

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Ueber Heliotropismus.

Von

Dr. W. Rothert,

Privatdocent an der Universität Kazan.

Mit 60 Abbildungen im Text.

Inhalt.

	Seite
Verzeichniss der zu citirenden Literatur	1

I. Einleitung.

§ 1. Darwin's Angaben über localisirte heliotropische Empfindlichkeit und Fortpflanzung der heliotropischen Reizung bei Keimlingen	3
§ 2. Wiesner's Einwände gegen Darwin und Kritik derselben	6
§ 3. Disposition der Arbeit	10

II. Methodisches.

§ 4. Vorbereitung des Materials	12
§ 5. Beluchtungsbedingungen und Temperaturverhältnisse	15
§ 6. Die Verdunkelung der Spitze der Organe. Beurtheilung der Zuverlässigkeit der Methode	17
§ 7. Die Methoden zur Verdunkelung des Untertheils der Organe. Beurtheilung ihrer Zuverlässigkeit	19
§ 8. Die Messung der heliotropischen Neigung. Die Anfertigung der Zeichnungen	23

III. Versuche mit Keimlingen von Gramineen (ausser Paniceen).

A. Bau und Eigenschaften des Cotyledo.

§ 9. Form und anatomischer Bau des Cotyledo	25
§ 10. Wachstum desselben; Circumnutation	27
§ 11. Verlauf der heliotropischen Krümmung	29
§ 12. Oscillationen bei der heliotropischen Krümmung der Keimlinge von <i>Avena sativa</i> und anderer Objecte	31

AUG 7 - 1923

B. Die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Cotyledo.

§ 13.	Ausgewählte Versuche	34
§ 14.	Weitere Belege. Versuch am Klimostaten.....	38
§ 15.	Zusammenstellung und Formulirung der Ergebnisse mit <i>Avena sativa</i> und <i>Phalaris canariensis</i>	40
§ 16.	Vergleich mit den Ergebnissen Darwin's. Widerlegung möglicher Einwände gegen meine Versuchsanstellung	41
§ 17.	Nachweis der ungleichmässigen Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit mittels anderer Methoden	43
§ 18.	Die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Untertheil des Cotyledo	46
§ 19.	Bestimmung der Länge der vorzugsweise empfindlichen Spitze.....	48
§ 20.	Ist die ungleichmässige Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Cotyledo durch die Schwerkraft inducirt?.....	50

C. Die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung.

§ 21.	Präcisirung der Fragestellung. Gelegentliche Beobachtungen. Besprechung der Angaben Darwin's	50
§ 22.	Directer Nachweis der Fortpflanzung der heliotropischen Reizung.....	53
§ 23.	Ueberwindung der directen heliotropischen Reizung des Untertheils des Cotyledo durch die von der Spitze aus zugeleitete Reizung.....	57
§ 24.	Reizfortpflanzung von einer Zone des Untertheils des Cotyledo aus	60
§ 25.	Kann sich die heliotropische Reizung auch in acropetaler Richtung fortpflanzen?	62
§ 26.	Der Weg der Reizfortpflanzung.....	63
§ 27.	Versuche mit den Keimlingen einiger anderer <i>Gramineen</i>	66

IV. Versuche mit den Keimlingen von Paniceen.

§ 28.	Bau und Eigenschaften der Keimlinge	67
§ 29.	Nachweis, dass nur der Cotyledo heliotropisch empfindlich ist	71
§ 30.	Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Cotyledo.....	73
§ 31.	Directer Nachweis der Fortpflanzung der heliotropischen Reizung vom Cotyledo zum Hypocotyl.....	75
§ 32.	Versuche mit <i>Sorghum vulgare</i>	75

V. Versuche mit Dicotylen-Keimlingen.**A. Eigenschaften der Keimstengel.**

§ 33.	Wachstumsvertheilung	77
§ 34.	Verlauf der heliotropischen Krümmung	80

B. Die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Keimstengel.

§ 35.	Ausgewählte Versuche mit <i>Brassica Napus</i> , <i>Agrostemma Githago</i> und <i>Vicia sativa</i>	82
§ 36.	Besprechung der Ergebnisse Darwin's mit <i>Brassica oleracea</i> . Zusammenstellung meiner Ergebnisse	85
§ 37.	Besprechung der Fehlerquellen der Versuchsanstellung	88
§ 38.	Verdunkelung der Spitze schon gekrümmter Keimstengel	91
§ 39.	Bestimmung der Länge der vorzugsweise empfindlichen Spitze des Keimstengels	92
§ 40.	Aufhebung der ungleichmässigen Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit mit dem Alter (bei <i>Vicia sativa</i>)	93
§ 41.	Versuche mit <i>Daucus Carota</i> und <i>Linum usitatissimum</i>	94
§ 42.	Versuche mit <i>Tropaeolum minus</i>	95
§ 43.	Versuche mit <i>Solanum Lycopersicum</i> und <i>Coriandrum sativum</i> . Zusammenfassung der Ergebnisse des Abschnittes	97

C. Die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung.

§ 44. Versuche mit <i>Cruciferen</i>	99
§ 45. Desgleichen, Versuch am Klinostaten.....	101
§ 46. Ueberwindung der directen heliotropischen Reizung des Untertheils des Keimstengels durch die von der Spitze aus zugeleitete Reizung.....	103
§ 47. Versuche mit <i>Tropaeolum minus</i> und einigen anderen Objecten.....	105
§ 48. Versuche mit <i>Agrostemma Githago</i>	106
§ 49. Versuche mit <i>Vicia sativa</i>	109
§ 50. Versuche mit <i>Vicia sativa</i> . Fortsetzung.....	112

VI. Versuche mit Blättern und Blattstielen.

§ 51. Allgemeines über die Untersuchung der Organe entwickelter Pflanzen... 115	115
§ 52. Versuche mit Sämlingsblättern von <i>Allium Cepa</i>	116
§ 53. Versuche mit Blättern anstreibender Zwiebeln von <i>Allium Cepa</i>	118
§ 54. Versuche mit Blattstielen von <i>Tropaeolum minus</i>	120
§ 55. Versuche mit Blattstielen einiger anderer Pflanzen ..	124

VII. Versuche mit Stengelorganen.**A. Allgemeines.**

§ 56. Wachstumsweise und Krümmungsfähigkeit der Stengel. Zur Beurtheilung der Versuche über die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung. Besprechung einer Angabe Wiesner's.....	125
--	-----

B. Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit.

§ 57. Versuch mit <i>Dahlia variabilis</i>	129
--	-----

C. Die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung.

§ 58. Versuche mit <i>Vicia sativa</i> , <i>Dahlia variabilis</i> , <i>Urtica dioica</i> u. A.	130
§ 59. Versuche mit <i>Linum usitatissimum</i> , <i>Coleus spec.</i> und <i>Brodiaea congesta</i> ..	133
§ 60. Versuche mit <i>Galium purpureum</i>	137

VIII. Ueber das „Zugwachsthum“.

§ 61. Darlegung und Besprechung der Hypothese Wiesner's.....	141
§ 62. Nachweis, dass die heliotropische Krümmung ohne Mitwirkung von „Zugwachsthum“ ihren normalen Verlauf nimmt.....	145
§ 63. Nachweis, dass selbst eine relativ bedeutende einseitige Belastung kein „Zugwachsthum“ bewirkt.....	147
§ 64. Wiederholung des Wiesner'schen Klinostatenversuchs.....	149

IX. Ueber die Beziehungen zwischen Wachstumsintensität, Krümmungsfähigkeit, Reizbarkeit und Empfindlichkeit.

§ 65. Ist die ganze wachsende Region krümmungsfähig?.....	152
§ 66. Fällt der Ort der stärksten Krümmung mit demjenigen des intensivsten Wachstums zusammen?.....	156
§ 67. Ueber den Begriff der Krümmungsfähigkeit und die Möglichkeit einer Bestimmung derselben.....	158
§ 68. Die Factoren der Krümmungsfähigkeit. Nachweis, dass der Grad der heliotropischen Empfindlichkeit einer der Factoren ist.....	161
§ 69. Ueber den Unterschied zwischen heliotropischer Empfindlichkeit und Reizbarkeit.....	164

VIII

	Seite
§ 70. Ueber directe und indirecte Reizbarkeit	166
§ 71. Ueber den Einfluss der Reizbarkeit und der Empfindlichkeit auf die Krümmungsfähigkeit	169
§ 72. Aufstellung einer Formel für die Abhängigkeit der Krümmungsfähigkeit von ihren Factoren	170
§ 73. Nachweis, dass im Cotyledo der <i>Panicen</i> die heliotropische Empfindlichkeit und Reizbarkeit auch nach dem Erlöschen des Wachsthums fortbestehen	173
§ 74. Nachweis der gleichen Thatsache für einige andere Objecte.	178
§ 75. Ueber die Anwendbarkeit der für den Heliotropismus gewonnenen Ergebnisse auf sonstige Reizbewegungen	180
§ 76. Ueber die vermothliche Identität der Reizung bei verschiedenen Reizbewegungen. Terminologisches	184
§ 77. Ueber die Vertheilung der geotropischen Empfindlichkeit im Cotyledo der <i>Gramineen</i> und die Fortpflanzung der geotropischen Reizung.	187

X. Ueber die Wirkungen der Decapitation bei Gramineen-Keimlingen.

§ 78. Constatirung der zeitweiligen Aufhebung der Krümmungsfähigkeit infolge der Decapitation.	191
§ 79. Die Verminderung der Wachstumsintensität	193
§ 80. Die Aufhebung der heliotropischen und geotropischen Empfindlichkeit. Theoretische Schlussfolgerungen	196
§ 81. Die Wiederherstellung des normalen Zustandes.	200
§ 82. Die Durchschneidung des Cotyledo wirkt als eine Reizursache mit zwei verschiedenen Folgen	202
§ 83. Wie weit pflanzt sich die Reizung von der Schnittfläche aus fort?	203
§ 84. Hat jede beliebige Verwundung des Cotyledo die gleichen Folgen?	204
§ 85. Die Folgen der Decapitation bei den Keimlingen von <i>Brassica Napus</i> . Schlussbemerkung	206

XI. Zusammenfassung der wichtigeren Resultate 209

Verzeichniss der zu citirenden Literatur.

(In den Citaten bezeichnet die erste fettgedruckte Zahl die Nummer der Arbeit in diesem Verzeichniss, die zweite die Seitenzahl.)

- 1) Batalin, in Flora, 1871, S. 244.
- 2) Brunchorst: Die Function der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. 2. Galvanotropismus. (Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1884, S. 204—219.)
- 3) Correns: Ueber die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. (Habilitationsschrift, Tübingen, 1892. Auch in Flora 1892.)
- 4) Darwin, Ch.: Insectenfressende Pflanzen. Aus dem Englischen übersetzt von J. V. Carus. (Stuttgart, 1876.)
- 5) Darwin, Ch. und Fr.: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Aus dem Englischen übersetzt von J. V. Carus. (Stuttgart, 1881.)
- 6) Detlefsen: Ueber die von Darwin behauptete Gehirnfuction der Wurzelspitze. (Arbeiten aus dem Botanischen Institut in Würzburg, Band II, 1882, S. 627—647.)
- 7) Frank: Lehrbuch der Botanik. Band I. (Leipzig, 1892.)
- 8) Hegler: Ueber den Einfluss des mechanischen Zugs auf das Wachstum der Pflanze. 1892. (Cohn, „Beiträge zur Biologie der Pflanzen“, Band VI, Heft 3.)
- 9) Krabbe: Zur Kenntniss der fixen Lichtlage der Laubblätter. (Pringsheim's Jahrbücher, Band XX, 1888.)
- 10) Molisch: Untersuchungen über den Hydrotropismus. (Separatabdruck aus den Sitzungsberichten der Wiener Akademie, Band 88 Abtheilung I, 1883.)
- 11) Müller (-Thurgau), H.: Ueber Heliotropismus. (Separatabdruck aus Flora, 1876.)
- 12) Noll: Ueber heterogene Induction. (Leipzig, 1892.)
- 13) Oliver: Ueber Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben. (Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1887, S. 162—169.)
- 14) Pfeffer: Pflanzenphysiologie, Bd. II: Kraftwechsel. (Leipzig, 1881.)
- 15) Sachs: Ueber Wachstum und Geotropismus aufrechter Stengel. (Flora, 1873. S. 321—331.)
- 16) — Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. (Arbeiten aus dem Botanischen Institut in Würzburg, Band II, Heft 2, 1879, S. 226—285.)
- 17) — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Zweite Auflage. (Leipzig, 1887.)
Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII, Heft I.

- 18) Schwendener und Krabbe: Untersuchungen über die Orientirungstorsionen der Blätter und Blüten. (Aus den Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften in Berlin, 1892.)
 - 19) Vöchting: Ueber die Lichtstellung der Laubblätter. (Botanische Zeitung, 1888, No. 32—35.)
 - 20) Wiesner: Die undulirende Nutation der Internodien. (Separatabdruck aus den Sitzungsberichten der Wiener Akademie, Band 77 Abtheilung I, 1878.)
 - 21) — Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Theil I. 1878. (Separatabdruck aus den Denkschriften der Wiener Akademie, Band 39.)
 - 22) — Dasselbe, Theil II, 1880. (Separatabdruck aus den Denkschriften der Wiener Akademie, Band 43.)
 - 23) — Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. (Wien, 1881.)
 - 24) — Untersuchungen über die Wachsthumsbewegungen der Wurzeln. (Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Band 89 Abtheilung I, 1884.)
 - 25) Wortmann: Studien über geotropische Nachwirkungserscheinungen. (Botanische Zeitung, 1884, S. 705—713.)
-

I. Einleitung.

Die der vorliegenden Arbeit zu Grunde liegenden Untersuchungen wurden vom November 1891 bis Juni 1892 im Leipziger Botanischen Institut ausgeführt. Ich möchte gleich Eingangs die Gelegenheit ergreifen, dem Leiter des Instituts, Herrn Geheimrath Prof. Dr. W. Pfeffer, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für die wissenschaftliche Anregung, welche er mir zu Theil werden liess, das Interesse, welches er meiner Arbeit entgegenbrachte, sowie für die Liberalität, mit der er mir die Hilfsmittel des Instituts zur Verfügung stellte.

Eine vorläufige Mittheilung habe ich in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft (1892, Heft 7, S. 374) publicirt; seitdem ist an Beobachtungen nur noch wenig hinzugekommen, meine theoretischen Anschauungen haben sich aber in gewissen Hinsichten etwas geändert.

Meine Untersuchungen umfassen nicht, wie es nach dem der Kürze halber gewählten Titel scheinen könnte, das ganze Gebiet des Heliotropismus, sondern betreffen in erster Linie die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung; sie streifen aber auch verschiedene andere Fragen, und die theoretische Verwerthung der gewonnenen Resultate führt zu einigen allgemeineren, nicht bloß auf den Heliotropismus sich beschränkenden Schlussfolgerungen.

§ 1. Dass eine heliotropische Reizung sich fortpflanzen könne, wurde zuerst von Ch. Darwin behauptet. In seinem in so mancher Hinsicht bahnbrechenden „Bewegungsvermögen der Pflanzen“ (5, 400—415) theilt Darwin unter anderem auch höchst bemerkenswerthe Beobachtungen über die Localisation der heliotropischen Empfindlichkeit in den Organen gewisser Keimlinge mit; ich gebe im Folgenden nur eine kurze Uebersicht der wichtigsten Versuche Darwin's, auf deren Details ich ohnehin im Laufe der vorliegenden Arbeit noch mehrfach einzugehen haben werde.

Darwin's Haupt-Untersuchungsobject war der Cotyledo von *Phalaris canariensis*. Bei einseitiger Beleuchtung krümmt sich derselbe schnell und sehr stark lichtwärts, wobei schliesslich der Obertheil sich in geneigter Lage geradestreckt und die Krümmung sich auf den Untertheil beschränkt. Wird aber die Spitze des Cotyledo durch eine aus Stanniol angefertigte Kappe oder durch eine geschwärzte Glaskappe vollkommen verdunkelt, so bleibt der Cotyledo selbst bei andauernder einseitiger Beleuchtung meist ganz gerade.

Aus solchen, verschiedenartig variirten Versuchen zieht Darwin den Schluss, dass nur der obere Theil des Cotyledo gegen einseitige Beleuchtung empfindlich ist, und er sagt (l. c., 405): „Wir müssen daher folgern, dass, wenn Sämlinge einem seitlichen Lichte frei ausgesetzt sind, ein gewisser Einfluss von dem oberen Theil nach dem unteren hingeleitet wird, welcher die Ursache ist, dass sich der letztere biegt“. — Im Ganzen dasselbe Resultat erhielt Darwin auch mit den Cotyledonen von *Avena sativa*.

Wurden Keimlinge von *Phalaris* in feinem feuchtem Sande cultivirt, so beobachtete Darwin wiederholt, dass sich der Cotyledo auch in seinem unterirdischen, also verdunkelten Basaltheil deutlich lichtwärts krümmte, und zwar bis zu einer Entfernung von mehreren *mm* unter die Bodenoberfläche hinab; dabei liess derselbe hinter sich eine kleine, scharf contourirte sichelförmige Furche im Sande zurück.

Ferner untersuchte Darwin junge Hypocotyle von *Brassica oleracea* und *Beta vulgaris*, und fand auch hier nur den oberen Theil gegen einseitige Belenchtung empfindlich. Wurde das Hypocotyl mit durchsichtigem und sehr biegsamen Goldschlägerhäutchen unwickelt und dieses im oberen Theil von aussen geschwärzt, so krümmten sich die Keimlinge nicht lichtwärts, während eine starke Lichtwärtskrümmung des Untertheils eintrat, wenn das Goldschlägerhäutchen nicht geschwärzt war. Auch bei diesen Objecten wurde mitunter beobachtet, dass die heliotropische Krümmung sich einige *mm* weit unter die Bodenoberfläche hinab erstreckte.

Ausser der Verdunkelung der Spitze wandte Darwin in einigen Versuchen (mit *Phalaris* und *Brassica*) auch noch ein anderes Verfahren an, um den Einfluss der einseitigen Beleuchtung der Spitze auf den Untertheil der Keimlinge zu eliminiren; er schnitt nämlich einfach eine mehrere Millimeter lange Spitze des Cotyledo resp. des Hypocotyls ab. Es ergab sich, dass die geköpften Keimlinge auf einseitige Beleuchtung nicht reagirten. Auch dies sieht Darwin, allerdings nicht ohne einigen Vorbehalt, als einen Beweis dafür an, dass die heliotropische Krümmung des Untertheils dieser Organe nur durch einen von der Spitze aus zugeleiteten Einfluss verursacht wird. Ich werde jedoch in dem Kapitel X der vorliegenden Arbeit zeigen, dass ein solcher Schluss unzulässig ist, indem das Abschneiden der Spitze nicht bloß den Einfluss der heliotropischen Reizung derselben auf den Untertheil des Keimlings eliminirt, sondern überdies auch die Eigenschaften des Stumpfes sehr wesentlich modificirt.

Endlich hat Darwin auch noch die bekanntlich apheliotropische ¹⁾ Keimwurzel von *Sinapis alba* in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen.

¹⁾ Bekanntlich hat Darwin in seinem „Bewegungsvermögen“ die Ausdrücke „apheliotropisch“ und „apogeotropisch“ für negativ helio- und geotropisch, „diapheliotropisch“ und „diageotropisch“ für transversal helio- und geotropisch eingeführt, während er für positiv helio- und geotropisch die einfachen Bezeichnungen „heliotropisch“ und „geotropisch“ reservirte. Es ist wohl nicht zu leugnen, dass diese

Nach Zerstörung der Wurzelspitze in einer Ausdehnung von weniger als 1 mm durch Höllenstein hörte die Mehrzahl der Wurzeln auf gegen einseitige Beleuchtung zu reagiren, obgleich dieselben zu wachsen fortfuhren. Der hieraus gezogene Schluss, dass nur die Spitze der Würzelen heliotropisch empfindlich ist, ist ebenfalls unzulässig, denn es ist mindestens sehr wahrscheinlich, dass die Zerstörung der Spitze durch Höllenstein dieselbe Wirkung hat, wie das Abschneiden derselben.

Seine Beobachtungen zusammenfassend (5, 414), hält es Darwin für einen bei Keimlingen wahrscheinlich gewöhnlichen Fall, „dass die Beleuchtung des oberen Theils die Krümmung des unteren Theils bestimmt“. Ob hingegen eine derartige Beeinflussung auch bei Organen entwickelter Pflanzen vorkommt, scheint ihm „äußerst zweifelhaft“, da er fand, dass die Verdunkelung der Spitze junger Stengel von *Asparagus officinalis* sowie die Verdunkelung der Blattlamina bei *Tropaeolum majus* und bei *Ranunculus Ficaria* den Untertheil des Stengels resp. den Blattstiel nicht hinderte, sich in ganz normaler Weise heliotropisch zu krümmen.

Das Resultat der Versuche und Beobachtungen Darwins können wir folgendermassen zusammenfassen:

In den Organen verschiedener Keimlinge ist nur die Spitze (resp. der obere Theil) heliotropisch empfindlich; von hier aus pflanzt sich die heliotropische Reizung weiter im Organ fort und veranlasst eine starke Krümmung im Untertheil desselben, welcher selber der heliotropischen Empfindlichkeit ganz ermangelt.

Die hervorragende Bedeutung dieser Entdeckung für die Physiologie des Heliotropismus springt in die Augen, und in seinem bald darauf erschienenen Handbuch verwerthet Pfeffer diese (und andere analoge) Angaben Darwin's in ausgiebiger Weise für theoretisch wichtige Schlussfolgerungen (14, an verschiedenen Stellen des Kapitels über Richtungsbewegungen, S. 295—359).

Terminologie bequemer ist, als die schwertällige Bezeichnungsweise mit positiv, negativ und transversal; sie hat aber, worauf auch von mehreren Seiten hingewiesen worden ist, den wesentlichen Nachtheil, dass dabei die nicht zu entbehrenden neutralen Ausdrücke verloren gehen, und hierin ist wohl auch der einzige Grund zu sehen, warum die Darwin'sche Bezeichnungsweise sich nicht eingebürgert hat.

Diesen Uebelstände lässt sich nun aber leicht durch eine kleine Ergänzung abhelfen, die ich hiermit vorschlagen möchte. Dieselbe besteht darin, für die positive Richtung die Zusammensetzung mit „pros-“ einzuführen (ganz analog der Zusammensetzung mit „apo-“ für die negative Richtung); „prosheliotropisch“ und „prosgotropisch“ wären hiernach gleichbedeutend mit positiv heliotropisch resp. geotropisch (ebenso natürlich auch bei anderen entsprechenden Ausdrücken), und die nicht zusammengesetzten Ausdrücke würden ihre übliche neutrale Bedeutung behalten. Ich hoffe, dass diese unbedeutende Neuerung, welche die Darwin'sche Bezeichnungsweise annehmbar macht, nicht den Unwillen der Feinde neuer Termini erregen wird, da der Sinn der neuen Bezeichnungen wohl ohne Weiteres verständlich ist, und daneben auch die alten Bezeichnungen sehr wohl im Gebrauch bleiben können, wo immer dies bequemer erscheinen mag.

§ 2. Die Angaben Darwin's, welche manchen damals noch weitverbreiteten Anschauungen stracks zuwiderliefen, sollten nicht lange unwidersprochen bleiben. Schon im folgenden Jahr nach dem Darwin'schen Werk erschien unter dem gleichen Titel eine Schrift von Wiesner (23), in welcher fast sämmtliche Resultate Darwin's, darunter auch die oben referirten, kritisirt und verworfen werden. Die Möglichkeit der Fortpflanzung einer heliotropischen Reizung wird von Wiesner auf's Entschiedenste bestritten. Es sei aber im Voraus bemerkt, dass Wiesner's Kritik allenfalls nur demjenigen überzeugend erscheinen kann, der das betreffende Kapitel des Darwin'schen Werkes nicht gelesen oder nicht mehr in frischer Erinnerung hat. Wer aufmerksam und vorurtheilsfrei die Argumente beider vergleicht, dem lehrt die Wiesner'sche Kritik vor allem, dass deren Autor in einer vorgefassten Meinung befangen ist.

Wiesner argumentirt in der That in recht eigenthümlicher Weise. Vor allem übergeht er diejenigen Objecte, mit denen Darwin die zahlreichsten, verschiedenartigsten und auch überzeugendsten Versuche ausgeführt hat und auf die sich seine Schlussfolgerungen in erster Linie stützen, nämlich die Cotyledonen der *Gramineen*, fast ganz mit Stillschweigen, und beschäftigt sich fast ausschliesslich mit *Brassica oleracea*, welche bei Darwin nur eine relativ geringe Rolle spielt. Dies wird damit motivirt (l. c., 60), dass „alle Blattgebilde im Vergleiche zu den Stengeln sich durch Complication ihrer Bewegungen auszeichnen“, und „dass man mit Stengeln leichter experimentiren kann“. Das ist nichts weiter als ein Sophisma: das was Wiesner sagt, ist richtig für flache dorsiventrale Blattorgane, passt aber ganz und gar nicht auf die orthotropen, physiologisch radiären *Gramineen*-Cotyledonen, mit denen sich im Gegentheil entschieden bequemer experimentiren lässt als mit den Keimstengeln von Dicotyledonen.

Zunächst hält sich nun Wiesner an diejenigen Versuche Darwin's, in denen die Spitze des Hypocotyls abgeschnitten oder durch directes Bestreichen mit Tusche verdunkelt wurde, — Versuche, auf die Darwin sehr wenig Gewicht legt, indem er darüber nichts weiter sagt als (5, 410): „es ist aber nicht der Mühe werth, diese Versuche mitzutheilen, ob schon sie, soweit man sich auf sie verlassen kann, die folgenden bestätigen“. In längerer Ausführung (23, 61—66) legt Wiesner dar, dass die Versuche mit Abschneiden der Spitze nicht beweisend für die Darwin'sche Ansicht sind, was allerdings zutrifft. Die Versuche mit Tusche werden von Wiesner kurzweg verworfen, „weil auch diese Art der Versuchsanstellung zu roh ist, um irgendwelche sichere Schlussfolge zu erlauben“ (l. c., 66). Das ist ein ganz unberechtigter Einwand; würde das Verfahren negative Resultate geben, so liesse sich freilich einwenden, dass die Art und Weise der Verdunkelung nicht zuverlässig genug ist; wenn es aber ein positives Resultat (im Sinne Darwin's) giebt, so ist gar nicht einzusehen, wie dieses anders erklärt werden könnte als es durch Darwin geschah, — es müsste denn bewiesen werden, dass das Bestreichen des Obertheils des

Hypocotyls mit Tusche im Stande ist, die Eigenschaften des Untertheils irgendwie zu modifizieren, was wohl als überaus unwahrscheinlich gelten kann.

Jetzt erst wendet sich Wiesner gegen Darwin's hauptsächlichliche, oben kurz referirte Versuche mit *Brassica oleracea*. Er bestreitet nicht, dass die Lichtwärtskrümmung des Untertheils des Hypocotyls durch die Beleuchtung des oberen Theils bedingt wird; aber diese Abhängigkeit erklärt er anders als Darwin, nämlich auf Grund seines „Zugwachsthums“. Von diesem von Wiesner angenommenen „Zugwachstum“ wird noch in Kapitel VIII dieser Arbeit die Rede sein, daher kann ich mich hier kurz fassen.

Die heliotropische Krümmung der Keimlinge beginnt in ihrem oberen Theil. Wenn dieser Theil sich bereits gekrümmt hat, so wirkt er auf den Untertheil als einseitige Last: er übt einen gewissen Druck auf die Lichtseite und einen gewissen Zug auf die Schattenseite desselben aus. Nun hat nach Wiesner eine solche einseitige Zugwirkung des gekrümmten Obertheils ein ungleichmässiges Wachsthum der antagonistischen Seiten des Untertheils zur Folge, und zwar soll die gedehnte Schattenseite stärker als die gedrückte Lichtseite wachsen; in Folge dessen soll im Untertheil eine scheinbar heliotropische, in Wirklichkeit aber durch eine ganz andere Ursache hervorgerufene Krümmung zu Stande kommen. Dieses sogenannte „Zugwachstum“ unter dem Einfluss des gekrümmten Obertheils, nicht aber die Fortpflanzung einer heliotropischen Reizung vom Obertheil aus, verursacht es nach Wiesner, dass die Keimlinge sich nur dann lichtwärts krümmen, wenn auch ihr Obertheil beleuchtet ist. Nur darin stimmt Wiesner mit Darwin überein, dass auch er dem Untertheil des Hypocotyls die heliotropische Empfindlichkeit vollkommen abspricht.

Seine Ansicht gründet Wiesner auf einen früher von ihm ausgeführten und in einer anderen Arbeit (21, 56—57) bereits beschriebenen Versuch mit Kressekeimlingen. Die einen Keimlinge standen aufrecht, andere rotirten um eine horizontale Achse, so dass die einseitige Wirkung der Schwerkraft, und folglich auch das „Zugwachstum“, ausgeschlossen war, und beide Gruppen von Keimlingen wurden mit horizontal einfallendem Licht einseitig beleuchtet; während nun die aufrecht stehenden Keimlinge sich in ihrer ganzen Länge lichtwärts krümmten, krümmte sich bei den rotirenden Keimlingen nur der Obertheil, der Untertheil hingegen blieb gerade. Hieraus zog Wiesner den Schluss, dass der Untertheil der Keimlinge nicht heliotropisch ist und dass seine Lichtwärtskrümmung nur durch die einseitige Zugwirkung des gekrümmten Obertheils hervorgerufen wird.

Auf diesen Versuch beruft sich Wiesner jetzt und fügt hinzu, dass die Kohlkeimlinge kein anderes Verhalten als die Kressekeimlinge zeigen, wenn sie bei einseitigem Licht um eine horizontale Achse rotiren. Waren die Keimlinge nur 1—1,5 cm hoch, so krümmten sie sich in ihrer ganzen Länge oder bis zu $\frac{2}{3}$ hinab; wenn sie aber 2—4 cm hoch waren, so krümmte sich nur der $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ der Gesamtlänge umfassende Obertheil

(23, 72). — Diese Angabe, weit entfernt die Schlussfolgerungen Darwin's umzustossen, bietet vielmehr eine Bestätigung derselben gegenüber der von Wiesner vorgenommenen Umdeutung. Denn Darwin hat seine Resultate an sehr jungen, nicht über $\frac{1}{2}$ Zoll (= $1\frac{1}{4}$ cm) hohen Keimlingen von *Brassica oleracea* gewonnen; er sagt ausdrücklich (5, 409—410): „es ist nothwendig, die Versuche an jungen Sämlingen von ungefähr einem halben Zoll oder noch etwas weniger Höhe anzustellen, denn wenn sie bis zu einem Zoll und darüber gewachsen sind, hört der basale Theil auf sich zu biegen“. Und gerade für $1-1\frac{1}{2}$ cm hohe Keimlinge findet nun Wiesner, dass sie sich auch bei Rotation um horizontale Achse in der ganzen oder fast der ganzen Länge krümmen, dass also bei ihnen die Krümmung des Untertheils nicht durch „Zugwachsthum“ bedingt, sondern thatsächlich heliotropisch ist.

Derartige Rotationsversuche hat Wiesner auch mit *Phalaris canariensis* angestellt (23, 74). Das Resultat soll angeblich das gleiche gewesen sein; doch gibt Wiesner zu, dass hier der Unterschied zwischen den aufrechten und den rotirenden nicht so erheblich war wie bei den Dicotylen-Keimlingen; ob er erheblich genug war, um daraufhin auch die mit *Phalaris* erhaltenen Resultate Darwin's allein durch „Zugwachsthum“ erklären zu können, darüber äussert sich Wiesner leider nicht. Diese Versuche sind nebenbei (abgesehen von dem gleich zu erwähnenden) die einzigen, welche Wiesner mit *Gramineen*-Cotyledonen auszuführen für erforderlich gehalten hat.

Endlich bestätigt Wiesner (l. c., 77), dass die Keimlinge von *Phalaris* und *Brassica* bei ihrer Lichtwärtskrümmung hinter sich eine Furche im Sande zurücklassen. Diese Thatsache fällt aber seiner Meinung nach nicht in die Wagschale „und beweist nur, dass die durch Heliotropismus und namentlich die durch das Zugwachsthum veranlasste Bewegung sich mit einer gewissen Kraft vollzieht“, die nach Wiesner übrigens gewiss „nur eine geringe“ ist, da bei Cultur der Keimlinge in feingeschlämmtem Thon die Furchenbildung nicht stattfindet. — Auch hier muss also das „Zugwachsthum“ herhalten, und es ist geradezu erstaunlich, was dasselbe alles soll leisten können; denn dass die bei der Furchenbildung im Sande entwickelte (selbstverständlich auf die Flächeneinheit zu berechnende) Kraft, namentlich in Anbetracht der cylindrischen Form der Keimlinge, keine „geringe“, sondern im Gegentheil eine sehr bedeutende sein muss, bedarf, wie mir scheint, keiner Auseinandersetzung.

Damit ist alles erschöpft, was Wiesner gegen die Beweiskräftigkeit der Versuche Darwin's geltend macht. Seine Einwände laufen darauf hinaus, dass die von Darwin auf Reizfortpflanzung zurückgeführte Krümmung des Untertheils der Keimlinge möglicherweise durch „Zugwachsthum“ bedingt gewesen sein könnte; dass dies thatsächlich der Fall war, ist durch Wiesner keineswegs bewiesen worden, — ganz abgesehen von der hypothetischen Natur des „Zugwachsthums“ überhaupt, welches nichts mehr ist

als eine von Wiesner zur Erklärung einer bestimmten Beobachtung gemachte, auf ihre Realität nicht geprüfte Annahme, wie an anderer Stelle dargelegt werden wird.

Ein gewichtigeres Argument bilden, wenigstens anscheinend, einige Versuche, mittels deren Wiesner den directen Nachweis führen will, dass die directe Beleuchtung eines Organtheils keine Krümmung in einem benachbarten Theil des Organs hervorzurufen vermag, selbst wenn dieser zweifellos heliotropisch ist, — dass es also keine heliotropische Reizfortpflanzung giebt. Solche Versuche wurden gemacht mit Keimlingen von *Brassica oleracea* und *Vicia sativa* (23, 73—76), sowie mit Stengelorganen einiger entwickelter Pflanzen (l. c., 76); sie auch mit *Gramineen*-Cotyledonen zu machen, die wohl am ehesten ein positives Resultat versprochen, hat Wiesner unterlassen. Diese Versuche werden von mir an den geeigneten Stellen besprochen und z. Th. controlirt werden, vorläufig genügt es zu bemerken, dass der aus ihnen gezogene Schluss sich als unrichtig erwiesen hat.

Wie schon bemerkt wurde, ist die Opposition Wiesner's gegen Darwin's Schlussfolgerung im Grunde genommen durch eine vorgefasste Meinung verursacht: nach Wiesner ist der Heliotropismus, ebenso wie der Geotropismus und alle analogen Erscheinungen, keine Reizerscheinung, die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung ist ihm folglich ein Absurdum; darum muss Darwin unbedingt Unrecht haben. Wie Wiesner eigentlich den Begriff der Reizerscheinung begrenzen will, ist nicht leicht zu verstehen, denn auf weniger als einer Seite (23, 24—25) giebt er 4 verschiedene und von einander unabhängige Charaktere einer Reizbewegung an, nämlich 1) dass sie ungemein rasch nach erfolgter Einwirkung der betreffenden äusseren Kräfte eintritt, 2) dass die Reizung sich fortpflanzt, 3) dass die Reizbewegungen auf Auslösungen schon vorhandener Spannkkräfte beruhen, und 4) dass sie mit Wachsthum „selbstverständlich“ nichts zu thun haben. Es fällt in die Augen, dass der Umfang dieser Merkmale ein sehr ungleicher ist, und dass eine ganze Reihe von Erscheinungen, die nach dem einen Merkmal zu den Reizbewegungen gehören, nach dem anderen von diesen ausgeschlossen werden müssten. Alle Terminologie ist ja freilich nur conventionell, und falls Wiesner, wie es den Anschein hat, den Ausdruck „Reizbewegung“ nur auf die Bewegungen der *Mimosa* und ähnliche Fälle beschränken will, so ist das Geschmackssache; dann darf man aber nicht den obigen Punkt 2 als für die Reizbewegungen charakteristisch anführen, denn ob sich der Effect einer äusseren Kraft in einem Organ fortpflanzt oder nicht, kann doch offenbar für jeden einzelnen Fall nur empirisch festgestellt werden, und es könnte sehr wohl auch Reizbewegungen im Sinne Wiesner's geben, bei denen keine Fortpflanzung stattfindet, und auch umgekehrt. Jetzt, wo die klare und consequent durchführbare Pfeffer'sche Definition der Reizerscheinungen als in der lebenden Substanz stattfindende Auslösungsvorgänge wohl ziemlich allgemein acceptirt ist, hat alles dies übrigens nur noch historisches Interesse.

§ 3. Wir sehen, dass durch Wiesner's Einwände die Resultate Darwin's keineswegs widerlegt, sondern nur in Zweifel gestellt worden sind; der Zweifel bezieht sich übrigens nur auf die Interpretation der Beobachtungen Darwin's, während diese selbst von Wiesner meist gar nicht controlirt worden sind. Die Frage über die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung bedurfte somit zu ihrer Lösung neuer, sorgfältiger und kritischer Untersuchungen. Während nun aber gewisse andere, ebenfalls von Wiesner bestrittene Angaben und Schlüsse Darwin's eine ganze (allerdings recht unfruchtbare) Literatur in's Leben riefen, ist merkwürdiger Weise unsere Frage, trotz ihres zweifellos grossen Interesses, im ganzen bis heutzutage in derselben Lage geblieben, in der sie die genannten Autoren gelassen haben.

Nur eine Specialfrage, nämlich die Frage, ob die Beleuchtung der Lamina eine heliotropische Krümmung des Blattstiels resp. des Gelenks veranlassen kann, ist seitdem von zwei Forschern behandelt worden. Vöchting (19) experimentirte mit *Malvaceen*-Blättern und fand, dass Blattstiel und Gelenk zwar direct heliotropisch reizbar sind, dass ihre Bewegungen aber auch unter dem alleinigen Einfluss der Beleuchtung der Lamina stattfinden können. Vöchting's Experimente sind zweifellos sehr interessant, aber eine völlig befriedigende Entscheidung liefern sie wohl kaum, da die Methode der Versuchsanstellung nicht einwandfrei ist und die Ergebnisse nicht frei sind von unaufgeklärt gebliebenen Widersprüchen. — Krabbe gelangt bei seinen Untersuchungen von *Phaseolus* (9, 253—260) zu einem ganz abweichenden Resultat: er fand nämlich, dass das Gelenk sich krümmt, wenn es direct beleuchtet wird, dass es hingegen durch Beleuchtung der Lamina nicht beeinflusst wird.

Ich erwähne diese Angaben nur der Vollständigkeit halber; eine nähere Besprechung derselben ist hier nicht erforderlich, da die betreffende Frage in meiner Arbeit nicht behandelt wird. Vor allen Dingen musste über das Verhalten radiärer, proheliotropischer Organe, welches den einfacheren Fall darstellt, Klarheit gewonnen werden; deren Untersuchung und die Lösung der im Anschluss hieran auftauchenden Fragen nahm soviel Zeit in Anspruch, dass ich von der Ausdehnung meiner Untersuchungen auf dorsiventrals Organe vorläufig Abstand nehmen musste.

Von Herrn Geheimrath Prof. Pfeffer darauf aufmerksam gemacht, dass die Frage über die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung noch ihrer Lösung harret, wiederholte ich zunächst die Darwin'schen Versuche mit *Phalaris* und *Avena*. Gleich Eingangs stellte sich heraus, dass diese Objecte sich nicht ganz conform den Angaben Darwins verhalten: die einseitige Beleuchtung der Spitze beeinflusst zwar in hohem Grade die heliotropische Krümmung des Untertheils, aber auch dieser selbst ist, freilich in weit geringerem Grade als die Spitze, gegen einseitige Beleuchtung empfindlich und krümmt sich auch dann heliotropisch, wenn die Spitze vollkommen verdunkelt ist. Dieses Ergebniss gab zu einer Reihe von Specialfragen Veranlassung, welche am Cotyledon von *Avena*, als dem günstigsten Object, gelöst wurden. Ferner gelang es mir den directen Beweis für die

Fortpflanzung der heliotropischen Reizung, welcher Darwin misslungen war, in ausreichender Weise zu führen, sowie einige diese Fortpflanzung betreffende Specialfragen zu entscheiden. Den Versuchen mit den Cotyledonen dieser und noch einiger anderer *Gramineen* ist das Kapitel III der vorliegenden Arbeit gewidmet.

Weiter untersuchte ich die Keimlinge einiger *Gramineen* aus der Unterfamilie *Panicaceae*, welche eigenartige und sehr bemerkenswerthe Verhältnisse bieten (Kapitel IV), die Keimstengel zahlreicher Dicotyledonen (Kapitel V), proheliotropische Blätter und Blattstiele (Kapitel VI) und Stengelorgane entwickelter Pflanzen (Kapitel VII). Die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit erwies sich in verschiedenen Fällen als verschieden, es wurden unter Anderem auch Organe gefunden, die in ihrer ganzen Länge gleichmässig heliotropisch empfindlich sind und bei denen die Krümmung des Untertheils durch die einseitige Beleuchtung der Spitze nicht verstärkt wird; das schliesst aber die Möglichkeit der Fortpflanzung der heliotropischen Reizung nicht aus, und ich konnte in der That den directen Nachweis dieser Fortpflanzung für sämmtliche untersuchte Objecte erbringen. Bei gewissen Objecten begegnete der Nachweis allerdings Schwierigkeiten, die hauptsächlich durch die Untersuchungsmethode bedingt waren, schliesslich aber die Erzielung positiver Resultate nicht verhinderten; bei zahlreichen anderen Objecten gelang hingegen der Nachweis leicht und in höchst schlagender Weise.

Die Schlussfolgerungen aus den Versuchen werden in den bisher erwähnten Kapiteln unter der stillschweigenden Voraussetzung gezogen, dass das Wiesner'sche „Zugwachsthum“ beim Zustandekommen der beobachteten Krümmungen keine Rolle spielt, — eine Voraussetzung, deren Richtigkeit sich eigentlich schon aus einer ganzen Anzahl der betreffenden Versuche von selbst ergibt. Speciell ist dann aber noch der Zugwachsthumshypothese das Kapitel VIII. gewidmet, wo diese einer Kritik unterzogen und wo an der Hand besonderer Versuche des Näheren dargelegt wird, dass das „Zugwachsthum“ nicht nur an den beobachteten Erscheinungen unbetheiligt ist, sondern dass dasselbe überhaupt nicht existirt.

Das Kapitel IX, welches gewissermassen den „Allgemeinen Theil“ der Arbeit darstellt, enthält, neben einigen zu meinem Hauptthema nicht in directer Beziehung stehenden Versuchen, hauptsächlich eine Darlegung der theoretischen Ergebnisse, zu denen mich verschiedene, in mehreren Kapiteln zerstreute Versuchsergebnisse geführt haben, nebst Erörterungen darüber, inwieweit die gewonnenen Resultate eine allgemeinere Giltigkeit beanspruchen dürfen. Hier wird u. A. der indirecte Beweis geführt, dass auch die geotropische Reizung sich fortzupflanzen vermag.

Das Kapitel X endlich beschäftigt sich mit den bemerkenswerthen und auch ein allgemeineres Interesse darbietenden Wirkungen, welche, wie ich bei Gelegenheit der Untersuchungen über die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit bei den *Gramineen*-Keimlingen fand, das Abschneiden der Spitze des Cotyledo bei diesen Keimlingen zur Folge hat.

II. Methodisches.

§ 4. Um im Folgenden den Gang der Darstellung möglichst wenig aufzuhalten, sei hier zunächst soweit als thunlich dasjenige mitgetheilt, was über die Vorbereitung und Ausführung der Versuche zu sagen ist.

Vorbereitung des Materials. Bei den meisten meiner Versuche kam es darauf an zu bestimmen, welchen Einfluss gewisse künstliche Eingriffe (z. B. Verdunkelung der Spitze) auf die heliotropische Krümmungsfähigkeit der untersuchten Objecte haben; es musste also nach Möglichkeit dafür gesorgt werden, dass die natürliche Krümmungsfähigkeit der Versuchs- und der Vergleichsobjecte gleich sei, damit die beobachtete Differenz tatsächlich nur die Wirkung des künstlichen Eingriffes darstelle. Diese Gleichheit ist nun aber im allgemeinen nicht gegeben. Die Krümmungsfähigkeit variiert nicht nur sehr erheblich mit der Entwicklungsphase der Objecte, sondern sie ist auch bei gleicher Entwicklungsphase individuell in weiten Grenzen variabel, — wofür in den speciellen Kapiteln Beispiele angeführt werden sollen. Aeusserliche Gleichheit bietet sehr wenig Garantie für Vergleichbarkeit in Bezug auf die heliotropische Krümmungsfähigkeit, und der Vergleich zweier einzelner Individuen könnte leicht zu ganz irrthümlichen Schlüssen führen; zur Erzielung zuverlässiger Werthe ist es daher erforderlich, in jedem einzelnen Versuch nicht nur mit möglichst gleichartigen, sondern überdies mit möglichst zahlreichen Objecten zu experimentiren, und die Mittelwerthe der Bestimmungen, die bei den Gruppen gleich behandelter Objecte gefunden werden, mit einander zu vergleichen. Bei Versuchen mit Keimlingen lassen sich diese Forderungen durchführen, sie erfordern aber eine sorgfältige Vorbereitung und Auswahl des Aussaatmaterials.

Ich verfuhr folgendermassen. Die Samen wurden, eventuell (z. B. bei *Avena sativa*) nach Enthüllung, in grosser Zahl in eine flache Wasserschicht gelegt. Selbst wenn die Keimung sehr gleichmässig erfolgte, fanden sich 2—3 Tage später die Keimlinge in recht verschiedenem Grade entwickelt. Nun wurden die zurückgebliebenen oder nicht ganz normal entwickelten Keimlinge entfernt, die übrigen nach ihrem Entwicklungsgrade sortirt, und jeder Satz möglichst gleichartiger Keimlinge wurde auf einige kleine Töpfe mit gleichmässig feuchter gesiebter Gartenerde vertheilt; die Töpfe blieben dann im Dunkeln stehen, bis sich die oberirdischen Theile der Keimlinge genügend entwickelt hatten. So gelang es bei einer Aussaat von ca. 100 oder mehr Samen mehrere Sätze von Keimlingen zu erzielen, in denen die Keimlinge untereinander nicht bloss gleich alt, sondern auch annähernd gleich gross waren (einzelne abweichende wurden entfernt); die Keimlinge eines solchen homogenen Satzes wurden für den Versuch in Gruppen getheilt, von denen die einen als Versuchs-, die andern als Vergleichsobjecte dienten; jede Gruppe umfasste in der Regel 4—10 Exemplare.

Für manche Versuche, für welche besonders zahlreiche Keimlinge erforderlich waren, konnte auf diese Weise völlig gleichartiges Material in genügender Menge nicht erlangt werden; in solchen Fällen sorgte ich wenigstens dafür, dass die verschieden grossen Keimlinge gleichmässig auf die einzelnen Gruppen vertheilt wurden.

Beim Operiren mit Dicotylen-Keimlingen hat man ferner noch zu beachten, dass es nicht einerlei ist, von welcher Seite man dieselben beleuchtet. Der Keimstengel trägt hier eine nickende Knospe (unter diesen Ausdruck subsummiere ich auch die Cotyledonen resp. Primärblätter); ich will mit Wiesner diejenige Seite des Keimstengels, welche der nickenden Knospe zugewandt ist, als Vorderseite, die entgegengesetzte als Hinterseite bezeichnen. Es ist nun eine bekannte Thatsache, dass vielen dicotylen Keimlingen eine autonome Nutation eigenthümlich ist, welche die Hinterseite des Keimstengels concav zu machen strebt; bei vielen Species ist diese autonome Nutation vom Licht unabhängig, bei einigen aber, — sehr deutlich z. B. bei *Pharbitis hispida*, — ist Beleuchtung eine Bedingung für ihr Zustandekommen (hier hat das Licht eine Wirkung der gleichen Art wie bei der sog. Photoepinastie). Wird nun ein solcher autonom in ganz bestimmter Ebene sich krümmender Stengel einseitiger Belichtung ausgesetzt und zu heliotropischer Krümmung veranlasst, so werden sich offenbar die beiden von einander unabhängigen Krümmungen in verschiedener Weise mit einander combiniren müssen. Ist die Hinterseite des Keimstengels beleuchtet, so summiren sich beide Krümmungsbestrebungen und es resultirt eine stärkere Krümmung, als der Heliotropismus allein hervorgerufen hätte; bei Belichtung der Vorderseite wirken sie einander entgegen, die heliotropische Krümmung wird also vermindert und kann eventuell gänzlich in die Erscheinung treten. Ist endlich die eine Flanke beleuchtet (welche Stellung ich als normale Orientirung des Keimstengels bezeichnen werde), so wirken die beiden krümmenden Factoren in aufeinander senkrechten Ebenen, und das Resultat ist eine Krümmung des Keimlings in einer intermediären Ebene¹⁾; diese combinirte Krümmung kann in ihre Componenten zerlegt werden: die Projection derselben auf die Symmetrieebene des Keimlings giebt uns die Nutationskrümmung, und die Projection auf die Ebene des Lichteinfalls die heliotropische Krümmung in ihrer reinen

¹⁾ Genau genommen wird die Krümmung nur dann in einer Ebene liegen, wenn autonome und heliotropische Krümmungsfähigkeit in ganz gleicher Weise über die wachsende Region des Keimstengels vertheilt sind und folglich in allen Theilen derselben in dem nämlichen Verhältniss zu einander stehen; besteht diese Gleichheit nicht, ist z. B. in Folge bevorzugter heliotropischer Empfindlichkeit der Spitze das Verhältniss der heliotropischen zur autonomen Krümmungsfähigkeit im Obertheil des Keimstengels ein günstigeres als im Untertheil, so wird die Ablenkung von der Ebene des Lichteinfalls in jenem eine geringere sein als in diesem, — folglich wird der Keimstengel nicht eine ebene Curve, sondern eine Raumcurve beschreiben, wie das auch Wiesner (20, 8) beobachtet hat. Das tangirt übrigens die im Text gemachten Betrachtungen nicht.

Form¹⁾. Sehr anschaulich sind diese Verhältnisse z. B. bei *Pharbitis hispida*, wo Nutationskrümmung und heliotropische Krümmung ungefähr gleich stark sind; bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Keimlinge ist hingegen der Einfluss der Nutation weit geringer als derjenige des Heliotropismus, die Ablenkung der Krümmungsebene von der Ebene des Lichteinfalls ist fast unmerklich, und alsdann können wir ohne merklichen Fehler die vorhandene Krümmung als rein heliotropische ansehen; während bei Beleuchtung von der Vorder- oder Hinterseite die gleichzeitige Wirkung einer selbst schwachen Nutation den Grad der Krümmung nicht unwesentlich beeinflussen könnte. Bei vielen Keimlingen mag vielleicht die in Frage stehende Nutation ganz fehlen, doch ist es sehr schwer dies sicher festzustellen; das Verhalten der Keimlinge im Dunkeln (wo z. B. *Brassica Napus* kerzengerade aufrecht wächst) ist allein nicht entscheidend, da ja die Nutation an Beleuchtung gebunden sein kann; am Licht aber kann eine schwache Nutation durch die individuellen Verschiedenheiten der heliotropischen Krümmungsfähigkeit verdeckt werden. Um vor Fehlern gesichert zu sein, ist es daher bei heliotropischen Versuchen mit Dicotylen-Keimlingen immer erwünscht, denselben die normale Orientirung zum Licht zu geben; und unbedingt erforderlich ist diese Vorsichtsmaßregel dann, wenn festgestellt werden soll, ob überhaupt heliotropische Krümmung stattfindet, — sonst würde man riskiren entweder eine Nutationskrümmung für eine heliotropische zu halten, oder aber keinen Heliotropismus zu finden, wo solcher thatsächlich vorhanden ist.

Aus dem Gesagten folgt, dass bei Versuchen mit Dicotylen-Keimlingen diese in jedem Topf nicht bloß möglichst gleich gross, sondern überdies mit ihren Symmetrie-Ebenen einander parallel gerichtet sein müssen. Ich suchte dies zu erreichen, indem ich die genügend weit entwickelten Keimlinge schon beim Einpflanzen so orientirte, dass ihre Symmetrie-Ebenen einander parallel standen; doch führte das nur theilweise zum Ziel, denn mit fortschreitender Entwicklung änderte sich jedesmal die Lage der Symmetrie-Ebene wenigstens bei einem Theil der

¹⁾ Diese Verhältnisse wurden von H. Müller (11, 3) im Wesentlichen richtig erkannt und gewürdigt. Einen merkwürdigen Fehler in der Deutung der richtig beobachteten Thatsachen beging hingegen Wiesner (20). Die ungleiche Lichtwärtskrümmung der Keimstengel bei Beleuchtung von verschiedenen Seiten schreibt dieser Forscher nicht der Combination von Heliotropismus und autonomer Nutation zu, sondern einer ungleichen heliotropischen Empfindlichkeit oder Krümmungsfähigkeit der verschiedenen Seiten des Keimstengels (l. c., 1, 31); desgleichen für Geotropismus. Und doch wird in der nämlichen Arbeit (S. 9, 13) das Bestehen eines autonomen, von einseitiger Licht- und Gravitationswirkung unabhängigen Krümmungsbestrebens nachgewiesen, dessen Mitwirkung bei der heliotropischen und geotropischen Krümmung nothwendig zu den von Wiesner beobachteten Erscheinungen führen muss, — so dass Wiesner's Annahme einer verschiedenen helio- und geotropischen Empfindlichkeit der verschiedenen Seiten des Keimstengels durch die von ihm selbst beigebrachten Thatsachen widerlegt wird.

Keimlinge¹⁾. Es bleibt nichts anderes übrig, als entweder alle Keimlinge mit abweichender Symmetrie Ebene zu entfernen, oder aber sich damit zu begnügen, dass die Mehrzahl der Keimlinge eines Satzes normal orientirt sind, und die abweichend orientirten gleichmässig unter die verschiedenen Gruppen zu vertheilen.

Hat man es mit kleinen und leicht keimenden Samen zu thun (wie die meisten *Panicen*, *Brassica Napus*), so kann man, um geeignetes Versuchsmaterial zu erlangen, auch ein einfacheres Verfahren einschlagen: man sät eine grosse Anzahl Samen in die Töpfe, und entfernt später alle die Keimlinge, welche aus irgend einem Grunde für den Versuch nicht geeignet sind, — was freilich den grössten Theil der Gesamtzahl ausmacht. In manchen Fällen ist es zweckmässig, die Töpfe zunächst eine Zeitlang einseitig zu beleuchten, bis sich die meisten Keimlinge ziemlich stark heliotropisch gekrümmt haben; man entfernt dann alle bis auf eine Anzahl ausgewählter, die bei gleicher Grösse sich auch ungefähr gleich stark dem Lichte zugeneigt haben, und hat so eine Garantie für annähernd gleiche Krümmungsfähigkeit der für den Versuch zu benutzenden Keimlinge; dies Verfahren habe ich bei den *Panicen*-Keimlingen oft angewandt.

§ 5. Beleuchtungsbedingungen. Bei allen Versuchen, soweit sie nicht im Dunkelzimmer angestellt wurden (abgesehen nur von einigen Vorversuchen), bediente ich mich heliotropischer Kammern aus mattschwarzem Carton, welche an der Vorderseite offen, an der Hinterseite mit einer lichtdicht schliessenden Thür versehen waren. Der grösste Theil der vorderen Oeffnung wurde noch mit mattschwarzem Carton verdeckt, so dass für den Eintritt des Lichts nur ein horizontaler Spalt von einigen *cm* Breite übrig blieb. Als Lichtquelle diente bei der grossen Mehrzahl der Versuche eine Argandlampe, welche unverriekt in einer Entfernung von 65 *cm* von den Vorderseiten der heliotropischen Kammern stand und deren Flamme eine constante Höhe hatte. Flamme, Spalt und Objecte befanden sich auf gleichem Niveau, die Objecte wurden also nur mit horizontal einfallendem Licht beleuchtet. Das Licht passirte eine grosse, Wasser enthaltende Cuvette mit parallelen, ca. 5 *cm* von einander entfernten Spiegelglaswänden. Bei den unten mitzutheilenden Versuchen gelangte, soweit nicht das Gegentheil bemerkt ist, durchgängig diese Art der Exposition zur Anwendung. Bezüglich der Aufstellung der Objecte sei noch folgendes erwähnt: Wenn

1) Diese Aenderung wird bewirkt durch Torsionen im Keimstengel; dass solche Torsionen stattfinden und sogar sehr stark sein können, zeigte mir namentlich deutlich ein Versuch mit etiolirten Keimlingen von *Lepidium sativum*, welche behufs Bestimmung der Wachstumsvertheilung mit Tuschmarken von 2 zu 2 *mm* versehen worden waren; im Laufe von 24 Stunden erfuhr die 10 *mm* lange markirte Region bei den meisten Hypocotylen eine ansehnliche Torsion (erkennbar an der Anordnung der ursprünglich eine verticale Reihe bildenden Tuschmarken), welche bei einigen Keimlingen fast 180° betrug.

nicht sämtliche in einem Topfe befindliche Objecte gerade und vertical standen, so wurde die Anstellung so gewählt, dass keines von ihnen im geringsten der Lichtquelle zugeneigt war; waren alle Objecte schon in einer bestimmten Richtung geneigt, so wurden sie so aufgestellt, dass die Neigung gerade von der Lichtquelle weg gerichtet war.

Bei den im Frühling und Sommer ausgeführten Versuchen diente meist anstatt der Gaslampe ein Ostfenster als Lichtquelle, im übrigen blieb die Versuchsanstellung die nämliche, abgesehen von der Ueberflüssigkeit der Cuvette mit Wasser. Je nach der herrschenden Lichtintensität standen die Objecte entweder dicht am Fenster oder bis zu 3 *m* davon entfernt; wo nicht anders gesagt, ist Beleuchtung mit hellem Tageslicht gemeint.

Während die Versuche mit Keimlingen stets im Laufe eines Tages zum Abschluss gebracht werden konnten, erwies sich bei den (meist mit Tageslicht ausgeführten) Versuchen mit Organen entwickelter Pflanzen eine vom Morgen resp. Nachmittag bis zum Abend dauernde Exposition mehrfach als für den erstrebten Zweck ungenügend. In solchen Fällen wurden die Pflanzen über Nacht an Ort und Stelle gelassen, so dass sie von Sonnenaufgang an nochmals mehrere Stunden lang einseitiger Beleuchtung ausgesetzt waren. In den Angaben über die Dauer der Exposition bei solchen Versuchen ist die Nachtzeit mit einbegriffen, so dass also die wirkliche Dauer der einseitigen Beleuchtung erheblich geringer ausfällt als die angegebene Stundenzahl.

Ueber die Versuche am Klinostaten, welche sämtlich im Dunkelmutter ausgeführt wurden, ist folgendes zu bemerken. Die für die Versuche bestimmten, sorgfältig ausgewählten Keimlinge waren in kleine Thonzellen mit feuchten Sägespänen gepflanzt, deren Oeffnung mit weitmaschigem Tüll verbunden wurde. An den vertical gestellten Deckel des Klinostatenkastens wurde eine Blechscheibe von 12 *cm* Radius angeschraubt, auf deren äusserer Fläche, in der Nähe des Randes, 5 radial gerichtete, federnde Blechhülsen zur Aufnahme der Thonzellen angelöthet waren; durch Verschieben der Thonzellen in ihren Hülsen konnte der Schwerpunkt der ganzen Vorrichtung centrirt werden. Die Keimlinge rotirten in verticaler Ebene, so wie die Zeiger einer Uhr mit vertikalem Zifferblatt, und waren somit der Einwirkung der Gravitation entzogen, während sie durch die in der Verlängerung der Umdrehungsachse befindliche Flamme einer Argandlampe continuirlich von einer und derselben Seite belichtet wurden.

Was die Temperaturverhältnisse anbetrifft, so herrschte in fast allen Versuchen gewöhnliche Zimmertemperatur (ca. 18°); bei den im Dunkelmutter ausgeführten Versuchen war die Temperatur meist höher, doch nicht über 23°. Diese ein für alle mal gemachte Bemerkung genügt, und in den speciellen Kapiteln werde ich die Temperatur, welche bei den einzelnen Versuchen herrschte, nicht weiter berücksichtigen.

§ 6. Verdunkelung der Spitze. Zur Verdunkelung der Spitze bei den sich allmählig zuschärfenden Cotyledonen der *Gramineen* dienten vornehmlich, nach dem Vorgange Darwin's, kleine aus Stanniol gefertigte Kappen: Stanniolstreifen von passender Breite wurden in mehrfacher Schicht um eine Stecknadel oder um Drahtstücke von der erforderlichen Dicke gewickelt und das eine Ende des entstehenden Röhrchens sorgfältig zugekniffen. Die Kappen wurden entweder etwas breiter gemacht als das zu bedeckende Object und einfach lose auf dessen Spitze aufgesetzt (so namentlich bei zarteren Objecten, wie die *Panicen*-Keimlinge), oder aber sie wurden ziemlich eng gewählt und mit einigem Druck auf die Spitze des Objects bis zu dem gewünschten, vorher durch einen Tuschstrich markirten Niveau aufgeschoben; die Kappen wurden in diesem Fall um einige *mm* länger genommen als die in sie eingeschlossene Spitze des Objects, um letzterer freien Raum zum Wachstum während des Versuches zu lassen (vergl. Fig. 11*b* auf S. 37). Das zweite Verfahren gewährleistete einen völlig dichten Anschluss des unteren Randes der Stanniolkappe an das Object, was sich jedoch als für den Zweck nicht wesentlich herausstellte. Die Stanniolkappen innen zu schwärzen, wie es Darwin that, ist ganz überflüssig.

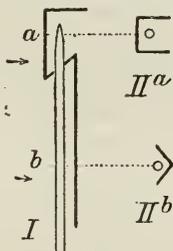


Fig. 1.

I. Schematischer Längsschnitt durch einen Keimling von *Avena sativa* mit aufgesetzter „Papierschürze“.

II*a* und II*b*. Querschnitte durch „Papierschürze“ und Keimling in den Niveaus *a* und *b* der Zeichnung I.

Ausserdem wurde noch eine aus mattschwarzem Papier gefertigte Vorrichtung benutzt, von der die Fig. 1 eine Vorstellung giebt. Sie bestand aus einem zweimal gebrochenen Papierstreifen, dessen kürzerer Obertheil mittelst Scheere und Leim in eine Art nur nach hinten offenes Kästchen verwandelt war; der herabhängende untere Theil, zunächst nur dazu bestimmt, die Vorrichtung im Gleichgewicht zu halten, war längsgefaltet, und um seitliche Verschiebung zu vermeiden, waren seine beiden Ränder am unteren Ende durch ein angeklebtes abgehendes Papierstreifchen verbunden. In dem kurzen, unter 45° geneigten Mittelstück wurde ein Loch eingestochen, gerade gross genug, um die ganze Vorrichtung (die ich kurz als „Papierschürze“ bezeichnen werde) mit etlicher Reibung einige *mm* weit auf die Spitze des Cotyledo aufzuschieben, wie Fig. 1¹ im Längsschnitt darstellt. Fiel horizontales Licht in der Richtung ein, welche in Fig. 1¹ durch Pfeile angedeutet ist, so war der ganze Untertheil des Cotyledo voll einseitig be-

leuchtet, dagegen die im Kästchen eingeschlossene Spitze völlig verdunkelt; durch das Loch im geneigten Mittelstück konnte Licht in das Kästchen um so weniger eindringen, als sich das Loch selber, wie ersichtlich, schon im Schatten befand.

Die Verschiedenheit meiner unten mitzutheilenden Ergebnisse über die Wirkung der Spitzenverdunkelung von den entsprechenden Resultaten eines so zuverlässigen Beobachters wie Darwin legt die Vermuthung nahe, ob die Differenzen nicht einfach daher rühren, dass in meinen Versuchen die Spitze der Keimlinge nicht vollständig genug verdunkelt war. Ich sah mich daher veranlasst diesen Punkt einer sehr aufmerksamen Beachtung zu unterziehen und kann versichern, dass in dieser Hinsicht meine Versuchsanstellung keine merklichen Fehlerquellen aufweist. Zunächst überzeugte ich mich von der vollkommenen Undurchlässigkeit des benutzten Stanniols und schwarzen Papiers für Licht. Die Prüfung geschah nicht nur direct mikroskopisch, sondern auch durch besondere physiologische Versuche. Keimlinge von *Avena sativa*, welche schon auf sehr schwache einseitige Belenchtung reagieren, wurden theils in mit einfacher Stanniolschicht umwickelte Glasröhren, theils in aus schwarzem Papier geklebte Röhren eingeschlossen, d. h. die Röhren wurden um die einzelnen Keimlinge herum mit ihrer Basis in die Erde des Topfes gesteckt, so dass sie vertical standen und dass von unten kein Licht eindringen konnte; die Röhren waren so breit, dass sie für eine sehr deutliche Krümmung der Keimlinge genügend Raum boten; sie endeten offen einige *cm* über der Spitze der Keimlinge. Die so verdunkelten Keimlinge wurden zusammen mit unverdunkelten Vergleichskeimlingen in der gewöhnlichen Weise exponirt. Wenn die Vergleichskeimlinge bereits sehr stark heliotropisch gekrümmt waren, erwiesen sich die verdunkelten Keimlinge stets als vollkommen gerade. Sicher ist also, dass Stanniol sowohl (selbst in einfacher Schicht) als auch schwarzes Papier nicht dasjenige Quantum Licht durchlassen, welches im Stande wäre während der üblichen Versuchsdauer eine merkliche heliotropische Wirkung bei einem der am meisten krümmungsfähigen Objecte hervorzurufen.

Es bleibt also nur die Möglichkeit, dass von unten her etwas Licht zu dem verdunkelten Theil der Keimlinge dringen könnte, da hier freilich ein absolut dichter Schluss kaum erzielbar ist. Dies wäre aber nur reflectirtes Licht, und da die Erde in den Töpfen fast schwarz war und das horizontal einfallende Licht deren Oberfläche nur eben streifen konnte, so darf man die Menge des nach oben reflectirten Lichts wohl als verschwindend klein ansehen; aber selbst wenn man dies bezweifeln wollte, so ist jedenfalls das Licht, welches auf diese Weise zum verdunkelten Theil des Keimlings gelangen könnte, nicht mehr einseitig, und man beachte, dass die Aufgabe unserer Verdunkelungsvorrichtungen auch dann erfüllt wäre, wenn dieselben zwar nicht alles Licht überhaupt, wohl aber einseitiges Licht völlig ausschliessen würden. Die letzten Zweifel endlich werden durch die in § 29 mitzutheilenden Versuche mit *Panicum* beseitigt, welche überzeugend darthun, dass selbst lose aufsitzende Stanniolkappen den Zutritt heliotropisch

wirksamen Lichts zu dem bedeckten Theil des Keimlings vollkommen ausschliessen.

Bei den Dicotylen-Keimlingen kommt es, wie gezeigt werden wird, nicht auf die Verdunkelung der Knospe, sondern auf die Verdunkelung der Spitze des Keimstengels an. Die für die *Gramineen*-Keimlinge verwandten Vorrichtungen sind hier nicht anwendbar, und die Verdunkelung musste mittelst eines Stanniolverbandes bewerkstelligt werden, welcher in folgender Weise angelegt wurde. Ein Stanniolstreifen von geeigneter Länge und Breite wurde um den Keimstengel gewickelt, so dass es ein enges mehrschichtiges Röhrechen bildete, und dieses Röhrechen wurde dann mittels Pincette vorsichtig bis an die äusserste Spitze des Keimstengels emporgeschoben (*v*, Fig. 2). Da die äusserste Spitze gewöhnlich etwas verdickt ist, so wurde häufig schon hierdurch allein ein festes Anschliessen des Stanniolröhrechens an dessen oberem Ende erzielt; war das nicht der Fall, so wurde das Röhrechen am Ende, oder auch der ganzen Länge nach, mit der Pincette bis zu allseitig festem Anschliessen eingeknickt. Ein solcher Stanniolverband ist freilich ein bedeutend weniger zuverlässiges Verdunkelungsmittel als die bisher besprochenen; seine Mängel, die sich daraus ergebenden Fehler und deren möglicher Betrag können aber erst an anderer Stelle erörtert werden. Ausser dem Stanniolverband und zuweilen gleichzeitig mit ihm, wie in Fig. 2 dargestellt, kamen ferner Stanniolkappen zur Verwendung, von solcher Breite, dass sie eben auf die Knospe aufgeschoben werden konnten, und von solcher Länge, dass sie ausser der Knospe noch einige *mm* des Keimstengels verdunkelten (*k*, Fig. 2).

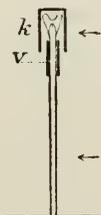


Fig. 2.

Ein Keimling von *Brassica Napus* mit Stanniolröhrechen (Verband) *v* und Stanniolkappe *k*, im schematischen Längsschnitt. Der Keimling ist zum Licht normal orientirt und von der Vorderseite gesehen. Der Einfachheit halber sind die Cotyledonen bereits aufgerichtet dargestellt.

§ 7. Verdunkelung des Untertheils. Bei den Versuchen über Fortpflanzung des heliotropischen Reizes bei Keimlingen benutzte ich zur Verdunkelung des Untertheils (d. i. des ganzen Keimlings mit Ausnahme einer mehr oder weniger kurzen Spitze) 3 verschiedene Verfahren.

1) Papierschrützen. Die nämliche Vorrichtung, welche in Fig. 1 abgebildet ist, kann auch dazu dienen den Untertheil des Keimlings zu verdunkeln, während die Spitze beleuchtet wird: man braucht die Keimlinge nur anders aufzustellen, so dass in Fig. 1, bei gleicher Stellung der Schürze, das Licht nicht von links, sondern von rechts einfällt. Bis an den Boden

dürfen die Schürzen allerdings nicht reichen, weil sie sonst der Krümmung des Untertheils ein Hinderniss bieten würden; um daher auch die äusserste Basis der Keimlinge vor dem Licht zu schützen, wurde der die Keimlinge enthaltende Topf von aussen mit einem Streifen schwarzen Papiers umwickelt, welcher 1—2 *cm* über dessen Rand vorragte. — Für Dicotylen-Keimlinge, auf welche sich diese Art Papierschürze nicht aufsetzen lässt, verwandte ich eine andere einfachere Form, welche aus Fig. 3 ersichtlich wird; das Loch, durch das der Keimstengel ging, wurde so eng gemacht, dass die Schürze sehr fest sass, und es geschah nie, selbst nicht bei Rotation am Klinostat, dass eine solche Schürze sich während des Versuchs verschob. — Die erste Form der Papierschürze ermöglicht einen sehr vollkommenen Lichtabschluss, und die zweite Form trotz ihrer Einfachheit desgleichen; die letztere hat jedoch den Nachtheil, dass, wie wir noch sehen werden, der Druck der scharfen Papierränder nicht ohne schädlichen Einfluss auf die Keimlinge ist.

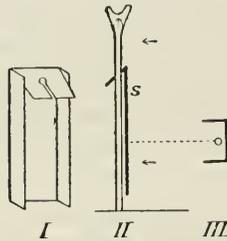


Fig. 3.

- I. Die für Dicotylen-Keimlinge gebrauchte Form der „Papierschürze“, schräg von hinten betrachtet.
- II. Ein Keimling von *Brassica Napus* mit aufgesetzter „Papierschürze“ *s*, im schematischen Längsschnitt.
- III. Desgleichen im Querschnitt.

2) Papierröhren mit Deckel. Aus mattschwarzem Papier geklebte Röhren von quadratischem Querschnitt, 1 *cm* breit und von verschiedener Höhe, wurden um die einzelnen Keimlinge mit dem einen Ende in die Erde gesteckt und noch rings etwas mit Erde umschüttet; zu jeder Röhre gehörte ein schwarzer Papierdeckel von 18 *mm* Länge und 13 *mm* Breite und mit 6 *mm* breitem übergreifendem Rande; mittelst eines engen eingestochenen Loches wurde der Deckel auf die aus der Papierröhre hervorragende Spitze

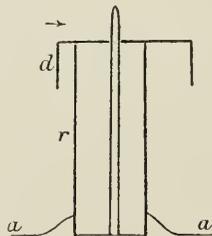


Fig. 4.

Papierröhre *r* mit Deckel *d*, mit eingeschlossenem Keimling von *Avena sativa*, im schematischen Längsschnitt. *aa* Bodenoberfläche.

der *Gramineen*-Keimlinge aufgesetzt, wie die Fig. 4 zeigt. Wie man aus der Figur ersieht, bietet das Papierrohr genügenden Raum für eine recht bedeutende Krümmung des eingeschlossenen Theiles des Keimlings; bei seiner Krümmung verschiebt der Keimling den Deckel mit sich nach vorn (in der Figur nach links); der Deckel gleitet leicht und ohne besondere Reibung auf dem Rande der Röhre. Zur Verwendung mit *Dicotylen*-Keimlingen bedurfte es nur einer geringen Modification des Deckels: der übergreifende Rand blieb auf der Hinterseite fort, und anstatt des Loches wurde ein von hinten bis etwa zur Mitte des Deckels reichender Längseinschnitt angebracht von gerade genügender Breite, um durch denselben den Keimstengel in den Deckel bequem einführen zu können. Der Deckel wurde von vorn auf die Röhre aufgeschoben, bis zur Berührung des Keimstengels mit dem Vorderende des Ausschnittes; sobald sich der Keimstengel zu krümmen begann, presste er sich natürlich fest an den Vorderrand des Ausschnittes an und schob dann bei weiterer Krümmung den Deckel vor sich her. — Bevor ich diese Vorrichtung in Verwendung brachte, überzeugte ich mich durch besondere Controllversuche, ob bei solcher Versuchsanstellung Druck und Reibung keinen störenden Einfluss auf die Keimlinge haben. Ich brachte in der Vorderseite der Röhre und des Deckelrandes einen breiten Ausschnitt an, so dass die eingeschlossenen Keimlinge zwar in ihrer ganzen Länge beleuchtet waren, aber doch denselben mechanischen Einwirkungen von Seiten der Vorrichtung ausgesetzt waren wie bei den eigentlichen Versuchen: die Krümmungsfähigkeit zeigte sich unter solchen Umständen ganz normal; nur *Vicia sativa* machte eine Ausnahme.

Was die Zuverlässigkeit der Verdunkelung des Untertheils der Keimlinge anbetrifft, so ist dieselbe keine unbedingte, da durch die zwischen Vorderseite des Keimlings und Deckel nothwendig bleibenden kleinen Zwischenräume wohl etwas Licht eindringen kann; doch ist die Menge desselben bei streng horizontalem Lichteinfall jedenfalls sehr gering, und eine etwaige heliotropische Wirkung dürfte sich nur sehr wenig unter die Lichtgrenze (d. i. die Grenze des beleuchteten und verdunkelten Theiles des Keimlings) erstrecken.

3) Verdunkelung mittels Erde. Die Keimlinge wurden in Töpfe gepflanzt, die nur soweit mit feuchter Erde gefüllt waren, dass deren Oberfläche sich ca. $1\frac{1}{2}$ —2 cm unter dem Topfrande befand. Hatten die Spitzen der Keimlinge das Niveau des Topfrandes erreicht oder etwas überschritten, so wurde der Topf bis etwa zum Rande mit sehr fein gesiebter, dunkler Gartenerde gefüllt, welche die ganzen Keimlinge bis auf eine mehr oder weniger kurze Spitze verdunkelte. Um der Krümmung des unterirdischen Theiles des Keimlings möglichst wenig mechanischen Widerstand zu bieten, wurde die Erde in völlig lufttrockenem Zustande verwandt. Es sei hier gleich bemerkt, dass selbst bei anscheinend zarten Pflanzentheilen die Kraft, mit der sich der unterirdische Theil heliotropisch zu krümmen strebt, oft so beträchtlich ist, dass der Widerstand nicht bloß trockener, sondern auch feuchter und ziemlich compacter Erde fast vollständig überwunden wird;

alsdann schiebt der sich krümmende Pflanzentheil die Erde vor sich her, sie etwas aufhäufend, und lässt hinter sich in feuchter Erde eine scharf begrenzte enge Furche, in trockener Erde ein breiteres aber flaches Grübchen zurück; an diesen Zeichen kann man schon äusserlich erkennen, dass eine unterirdische Krümmung stattgefunden hat. In anderen Fällen kann freilich der Widerstand der Erde nur zum kleinen Theil oder auch gar nicht überwunden werden, alsdann stellt sich aber in dem an der Krümmung gewaltsam verhinderten Organtheil eine Spannung ein, welche sich alsbald ausgleicht und in die entsprechende Krümmung umsetzt, sobald durch Wegschütten der Erde oder durch Ausgraben der mechanische Widerstand beseitigt wird. — Der Aufenthalt in trockener Erde kann durch seine austrocknende Wirkung zartere Pflanzentheile schädigen, was auch in einigen Fällen thatsächlich beobachtet wurde; bei der Mehrzahl der untersuchten Objecte machten sich jedoch nachtheilige Folgen nicht in bemerkbarem Grade geltend. Immerhin möchte ich es künftig für empfehlenswerther halten, die Erde in ziemlich feuchtem Zustande anzuwenden.

Die Lichtdurchlässigkeit der zur Verdunkelung benutzten trockenen Erde wurde einer besonderen Prüfung unterzogen. In hier nicht näher zu beschreibender Weise stellte ich mir eine einfache Vorrichtung zusammen, bestehend aus einem innen und aussen mit mattschwarzem Papier ausgekleideten weiten Glasrohr, an dessen einem Ende sich eine unverrückbare Schicht der Erde befand; die Vorrichtung konnte so an's Auge angelegt werden, dass zu diesem ausschliesslich durch die zu prüfende Erdschicht eindringendes Licht gelangen konnte, wodurch das Auge für die geringste Spur durchgehenden Lichts überaus empfindlich gemacht wurde. Die Vorrichtung wurde gegen eine helle Gasflamme gerichtet, — dieselbe, welche als Lichtquelle bei meinen Versuchen diente. Es ergab sich, dass bei einer Schichtdicke von 1 *mm* die Erde noch an ziemlich vielen Punkten Licht durchliess; durch eine 1½ *mm* dicke Schicht drang das Licht nur noch an ganz vereinzelten, sehr kleinen Punkten und eine 2—2½ *mm* dicke Schicht liess absolut kein Licht mehr durch. Wurde dieselbe Vorrichtung ohne die schwarzen Papierhüllen verwandt, so erschien schon eine 1 *mm* dicke Erdschicht ganz undurchlässig. — Meiner Meinung nach dürfte die Lichtmenge, welche durch eine 1½ *mm* dicke Schicht dringt, kaum eine merkliche heliotropische Wirkung selbst auf sehr empfindliche Objecte haben. Dann ist noch in Betracht zu ziehen, dass in den Versuchen die horizontal einfallenden Lichtstrahlen die Oberfläche der Erde nur streiften, somit in das Innere derselben unvergleichlich weniger Licht eindringen konnte als bei der Prüfung der Durchlässigkeit, wo die Erdschicht senkrecht gegen die Lichtstrahlen gerichtet war. Fügt man noch hinzu, dass der Keimling schon beim ersten Beginn der Krümmung sich fest an die Erde anpresst, gröbere Zwischenräume zwischen seiner Vorderseite und der Erde also ausgeschlossen sind, so wird man zugeben müssen, dass der Lichtabschluss schon in sehr geringer Tiefe unter der Erdoberfläche ein vollständiger ist. In der That

zeigten z. B. *Gramineen*-Keimlinge, die ganz verschüttet waren, aber mit ihrer (ganz besonders empfindlichen) Spitze bis dicht an die Oberfläche der Erde reichten, nie eine Spur von heliotropischer Krümmung, welche sich indessen sehr bald einzustellen begann, sobald die Spitze auch nur um einen Bruchtheil eines Millimeters über die verdunkelnde Erde hervortrat. Uebrigens wurde der vollen Sicherheit halber, sowohl bei dieser als auch bei den anderen Versuchsanstellungen, einer nur wenige *mm* unter die Lichtgrenze hinabreichenden Krümmung keine Beweiskraft zugeschrieben, und nur solche Fälle wurden in Betracht gezogen, wo sich eine deutliche Krümmung wenigstens 5 *mm* unter die Lichtgrenze hinab erstreckte; die Lichtgrenze wurde vor Entfernung der verdunkelnden Vorrichtung resp. vor Wegschütten der Erde an jedem einzelnen Object durch einen Tuschstrich markirt.

Da jede der drei beschriebenen Methoden ihre Vorzüge und ihre Mängel oder praktischen Unbequemlichkeiten hat, so gab ich keiner unbedingt den Vorzug, sondern wandte meist alle gleichmässig an und controllirte die eine durch die anderen; bei günstigen (d. i. gegen Druck nicht empfindlichen) Objecten erwiesen sie sich in der Praxis alle als gleich gut.

Bei Versuchen mit Organen entwickelter Pflanzen wurde nur das Verschütten mit Erde als Verdunkelungsmittel angewandt. Die in kleinen Töpfen cultivirten Pflanzen wurden in hohe Glascylinder oder in grössere, schmale Töpfe von gerade passender Höhe gestellt und bis zum gewünschten Niveau mit Erde verschüttet. Befand sich die Pflanze in einem grossen Topf, so wurde, eventuell nach Entfernung störender Blätter, um sie herum ein Stück genügend weites Glasrohr oder ein Becherglas mit ausgeschlagenem Boden in die Topferde gesteckt und in dieses die verdunkelnde Erde geschüttet. In einigen Fällen endlich war ich genöthigt mit abgeschnittenen Pflanzentheilen zu operiren; dieselben wurden an der Basis abgeschnitten, sofort in Wasser gestellt, unter Wasser wurde noch ein einige *cm* langes Stück der Basis abgeschnitten und, falls die Objecte nicht sofort zur Verwendung kamen, unmittelbar vor dem Versuch nochmals eine frische Schnittfläche gemacht. Für den Versuch wurden die Objecte mit der Basis mittelst Watte in kleinen mit Wasser gefüllten Fläschchen befestigt und mit diesen wurde so verfahren, wie oben für kleine Töpfe angegeben.

§ 8. Messung der Neigung. Als Mass der heliotropischen Krümmungsfähigkeit benutzte ich die Neigung des sich geradestreckenden oberen Theils der gekrümmten Organe, d. i. die Abweichung desselben von der Verticalen in der Richtung nach der Lichtquelle zu (inwiefern und unter welchen Bedingungen die Grösse der Neigung als Mass der Krümmungsfähigkeit zulässig ist, wird in § 67 erörtert werden). Zur Messung der Neigung dienten kleine Cartonquadranten mit von 5° zu 5° aufgetragenen Radien. Der Cartonquadrant wurde dem zu messenden Object in dessen Krümmungsebene so angelegt, dass der eine Rand des ersteren der Oberfläche der Erde im Topf parallel war und dass der geradegestreckte Obertheil des

Objects mit einem der Radien ganz oder nahezu zusammenfiel. Dieses Verfahren ist zwar nicht sehr genau, indem Fehler von $\pm 5''$ wohl möglich sind; dafür gestattet es aber eine schnelle Messung zahlreicher Objecte, worauf es vor allen Dingen ankam. Da ich immer nur die Mittelwerthe aus mehreren Messungen mit einander verglich, so wurden die den einzelnen Messungen anhaftenden Fehler mehr oder weniger ausgeglichen. Sicherheits halber vernachlässigte ich übrigens bei der Beurtheilung der Versuchsergebnisse solche Differenzen der Mittelwerthe, welche $5''$ nicht übersteigen, als möglicherweise auf Messungsfehlern beruhend. In der grossen Mehrzahl der Fälle hatte ich es mit recht bedeutenden Differenzen der Mittelwerthe zu thun, so dass selbst ein volle $5''$ betragender Fehler an dem Resultat so gut wie nichts ändern würde.

Endlich seien noch einige Worte über die Anfertigung der Zeichnungen vorausgeschickt. Abgesehen von einigen, ausdrücklich als schematisch bezeichneten Figuren ist die Form der gekrümmten Organe nach der Natur gezeichnet. Meist wurde das betreffende Object sofort nach Schluss des Versuches an seiner Basis abgeschnitten, nach Entfernung störender und für den Zweck des Versuchs gleichgiltiger Organe (Blätter, Endknospe, Lamina) auf weissen Carton gelegt, und der concave Contour mit scharfem Bleistift genau nachgezeichnet. Konnte das Object nicht abgeschnitten werden, weil es noch ferner verwandt werden sollte, so wurde an dasselbe ein passendes Stück steifen Cartons angelegt und auf diesem der concave Contour mit Bleistift skizzirt; da die so erhaltene Zeichnung meist nicht genau war, so wurde sie so lange corrigirt, bis bei nochmaligem Anlegen Zeichnung und Contour des Objects vollkommen zusammenfielen. In beiden Fällen kann ich für die Naturgetreue des concaven Contours garantiren, während der convexe Contour aus freier Hand, nur der Anschaulichkeit halber hinzugefügt wurde und somit die Dicke der Objecte nur annähernd richtig wiedergegeben ist.

Wo nicht das Gegentheil angegeben, sind die Objecte in ihrer ganzen Länge und in natürlicher Grösse gezeichnet. Die Richtung der Lichtstrahlen ist in einigen Zeichnungen durch Pfeile angedeutet, — wo dies nicht der Fall ist, hat man sich das Licht stets in horizontaler Richtung von rechts einfallend zu denken. — Die ausgezogene horizontale Linie bezeichnet überall die Erdoberfläche, zwei kurze Querstriche resp. eine punktirte Linie bezeichnen die Lichtgrenze (d. i., je nach der Art des Versuches, den die Zeichnung illustriert, entweder die Grenze zwischen verdunkelter Spitze und beleuchtetem Untertheil, oder umgekehrt zwischen beleuchteter Spitze und verdunkeltem Untertheil, oder zwischen den von zwei entgegengesetzten Seiten beleuchteten Theilen des Organs, oder endlich zwischen der einseitig beleuchteten Spitze und dem von zwei Seiten beleuchteten Untertheil).

III. Versuche mit Keimlingen von Gramineen (ausser Paniceen).

A. Bau und Eigenschaften des Cotyledo.

§ 9. Als Untersuchungsobjecte dienten *Avena sativa* und *Phalaris canariensis*, vornehmlich erstere; beide stimmen, wie gleich erwähnt sein mag, in allen wesentlichen Punkten vollkommen überein. Einige andere Gramineen, mit denen nur wenige Versuche gemacht wurden, sollen erst am Schluss des Kapitels besprochen werden.

Bei der Keimung der Gramineen-Samen treten zunächst die Würzelchen hervor, dann ein Blattorgan von der Form einer ungefähr cylindrischen geschlossenen Scheide, welches ich als Cotyledo ¹⁾ bezeichne, und dann erst das erste normale flache Laubblatt, welches anfänglich in längsgerolltem Zustande im Cotyledo eingeschlossen ist. Der Cotyledo ist es, mit dem wir es im Folgenden zu thun haben werden, und es ist erforderlich sich mit seinem anatomischen Bau und seinen physiologischen Eigenschaften zunächst etwas näher bekannt zu machen.

Der Cotyledo ist im etiolirten Zustande bei *Avena* farblos, bei *Phalaris* mit Ausnahme der farblosen äussersten Spitze roth gefärbt; letzteres hat seine Ursache darin, dass in zahlreichen longitudinalen Zellreihen der Zellsaft intensiv roth ist. Am Licht bildet sich im Cotyledo, namentlich in der Nachbarschaft der Leitstränge, zwar etwas Chlorophyll, aber in so geringer Menge, dass es makroskopisch kaum bemerklich wird; bei *Avena* scheint der Cotyledo freilich am Licht grün zu sein, doch ist es nur die grüne Farbe des eingeschlossenen Laubblattes, welche durchscheint. (Das Laubblatt ist im etiolirten Zustand intensiv gelb und ergrünt am Licht sehr schnell.)

Abgesehen von einer kurzen Spitzenregion hat der Cotyledo bei *Avena* äusserlich die Form eines fast genauen Cylinders von etwa 1—1½ mm Durchmesser. Der Querschnitt zeigt jedoch, dass er nicht radiär, sondern bilateral und sogar etwas dorsiventral gebaut ist. Symmetrie-Ebene ist diejenige Ebene, welche gleichzeitig den Samen und den Cotyledo längs halbt; die dem Samen zugekehrte Seite des Cotyledo bezeichne ich als die dorsale, die gegenüberliegende als die ventrale. Der Querschnitt des Cotyledo bildet

¹⁾ Ich beabsichtige hiermit nicht zu der morphologischen Frage Stellung zu nehmen, was eigentlich bei den Gramineen als Cotyledo zu deuten ist; nur der Einfachheit und Kürze halber bezeichne ich so das erwähnte scheidenförmige Blattorgan, worin ich dem Beispiel Darwin's folge. Dieses Organ unterscheidet sich übrigens demmassen von allen folgenden Blättern durch seine Farbe, Form, seinen Bau und seine Eigenschaften, dass es jedenfalls mit ihnen nicht zusammengeworfen werden darf und einen besonderen Namen verdient.

einen Ring von ringsum ungleicher Dicke (Fig. 5). An den Flanken ll ist er, mit Einschluss der beiden Epidermen, 6—8 Zellschichten dick; hier,

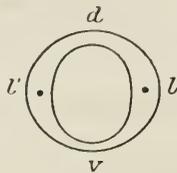


Fig. 5.

Schematischer Querschnitt durch den Cotyledon von *Avena sativa*, schwach vergrößert. d Dorsalseite, v Ventralseite, ll Flanken mit den eingeschlossenen Leitsträngen.

also in einer zu der Symmetrie-Ebene senkrechten Ebene, liegen zwei Leitstränge, welche sich gerade und ohne jegliche Anastomosen von der Basis bis nahe unter die Spitze des Cotyledon hinziehen, wo sie blind endigen. An der Dorsalseite d ist der Ring merklich dünner, was daher rührt, dass hier der Durchmesser der Zellen kleiner ist als an den Flanken. An der Ventralseite v endlich ist der Ring fast doppelt so dünn wie bei d ; hier ist nicht nur der Durchmesser der Zellen noch kleiner, sondern auch die Zahl der Zellschichten ist verringert und beträgt nur 4—5. Diese dünne Stelle des Ringes bei v ist der Querschnitt eines dünnen Streifens, der sich an der Ventralseite des Cotyledon hinzieht und auch makroskopisch dadurch erkennbar ist, dass hier die Farbe des eingeschlossenen Laubblattes stärker als anderswo durchschimmert. — Alles dies gilt auch für den Cotyledon von *Phalaris*, welcher sich nur dadurch unterscheidet, dass er nur etwa $\frac{3}{4}$ so dick ist wie bei *Avena* und nicht cylindrisch, sondern in Richtung der Symmetrie-Ebene deutlich abgeplattet ist. — Weitere anatomische Details sind für unseren Zweck belanglos; allenfalls sei noch bemerkt, dass sich unmittelbar unter der Spitze des Cotyledon, über den Enden der Leitstränge einige grosse Wasser-Spaltöffnungen befinden, aus denen im Dunkeln, und bei herabgedrückter Transpiration auch am Licht, reichlich Wasser ausgeschieden wird.

In einer etwa 2 mm langen Gipfelregion ändert sich allmähig die Form des Cotyledon: je näher der Spitze, desto mehr wird sein Querschnitt zusammengedrückt, da der Cotyledon sich in Richtung der Symmetrie-Ebene rapider nach oben verschmälert als in der darauf senkrechten Richtung. Dementsprechend ist die Spitze selbst nicht conisch, sondern stumpf-messertförmig, so dass in verschiedenen Richtungen durch dieselbe geführte mediane Längsschnitte verschiedene Bilder ergeben würden (Fig. 6). — Die äusserste abgerundete Spitze besteht aus sehr kleinzelligem, farblosem Dauergewebe. Unmittelbar unter ihr, am oberen Ende des dünnen Streifens auf der Ventralseite des Cotyledon, bildet sich zuletzt ein etwa $1\frac{1}{2}$ mm langer Längsriss, durch den die Spitze des sich streckenden Laubblattes hervortritt; dabei wird die Spitze des Cotyledon ein wenig nach der Dorsalseite zurückgebogen.

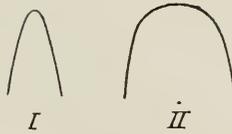


Fig. 6.

Ungefäherer äusserer Umriss der Spitze des Cotyledo von *Avena sativa* im schwach vergrösserten Längsschnitt.

I. Längsschnitt in der Symmetrie-Ebene.

II. Längsschnitt senkrecht zur Symmetrie-Ebene.

§ 10. Wann die Durchbrechung des Cotyledo durch das Laubblatt erfolgt, das hängt von dem Verhältniss der beiderseitigen Wachstumsgeschwindigkeiten ab. Anfangs wachsen beide Organe gleich schnell, oder das Laubblatt wächst etwas langsamer, so dass der Obertheil des Cotyledo in einer Ausdehnung von einem bis mehreren *mm* leer bleibt; ausnahmsweise kann anfänglich das Laubblatt dermassen im Wachstum zurückbleiben, dass der ganze oberirdische Theil des Cotyledo leer bleibt. Dann aber beginnt die Wachstumsintensität des Cotyledo zu sinken, während diejenige des Laubblattes steigt; in Folge dessen füllt das Laubblatt zunächst die Höhlung des Cotyledo vollständig aus, übt auf ihn einen schnell steigenden Druck aus und durchbricht ihn schliesslich am Ort geringster Festigkeit. Nach der Durchbrechung fährt der Cotyledo zwar noch eine Zeitlang zu wachsen fort, jedoch mit erheblich verminderter Schnelligkeit; in der Nähe der Durchbruchsstelle beginnt er nach einiger Zeit merklich zu schrumpfen.

Das Licht hat auf das Wachstum des Laubblattes, wenigstens in der ersten Zeit, keinen ohne weiteres bemerkbaren Einfluss; hingegen wird beim Cotyledo durch Beleuchtung nicht bloss die Wachstumsgeschwindigkeit auffallend verlangsamt, sondern auch die Dauer der Wachstumsperiode erheblich verkürzt. Wird eine Cultur am Licht gehalten, so erreicht der Cotyledo nur eine Länge von 1—2 *cm* und wird oft schon am ersten Tage nach seinem Hervortreten über die Erde durchbrochen. In constanter Dunkelheit hingegen dauert das intensive Wachstum mehrere Tage an, und der Cotyledo erreicht eine Höhe von 6 *cm* über der Erdoberfläche oder selbst noch etwas mehr, bevor er durchbrochen wird. In diesen Bedingungen kommt nicht selten (namentlich bei *Phalaris*) auch das Hypocotyl zur Entwicklung und erreicht eine Länge bis zu 1½ *cm*; selbst eine nur zeitweilige Beleuchtung scheint seine Streckung ganz zu hemmen.

Hier sei auch der unregelmässigen, aber oft sehr bedeutenden Circumnutationen gedacht, welche die Cotyledonen der in Rede stehenden Gräser bei lebhaftem Wachstum im Dunkeln ausführen; ich habe dieselben bei *Avena* mehrmals näher verfolgt und constatirt, dass die Spitze eines einige *cm* hohen Cotyledo zeitweilig im Laufe einer Stunde einen Weg von 1 *cm* (ohne Richtungsänderung) zurücklegen kann. Dieses Circumnutiren

hat zur Folge, dass bei Cultur im Dunkeln nur selten ein Keimling vollkommen gerade und senkrecht steht, meist findet man sie vielmehr leicht gekrümmt und nach verschiedenen Richtungen von der Verticale abweichend. Bei *Phalaris* findet man sogar sehr häufig die für den Experimentator sehr unliebsame Eigenschaft, dass sich die Keimlinge in constanter Dunkelheit geradezu horizontal niederlegen und nur im Obertheil mehr oder weniger geotropisch aufwärts krümmen; an der zum Niederlegen führenden starken autonomen Krümmung ist wesentlich das Hypoecotyl betheiligt, welches überhaupt weder geotropisch noch heliotropisch empfindlich zu sein scheint. Dass die Tendenz zu solehem Niederlegen bei *Avena* nicht bemerklich ist, macht sie zu einem für heliotropische Versuche entschieden günstigeren Object.

Die Vertheilung der Wachstumsintensität in den Cotyledonen, deren Kenntniss für unsere Zwecke von Wichtigkeit ist, ändert sich mit dem Alter. In jungen Cotyledonen von nicht über $1\frac{1}{2}$ cm Höhe (über der Erdoberfläche und in völlig etiolirtem Zustande, was auch im Folgenden bei Grössenangaben stets gemeint ist) ist dieselbe rein basipetal. Bald aber verlangsamt sich das Wachstum der Basis, und es bildet sich eine Region maximalen Wachstums aus, welche sich schnell der Spitze nähert: in circa 2 cm hohen Cotyledonen finden wir das Maximum 6—10 mm unter der Spitze; weiterhin bleibt dann dessen Lage in Bezug auf die Spitze unverändert. Das Wachstum der Basalregion fährt fort allmählig abzunehmen, doch erlischt es erst spät, so dass häufig selbst alte, schon durchbrochene Cotyledonen noch bis zur Erdoberfläche hinab im Wachstum begriffen sind. Zur näheren Erläuterung der Wachstumsvertheilung in verschiedenen alten Cotyledonen führe ich die folgende, auf *Avena* bezügliche Tabelle an.

Auf allen Keimlingen waren, von der Spitze anfangend, 3 mm lange Querzonen markirt; der Zuwachs ist in Procenten der ursprünglichen Zonenlänge angegeben, das Maximum durch fetten Druck hervorgehoben. Das Wachstum fand im Dunkeln statt.

Zonen.	Cotyledo 12—15 mm hoch.					Cotyledo 18—21 mm hoch.				Cotyledo 24 mm hoch.			
	Zuwachs in 21½ St.					Zuwachs in 24 St.				Zuwachs in 24 St.			
	1	2	3	4	Mittel	1	2	3	Mittel.	1	2	3	Mittel.
I	60	15	30	60	41	30	33	20	28	70	27	17	28
II	120	50	105	100	94	70	77	67	71	67	70	70	69
III	120	70	110	120	105	83	97	100	93	73	87	93	84
IV	120	95	130	120	116	70	93	100	88	73	90	83	82
V						70	90	77	79	63	67	67	66
VI							67	50	63	50	60	67	59
VII										37	33	43	38

Diese Tabelle mag zugleich als Beispiel dafür dienen, wie erheblich die individuellen Differenzen der Wachstumsintensität in einem Satz von Keimlingen gleichen Alters und gleicher Grösse sich gestalten können.

Es fällt auf, dass die Wachstumsintensität von der Spitze an bis zum Maximum rapid zunimmt und dann (bei älteren Keimlingen) weit allmählicher fällt. Beachtenswerth ist namentlich das relativ sehr geringe Wachstum der Zone I. Suchen wir durch Markiren von nur $1\frac{1}{2}$ mm langen Zonen¹⁾ noch genaueren Aufschluss über die Wachstumsvertheilung im oberen Theil der Cotyledonen zu gewinnen, so finden wir in der ersten Zone ein noch geringeres Wachstum, ein nicht viel stärkeres in der zweiten, und von da an eine rapide Zunahme bis zum Maximum. Nach der Spitze zu nimmt also die Wachstumsintensität offenbar ständig ab, und die äusserste, aus kleinzelligem Gewebe bestehende Spitze dürfte wohl gar nicht wachsen. Mit zunehmendem Alter des Cotyledo fällt zwar die Wachstumsintensität in allen seinen Theilen, am bedeutendsten ist aber die Abnahme in der Spitzenregion, und die erste $1\frac{1}{2}$ mm lange Zone zeigt bald, zu einer Zeit wo die übrigen Theile noch recht kräftig wachsen, keinen in 24 Stunden nachweisbaren Zuwachs mehr; — sie stellt also wohl sicher ihr Wachstum völlig ein. Diese Thatsachen hebe ich besonders hervor; sie sind von grossem Interesse, da, wie weiter gezeigt werden wird, gerade die Spitze des Cotyledo sich durch besonders starke heliotropische Empfindlichkeit auszeichnet.

§ 11. Heliotropisch (und auch geotropisch) ist nur der Cotyledo, das eingeschlossene Laubblatt wird von ihm nur rein passiv mitgekrümmt. Dies folgt erstens daraus, dass das Laubblatt nach seinem Hervortreten, trotz intensiven Wachstums, keinen Heliotropismus zeigt, und zweitens daraus, dass die mitunter vorkommenden ganz leeren Cotyledonen sich gerade so krümmen wie normal gewachsene Keimlinge.

Die Krümmungsfähigkeit junger, bis 3 cm hoher Cotyledonen ist eine sehr bedeutende: bei *Phalaris* ist dieselbe noch etwas grösser als bei *Avena*, was sich durch den geringeren Durchmesser des Cotyledo bei ersterer erklärt. Mit sinkender Wachstumsintensität des Cotyledo vermindert sich auch dessen Krümmungsfähigkeit, doch fällt sie zunächst nur langsam, so dass man wenigstens bei *Avena* auch mit älteren Keimlingen noch sehr gut experimentiren kann, so lange der Cotyledo noch nicht durchbrochen ist; nach der Durchbrechung fällt die Krümmungsfähigkeit rapid, daher

¹⁾ Da ich häufig gekrümmte Organe zu messen hatte, so bedurfte ich eines biegsamen Massstabes. Nun sind aber die käuflichen, auf Papier gedruckten Millimetermassstäbe viel zu ungenau; ich ersetzte sie mit Vortheil durch gebrauchtes Thermographenpapier (vom Richard'schen Thermograph), welches ich in schmale Querstreifen schnitt; solche improvisirte Massstäbe, die meist leicht zu beschaffen sein dürften, kann ich zum Auftragen und Messen von Zonen auf nicht sehr langen Strecken sehr empfehlen, denn die Linien des Thermographenpapiers sind fein, scharf, und ihre Abstände sind genau gleich. In dem von mir in Leipzig benutzten Papier (nicht hingegen in dem in Kazan gebräuchlichen) sind die Abstände genau = $1\frac{1}{2}$ mm, daher die Länge der von mir aufgetragenen Zonen stets Mehrfache von $1\frac{1}{2}$ mm beträgt.

Keimlinge mit bereits hervortretendem Lanblatt für meine Zwecke unbrauchbar sind. *Phalaris* verhält sich in dieser Hinsicht weniger gleichmässig, es geschieht hier nicht selten, dass ganze Sätze von noch nicht durchbrochenen, anscheinend normalen Keimlingen sich auffallend schwach krümmen; ein zweiter Grund, welcher *Phalaris* zu einem weniger günstigen Object als *Avena* macht.

Trotz seiner deutlich dorsiventralen Structur verhält sich der Cotyledo physiologisch wie ein radiäres Organ; wenigstens beobachtete ich keine merklichen Differenzen der Krümmungsfähigkeit in Abhängigkeit davon, welche Seite des Cotyledo der Lichtquelle zugekehrt war.

Der Verlauf der heliotropischen Krümmung ist folgender:

Die erste schwache Krümmung macht sich nach $\frac{3}{4}$ bis $1\frac{1}{2}$ Stunden nach Beginn der Exposition in der Spitzenregion des Cotyledo bemerklich (Fig. 7, *b*). Dann erstreckt sich die gleichzeitig stärker werdende Krümmung

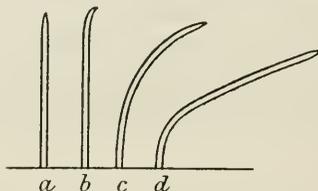


Fig. 7.

Verlauf der heliotropischen Krümmung des Cotyledo von *Avena sativa*.

a vor Beginn der Exposition, *b* nach $1\frac{1}{2}$, *c* nach $3\frac{1}{2}$, *d* nach $7\frac{1}{2}$ Stunden.

allmählig tiefer, und nach 2—3 Stunden ist der Cotyledo bereits in fast der ganzen Länge gekrümmt (Fig. 7, *c*); in der Mitte ist die Krümmung am stärksten, nach oben und unten nimmt sie allmählig ab. In dem Masse wie die Neigung der Spitze zunimmt, streckt dieselbe sich mehr und mehr gerade, und je tiefer hinab am Cotyledo die Krümmung sich erstreckt, desto länger wird der sich geradestreckende Obertheil. So rückt sozusagen die Krümmung allmählig am Cotyledo nach abwärts, bis sie dessen Basis (resp., bei älteren Keimlingen, die Basis seiner wachsenden Region) erreicht hat. Die Geradestreckung des Obertheils schreitet auch dann noch fort, eine Zone nach der anderen ergreifend; in Folge dessen wird die Krümmung auf eine immer kürzer werdende Basalregion beschränkt, und da während dessen der Obertheil sich auch zu neigen fortfährt, vermindert sich der Krümmungsradius bedeutend (Fig. 7, *d*). Zuletzt finden wir nur eine kurze, oft nur wenige *mm* lange Basalregion sehr scharf gekrümmt, während der ganze übrige Theil des Cotyledo ganz gerade vorgestreckt und bei rein heliotropischer Krümmung (am Klinostat) nach der Lichtquelle hin gerichtet ist. In dem bei meinen Versuchen gewöhnlichen Falle, nämlich dass die aufrecht stehenden Keimlinge mit horizontal einfallendem Licht beleuchtet wurden, nimmt der geradegestreckte Obertheil eine der Resultante von Geotropismus und Heliotropismus entsprechende Endstellung an (Fig. 7, *d*). Diese Endstellung (die

definitive Neigung) des Obertheils kann, bei gleichen äusseren Bedingungen, individuell ziemlich erheblich variiren: in einem Satz gleicher und gleichzeitig exponirter Keimlinge weichen die Grenzwerte der definitiven Neigung sehr häufig um ca. 20° von einander ab, zuweilen um noch mehr, bis zu 40°. In günstigen Fällen beträgt die definitive Neigung gewöhnlich 70—80°. Nach wie langer Zeit die vollkommenste Geradestreckung des Obertheils des Cotyledo und die maximale Neigung desselben erreicht wird, das hängt sowohl von den äusseren Bedingungen, als auch von den individuellen Eigenschaften des Keimlings ab; im Allgemeinen beträgt diese Zeit, bei der in meinen Versuchen angewandten Lichtintensität, für *Avena* 4—8, für *Phalaris* 3—6 Stunden.

§ 12. Im Obigen wurde nur der wesentliche Verlauf der heliotropischen Krümmung beschrieben; in Wirklichkeit verläuft die Krümmung nicht so einfach, sie wird vielmehr dadurch complicirt, dass der sich krümmende Cotyledo in verticaler Ebene auf und ab oscillirt (Fig. 8). In einem gegebenen Moment sei der Obertheil bereits in einiger Ausdehnung geradegestreckt und habe eine bestimmte Neigung (*a*); nach einiger Zeit erscheint

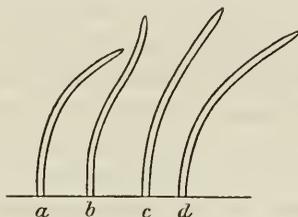


Fig. 8.

Oscillationen bei der heliotropischen Krümmung des Cotyledo von *Avena sativa*.

a nach 3 1/2, *b* nach 5, *c* nach 5 3/4, *d* nach 6 1/2 Stunden.

dann die Spitze sehr deutlich aufwärts gekrümmt (*b*), noch etwas später erstreckt sich diese Aufwärtskrümmung schon tiefer hinab, und schliesslich finden wir den Obertheil des Cotyledo wieder geradegestreckt, aber gleichzeitig mehr oder weniger gehoben (*c*). Hierauf beginnt eine Senkung (*d*), welche ebenfalls mit Geradestreckung des Obertheils endigt, dann erfolgt eine neue Hebung u. s. w. So senkt und hebt sich der Obertheil abwechselnd; doch ist jede Senkung stärker als die vorausgegangene Hebung, so dass bei diesem fortwährenden Oscilliren die Krümmung des Cotyledo und die Neigung seines Obertheils stufenweise zunimmt. (Man sieht das in Fig. 7, welche den nämlichen Keimling darstellt wie Fig. 8; *a* in Fig. 8 ist identisch mit *c* in Fig. 7 und *b*, *c*, *d* in Fig. 8 sind Zwischenstadien zwischen *c* und *d* in Fig. 7.) Die Stelle, bis zu welcher die Krümmung hinabreicht, verschiebt sich bei jeder Oscillation etwas basalwärts, folglich wird der geradegestreckte Obertheil des Cotyledo jedesmal etwas länger und die Krümmungszone nähert sich jedesmal etwas der Basis. Die Amplitude der Oscillationen

kann sehr verschieden sein, und zwar nicht nur bei verschiedenen Individuen, sondern auch bei demselben Keimling zu verschiedener Zeit; sie scheint im Allgemeinen um so grösser zu werden, je mehr sich der Obertheil seiner Gleichgewichtslage nähert. Auch die Periode der Oscillationen ist schwankend; doch ist bemerkenswerth, dass innerhalb eines Satzes ungefähr gleicher Keimlinge die Perioden der Oscillation, also die Zeitpunkte der Hebungen und der Senkungen, nahezu zusammenfallen.

Die beschriebene Erscheinung darf nicht mit den Oscillationen verwechselt werden, welche ein sich krümmendes Organ nach Erreichung der Gleichgewichtslage ausführt. Bekanntlich hat Sachs (15) die sogen. geotropische Ueberkrümmung entdeckt und causal klargelegt; dieselbe ist bedingt theils durch die geotropische Nachwirkung, theils dadurch, dass die der Basis näher gelegenen Regionen noch fortfahren sich geotropisch zu krümmen, wenn der Obertheil sich bereits vertical gestellt hat, in Folge dessen der letztere passiv über die Verticalstellung hinausgeführt wird; nun unterliegt er der Wirkung des Geotropismus von der anderen Seite und kehrt daher activ zur Verticalstellung zurück, oder überschreitet dieselbe sogar etwas in Folge der Nachwirkung; so kommt eine Oscillation zu Stande, welche sich mehrmals mit abnehmender Amplitude wiederholen kann. Ganz dasselbe kann man auch bei der heliotropischen Krümmung beobachten, namentlich wenn dieselbe am Klinostaten, bei Ausschluss des Geotropismus erfolgt. Aber diese Erscheinung kann natürlich erst dann zu Stande kommen, wenn der Obertheil des Organs die Gleichgewichtslage bereits überschritten hat, — erst dann sind eben die Bedingungen dafür gegeben. Die oben beschriebenen Oscillationen bei der heliotropischen Krümmung beginnen hingegen noch lange vor Erreichung der Gleichgewichtslage, sie müssen also eine andere Ursache haben.

Die Ursache suchte ich anfangs in einem periodisch wechselnden Ueberwiegen bald des Heliotropismus, bald des Geotropismus in dem sich unter dem antagonistischen Einfluss beider krümmenden Keimlinge; dieser Gedanke musste aber fallen gelassen werden, als ich fand, dass die gleichen Oscillationen auch bei der rein heliotropischen Krümmung am Klinostat vor sich gehen; auch bei der geotropischen Krümmung im Dunkeln scheint dasselbe der Fall zu sein (siehe Fig. 60, *c*, *d* in § 77), wenn auch hier die Erscheinung nicht näher verfolgt wurde. — Am ehesten dürften die Oscillationen, wie ich jetzt glaube, auf die oben (§ 10) erwähnte Circumnutation zurückzuführen sein. Dieselbe wird am Licht jedenfalls nicht ganz unterdrückt, denn besonders darauf gerichtete Beobachtungen zeigten mir, dass ein sich heliotropisch krümmender Cotyledo von *Avena* sehr merkliche Ablenkungen aus der Ebene des Lichteinfalls erfährt, also mit anderen Worten, circumnutirt. Wenn wir also annehmen, dass die Circumnutation unter dem richtenden Einfluss einseitiger Belichtung hauptsächlich auf die Ebene des Lichteinfalls beschränkt und so in eine im Wesentlichen auf- und abgehende Nutation verwandelt wird, so wären damit die Oscillationen in

der Hauptsache erklärt. Ich gebe diese Erklärung indess nur als eine nicht unwahrscheinliche Annahme. Eine erschöpfende Untersuchung der Oscillationen lag nicht in meiner Absicht; ich habe dieselben nur darum berücksichtigen müssen, weil sie bei meinen heliotropischen Versuchen eine Quelle von Täuschungen bilden konnten und mich anfänglich auch thatsächlich irre führten.

Die Oscillationen bei der heliotropischen Krümmung sind nicht auf die Cotyledonen der hier betrachteten *Gramineen*-Species beschränkt; ich beobachtete sie vielmehr, mehr oder weniger ausgesprochen, auch bei verschiedenen anderen Keimlingen, so bei denen der *Paniceen* und mancher Dicotylen; doch scheint meist die Periode einer Oscillation erheblich grösser zu sein als bei *Avena*. Ein Object, wo die besagten Oscillationen eine sehr bedeutende Amplitude erreichen und daher sehr auffallen, sind beispielsweise junge Hypocotyle von *Agrostemma Githago* (welche im Dunkeln ebenfalls stark circumnutiren). Um nicht nochmals auf diesen nicht zu meinem eigentlichen Thema gehörigen, aber jedenfalls beachtenswerthen Gegenstand zurückkommen zu müssen, will ich an dieser Stelle auch gleich über die an *Agrostemma* gemachten Beobachtungen berichten. Hier wird bei der heliotropischen Krümmung zunächst im Laufe weniger Stunden eine starke Neigung des Obertheils erreicht, welcher sich aber dabei nicht oder nur in geringer Ausdehnung geradestreckt (Fig. 9, *a*). Dann erfolgt eine

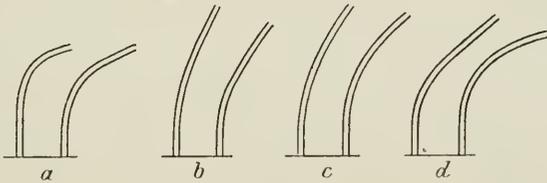


Fig. 9.

Oscillationen bei der heliotropischen Krümmung zweier Hypocotyle von *Agrostemma Githago*.

a nach $3\frac{1}{4}$, *b* nach $4\frac{1}{2}$, *c* nach $5\frac{3}{4}$, *d* nach 7 Stunden.

langsame bedeutende Hebung, welche zu einer vollkommenen Geradestreckung des Obertheils führt, während die Krümmung in die untere Hälfte des Hypocotyls rückt (Fig. 9, *b*). Hierauf beginnt eine ebenfalls sehr bedeutende Senkung, welche mehrere Stunden andauert und mit erneuter Krümmung des Obertheils verbunden ist (Fig. 9, *c*, *d*); das Ende dieser zweiten Senkung und die dabei zu erwartende abermalige Geradestreckung des Obertheils wurde in meinen bis zu 9 Stunden dauernden Versuchen nie erreicht, weshalb ich auch nicht weiss, ob auf die erste grosse Oscillation noch weitere folgen. Eine nähere Vorstellung von dem Gang der Oscillation, deren Amplitude und den dabei vorkommenden individuellen Schwankungen giebt die folgende Beobachtungsreihe.

5 etiolirte Keimlinge mit 1,8–2,7 cm hohen Hypocotylen wurden um 11 $\frac{3}{4}$ Uhr einseitiger Beleuchtung ausgesetzt; nach 4 Stunden waren sie ziemlich stark gekrümmt. Um diese Zeit, in welche gerade der Uebergang von der Senkung zur Hebung fiel, begann die Messung der Neigung der Spitze.

Beobachtungszeit	Neigung der Keimlinge					Mittel
	1	2	3	4	5	
a: 3 Uhr 45 Min. (Beginn)	70°	55°	60°	50°	70°	61°
b: 4 Uhr 30 Min.	75°	60°	55°	50°	70°	62°
c: 5 Uhr	40°	45°	40°	40°	55°	44°
d: 5 Uhr 30 Min.	20°	30°	30°	40°	50°	34°
e: 6 Uhr 10 Min.	15°	10°	30°	40°	40°	27°
f: 7 Uhr 5 Min.	30°	20°	30°	40°	50°	34°
g: 7 Uhr 45 Min.	55°	45°	50°	50°	60°	52°
h: 8 Uhr 30 Min.	80°	80°	65°	65°	80°	74°

(a–b: schwache Senkung oder Stillstand, nur bei No. 3 beginnende Hebung; b–c: plötzliche, meist sehr starke Hebung; c–d: fortdauernde Hebung; d–e: nachlassende Hebung; e–f: Beginn der Senkung; f–g: sehr starke Senkung; g–h: fortdauernde starke Senkung.)

B. Die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Cotyledo.

§ 13. Es handelte sich zunächst darum zu entscheiden, ob in der That, entsprechend den Angaben Darwin's, die heliotropische Empfindlichkeit auf eine relativ kurze Spitze des Cotyledo beschränkt ist, und die heliotropische Krümmung des ganzen übrigen Cotyledo ausschliesslich durch die einseitige Beleuchtung der Spitzenregion und durch eine Reizübertragung von dieser aus bedingt wird (ich werde im Folgenden der Kürze halber die Spitzenregion einfach als „Spitze“, den ganzen übrigen Theil des Cotyledo als „Untertheil“ bezeichnen). Zur Entscheidung dieser Frage giebt es nur ein Mittel, das ist der Vergleich der heliotropischen Krümmung von ihrer ganzen Länge nach beleuchteten Cotyledonen mit derjenigen gleicher Cotyledonen, deren Spitze aber verdunkelt ist. Ich habe eine grössere Zahl solcher Versuche ausgeführt und werde einige davon, resp. Auszüge aus ihnen, als Beispiele anführen; durchgängig bezeichne ich die Vergleichskeimlinge (in ganzer Länge beleuchtet) mit *a*, die Versuchskeimlinge (Spitze verdunkelt) mit *b*.

Versuch I. *Phalaris canariensis*.

8 Keimlinge, halbetiolirt (d. i. am Tage vorher zu einem mehrstündigen heliotropischen Versuch benutzt, seitdem wieder im Dunkeln gehalten), 3–4 cm hoch.

a) 4 Vergleichskeimlinge,

b) 4 Versuchskeimlinge: 6 mm Spitze mittelst Staniolkappen verdunkelt.

Nach 1 Stunde:

Die *a* sind in der Spitzenregion bereits merklich gekrümmt, die *b* sind ganz gerade.

Nach $2\frac{1}{3}$ Stunden:

- a) Die Krümmung umfasst bereits eine lange Region.
 b) Alle deutlich gekrümmt, in ähnlicher Weise wie die *a*, jedoch schwächer, ein Keimling nur ganz schwach gekrümmt.

Nach $3\frac{1}{4}$ Stunden:

Bei den *a* hat sich die Krümmung verstärkt, bei den *b* kaum; der Unterschied beider Gruppen ist sehr bedeutend.

Nach $4\frac{3}{4}$ Stunden:

- a) Keimlinge stark gekrümmt, bei dreien der Obertheil unter ca. 60° geneigt.
 b) Alle Keimlinge mit schwacher Krümmung.

Um die Möglichkeit auszuschliessen, dass der beobachtete Unterschied nur auf individuellen Differenzen der Krümmungsfähigkeit beruhen könnte (was freilich von vornherein sehr unwahrscheinlich ist), werden jetzt die Starniolkappen von den Keimlingen *b* abgenommen und auf die Keimlinge *a* aufgesetzt. Darauf werden die Keimlinge von neuem in der früheren Richtung exponirt, so dass also die vorhandene Krümmung der Lichtquelle zugekehrt ist. Nach $1\frac{3}{4}$ Stunden haben sich die *b* bereits ansehnlich gekrümmt; nach 4 Stunden sind sie alle stark bis sehr stark gekrümmt, während die Krümmung der *a* sich deutlich vermindert hat, so dass jetzt die *b* stärker gekrümmt sind als die *a*.

Dieser Versuch (einer meiner ersten) ist zwar vollkommen entscheidend, er erlaubt aber keine nähere Vorstellung darüber, in welchem Grade die Krümmungsfähigkeit des Cotyledo durch Verdunkelung der Spitze vermindert wird, da weder Zeichnungen angefertigt wurden, noch der Grad der Krümmung der Keimlinge beider Gruppen irgendwie quantitativ bestimmt wurde. In den folgenden Versuchen geschah meist beides, und zwar wurde der Grad der Krümmung bei jedem einzelnen Keimling durch Messung der Neigung des Obertheils ¹⁾ bestimmt. Diese Messung kann nun nicht zu jeder beliebigen Zeit und auch nicht an jeder beliebigen Stelle des Obertheils erfolgen. Zunächst ist offenbar Bedingung, dass wenigstens eine gewisse Strecke des geneigten Obertheils ganz gerade gestreckt sei, um überhaupt eine Messung der Neigung zu ermöglichen; wenn also Oscillationen stattfinden, so müssen zur Messung im Allgemeinen die Zeitpunkte maximaler Senkung oder maximaler Hebung gewählt werden; eine geringe Aufwärtskrümmung der Spitze bei beginnender Hebung, wie in Fig. 10 *a* (S. 37), stört freilich nicht, da hier noch ein genügend langes geradegestrecktes Stück des Obertheils vorhanden ist, dagegen ist die Phase der Senkung, wo der ganze Obertheil concav nach unten gekrümmt ist, zu Messungen ungeeignet.

¹⁾ Einerseits unterscheide ich an den Keimlingen die kurze verdunkelte „Spitze“, und den „Untertheil“, d. i. den ganzen übrigen Theil des Cotyledo, — andererseits bezeichne ich als „Obertheil“ denjenigen Theil des Cotyledo, welcher sich dem Lichte zuneigt, d. i. einen Theil, dessen Länge mit der Zeit zunimmt und zuletzt fast den ganzen Cotyledo umfassen kann. Diese Bezeichnungsweise ist nicht gerade correct, denn nach ihr sind „Obertheil“ und „Untertheil“ keine Gegensätze, vielmehr kann ein mehr oder weniger langes Stück des Cotyledo sowohl zum Obertheil als zum Untertheil gehören. Doch kann ich keine bessere Bezeichnungsweise finden und hoffe, dass nach der obigen Auseinandersetzung kein Grund zu Missverständnissen gegeben sein wird.

Sonstige Schwierigkeiten werden durch die Oscillationen nicht involvirt, dank dem Umstande, dass die Phasen derselben bei den Keimlingen beider Gruppen zusammenfallen. — Ferner ist zu beachten, dass die Neigungen der Keimlinge beider Gruppen erst dann mit einander vergleichbar werden, wenn bei den Vergleichskeimlingen der Obertheil bereits in längerer Strecke ganz geradegestreckt ist, als er bei den Versuchskeimlingen verdunkelt ist; da wir bestimmen wollen, welchen Einfluss die Verdunkelung der Spitze auf die Neigung des tieferliegenden Theiles des Cotyledo hat, so dürfen wir natürlich nur die Neigungen von einander entsprechenden Particeen dieses tieferliegenden Theiles vergleichen, und die Spitze der Vergleichskeimlinge, so lange sie noch stärker geneigt ist als die folgenden Zonen, darf nicht in Betracht gezogen werden; sonst würden wir offenbar einen sehr groben Fehler begehen, welcher die gefundenen Neigungsdifferenzen erheblich vergrößern könnte. Es kommt, mit anderen Worten, bei den Vergleichskeimlingen auf die Neigung derjenigen Region an, welche auch bei den Versuchskeimlingen beleuchtet ist. Daher können in der ersten Periode der Krümmung, solange die Geradestreckung sich noch nicht in genügendem Grade auf diese Region erstreckt, die Keimlinge beider Gruppen nicht mit einander verglichen werden. — Bei den Versuchskeimlingen wird andererseits die Sache dadurch complicirt, dass die verdunkelte Spitze, wenn sie durch die heliotropische Krümmung des Untertheils aus der senkrechten Lage hinausgebracht wird, unter dem Einfluss des Geotropismus sich meist deutlich aufwärts krümmt; manchmal beschränkt sich diese Aufwärtskrümmung nur auf den verdunkelten Theil, ohne die Form des beleuchteten Theiles zu beeinflussen, — oft aber erstreckt sie sich tiefer und umfasst auch eine mehr oder weniger lange Strecke des beleuchteten Untertheiles, so dass der Keimling eine schwach S-förmige Gestalt erhält (wie die Fig. 10 *b* auf S. 37 zeigt). Es leuchtet ein, dass hier nur die untere, nach der Lichtquelle concave Krümmung eine heliotropische ist und dass nur sie mit der Krümmung der Keimlinge der Gruppe *a* verglichen werden darf; daher wurde in solchen Fällen nicht die Neigung des Obertheils schlechthin gemessen, sondern die Neigung desjenigen mittleren Theiles, welcher die stärkste Neigung aufwies, mit anderen Worten, es wurde die maximale heliotropische Neigung der Keimlinge gemessen.

Nach diesen Vorbemerkungen kann ich mich zu den quantitativen Versuchen wenden.

Versuch 2. *Avena sativa*.

8 etiolirte, ca. 3 *cm* hohe Keimlinge.

a) 4 Vergleichskeimlinge.

b) 4 Versuchskeimlinge: 5 *mm* Spitze mittels Papierschürzen verdunkelt.

Nach $1\frac{1}{2}$ Stunden:

a) mit ziemlich starker Krümmung der Spitze.

b) schon merklich gekrümmt.

Nach 3 Stunden:

a) schon sehr stark und in langer Region gekrümmt.

b) wie oben.

Nach 7 Stunden:

a) An der Basis scharf gekrümmt, der übrige Theil geradegestreckt, nur die Spitze bei einigen Keimlingen etwas aufwärts gekrümmt. Neigung des geraden Theils 75–80°, **Mittel 78°**. Fig. 10, a.



Fig. 10.

b) Mit schwacher Krümmung an der Basis; oberer Theil aufwärts gekrümmt, die verdunkelte Spitze nahezu vertical gerichtet. Maximale Neigung 25–35°, **Mittel 30°**. Fig. 10, b.

Versuch 3. *Avena sativa*.

9 sehr junge etiolirte Keimlinge, 1,1–1,2 cm hoch.

a) 4 Vergleichskeimlinge.

b) 5 Versuchskeimlinge: genau die obere Hälfte durch Stanniolkappen verdunkelt.

Exposition in heliotropischer Kammer auf Tisch in Mitte des Zimmers, als Lichtquelle dient ein Fenster.

Nach 2½ Stunden:

a) In der oberen Hälfte schon ziemlich stark gekrümmt, in der unteren erst schwache Krümmung; Neigung der Spitze ca. 50°.

b) Nur ein Keimling noch vertical, die übrigen im beleuchteten Untertheil deutlich gekrümmt, Neigung des verdunkelten Obertheils 10–15°.

Nach 3¾ Stunden:

a) Die Hauptkrümmung befindet sich schon in der unteren Hälfte, die obere Hälfte fast ganz gerade, Neigung 50–60°.

b) Sämmtlich schwach aber deutlich gekrümmt, Neigung des Obertheils 10–20°.

Nach 5¾ Stunden:

a) Oberer Theil ganz geradegestreckt, Neigung 45–55° (schwache Hebung!), **Mittel 50°**; unterer Theil grösstentheils ebenfalls ganz gerade, nur an der Basis eine mässige Krümmung; die Hauptkrümmung muss sich also unter der Erde befinden. und bei zwei Keimlingen, welche ausgegraben wurden, zeigt sich in der That der 1 cm lange unterirdische Theil des Cotyledo in seiner ganzen Ausdehnung lichtwärts gekrümmt. — Fig. 11, a.

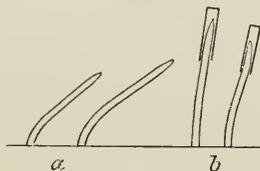


Fig. 11.

Auf den Keimlingen b sind die Stanniolkappen im schematischen Längsschnitt dargestellt.

b) Neigung des Obertheils 10–15°, **Mittel 13°**. Der untere Theil ist bei einigen Keimlingen fast vollkommen gerade und schon von der Erdoberfläche an geneigt, so dass auch hier offenbar der unterirdische Theil des Cotyledo gekrümmt sein muss. — Fig. 11, b.

§ 14. Alle übrigen Versuche gaben im wesentlichen die gleichen Resultate, und nur die quantitativen Verhältnisse variierten in gewissen Grenzen. Insbesondere waren die individuellen Differenzen innerhalb jeder der beiden Gruppen von Keimlingen oft erheblich grösser als in den angeführten Versuchen, so dass manchmal die am stärksten gekrümmten Versuchskeimlinge hinter den am wenigsten gekrümmten Vergleichskeimlingen nur unbedeutend zurückblieben. Aber die Mittelwerthe differieren ausnahmslos bedeutend, in fast allen Versuchen ist die mittlere Neigung der Vergleichskeimlinge mindestens doppelt so gross als die der Versuchskeimlinge. Zur Illustration dieser Verhältnisse will ich die Endresultate noch einiger weiterer, möglichst verschiedener Versuche anführen.

Versuch 4. *Phalaris canariensis*.

18 etiolirte, bis 1,4 cm hohe Keimlinge. 9 a, 9 b; letzteren die obere Hälfte durch Stanniolkappen verdunkelt. Versuchsdauer 5½ Stunden.

a) Neigung 50—80°, bei den meisten 65°; Mittel 64½°.

b) Neigung bei 8 Keimlingen 5—40°, bei den meisten 20°; ein Keimling ohne Spur von Krümmung; Mittel 19°, — ohne den nicht gekrümmten, offenbar abnormen Keimling Mittel 21°.

Versuch 5. *Avena sativa*.

10 etiolirte, 2—3 cm hohe Keimlinge. 5 a, 5 b; letzteren 4½ mm Spitze durch Stanniolkappen verdunkelt. Versuchsdauer 5½ Stunden.

a) Neigung 60—75°, Mittel 67°.

b) Neigung 30—50°, Mittel 40°.

Dies ist die stärkste mittlere Neigung der Versuchskeimlinge, welche in meinen Versuchen mit *Gramineen*-Cotyledonen jemals zur Beobachtung gelangte; gleichzeitig ist dieser Versuch der einzige, in dem die mittlere Neigung der Versuchskeimlinge merklich mehr als die Hälfte der Neigung der Vergleichskeimlinge betrug; dennoch ist auch in diesem exceptionellen Falle die Differenz beider Gruppen eine bedeutende (27°).

Versuch 6. *Avena sativa*.

18 etiolirte, 1½—4½ cm hohe Keimlinge. 9 a, 9 b; den letzteren 7½ mm Spitze mittelst Stanniolkappen verdunkelt. Versuchsdauer 6½ Stunden.

a) Neigung 50—80°, Mittel 64½°.

b) Neigung 20—40°, Mittel 30°.

Schliesslich sei noch ein Versuch angeführt, in dem ein Theil der Keimlinge am Klinostaten in verticaler Ebene rotirte; neben anderen, später zu besprechenden Zwecken sollte der Versuch lehren, ob bei rein heliotropischer Krümmung die Beleuchtung der Spitze in der gleichen Weise die Krümmung des Untertheils beeinflusst, wie bei der antagonistischen Wirkung von Heliotropismus und Geotropismus, — was a priori zwar wahrscheinlich, aber nicht nothwendig ist.

Die als Lichtquelle dienende Flamme befand sich in der Verlängerung der Klinostatenachse und in 84 cm Entfernung von dem Mittelpunkt der rotirenden Scheibe. Die Linien, welche von der Flamme zur Basis der Keimlinge führten, wichen um 8° von der Horizontale ab, das Licht fiel also auf die Keimlinge unter einem Winkel von 98° und dementsprechend

war die Gleichgewichtslage der rotirenden Keimlinge erst bei einer Neigung von 98° erreicht. (Weiteres über die Einrichtung der Klinostatenversuche siehe § 5.)

Neben dem Klinostaten, auf dem Niveau des oberen Randes der rotirenden Scheibe und in gleicher Entfernung von der Lichtquelle, war eine zweite Gruppe ebensolcher Keimlinge in aufrechter Stellung fix aufgestellt. Dieselben befanden sich in jeder Hinsicht unter den gleichen Bedingungen wie die rotirenden Keimlinge, mit dem einzigen Unterschied, dass sie der einseitigen Wirkung der Gravitation nicht entzogen waren. — Jede der beiden Gruppen von Keimlingen bestand ihrerseits aus zwei Untergruppen, nämlich aus Vergleichs- und Versuchskeimlingen, in dem bisher gebrauchten Sinne.

Versuch 7. *Avena sativa*.

6 Thonzellen mit 30 etiolirten, 1,6—2,8 cm hohen Keimlingen.

I. 3 Thonzellen mit 15 Keimlingen stehen aufrecht.

II. 3 Thonzellen mit 15 Keimlingen rotiren.

Jede von diesen beiden Gruppen enthält:

a) 10 Vergleichs-Keimlinge.

b) 5 Versuchs-Keimlinge, denen 6 mm Spitze mittels Stanniolkappen verdunkelt sind.

Der Einfluss der Ausschliessung des Geotropismus zeigt sich im Laufe des Versuches in Folgendem: Die Vergleichskeimlinge krümmen sich am Klinostaten schneller und stärker und die Geradestreckung ihres Obertheils erfolgt bedeutend später als bei aufrechter Stellung. Auch die Versuchskeimlinge krümmen sich am Klinostaten schneller und stärker; die Aufwärtskrümmung ihrer Spitze bleibt natürlich aus. Der Unterschied zwischen beiden Gruppen ist nicht geringer als bei aufrechter Stellung.

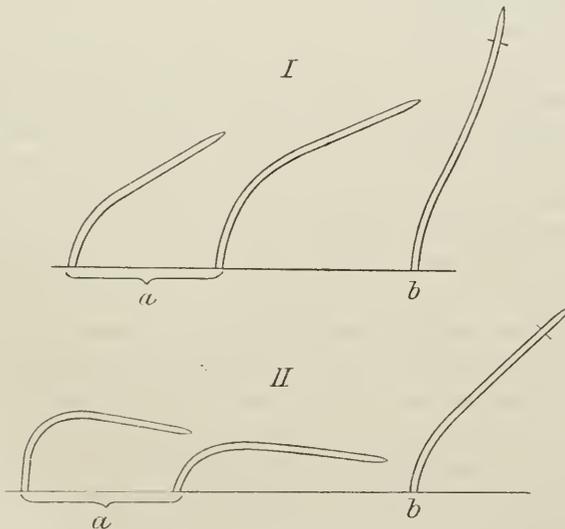


Fig. 12.

Am Schluss des Versuches, welcher $7\frac{1}{4}$ Stunden dauerte, wurden folgende Neigungen gefunden:

I. Aufrecht stehende Keimlinge: a $55-70^{\circ}$, Mittel 68° .

b $15-25^{\circ}$, Mittel 19° .

II. Rotirende Keimlinge: a 90—110°, Mittel 98°.

b 30—40°, Mittel 38°.

Vgl. Fig. 12, in der dieselben Ziffern und Buchstaben zur Bezeichnung der Keimlinge verwandt sind.

Wie dieser Versuch zeigt und noch zwei weitere, in gleicher Weise ausgeführte Versuche bestätigen, hat die Verdunkelung der Spitze bei rotirenden Keimlingen denselben Einfluss wie bei aufrecht stehenden: das Verhältniss der Neigungen $a : b$ stimmt in beiden Gruppen so gut überein, als überhaupt verlangt werden kann.

§ 15. Im Ganzen gelangten in 28 Versuchen 142 Vergleichs- und 173 Versuchskeimlinge von *Avena*, und in 8 Versuchen 48 Vergleichs- und 46 Versuchskeimlinge von *Phalaris* zur Beobachtung; die Länge der bei den Versuchskeimlingen verdunkelten Spitze variierte von 3—7½ mm. Alle diese Keimlinge verhielten sich normal, d. h. die Vergleichskeimlinge krümmten sich stark oder sehr stark, und die Versuchskeimlinge krümmten sich zwar deutlich, aber erheblich schwächer als die Vergleichskeimlinge, — mit den folgenden Ausnahmen:

Unter den Vergleichskeimlingen von *Avena* verhielten sich 6 abnorm. 1 Keimling krümmte sich überhaupt nicht; er war, wie ich mich durch Messung überzeugete, während der Versuchsdauer garnicht gewachsen. Ein anderer krümmte sich nur schwach; er war deutlich abnorm gestaltet. 4 weitere Keimlinge in zwei Versuchen krümmten sich ebenfalls nur schwach; bei diesen war der Cotyledo schon alt und wurde schon zu Beginn der Versuche durchbrochen. — Auch bei *Phalaris* krümmte sich ein Vergleichskeimling abnorm schwach.

Unter den Versuchskeimlingen von *Avena* verhielten sich 5 abnorm, nämlich: In einem meiner ersten Versuche krümmten sich 3 von 5 Keimlingen nicht merklich; die Ursache kann ich nicht mit Sicherheit angeben, doch dürfte vielleicht die Versuchsdauer ungenügend gewesen sein, sie betrug nur 3¾ Stunden. Ferner krümmte sich ein Keimling, welcher 5½ Stunden am Klinostaten rotirte, ebenfalls gar nicht; in dem betreffenden Versuch, der einen besonderen Zweck verfolgte und in § 20 besprochen werden wird, musste mit theilweise stark schräg stehenden Keimlingen operirt werden, und der fragliche Keimling war fast horizontal von der Lichtquelle wegeneigt, hatte also eine für die heliotropische Krümmung sehr ungünstige Lage. Endlich wich ein ebenfalls am Klinostaten rotirender Keimling in umgekehrtem Sinne von der Norm ab, er erreichte nämlich schliesslich eine Neigung von 80° und blieb nur unbedeutend hinter der mittleren Neigung der Vergleichskeimlinge desselben Versuches zurück. — Bei *Phalaris* verhielten sich 4 Versuchskeimlinge abnorm: in einem Versuch krümmten sich 2 von 5 Keimlingen ebenso stark als die Vergleichskeimlinge, in zwei anderen Versuchen blieben 2 unter 9 Keimlingen ganz ungekrümmt.

Wie man sieht, ist die Zahl der Ausnahmefälle, namentlich bei *Avena*, eine geradezu auffallend kleine, und überdies kann noch ein Theil derselben auf bestimmte Ursachen zurückgeführt werden.

Die bisher besprochenen Versuche führen zu folgenden Schlüssen:

1. Nicht nur die Spitze, sondern auch der Untertheil des Cotyledo ist heliotropisch empfindlich, da er sich auch dann in seiner ganzen Länge krümmt, wenn die Spitze verdunkelt ist.

2. Die heliotropische Empfindlichkeit des Untertheils ist jedoch nur gering, da einseitige Beleuchtung des Untertheils allein nur eine mehr oder weniger schwache Krümmung desselben zur Folge hat.

Da die gleichzeitige einseitige Beleuchtung der Spitze die sonst nur geringe heliotropische Krümmung des Untertheils auf das doppelte oder mehrfache steigert, so ergeben sich noch die zwei weiteren Folgerungen:

3. Die Spitze des Cotyledo zeichnet sich durch eine weit stärkere heliotropische Empfindlichkeit aus als dessen Untertheil.

4. Die starke heliotropische Reizung der Spitze pflanzt sich von hier aus auf den Untertheil fort und bewirkt in diesem eine weit stärkere Krümmung, als dessen eigener geringer Empfindlichkeit entspricht.

§ 16. Die beiden ersten der obigen Schlussfolgerungen stehen in directem Gegensatz zu dem Resultat Darwin's, welches er (5, 405) in folgenden Worten formulirt: „... können wir schliessen, dass der Ausschluss des Lichts von dem oberen Theil der Cotyledonen von *Phalaris* den unteren Theil, auch wenn derselbe vollständig einem seitlichen Licht ausgesetzt ist, verhindert sich zu krümmen.“ Dasselbe findet Darwin auch für die Keimlinge des Hafers, und am Schluss des Abschnittes giebt er Folgendes, auf alle untersuchten Keimlinge bezüglich Resumé (5, 415): „Ihre unteren Hälften wurden stundenlang hell beleuchtet und bogen sich doch nicht im mindesten nach dem Lichte hin, ob schon dies derjenige Theil ist, welcher sich unter gewöhnlichen Umständen am meisten biegt“¹⁾.

Der Gegensatz zwischen Darwin's Resultaten und den meinigen erscheint weit weniger scharf, wenn man nicht Darwin's Schlussfolgerungen, sondern die ziffernmässigen Resultate seiner Versuche in Betracht zieht. Von den 33 Keimlingen von *Avena sativa*, deren Spitze in Darwin's Versuchen verdunkelt wurde, blieben nur 19, also nicht viel mehr als die Hälfte, ganz gerade; 5 Keimlinge krümmten sich schwach, und 9 krümmten sich fast ebenso stark wie die Vergleichskeimlinge. Ein noch ungünstigeres

¹⁾ Darwin stellt hier zwar nur die heliotropische Empfindlichkeit der unteren „Hälfte“ der Keimlinge in Abrede; doch ist das nicht wörtlich zu nehmen, wenigstens soweit es sich um *Gramineen*-Keimlinge handelt, denn Darwin verdunkelte bei seinen, bis zu 2½ cm hohen Keimlingen auch nur eine relativ kurze Spitzenregion, nämlich bei *Avena* 6¼—7½ mm, bei *Phalaris* meist 1½—4 mm.

Verhältniss weisen die Versuche mit *Phalaris canariensis* auf, auf denen Darwin in erster Linie seine Schlüsse basirt; hier wurde die Spitze resp. die obere Hälfte von insgesamt 55 Keimlingen verdunkelt; von ihnen blieben 26 (also weniger als die Hälfte) ganz gerade, fast ebenso viele, nämlich 25, krümmten sich „unbedeutend“ dem Lichte zu, und 4 Keimlinge krümmten sich fast ebenso stark wie die Vergleichskeimlinge. — Wie man aus dieser Zusammenstellung¹⁾ ersieht, könnte man aus Darwin's Versuchen mit *Phalaris* mit gleichem Recht, wie die Schlussfolgerung des Autors, auch die gerade entgegengesetzte Schlussfolgerung ziehen, zu welcher mich meine Versuche geführt haben; Darwin's Versuche beweisen seine These keineswegs. Auch in Darwin's Versuchen mit Hafer widersprechen 14 Keimlinge gegen 19 seiner Schlussfolgerung. Immerhin bleibt es auffallend, dass in Darwin's Versuchen ein so hoher Procentsatz der Versuchskeimlinge sich gar nicht krümmte, was in meinen Versuchen nur als sehr seltene Ausnahme vorkam (4 Fälle unter 173 bei *Avena*, 2 Fälle unter 46 bei *Phalaris*). Da Darwin als sehr gewissenhafter und sorgfältiger Beobachter bekannt ist, und da die Expositionsdauer in seinen Versuchen stets eine reichlich genügende war, so bleibt mir diese Thatsache ganz räthselhaft. Jedenfalls glaube ich aber meinen weit zahlreicheren und, was noch wichtiger, untereinander ungleich besser übereinstimmenden Versuchen die entscheidende Bedeutung beilegen zu dürfen.

Natürlich fragt es sich, ob meinen Versuchen nicht vielleicht irgendwelche Fehlerquellen anhaften, welche die Ursache meiner abweichenden Befunde bilden könnten. Soweit ich sehe, sind nur zwei derartige Fehlerquellen denkbar. Zunächst könnte man denken, die Länge der verdunkelten Spitze, welche in manchen meiner Versuche nur 3 mm betrug, sei ungenügend, mit anderen Worten, es sei nicht die ganze allein heliotropisch empfindliche Spitze verdunkelt gewesen, — worauf Darwin es gewöhnlich schiebt, wenn seine Versuchskeimlinge sich lichtwärts krümmten; auf diesen Einwand brauche ich hier nicht näher einzugehen: seine Nichtstichhaltigkeit wird sich schlagend aus den unten (§§ 18 und 19) mitzutheilenden Versuchen ergeben, welche darthun, dass einerseits die stark empfindliche Spitzenregion des Cotyledo nicht länger als 3 mm ist, und dass andererseits die schwache heliotropische Empfindlichkeit nicht etwa nur einer begrenzten oberen Partie des Untertheils, sondern dem ganzen Untertheil des Cotyledo bis an dessen Basis zukommt. — Zweitens könnten meine Verdunkelungsvorrichtungen die Spitze nicht vollkommen vor einseitiger Beleuchtung geschützt haben. Dass diese Fehlerquelle nicht vorhanden war, habe ich schon oben (§ 6) gezeigt; sicherlich waren meine Verdunkelungsmittel zuverlässiger als die geschwärzten Glaskappen, Federspulen und Goldschlägerhäutchen, welche Darwin neben den Stanniolkappen in ausgedehntem Masse benutzte, und deren Undurch-

¹⁾ Diejenigen Keimlinge, welche Darwin selbst aus verschiedenen Gründen nicht mit in Betracht zieht, sind auch von der obigen Zusammenstellung ausgeschlossen.

lässigkeit für Licht immer Zweifeln unterworfen ist; auf die Unvollkommenheit dieser Vorrichtungen ist es vielleicht zurückzuführen, dass in Darwin's Versuchen ein recht grosser Procentsatz der Keimlinge mit verdunkelter Spitze sich abnorm stark krümmte.

Bei dieser Gelegenheit will ich auch gleich zwei anderen Bedenken begegnen, welche gegen meine Versuchsanstellung erhoben werden könnten, nämlich, ob nicht die Keimlinge sich in Folge des Gewichtes der Stanniolkappen oder in Folge des durch sie ausgeübten seitlichen Druckes in abnormen Bedingungen befanden und ob nicht durch diese Factoren der Grad ihrer Krümmung wesentlich beeinflusst wurde. Bezüglich des seitlichen Druckes sei daran erinnert, dass in zahlreichen Versuchen ganz lose aufsitzende Stanniolkappen verwandt wurden, was das Resultat der Versuche nicht änderte. Bezüglich des Gewichtes der Stanniolkappen verweise ich auf das Kapitel über Zugwachsthum, wo gezeigt werden wird, dass selbst eine bedeutend grössere Belastung, als durch die nur wenige *mg* wiegenden Stanniolkappen, ohne merklichen Einfluss auf den Grad der heliotropischen Krümmung bleibt, wenn dabei die Spitze der Keimlinge nicht verdunkelt wird.

§ 17. Ausser der bisher beschriebenen Weise habe ich zur Controle auch noch auf verschiedene andere Weisen die ungleiche Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Cotyledo (stark in der Spitze, schwach, aber doch vorhanden im Untertheil) nachgewiesen. Da diese Versuche nur eine volle Bestätigung des bereits dargelegten ergaben, so kann ich mich bezüglich derselben kurz fassen.

1. Stellen wir einen Topf mit Keimlingen so in der heliotropischen Kammer auf, dass die Keimlinge horizontal und gleichzeitig senkrecht zur Richtung der (wie immer, horizontal einfallenden) Lichtstrahlen liegen, so wirken Geotropismus und Heliotropismus in aufeinander senkrechten Ebenen, und die Keimlinge werden sich in einer intermediären Ebene krümmen müssen, deren Neigung (Abweichung von der Verticalebene) von dem Verhältniss der Stärke von Geotropismus und Heliotropismus abhängt; experimentirt man mit gleichartigen Objecten, so ist die Stärke des Geotropismus (abgesehen von individuellen Schwankungen) constant und die Neigung der Krümmungsebene wird nur durch die relative Stärke des Heliotropismus bestimmt. Exponiren wir also in der genannten Weise Keimlinge mit und ohne Stanniolkappen, so muss sich der Einfluss der Spitzenverdunkelung nicht blos in dem Grade der Lichtwärtskrümmung der Keimlinge, sondern unabhängig hiervon auch im Grade der Neigung der Krümmungsebene geltend machen. Dies bestätigte sich. Bei *Avena*-Keimlingen mit verdunkelter Spitze wich am Schluss eines 4 Stunden dauernden Versuches die Krümmungsebene nur wenig, um ca. $5-20^{\circ}$, von der Verticalebene ab, während diese Abweichung bei Keimlingen mit nicht verdunkelter Spitze ca. 60° betrug.

2. Eine zweite interessante Versuchsanstellung ist folgende. Man lässt Keimlinge in irgend welcher Weise, — z. B. dadurch, dass man den Topf

über Nacht geneigt aufstellt —, eine Neigung von ca. 45° gegen die Verticale annehmen. Exponirt man sie nun in einseitigen horizontal einfallendem Licht so, dass die vorhandene Neigung nach der Lichtquelle gerichtet ist, so wird die Neigung, da sie geringer ist als der nunmehrigen Gleichgewichtslage entspricht, sich nach einiger Zeit zu verstärken beginnen. Verdunkeln wir aber die Spitze der Keimlinge, so ist umgekehrt die vorhandene Neigung grösser als der Gleichgewichtslage entspricht, die Keimlinge werden daher beginnen müssen sich aufzurichten. Exponiren wir in der bezeichneten Weise einen Satz von ursprünglich gleich stark geneigten Keimlingen mit theils verdunkelten, theils unverdunkelten Spitzen, so werden wir das eigenthümliche Schauspiel beobachten, dass die Keimlinge beider Gruppen sich gleichzeitig in entgegengesetztem Sinne krümmen, — die einen aufwärts, die anderen abwärts, — was einen höchst schlagenden Beweis für die bevorzugte heliotropische Empfindlichkeit der Spitze und für den Einfluss derselben auf die Krümmung des Untertheils bildet. Da aber dem Untertheil doch auch eine gewisse eigene heliotropische Empfindlichkeit zukommt, welche der Aufwärtskrümmung entgegenwirkt, so wird die Aufwärtskrümmung bei den Keimlingen mit verdunkelter Spitze deutlich geringer sein müssen, als bei einer dritten Gruppe gleicher Keimlinge, die (etwa durch Bedecken des Topfes mit einem Zinkkasten) caeteris paribus ganz verdunkelt werden. — Derartige Versuche habe ich mit *Gramineen*-Keimlingen öfters mit dem erwarteten Erfolge ausgeführt; hier mag es genügen, die zu einem solchen Versuch mit *Avena* gehörige Fig. 13 nebst Erklärung anzuführen, zu der nur bemerkt werden muss, dass sie nur den Beginn der in Rede stehenden Erscheinung darstellt; bei längerer Dauer des Versuches würden die übrigens auch so unverkennbaren Differenzen erheblich grösser geworden sein.

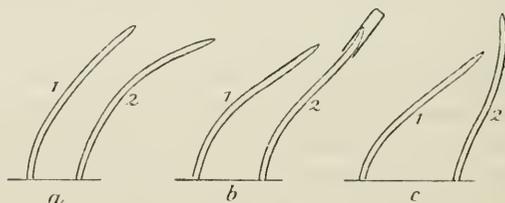


Fig. 13.

Töpfe mit Keimlingen von *Avena sativa* wurden über Nacht im Dunkelschrank in schräger Stellung stehen gelassen. Am folgenden Morgen war der Obertheil der Keimlinge geradegestreckt und hatte eine Neigung von $45-55^{\circ}$ angenommen. Die Keimlinge wurden nun einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, so dass die vorhandene Neigung der Lichtquelle zugekehrt war; die einen (a) waren in ganzer Länge beleuchtet, den anderen (b) war eine $4\frac{1}{2}$ mm lange Spitze mittelst Stanniolkappen verdunkelt, die dritten (c) wurden durch Bedecken mit einem Zinkkasten ganz verdunkelt.

Die Figur stellt je einen Keimling aus den drei Gruppen dar, und zwar

- 1) vor Beginn der Exposition,
- 2) nach $2\frac{1}{2}$ Stunden.

3. Während diese beiden Versuchsanstellungen im Grunde genommen doch nur Modificationen der früheren darstellen, ist die folgende Methode, welche auf der heliotropischen Nachwirkung nach kurzdauernder Beleuchtung beruht, principiell verschieden. Es ist zu erwarten, dass je empfindlicher ein Organ resp. ein Organabschnitt ist, desto weniger Zeit zur Inducirung des Heliotropismus in ihm erforderlich sein wird; alsdann muss sich für einen *Gramineen*-Cotyledo eine Expositionsdauer finden lassen, nach der heliotropische Induction wohl in der Spitze, nicht aber im Untertheil stattgefunden hat. Exponirt man Keimlinge mit theils verdunkelter, theils unverdunkelter Spitze für diese begrenzte Zeitdauer und verdunkelt sie dann in noch ganz geradem Zustande, so werden die Keimlinge, deren Spitze verdunkelt war, gerade bleiben, während die Vergleichskeimlinge sich in Folge der heliotropischen Nachwirkung in der früheren Lichtrichtung werden krümmen müssen; begreiflicherwise wird man aber nur eine schwache Krümmung erwarten dürfen.

Diese Erwartungen erwiesen sich als zutreffend. Nach einigem Probiren fand ich, dass die gesuchte kritische Expositionsdauer für *Avena* ungefähr 45 Minuten beträgt; ich sage „ungefähr“, weil diese Dauer individuell variiert; daher ist es auch kaum möglich ein vollkommen reines Resultat zu erzielen: immer erweist sich die Expositionsdauer für einzelne Keimlinge entweder als zu kurz (einzelne der Vergleichskeimlinge krümmen sich nicht), oder als zu lang (einzelne Keimlinge mit verdunkelt gewesener Spitze krümmen sich). Immerhin ergaben die drei ausgeführten Versuche ein genügend klares Gesamtergebnis. Es folgt beispielshalber ein solcher Versuch.

Versuch 8. *Avena sativa*.

14 etiolirten, 3—6 cm hohen Keimlingen wurde eine Tuschemarke $7\frac{1}{2}$ mm unter der Spitze angebracht.

a) 7 Keimlinge ohne Stanniolkappen.

b) 7 Keimlingen wird die Spitze bis zur Tuschemarke mittels Stanniolkappen verdunkelt.

Die Keimlinge werden 45 Minuten exponirt, wonach sie noch keine Spur von heliotropischer Krümmung zeigen. Nun werden sie, nachdem die Richtung zur Lichtquelle durch Zeichen auf den Töpfen markirt worden, im Dunkelschrank in aufrechter Stellung aufgestellt.

Nach $1\frac{1}{4}$ Stunden (nach der Verdunkelung):

a) Keimlinge mit zum Theil sehr schwacher, aber überall unverkennbarer Krümmung in der Richtung zur Lichtquelle.

b) 6 Keimlinge ganz gerade, einer mit zweifelhafter Krümmung.

Nach 3 Stunden:

a) Einige Keimlinge noch mit deutlicher Krümmung in tieferer Region, andere schon durch Geotropismus aufgerichtet.

b) Wie oben.

Jetzt werden die Stanniolkappen von den *b* abgenommen und den *a* aufgesetzt, ebenfalls bis zur Tuschemarke. Darauf werden die Keimlinge nochmals einseitig beleuchtet, aber von der entgegengesetzten Seite als das erste Mal, und nach 45 Minuten werden sie, in ganz geradem Zustande, im Dunkelschrank aufgestellt. Diese zweite

Hälfte des Versuches soll als Controle dafür dienen, ob die oben beobachteten Differenzen nicht etwa nur in individuellen Unterschieden ihren Grund hatten.

Nach $1\frac{1}{4}$ Stunden:

a) (mit Kappen): 6 Keimlinge ganz gerade, der siebente mit zweifelhafter Krümmung.

b) (ohne Kappen): Mehrere Keimlinge schwach, aber ganz deutlich in Richtung der Lichtquelle gekrümmt; die übrigen gerade geblieben.

Leider habe ich versäumt die Zahl der zuletzt in der Gruppe b gekrümmten Keimlinge zu notiren, ebenso wie Zeichnungen zu diesem und den anderen entsprechenden Versuchen anzufertigen¹⁾.

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass wir an anderer Stelle (§ 68) noch einen weiteren Beweis für die bevorzugte heliotropische Empfindlichkeit der Spitze des Cotyledo kennen lernen werden.

Nachdem nunmehr mehr als ausreichende Beweise dafür beigebracht worden sind, dass die Spitze des Cotyledo in hohem, der Untertheil desselben in relativ geringem Grade heliotropisch empfindlich ist, wende ich mich zu den Versuchen, welche eine nähere Präcisirung der Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Cotyledo bezweckten.

§ 18. Zunächst fragt es sich, ob der Untertheil des Cotyledo nur in einer begrenzten oberen Partie oder in seiner ganzen Länge heliotropisch empfindlich ist; und in letzterem Falle, ob die Empfindlichkeit im ganzen Untertheil gleich gross (oder vielmehr gleich gering) ist, oder ob sie, von dem Maximum in der Spitze an, basalwärts allmählig abnimmt.

Ein Vorversuch mit bis 3 cm hohen Cotyledonen von *Avena*, deren ganze obere Hälfte durch lange Stanniolkappen verdunkelt war, zeigte, dass jedenfalls die untere Hälfte der Cotyledonen noch heliotropisch empfindlich ist, denn diese Keimlinge erreichten in $4\frac{1}{2}$ Stunden eine Neigung von $5-15^{\circ}$ (im Mittel 10°), und in $7\frac{1}{2}$ Stunden eine solche von $10-25^{\circ}$ (im Mittel 16°). Näheren Anschluss ergab der folgende Versuch:

Versuch 9. *Avena sativa*.

23 etiolirte, 2,3—4,8 cm hohe Keimlinge wurden durch Tuschmarken in $7\frac{1}{2}$ mm lange Querzonen getheilt. 6 kleinere Keimlinge umfassten je 3 Zonen, 8 mittlere je 4, 9 grössere je 5—6 Zonen.

¹⁾ Bei dieser Gelegenheit will ich bemerken, dass die heliotropische Nachwirkungskrümmung den normalen Gang einhält: sie beginnt an der Spitze des Cotyledo und dehnt sich dann allmählig basalwärts aus. Nach $\frac{3}{4}$ stündiger Exposition wird im Dunkeln die Nachwirkungskrümmung bald bemerklich und verstärkt sich im Laufe von ca. 2 Stunden; dann beginnt der Geotropismus zu überwiegen, und der Cotyledo kehrt allmählig wieder zur Verticalstellung zurück. Die hierbei erreichte heliotropische Neigung ist nur gering; stärkere Nachwirkungskrümmung würde sich natürlich bei Ausschluss des Geotropismus am Klinostaten erzielen lassen.

Darwin (5, 395 und 396) giebt an, dass Keimlinge von *Phalaris canariensis* nach $1\frac{1}{2}$ —2 stündiger Belichtung sich im Dunkeln noch $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde zu krümmen fortführen, und auf Grund dieser entweder unvollständigen oder irrthümlichen Angabe wird *Phalaris* in der Literatur wiederholt als Beispiel ausnahmsweise kurzdauernder heliotropischer Nachwirkung angeführt. Dies sei hiermit richtiggestellt: *Phalaris* verhält sich so, wie oben gesagt.

Die verschieden grossen Keimlinge wurden gleichmässig unter die drei Gruppen *a*, *b*, *c* vertheilt.

a) Ohne Stanniolkappen.

b) Die oberste Zone durch Stanniolkappen verdunkelt.

c) Die zwei oberen Zonen durch lange Stanniolkappen verdunkelt.

Ich habe also 9 Untergruppen, von denen jede aus 2—3 Keimlingen von gleicher Höhe und mit gleich langem beleuchtetem Theil besteht. In drei Untergruppen ist der Cotyledo in ganzer Länge beleuchtet, in den 6 übrigen Untergruppen variiert die Länge des beleuchteten Untertheils von $\frac{1}{3}$ bis $\frac{5}{6}$ der Gesamtlänge (wenn man von dem kurzen Basalstück absieht, welches ausserhalb der Zonen bleibt).

Bei Schluss des 6 Stunden dauernden Versuchs sind alle Keimlinge gekrümmt: die folgende Tabelle giebt die mittlere Neigung für die 9 Untergruppen:

Gruppe	Kleine Keimlinge	Mittlere Keimlinge	Grosse Keimlinge	Gesamtmittel
<i>a</i>	65°	60°	62°	62°
<i>b</i>	35°	30°	40°	35°
<i>c</i>	30°	33°	35°	33°

Während sich der Einfluss der Spitzenverdunkelung wieder sehr deutlich documentirt ($a-b = 27^\circ$), ist die Verdunkelung einer weiteren Zone ohne Einfluss geblieben ($b-c = 2^\circ$; eine solche Differenz ist = 0 zu setzen). Auch die relative Länge des verdunkelten Theiles des Cotyledo ist ohne Einfluss, wie die folgende Zusammenstellung zeigt:

Untergruppe	Verdunkelter Theil der Gesamtlänge	Mittlere Neigung
Grosse <i>b</i>	$\frac{1}{6} - \frac{1}{5}$	40°
Mittlere <i>b</i>	$\frac{1}{4}$	30°
Kleine <i>b</i>	$\frac{1}{3}$	35°
Grosse <i>c</i>	$\frac{1}{3} - \frac{2}{5}$	35°
Mittlere <i>c</i>	$\frac{1}{2}$	33°
Kleine <i>c</i>	$\frac{2}{3}$	30°

Wie man sieht, variiren die Werthe für die einzelnen Untergruppen in unregelmässiger Weise, ohne Beziehung zu der relativen Länge des verdunkelten Theiles; in Anbetracht dessen, dass die Untergruppen nur aus je 2—3 Keimlingen bestanden, dürften die geringen Differenzen der Mittelwerthe wohl auf die nicht ganz ausgeglichenen individuellen Differenzen der Krümmungsfähigkeit zurückzuführen sein.

Wir sehen also, dass nur die Verdunkelung der Spitze von grossem Einfluss auf den Grad der Krümmung ist; ist einmal die Spitze verdunkelt, so bleibt die Verdunkelung weiterer Querzonen des Cotyledo ohne merklichen Einfluss, wofern nur ein gewisser Theil der wachsenden Region, — sei es auch nur das untere Drittel — beleuchtet bleibt. Da auch ein zweiter derartiger Versuch das nämliche Resultat ergab, so dürfen wir folgende Schlüsse formuliren:

1. Alle wachsenden Zonen des Cotyledo sind heliotropisch empfindlich.
2. Die heliotropische Empfindlichkeit nimmt nicht allmähig in basipetaler Richtung ab, sondern sie ist im ganzen Cotyledo

gleich gross mit Ausnahme einer kurzen Spitzenregion, welcher bedeutend stärkere Empfindlichkeit eigenthümlich ist.

§ 19. Wenn die besonders starke heliotropische Empfindlichkeit nur einer begrenzten Spitzenregion zukommt, so ist es weiter von Interesse zu bestimmen, wie lang diese Region ist, und ob sie auch die äusserste Spitze mit umfasst, oder unterhalb derselben aufhört. Diese Aufgaben wurden (für *Avena*) auf zwei verschiedenen Wegen gelöst.

Versuch 10. *Avena sativa*.

26 etiolirte, 1,5—4,5 cm hohe Keimlinge. Die verschieden hohen Keimlinge werden gleichmässig auf 3 Gruppen vertheilt.

a) 9 Keimlinge ohne Kappen.

b) 8 Keimlinge mit ganz kleinen, nur $1\frac{1}{2}$ mm Spitze verdunkelnden Stanniolkappen.

c) 9 Keimlinge mit $7\frac{1}{2}$ mm Spitze verdunkelnden Stanniolkappen.

Schon vom Beginn der Krümmung an macht sich ein deutlicher Unterschied zwischen den drei Gruppen geltend: es ist unverkennbar, dass die Verdunkelung einer nur $1\frac{1}{2}$ mm langen Spitze nicht ohne Einfluss ist, wenn sie auch die Krümmung weniger stark vermindert als die Verdunkelung einer längeren Region. Der Obertheil krümmt sich, nach Erreichung einer gewissen heliotropischen Neigung, bei den *b* ebenso deutlich aufwärts wie bei den *c*.

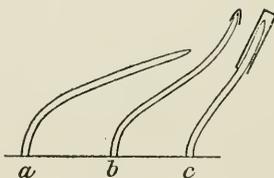


Fig. 14.

Nach $6\frac{1}{2}$ Stunden (vgl. Fig. 14):

a) Keimlinge meist sehr stark gekrümmt, ihr Obertheil ganz geradegestreckt; Neigung $50-80^\circ$, Mittel $64\frac{1}{2}^\circ$.

b) Keimlinge im unteren Theil abwärts, im oberen aufwärts concav; maximale Neigung in dem mittleren geraden Theil $25-60^\circ$, Mittel $44\frac{1}{2}^\circ$.

c) Form im Ganzen wie bei den *b*, doch die Abwärtskrümmung schwächer, die Aufwärtskrümmung der Spitze stärker; maximale Neigung $20-40^\circ$, Mittel 30° .

Die *b* stehen in jeder Hinsicht in der Mitte zwischen den beiden anderen Gruppen, jedoch den *c* deutlich näher. Die Verdunkelung einer nur $1\frac{1}{2}$ mm langen Spitze vermindert die heliotropische Neigung stärker, als die Verdunkelung der folgenden, 6 mm langen Zone. Daraus folgt, dass die obersten $1\frac{1}{2}$ mm einen wesentlichen Theil der stark empfindlichen Region ausmachen, dass diese Region auch die äusserste Spitze umfasst und dass sie voraussichtlich ziemlich kurz sein dürfte; länger als $1\frac{1}{2}$ mm muss sie aber jedenfalls sein, da die Keimlinge *b* sich immerhin nicht unbedeutend stärker gekrümmt haben als die *c*.

Es wurden noch zwei weitere Versuche derselben Art mit dem gleichen Erfolge ausgeführt. In einem derselben wurde den Keimlingen der Gruppe *b* sogar nur 1 mm Spitze verdunkelt; hier betrug nach $4\frac{1}{2}$ Stunden die Neigung der *a* $75-80^\circ$, Mittel 78° und die maximale Neigung der *b* $40-65^\circ$, Mittel 53° (die Gruppe *c* fehlte in diesem Versuch).

Versuch II. *Avena sativa*.

26 etiolirte, 1,5—2,5 *cm* hohe Keimlinge. Allen eine Tuschmarke $7\frac{1}{2}$ *mm* unter der Spitze angebracht.

a) 6 Keimlinge in ganzer Länge beleuchtet.

b) 7 Keimlingen werden eng anliegende, $4\frac{1}{2}$ *mm* lange Stanniolröhrchen bis zur Tuschmarke aufgeschoben, so dass eine 3 *mm* lange Spitze frei bleibt.

c) 7 Keimlingen werden in gleicher Weise Stanniolröhrchen von 6 *mm* Länge aufgeschoben, so dass eine $1\frac{1}{2}$ *mm* lange Spitze frei bleibt.

d) 6 Keimlingen wird die Spitze bis zur Tuschmarke mittels Stanniolkappen verdunkelt.

Der Untertheil bis zur Tuschmarke hinan ist also bei allen 4 Gruppen beleuchtet; der Unterschied besteht darin, dass von der über der Tuschmarke liegenden Region verschieden grosse Theile beleuchtet sind; bei den *a* ist diese Region in ganzer Länge beleuchtet, bei den *b* und *c* sind nur deren obere 3 resp. $1\frac{1}{2}$ *mm* beleuchtet, bei den *d* endlich ist diese Region ganz verdunkelt.

Nach 6 Stunden ist der Krümmungsprozess beendet; die heliotropische Krümmung beschränkt sich überall auf ein kurzes Basalstück des Cotyledo.

a) Der Obertheil der Keimlinge ist vollständig geradegestreckt; Neigung $75-85^\circ$, Mittel 81° .

b) Desgl.; Neigung $70-85^\circ$, Mittel 78° .

c) Desgl.; Neigung $60-65^\circ$, Mittel $63\frac{1}{2}^\circ$.

d) Obertheil der Keimlinge aufwärtsgekrümmt, die Spitze innerhalb der Kappen fast vertical; maximale Neigung $15-45^\circ$, Mittel 32° .

Der Vergleich der *d* mit den *c* zeigt, dass die Beleuchtung einer nur $1\frac{1}{2}$ *mm* langen Spitze eine Steigerung der heliotropischen Neigung um $31\frac{1}{2}^\circ$, d. i. eine Verdoppelung derselben bewirkt hat; werden ausserdem noch die folgenden $1\frac{1}{2}$ *mm* beleuchtet (Gruppe *b*), so hat dies eine weitere Steigerung der Neigung zur Folge, die zwar wesentlich geringer ($14\frac{1}{2}^\circ$), aber doch zu gross ist, um für zufällig gehalten werden zu können. Hiermit ist aber das mögliche Maximum der Krümmungsfähigkeit bereits erreicht; werden noch weitere $4\frac{1}{2}$ *mm* beleuchtet (Gruppe *a*), so hat dies keinen Einfluss mehr; denn eine Differenz von 3° , wie sie zwischen den *b* und den *a* besteht, liegt innerhalb der Fehlergrenze der Messungsmethode und kann überdies auch von den individuellen Differenzen der Krümmungsfähigkeit herühren.

Folglich beträgt die Länge der vorzugsweise empfindlichen Spitzenregion nicht mehr als 3 *mm*; innerhalb dieser Region dürfte die Empfindlichkeit in akropetaler Richtung zunehmen, da offenbar die oberen $1\frac{1}{2}$ *mm* bedeutend empfindlicher sind als die unteren. — Derartige Versuche wurden noch zwei mit gleichem Resultat ausgeführt.

Bemerkenswerth ist die gute Uebereinstimmung der Ergebnisse, welche mittels einander gerade entgegengesetzter Versuchsanstellungen gewonnen wurden.

Das Resultat dieses Paragraphen können wir so formuliren:

Die mit starker heliotropischer Empfindlichkeit ausgestattete Spitzenregion ist nicht länger als 3 *mm*; sie umfasst auch die äusserste Spitze, und zwar ist gerade in der äussersten Spitze von nicht mehr als $1-1\frac{1}{2}$ *mm* Länge die heliotropische Empfindlichkeit ganz besonders gross.

§ 20. Es erübrigt noch eine Frage zu erörtern. Nicht nur bei den Cotyledonen der *Gramineen*, sondern, wie man unten sehen wird, auch bei allen anderen untersuchten Objecten, welche eine ungleichmässige Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit aufweisen, hat die stärkste Empfindlichkeit ihren Sitz immer im obersten Theil des betreffenden Organs, unabhängig von dessen morphologischer Natur. Vielleicht noch frappirender ist die folgende, an den Cotyledonen von *Avena* beobachtete und weiter unten (§ 81) näher darzuliegende Thatsache: wenn die durch Abschneiden der Spitze zeitweilig aufgehobene heliotropische Empfindlichkeit sich wieder einstellt, so ist sie ebenfalls ungleichmässig vertheilt, und zwar ist es wieder die oberste Zone, welche stärker als die übrigen empfindlich ist.

Angesichts dieser Thatsachen drängt sich die Frage auf, ob die ungleichmässige Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit nicht vielleicht durch eine Gravitationswirkung bedingt ist. A priori lässt sich nichts gegen die Möglichkeit einwenden, dass die Gravitation in irgendwelcher Weise etwa eine besondere Ansammlung oder Differenzirung specifisch heliotropisch empfindlichen Protoplasmas (oder nach Noll's Vorstellung, eine besonders ausgeprägte heliotropisch empfindliche Structur) gerade im obersten Theil der Organe bewirken könnte. In solchem Fall müsste, wenn die ganze Entwicklung bei Ausschluss einseitiger Gravitationswirkung vor sich geht, die heliotropische Empfindlichkeit im Organ gleichmässig vertheilt sein.

Zur Prüfung dieser Annahme wählte ich die Keimlinge von *Avena* als das bequemste Object. Samen, welche in horizontaler Lage die ersten Anzeichen von Keimung zeigten, wurden in mit Sägespänen gefüllte Thonzellen gepflanzt und diese von nun an ununterbrochen im Dunkelzimmer am Klinostaten in verticaler Ebene rotiren gelassen. Es dauerte unter solchen Umständen relativ lange, bis die Cotyledonen aus dem Substrat hervortraten, und die meisten thaten dies in sehr schräger Richtung (einige Cotyledonen traten überhaupt nicht hervor, sondern drangen in die Tiefe des Substrates ein). Nachdem die Cotyledonen sich genügend entwickelt hatten, versah ich einen Theil derselben mit Stanniolkappen und setzte, bei fortdauernder Rotation, die ganze Cultur einseitiger Beleuchtung aus. Das Resultat war ein vollkommen negatives: es ergab sich genau die gleiche Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit, wie bei den unter normalen Bedingungen erzeugten Keimlingen.

Folglich ist die ungleichmässige Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit von der Gravitation unabhängig und muss durch innere Ursachen bedingt sein

C. Fortpflanzung der heliotropischen Reizung.

§ 21. Schon aus den im vorigen Abschnitt mitgetheilten zahlreichen Versuchen ergab sich die Schlussfolgerung, dass die starke heliotropische Reizung der Spitze des Cotyledo sich auf den Untertheil desselben fortpflanzen

muss, da sie eine weit stärkere Krümmung des Untertheiles hervorruft, als dessen eigener heliotropischer Empfindlichkeit entspricht; und da diese starke Krümmung allmählig die ganze Länge des Cotyledo umfasst, so muss sich der heliotropische Reiz von der Spitze aus bis an die äusserste Basis fortpflanzen, d. i. über eine bis zu 6 *cm* erreichende Strecke, wozu freilich mehrere Stunden Zeit erforderlich sind; je kürzer der Cotyledo, desto schneller erreicht die durch Reizfortpflanzung bedingte starke Krümmung seine Basis.

Der so gefundene Beweis der Fortpflanzung des heliotropischen Reizes ist freilich nur ein indirecter, er ist aber, wie mir scheint, so unzweideutig, dass, selbst wenn directe Beweise nicht vorlägen, an der Existenz besagter Fortpflanzung nicht gezweifelt werden dürfte.

An der unter normalen Verhältnissen stattfindenden heliotropischen Krümmung des Untertheils eines Cotyledo ist nun aber, ausser dem von der Spitze aus übermittelten Reiz, zweifellos auch die directe Reizung des Untertheils durch einseitige Beleuchtung in gewissem Grade betheiligt, deren Existenz ebenfalls im vorigen Abschnitt nachgewiesen worden ist. Ausserdem fragt es sich, welcher Art die Wirkung des transmittirten Reizes ist; derselbe könnte direct die zu einer Krümmung führenden Vorgänge anregen, in welchem Falle der Untertheil sich auch in vollkommener Dunkelheit (resp. bei ringsum gleichmässiger Beleuchtung) heliotropisch krümmen müsste, — seine Wirkung könnte aber auch nur darin bestehen, die heliotropische Empfindlichkeit des Untertheils zu steigern, und alsdann würde die directe einseitige Beleuchtung des Untertheils Bedingung für dessen heliotropische Krümmung sein.

Es ist daher eine neue, für sich experimentell zu lösende Frage, ob und inwieweit der von der einseitig beleuchteten Spitze transmittirte Reiz allein im Stande ist eine heliotropische Krümmung im Untertheil des Cotyledo zu veranlassen, wenn einseitige Beleuchtung des Untertheils ausgeschlossen ist. Der Lösung dieser Cardinalfrage und einiger sich anschliessender Specialfragen ist der gegenwärtige Abschnitt gewidmet.

Schon bei den bisher beschriebenen Versuchen machte ich mehrfach gelegentliche Beobachtungen, welche es wahrscheinlich machten, dass die obige Hauptfrage in positivem Sinne zu beantworten sei. Nach längerer Exposition nicht zu hoher Keimlinge, wenn die Krümmung sich nur mehr auf eine kurze Basalregion beschränkt, bemerkt man häufig, dass die Basis nicht unter rechtem Winkel, wie anfänglich, sondern unter einem merklich spitzen Winkel aus dem Erdboden hervortritt (siehe z. B. Fig. 10, S. 37 und Fig. 11, S. 37); dies ist nur dadurch zu erklären, dass sich auch der unterirdische Theil des Cotyledo ein wenig nach der Lichtquelle zu gekrümmt hat (vgl. hierzu Versuch 3 auf S. 37). Es kommt sogar vor, dass der ganze oberirdische Theil des Cotyledo vollkommen geradegestreckt ist und unter einem oft sehr spitzen Winkel aus dem Boden hervortritt; alsdann befindet sich offenbar die gesammte Krümmung im unterirdischen Theil.

Fälle der letzteren Art sind besonders schön an sehr jungen Keimlingen zu beobachten, deren Cotyledo nur um wenige *mm* aus der Erde hervor-

ragt; hier ist die Strecke, welche die heliotropische Reizung zu durchwandern hat, eine nur geringe, und es genügt schon eine kurze Exposition, damit der ganze oberirdische Theil sich völlig geradestreckt und die Krümmung ganz in den unterirdischen Theil übergeht. Gräbt man solche Keimlinge aus, so findet man den unterirdischen Theil des Cotyledo, oft bis zum Samen hinab (d. i. in einer Strecke von 1 *cm* oder selbst mehr), ziemlich stark lichtwärts gekrümmt (Fig. 15). Dass bis zu solcher Tiefe unter die Erde das Licht nicht eindringen kann, liegt auf der Hand.

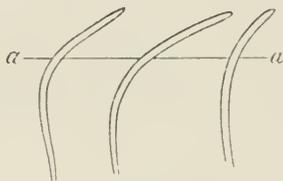


Fig. 15.

Junge Cotyledonen von *Arena sativa*, nach 4½ stündiger einseitiger Beleuchtung ausgegraben und dicht am Samen abgeschnitten. *aa* Bodenoberfläche.

Derartige Beobachtungen hat schon Darwin an den Cotyledonen von *Phalaris* und *Avena* und auch an den Hypocotylen von *Brassica oleracea* gemacht (5, 405, 406, 409, 411); er beobachtete aber auffallenderweise unterirdische Krümmungen nur dann, wenn die Keimlinge in sehr feinem feuchtem Sande, nicht aber wenn sie in gewöhnlicher mässig feuchter Gartenerde cultivirt wurden (l. c., 407), während meine Beobachtungen sich gerade auf in Gartenerde cultivirte Keimlinge beziehen. Merkwürdig ist ferner, dass die von Darwin erwähnten Krümmungen sich immer nur auf eine sehr unbedeutende Tiefe unter die Erdoberfläche erstreckten: bei *Phalaris* betrug diese Strecke 2½ *mm* (nur ein einziges Mal 5 *mm*), bei *Brassica* 2½ bis 3¾ *mm*¹⁾ (für *Avena* macht Darwin keine Zahlenangaben). Da der Sand, in dem die Keimlinge wuchsen, erst in einer 2½ *mm* dicken Schicht für Licht ganz undurchlässig war (l. c., 405—406), so sind diese Beobachtungen keineswegs sehr beweisend für die heliotropische Krümmung völlig verdunkelter Theile der Keimlinge; bringt man nämlich die 2½ *mm* in Abzug, innerhalb deren die Verdunkelung zweifelhaft war, so ist die Länge des sicher verdunkelten und doch lichtwärts gekrümmten Stückes in den meisten Fällen genau = 0 (was wohl eher dafür sprechen würde, dass die heliotropische Krümmung gerade so weit reicht als der Lichtzutritt); nur bei drei Keimlingen beträgt die Länge dieses Stückes ¼, 1¼ resp. 2½ *mm*

¹⁾ Die von Darwin in englischen Zoll angegebenen Masse sind hier in Metermass umgerechnet (1 Zoll gleich fast genau 25 *mm*).

(letzteres bei *Phalaris*, die beiden ersten Fälle bei *Brassica*); um so kleine Werthe kann man sich bei der begreiflicherweise unsicheren Taxirung des Punktes, bis wohin die Krümmung reicht, sehr leicht irren, — und wenn wir davon auch absehen wollen, so sind jedenfalls die fraglichen Strecken allzu kurz und die Zahl der positiven Fälle allzu gering, um einen sicheren Schluss zu gestatten.

Ferner hat Darwin mit Keimlingen von *Phalaris canariensis* und von *Brassica oleracea* Versuche angestellt mit dem Zweck, durch einen von dem beleuchteten Obertheil übermittelten Reiz heliotropische Krümmung in dem künstlich verdunkelten Untertheil hervorzurufen. Diese Versuche ergaben jedoch mit *Phalaris* ein unbefriedigendes und mit *Brassica* ein geradezu negatives Resultat. Bezüglich der ersteren sagt Darwin nur Folgendes: „ . . . So scheinen einige Beobachtungen es doch wahrscheinlich zu machen, dass die gleichzeitige Reizung des unteren Theiles durch das Licht dessen gut ausgesprochene Krümmung bedeutend begünstigt oder zu einer solchen beinahe nothwendig ist“ (l. c., 408). Bei *Brassica* umwickelte Darwin die untere Hälfte des Hypocotyls mit Goldschlägerhäutchen (welches der Krümmung kein mechanisches Hinderniss bietet) und schwärzte dasselbe von aussen mit Tusch; über diesen Versuch äussert er sich folgendermassen (l. c., 412): „Dies Resultat scheint zu beweisen, dass der vom Obertheil aus übergeleitete Einfluss nicht hinreicht, die Biegung des unteren Theils zu verursachen, wenn dieser nicht in der nämlichen Zeit beleuchtet wird.“

Diese Angaben stehen in offenbarem Widerspruch mit des Autors Behauptung, dass der Untertheil der fraglichen Keimlinge gar nicht heliotropisch empfindlich ist, und dass seine Krümmung ganz und gar durch den Einfluss der Spitze bedingt wird (die auf S. 51 erwähnte zweite Möglichkeit, welche den Widerspruch allerdings lösen würde, liess Darwin ausser Acht.

Die negativen Resultate Darwin's können nur auf ungeeigneter Versuchsanstellung beruhen, denn, wie ich im folgenden Paragraphen für die *Gramineen*-Keimlinge und weiter unten auch für diejenigen von *Brassica* zeigen werde, gelingt es ganz leicht und mit fast unfehlbarer Sicherheit, eine ausgesprochene heliotropische Krümmung des künstlich verdunkelten Untertheils zu erzielen.

§ 22. Nachdem die angewandten Verdunkelungsmethoden schon oben (§ 7) beschrieben und discutirt worden sind, kann ich mich direct zu den Versuchen wenden.

Versuch 12. *Avena sativa*.

12 etiolirte, 2—3 mm hohe Keimlinge.

a) 5 Vergleichskeimlinge (der ganzen Länge nach beleuchtet).

b) 7 Versuchskeimlinge in Papierröhrchen mit Deckel eingeschlossen, so dass anfänglich die Länge der beleuchteten Spitzen 1—3 mm beträgt.

Nach 7 Stunden:

a) Alle in der Basalregion sehr scharf gekrümmt, der Obertheil vollkommen oder nahezu vollkommen geradegestreckt. (Zeichnungen anzufertigen wurde leider versäumt.)

b) (Fig. 16): Alle sehr deutlich in langer Region lichtwärts gekrümmt, einige bis zur äussersten Basis hinab; die ganze Krümmung befindet sich im verdunkelten Theil der Keimlinge, das Krümmungsmaximum liegt in der Mitte ihrer Länge oder tiefer.

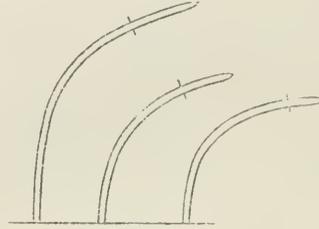


Fig. 16.

3 Keimlinge *b* am Schluss des Versuches.

Versuch 13. *Avena sativa*.

22 halbetiolirte Keimlinge in 3 Töpfen. In zweien der Töpfe befindet sich die Erdoberfläche ca. 2 em unter dem Topfrande; die Spitzen der Keimlinge ragen theils etwas über den Topfrand hervor, theils erreichen sie dessen Niveau nicht ganz.

a) 8 Keimlinge in einem Topf dienen als Vergleichskeimlinge.

b) Die genannten zwei Töpfe mit zusammen 14 Keimlingen werden bis an den Rand mit feingeseibter trockener Erde gefüllt, wobei einige Keimlinge ganz verschüttet werden, während bei der Mehrzahl eine 2 mm lange oder etwas längere Spitze am Licht bleibt.

Nach 6 Stunden:

a) Die Keimlinge sind meist bis zur Basis gekrümmt und der Obertheil ist bei der Mehrzahl geradegestreckt; doch ist im Ganzen die Krümmung relativ schwach (a, Fig. 17).



Fig. 17.

3 Keimlinge *a* und 4 Keimlinge *b* am Schluss des Versuches. Bei den zwei kleineren *b* trat die Spitze erst im Laufe des Versuches aus der Erde hervor.

b) Bei 10 Keimlingen befindet sich eine mehrere mm lange Spitze am Licht (bei einigen ist sie erst im Laufe des Versuches aus der Erde hervorgetreten); die übrigen 4 Keimlinge sind noch ganz verschüttet. Alle jene 10 Keimlinge sind fast in ganzer Länge gekrümmt (*b*, Fig. 17) und stehen in Bezug auf den Grad der Krümmung den Vergleichskeimlingen nur wenig nach; der Unterschied besteht hauptsächlich darin, dass das Krümmungsmaximum höher liegt als bei den Vergleichskeimlingen, und dass der Obertheil sich bei den Versuchskeimlingen nicht oder nur unvollkommen geradegestreckt hat.

Diese zwei Beispiele¹⁾ zeigen zur Genüge, dass sich der Untertheil des Cotyledo, auch wenn er vollständig verdunkelt ist, unter dem alleinigen Einfluss der von der beleuchteten Spitze übermittelten Reizung sehr wohl und zwar ziemlich stark krümmen kann; sie bieten also einen directen Beweis der Fortpflanzung des heliotropischen Reizes und sie bestätigen zugleich, dass sich der Reiz bis an die Basis des Cotyledo fortpflanzt.

Um nun aber den schon in der Einleitung angeführten Einwänden Wiesner's, denen zufolge die Krümmung des verdunkelten Untertheils überhaupt nicht auf Heliotropismus, sondern auf „Zugwachstum“ beruhen könnte, allen Boden zu entziehen, war es erforderlich sich zu überzeugen, ob dieselbe Erscheinung auch bei Rotation am Klimostat, also bei Ausschluss der einseitigen Schwerkraftwirkung und folglich auch des „Zugwachstums“ stattfindet. Zu diesem Zweck wurden 4 Versuche mit *Avena* angestellt, welche alle das gleiche Resultat ergaben, nämlich dass der verdunkelte Untertheil bei den rotirenden Keimlingen sich stärker krümmt als bei den aufrechstehenden Keimlingen desselben Versuches, — wie es zu erwarten war; zur Verdunkelung dienten in diesen Versuchen Papierschürzen, welche auf den Keimlingen so fest aufsitzen, dass sie auch bei Rotation in verticaler Ebene sich nicht im Mindesten verschieben. Die Details der Versuche anzuführen ist wohl überflüssig, und ich begnüge mich mit einem Hinweis auf Fig. 18, welche die Form zweier Keimlinge mit verdunkeltem Untertheil nach 6ständiger Rotation wiedergibt.

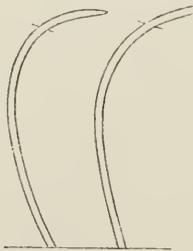


Fig. 18.

Heliotropische Krümmung im verdunkelten Untertheil zweier Keimlinge von *Avena sativa* nach 6ständiger Rotation am Klimostaten um horizontale Achse. Ursprünglich waren die Keimlinge nicht unbeträchtlich von der Lichtquelle weggeneigt.

Im Ganzen wurden zur Constatirung der Fortpflanzung des heliotropischen Reizes, unter Anwendung der drei bereits beschriebenen Methoden, 14 Versuche mit *Avena* und zwei Versuche mit *Phalaris* angestellt, in denen 79 Versuchskeimlinge der ersteren und 13 der letzteren Species zur Beobachtung gelangten. Die Länge der beleuchteten Spitze betrug (bei Beginn

¹⁾ Weitere Beispiele liefern die Keimlinge *a* in Vers. 15 (§ 24) und Vers. 16 (§ 25).

des Versuchs) stets nur einige *mm*. Die Dauer der Exposition variierte von 3½ bis 8 Stunden; meist betrug sie sicherheitshalber 6 bis 8 Stunden, das ist erheblich mehr als zur Erzielung eines klaren Resultates nothwendig gewesen wäre. Die Höhe der Keimlinge variierte in ziemlich weiten Grenzen.

Bei allen 13 Keimlingen von *Phalaris* und bei 74 Keimlingen von *Avena* war das Resultat ein ausgesprochen positives, d. h. es kam im verdunkelten Untertheil eine zweifellose, mehr oder weniger starke Krümmung in Richtung der Lichtquelle zu Stande. Nur in 3 Versuchen mit *Avena* wurden einzelne zweifelhafte Fälle (im Ganzen 5) beobachtet, die sich aber sämmtlich auf bestimmte Ursachen zurückführen lassen: einmal krümmte sich bei einem unter 6 Versuchskeimlingen auch die beleuchtete Spitze nur schwach, und im Untertheil war die Krümmung zweifelhaft; der ganze Satz von Keimlingen, welcher zu diesem Versuch diente, war schon ziemlich alt und daher wenig krümmungsfähig, bei den meisten wurde im Laufe des Versuchs der Cotyledo durchbrochen, und bei dem einen in Rede stehenden Keimling war das Laubblatt am weitesten hervorgetreten. Ein anderes Mal war bei 3 unter 13 Versuchskeimlingen die Krümmung des verdunkelten Untertheils sehr schwach und ziemlich undeutlich; diese 3 gehörten ebenfalls zu einem Satz von Keimlingen, die sich sämmtlich (mit Einschluss der in ganzer Länge beleuchteten) als ungewöhnlich wenig krümmungsfähig erwiesen. In einem dritten Versuch endlich krümmte sich einer unter 4 Versuchskeimlingen überhaupt nicht, es war dies aber ein abnorm gestalteter Keimling mit grossem Längsriss im Cotyledo.

Der Vergleich der Versuchskeimlinge mit den in ganzer Länge beleuchteten Keimlingen giebt in verschiedenen Versuchen etwas verschiedene Resultate: bald ist die Krümmung der ersteren relativ schwach, während die Vergleichskeimlinge stark gekrümmt sind, — bald ist der Unterschied im Grade der Krümmung nur unbedeutend. Ein gewisser Unterschied zu Gunsten der Vergleichskeimlinge ist immer vorhanden, wie auch zu erwarten ist in Anbetracht dessen, dass bei ihnen der Untertheil des Cotyledo auch eine directe heliotropische Reizung erfährt. — Die Länge der gekrümmten Region des verdunkelten Untertheils betrug im ungünstigsten Fall etwas weniger als 1 *cm*, während in den günstigsten Fällen sich der ganze verdunkelte Theil bis zur äussersten Basis hinab krümmte, d. i. eine Strecke von 3—4 *cm* Länge. Die beleuchtete, mehr oder weniger stark geneigte Spitze war fast immer ganz geradegestreckt, so dass sich die gesammte Krümmung im verdunkelten Theil befand; in den günstigen Fällen begann die Krümmung erst in einiger Entfernung unterhalb der Lichtgrenze.

Im Ganzen überwogen die günstigen Fälle bedeutend, und ich habe mehrere Versuche zu verzeichnen, in denen der verdunkelte Untertheil sich bei sämmtlichen Keimlingen sehr stark krümmte.

Schliesslich sei noch ein Versuch mit *Avena* erwähnt, der in anderer Weise als die bisher besprochenen ausgeführt wurde. Auf die Keimlinge wurden lange, eng anschliessende Stanniölröhrchen so aufgeschoben, dass sie

nur die äusserste Basis und eine 5 mm lange Spitze freilassen. Die Keimlinge wurden 3 Stunden lang exponirt und dann, nach Entfernung der Stanniolröhrchen, im Dunkelschrank aufgestellt. Der Versuch gab ein ausgesprochen positives Resultat: nach 1½ Stunden erwies sich bei allen Keimlingen die von dem Stanniolröhrchen umschlossen gewesene Strecke in ganzer Länge deutlich in Richtung der früheren Lichtquelle gekrümmt; die heliotropische Reizung der Spitze hatte sich also auf die verdunkelte Strecke fortgepflanzt und hatte in ihr heliotropische Nachwirkung hervorgerufen.

§ 23. Mehrere der oben besprochenen Versuche (z. B. der Versuch 12 mit Fig. 16) haben gelehrt, dass der von der Spitze aus übermittelte Reiz im verdunkelten Untertheil so starke heliotropische Krümmung hervorrufen kann, wie sie durch directe Reizung des Untertheils nie erzielt wird. Um jedoch völlig zuverlässigen Aufschluss über die relative Stärke der beiden heliotropischen Reizungen zu erhalten, welche unter den normalen Bedingungen gleichzeitig im Untertheil wirken müssen, ist es erwünscht, deren Effecte an ein und denselben Keimlingen mit einander vergleichen zu können. Dies lässt sich erreichen, wenn man Spitze und Untertheil der Keimlinge gleichzeitig, aber von entgegengesetzten Seiten einseitig beleuchtet, so dass z. B. die Spitze nur von rechts, der Untertheil nur von links beleuchtet wird, und zwar mit Licht von gleicher Intensität.

Es ist zu erwarten, dass unter solchen Bedingungen anfänglich jeder der beiden Theile, in Folge directer Reizung, sich nach derjenigen Seite krümmen wird, von welcher er Licht erhält, also dass der Untertheil sich schwach nach links, die Spitze stärker nach rechts krümmen wird. Dann, wenn der von der Spitze ausgehende Reiz bereits Zeit gehabt hat sich basalwärts fortzupflanzen, werden im Untertheil des Cotyledo die beiden Reizungen, welche ihn in entgegengesetztem Sinne zu krümmen streben, mit einander in Antagonismus treten. Sind beide genau gleich stark, so wird sich der Untertheil schliesslich wieder vertical aufrichten müssen. Ist aber (was nach den bisherigen Erfahrungen das Wahrscheinliche ist) die von der Spitze übermittelte Reizung bedeutend stärker als die directe, so muss erstere die letztere überwinden, und die anfängliche Linkskrümmung des Untertheils wird in eine Rechtskrümmung übergehen müssen, d. i. also in eine von der den Untertheil beleuchtenden Lichtquelle gerade weggerichtete Krümmung. Da ferner die Reizung sich von der Spitze nach unten allmähig und zwar ziemlich langsam fortpflanzt, so wird diese Umkrümmung nicht im ganzen Untertheil gleichzeitig stattfinden, sondern sie wird sich allmähig in basipetaler Richtung ausbreiten.

Zur Ausführung solcher Versuche¹⁾ wurde ein Topf mit Keimlingen mitten zwischen zwei Argandlampen aufgestellt, möglichst genau in deren

¹⁾ Diese Versuche, ebenso wie auch die anderen in diesem Kapitel noch zu besprechenden, wurden nur mit den Keimlingen von *Avena sativa* angestellt.

Verbindungsline und in solcher Höhe, dass sich die Keimlinge in gleichem Niveau mit den beiden Gasflammen befanden. Vor allem muss vermieden werden, dass die die Spitze beleuchtende Flamme auch nur ganz wenig lichtstärker sei als die andere, denn dies würde die Beweiskraft eines etwaigen positiven Resultates in Frage stellen; da es nun kaum möglich ist absolut gleiche Lichtintensität der beiden Flammen zu erzielen, so regulirte ich sicherheitshalber die Flammen so, dass der Untertheil der Keimlinge etwas stärkeres Licht erhielt als die Spitze; wird trotzdem ein positives Resultat erzielt, so ist dasselbe offenbar nur um so beweisender. Einige Keimlinge wurden beiderseits in ganzer Länge beleuchtet gelassen, um als Photometer zu dienen.

Im ersten derartigen Versuch wurde einseitige Beleuchtung der Spitze und des Untertheils von entgegengesetzten Seiten dadurch erzielt, dass auf die Versuchskeimlinge die uns bereits bekannten Papierschürzen aufgesetzt wurden; vgl. Fig. 1 (S. 17), welche genau die gegenwärtige Versuchsanstellung illustriert, wenn man sich vorstellt, dass das Licht nicht bloß von links, sondern auch von rechts einfällt; die von der Schürze nicht bedeckte Basis wurde vor dem Licht der rechten Lampe durch einen auf der rechten Seite an den Topf befestigten, 1 cm über dessen Rand vorragenden Streifen mattschwarzen Papiers geschützt. Der Topf mit den so vorbereiteten Keimlingen wurde in einem beiderseits offenen Kasten aufgestellt, welcher dem Licht beider Lampen Zutritt gestattete, seitliches Licht aber abhielt.

Dieser Versuch gab ein positives Resultat; noch schlagender war aber das Resultat eines zweiten, etwas anders eingerichteten Versuches.

Um die einzelnen Keimlinge wurden in die Erde Röhren aus mattschwarzem Papier gesteckt, die im Ganzen so beschaffen waren wie die in § 7 beschriebenen Papierröhren, aber auf zwei entgegengesetzten Seiten mit circa 7 mm breiten Längsausschnitten versehen waren: in der linken Wand unten war ein langer, in der rechten Wand oben ein kurzer Ausschnitt gemacht; das obere Ende des ersteren befand sich auf gleichem Niveau mit dem unteren Ende des letzteren. Die ganze Einrichtung wird durch die schematische Fig. 19

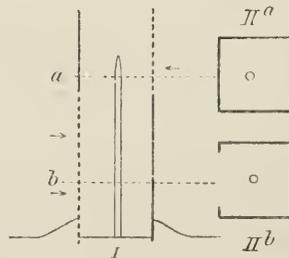


Fig. 19.

I. Papierröhre mit zwei Ausschnitten, mit eingeschlossenem Keimling von *Avena sativa*, im schematischen Längsschnitt; die Stellen der Papierröhre, wo sich die Ausschnitte befinden, sind punktiert dargestellt. Die Spitze des Keimlings erhält Licht nur von rechts, der Untertheil nur von links.

IIa und IIb. Querschnitte durch Papierröhre und Keimlinge in den Niveaus a und b der Zeichnung I.

veranschaulicht. Dasjenige Niveau, in welchem die beiden Ausschnitte endigen, bildet gleichzeitig die Grenze der beiden entgegengesetzten Beleuchtungen (die Lichtgrenze). Die Röhren wurden so angefertigt, dass diese Grenze wenige *mm* unter der Spitze des Keimlings zu liegen kam, und dass der obere Rand der Röhre die Spitze des Keimlings ziemlich bedeutend überragte. Unten wurden die Röhren ringsum mit etwas Erde umschüttet.

Bei dieser Einrichtung erhielt eine kurze Spitzenregion des Keimlings Licht nur von der rechten Lampe, durch den Ausschnitt oben rechts; dann folgte eine kurze Zone (nicht mehr als 1 *mm*), die sich im Halbschatten befand und von beiden Seiten schwaches zerstreutes Licht erhielt; der ganze übrige Cotyledo erhielt directes Licht von der linken Lampe, durch den linken unteren Ausschnitt.

Versuch 14. *Avena sativa*.

Ein kleiner Topf mit 6 etiolirten, 2,0—3,7 *cm* hohen Keimlingen wird im Dunkelmzimmer zwischen zwei Lampen aufgestellt; die Mitte des Topfes ist 45 *cm* von den Vorderrande der Flammen entfernt. Die Keimlinge sind in die oben beschriebenen Papierröhren eingeschlossen; die Lichtgrenze befindet sich 3—6 *mm* unter deren Gipfel. Die Papierröhren beschatten einander nicht. — Dicht daneben und ebenfalls genau in der Mitte zwischen beiden Flammen ist ein zweiter kleiner Topf mit mehreren jungen etiolirten *Avena*-Keimlingen aufgestellt, welche beiderseits in ganzer Länge beleuchtet sind. Diese Photometer-Keimlinge bleiben lange Zeit vollkommen gerade, doch am Schluss des Versuches ist die Mehrzahl leicht nach links gekrümmt, — zum Beweis, dass das Licht der linken (den Untertheil der Versuchskeimlinge beleuchtenden) Lampe ein wenig stärker ist, wie es auch beabsichtigt war.

Nach $1\frac{1}{4}$ Stunden:

Bei allen Versuchskeimlingen der Untertheil merklich nach links, die Spitze ziemlich stark nach rechts gekrümmt, die Keimlinge deutlich S-förmig. Die Grenze der beiden Krümmungen fällt, soweit sich beurtheilen lässt, mit der Lichtgrenze zusammen.

Nach 3 Stunden:

Die Grenze der beiden Krümmungen ist bereits deutlich basalwärts verschoben, und in einer gewissen mittleren Region der Keimlinge (von bei verschiedenen Individuen verschiedener Länge) ist die anfängliche Linkskrümmung bereits in eine unverkennbare Rechtskrümmung übergegangen; eine untere Region, die vorläufig noch mindestens die halbe Länge der Keimlinge umfasst, ist noch deutlich nach links gekrümmt.

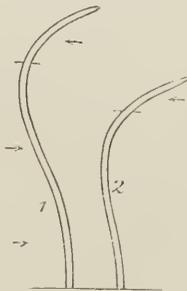


Fig. 20.

Nach 5 Stunden wird der Versuch abgeschlossen: die Lichtgrenze wird durch eine Tuscharke bezeichnet und die Papierröhren werden abgenommen. Es zeigt

sich, dass bei allen Keimlingen die Rechtskrümmung eine lange, meist weit unter die Lichtgrenze hinabreichende Region umfasst. Bei mehreren Keimlingen erstreckt sie sich fast an die Erdoberfläche, so dass von der Linkskrümmung nur noch eine Spur an der äussersten Basis erhalten ist (2, Fig. 20); bei längerer Expositionsdauer wäre sicherlich auch diese Spur verschwunden. Bei den übrigen Keimlingen (nämlich bei den höheren) ist eine deutliche Linkskrümmung noch in einer längeren Basalregion erhalten, die aber höchstens die halbe Länge des Keimlings ausmacht (1, Fig. 20).

Die von der Spitze aus übermittelte heliotropische Reizung erweist sich also als die bedeutend stärkere: in dem Masse wie sie sich basalwärts fortpflanzt, überwindet sie vollkommen den directen Einfluss einseitiger Beleuchtung des Untertheils der Keimlinge.

Der angeführte Versuch 14 scheint mir überhaupt in jeder Hinsicht lehrreich zu sein; alle die Hauptpunkte, die wir bisher durch eine Reihe besonderer Versuche beweisen mussten, nämlich die Empfindlichkeit des Untertheils der Keimlinge, die weit stärkere Empfindlichkeit einer kurzen Spitzenregion, endlich die ausgiebige Fortpflanzung des heliotropischen Reizes, — alles dies wird hier mit einem Schlage in eleganter Weise ad oculos demonstrirt.

§ 24. Kann sich der heliotropische Reiz nur von der besonders empfindlichen Spitze, oder auch von anderen, weniger empfindlichen Zonen des Cotyledo aus fortpflanzen?

Zur Entscheidung dieser Frage wurde sowohl die Spitze der Keimlinge (mittels Stanniolkappen), als auch der untere Theil (auf eine der üblichen Weisen) verdunkelt, so dass nur eine unter der Spitzenregion gelegene Zone von geringer Länge beleuchtet blieb; es sollte sich zeigen, ob der verdunkelte Untertheil sich auch unter Umständen krümmen wird.

Hierbei muss man berücksichtigen, dass die Reizung der beleuchteten Zone schon an sich schwach ist und nur geringe Krümmung zu bewirken vermag; wenn sie sich auf den verdunkelten Untertheil fortpflanzt, so kann sie hier begreiflicherweise nur eine noch schwächere Wirkung haben, und daher kann das Resultat einer solchen Fortpflanzung, wenn sie auch thatsächlich stattfindet, für uns leicht unmerklich oder doch zweifelhaft bleiben. Daher wäre es unzulässig aus negativen Befunden zu schliessen, dass keine Fortpflanzung stattfindet, und entscheidende Bedeutung darf man nur positiven Resultaten beimessen, da diese anders als durch Fortpflanzung der heliotropischen Reizung nicht zu erklären sind.

Die zwei ersten Versuche ergaben in der That ein im Ganzen zweifelhaftes und nur für einzelne Keimlinge positives Resultat. Ein entscheidendes positives Resultat lieferte erst ein dritter Versuch, der mit aussergewöhnlich rasch wachsenden und höchst krümmungsfähigen Keimlingen ausgeführt wurde.

Versuch 15. *Avena sativa*.

3 Töpfe mit 21 etiolirten Keimlingen verschiedener Höhe, theilweise mit mehr oder weniger entwickeltem, bis zu 8 mm hohem Hypocotyl. Die Erdoberfläche in den Töpfen befindet sich tiefer als deren Rand; zum Versuch werden alle 3 Töpfe bis an den Rand mit feiner trockener Erde gefüllt, wodurch der Untertheil der Keimlinge in einer Strecke von 1,5—1,8 cm verdunkelt wird. — Zur Beleuchtung dient Tageslicht.

a) Ein Topf mit 6 Keimlingen von 2,8—3,7 cm Höhe dient zur Controle, wie stark überhaupt bei dem gegebenen Material die Krümmung des verdunkelten Untertheils werden kann; der über die Erde vorragende, 2½—12 mm lange Theil der Keimlinge bleibt voll beleuchtet. Der Topf enthält überdies noch 4 jüngere Keimlinge, die anfänglich ganz verschüttet sind.

b) Ein zweiter Topf enthält 6 Keimlinge von 2,8—3,9 cm Höhe, der dritte fünf Keimlinge von 2,1—2,8 cm Höhe; mittels Stanniolkappen werden den ersteren 7½, den letzteren 4½ mm Spitze verdunkelt. In beiden Töpfen variiert die Länge der beleuchtet bleibenden mittleren Zone zwischen 2½ und 12 mm; die Länge der beleuchteten Zone ist also dieselbe wie bei den Vergleichskeimlingen, und nur deren Lage ist eine andere.

Nach 6½ Stunden:

a) Bei fast allen älteren Keimlingen ist inzwischen das Laubblatt hervorgetreten; ihr oberirdischer Theil ist jetzt 7½—20 mm lang. Derselbe ist ganz geradegestreckt und stark geneigt, und hinter jedem Keimling befindet sich in der Erde ein sehr deutliches flaches Grübchen, was von vornherein auf die Existenz einer unterirdischen Krümmung hinweist. In der That zeigt sich im verschütteten Theil aller Keimlinge eine starke Krümmung, welche eine wenigstens 12—15 mm lange Strecke umfasst. — Bei den 4 jüngeren Keimlingen ist die Spitze des Cotyledo im Laufe des Versuches über die Erde hervorgetreten, und jetzt ist deren oberirdischer Theil 9—18 mm lang (ungemein rapides Wachstum!); derselbe ist ebenfalls ganz gerade und stark geneigt, und der unterirdische Theil ist bis zur Basis hinab sehr stark gekrümmt.

Ueberhaupt liefern die Keimlinge *a* dieses Versuches eins der besten Beispiele für die heliotropische Krümmung des verdunkelten Untertheils infolge Reizfortpflanzung.

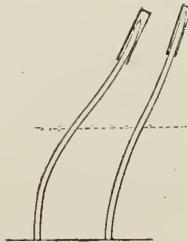


Fig. 21.

b) Die Länge der beleuchteten mittleren Zone beträgt jetzt 10—20 mm. Dieselbe ist mehr oder weniger lichtwärts geneigt und entweder ganz geradegestreckt oder leicht aufwärts gekrümmt. Der unterirdische Theil ist bei 4 Keimlingen nicht merklich oder nur zweifelhaft gekrümmt; bei den übrigen 7 ist er hingegen deutlich gekrümmt, und bei der Mehrzahl erstreckt sich die Krümmung bis zur Basis des Cotyledo. Im Vergleich mit den *a* sind die Krümmungen schwach, — wie zu erwarten war. Fig. 21 stellt zwei Keimlinge der Gruppe *b* dar, der linke ist derjenige, dessen unterirdischer Theil sich am stärksten gekrümmt hat.

Wir sehen, dass auch von einer Zone des wenig empfindlichen Theils des Cotyledo aus der heliotropische Reiz sich auf andere Zonen fortpflanzen und günstigenfalls in letzteren eine sehr deutliche Krümmung hervorrufen kann. Angesichts dessen müssen wir es für wahrscheinlich halten, dass überhaupt jede heliotropisch empfindliche Zone des Cotyledo den empfangenen Reiz auch den benachbarten Zonen übermittelt.

§ 25. Kann sich der heliotropische Reiz auch in acropetaler Richtung fortpflanzen?

Factisch pflanzt sich der Reiz stets in basipetaler Richtung fort, da ja die Spitze des Cotyledo weit stärker gereizt wird als der Untertheil. Doch hat es gewiss ein theoretisches Interesse zu untersuchen, ob auch in umgekehrter Richtung eine Fortpflanzung möglich ist.

In den gewöhnlichen Bedingungen lässt sich diese Frage überhaupt nicht entscheiden, denn durch die Krümmung des unteren Theiles des Cotyledo wird dessen oberer Theil, auch wenn er selbst verdunkelt ist, passiv in die Gleichgewichtslage gebracht, in der eine heliotropische Krümmung natürlich nicht mehr stattfinden kann. Man muss also die Versuche so anstellen, dass der Untertheil der Keimlinge zwar heliotropisch gereizt wird, aber sich nicht krümmen kann.

Um dies zu erreichen, wurden die Versuchskeimlinge in Glasröhrchen eingeschlossen, deren Durchmesser gerade gestattete, sie mit ganz leichtem Druck auf die Keimlinge aufzuschieben; das untere Ende der Röhrchen wurde in die Erde gesteckt, das obere überragte mehr oder weniger beträchtlich den Gipfel der Keimlinge. Auf den Keimlingen wurde vorher mit Tusche die Stelle markirt, bis zu welcher der Obertheil verdunkelt werden sollte (die Länge des verdunkelten Obertheils betrug $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ der Gesamtlänge der Keimlinge), und bis zu dieser Stelle wurde der obere Theil der Glasröhrchen entweder mit Stanniol in mehrfacher Lage umwickelt, oder mit dickem schwarzem Lack bemalt. Die Vergleichskeimlinge wurden in gleicher Weise in Glasröhrchen eingeschlossen, blieben jedoch in ganzer Länge beleuchtet. — Auf diese Weise können die Keimlinge sich zwar nicht krümmen, aber bei einseitiger Beleuchtung muss in ihnen eine heliotropische Spannung zu Stande kommen, welche nach Befreiung aus den Glasröhrchen sich in die entsprechende Krümmung umsetzt. Bei den Vergleichskeimlingen muss sich der Obertheil in seiner ganzen Länge krümmen, bis zur äussersten Spitze — was auch thatsächlich geschieht. Bei den Versuchskeimlingen müsste, falls eine Fortpflanzung des heliotropischen Reizes vom beleuchteten Untertheil zum verdunkelten Obertheil stattfindet, dasselbe eintreten, nur müsste die Krümmung in ihrer ganzen Ausdehnung schwächer sein; wenn hingegen Reizfortpflanzung in acropetaler Richtung nicht stattfindet, so müsste der verdunkelt gewesene Obertheil ganz gerade bleiben und nur passiv (durch die Krümmung des Untertheils) eine gewisse Neigung annehmen.

Es wurden im Ganzen 4 solche Versuche gemacht, in denen die Keimlinge 5—7½ Stunden lang hellem, horizontal einfallendem Tageslicht ausgesetzt wurden; in ihnen gelangten zusammen 18 Versuchskeimlinge zur Beobachtung. Bei 11 von diesen Keimlingen blieb der Obertheil unzweifelhaft vollkommen gerade (beim Anlegen an ein Lineal war nicht die geringste Abweichung zu erkennen); bei 4 Keimlingen war er zwar merklich gekrümmt, aber nicht in der Richtung zur Lichtquelle, so dass die Krümmungen wohl autonome gewesen sein dürften; nur bezüglich dreier Keimlinge konnte ein Zweifel bestehen, ob nicht im Obertheil eine sehr geringe Krümmung in Richtung der Lichtquelle vorhanden ist (welche nb. trotzdem auch autonomen Ursprungs sein könnte), dieselbe war aber so schwach, dass einige unbetheiligte Personen, denen ich die Keimlinge zeigte, sie meist nicht entdecken konnten.

Die Versuche führen also zu dem merkwürdigen und meinen Erwartungen ganz entgegengesetzten Resultat, dass die heliotropische Reizung sich in akropetaler Richtung nicht fortpflanzt. Wenn auch gegen diese Möglichkeit sich a priori keine zwingenden Gründe anführen lassen, so ist jedenfalls das obige Ergebniss mit Vorsicht aufzunehmen, denn, wie leicht verständlich, können auch in diesem Falle negative Resultate nicht vollkommen beweiskräftig sein; mit Sicherheit dürfen wir also nur soviel sagen, dass sich die Möglichkeit der Fortpflanzung der heliotropischen Reizung in akropetaler Richtung experimentell nicht hat nachweisen lassen.

Der Weg der Reizfortpflanzung.

§ 26. Da der Cotyledo nur zwei opponirte, ohne jegliche Anastomosen in verticaler Richtung verlaufende Leitstränge enthält (vgl. § 9), so kann man schon a priori sagen, dass die Leitstränge jedenfalls nicht die einzigen Bahnen für die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes sein können; denn sonst wäre bei einer bestimmten Stellung der Symmetrie-Ebene (nämlich wenn dieselbe mit der Ebene des Lichteinfalls zusammenfällt, wenn also das Licht senkrecht zu der beide Leitstränge in sich aufnehmenden Ebene einfällt) ein Einfluss der Beleuchtung der Spitze auf die Krümmung des Untertheils nicht gut denkbar, während thatsächlich dieser Einfluss sich immer in gleicher Weise geltend macht, unabhängig davon, wie die Symmetrie-Ebene zur Lichtquelle orientirt ist.

Die Abwesenheit der Anastomosen erlaubt uns aber auch experimentell zu entscheiden, ob die Leitstränge überhaupt eine wesentliche Rolle bei der Reizfortleitung spielen. Es genügt, den Cotyledo an zwei opponirten Stellen, wo die Leitstränge liegen, zu durchschneiden, den ganzen Untertheil so zu verdunkeln, dass auch die operirte Stelle bereits im Dunkeln ist und darauf die Spitze einseitig zu beleuchten. Alsdann ist eine Verbindung zwischen der Spitze und dem unterhalb der Operationsstelle liegenden Theil nur noch durch parenchymatische Gewebe vorhanden, und wenn der letztere Theil

sich auch jetzt krümmt, so ist klar, dass der heliotropische Reiz sich im Parenchym des Grundgewebes (incl. Epidermis) fortgepflanzt hat.

Dieses Experiment wird jedoch durch den Umstand etwas erschwert, dass die Leitstränge, obgleich in dem isolirten, durchscheinenden Cotyledo leicht mit blossen Auge sichtbar, an den unverletzten Keimlingen selbst mit der Lupe schwer zu erkennen sind, so dass man darauf angewiesen ist aus der Form der Spitze des Cotyledo auf ihre Lage zu schliessen. Um also mit Wahrscheinlichkeit darauf rechnen zu können, dass die Leitstränge wirklich vollständig durchschnitten sind, darf man die Quereinschnitte in den Cotyledo nicht zu kurz machen; in meinen Versuchen wurde (durch beide Einschnitte zusammengenommen) stets mindestens $\frac{1}{3}$ der Gesamtperipherie des Cotyledo durchschnitten. Sicherheitshalber wurde überdies nach Schluss des Versuches die operirte Stelle aller Cotyledonen mikroskopisch darauf geprüft, ob wirklich die Leitstränge ganz durchschnitten waren, — eine Vorsichtsmassregel, die sich als keineswegs überflüssig erwies.

Durch solche ausgedehnte Einschnitte werden nun aber nicht blos die Leitstränge, sondern es wird auch ein bedeutender Theil (bis zur Hälfte) des Grundgewebes durchschnitten. Daher muss durch die Operation die Krümmung des verdunkelten Untertheils unvermeidlich mehr oder weniger vermindert werden, und aus einem negativen Resultat dürfen wir folglich nicht ohne weiteres schliessen, dass die Leitstränge zur Fortleitung des heliotropischen Reizes nothwendig sind; falls aber, trotz des bezeichneten Umstandes, positive Resultate erzielt werden, so werden dieselben um so beweisender für die Reizleitung im Grundgewebe sein (ohne natürlich die Möglichkeit auszuschliessen, dass im intacten Cotyledo nebenher und ohne wesentliche Aenderung des Resultates der Reiz sich auch im lebenden Gewebe der Leitstränge fortpflanzen kann).

Nachdem ich mich zunächst durch Vorversuche überzeugt hatte, dass die Operation an sich keine die Krümmungsfähigkeit wesentlich vermindemde Wirkung hat, führte ich 4 Versuche aus, in denen 12 operirte Keimlinge und 8 nicht operirte Vergleichskeimlinge untersucht wurden.

Versuch 16. *Avena sativa*.

6 etiolirte, 3–4 cm hohe Keimlinge. — Beleuchtung mit Tageslicht.

a) 3 Vergleichskeimlinge.

b) 3 Versuchskeimlinge. Diesen wird der Cotyledo an zwei Stellen, wo voraussichtlich die Leitstränge liegen, mit der Spitze eines scharfen Skalpells quer durchschnitten. Die Einschnitte sind etwas weniger als 1 cm vom Gipfel des Cotyledo entfernt; der eine Einschnitt befindet sich ein wenig höher als der andere.

Allen Keimlingen werden Papierschürzen aufgesetzt, welche den Untertheil mit Einschluss der operirten Stelle verdunkeln; die beleuchtete Spitze ist $4\frac{1}{2}$ bis $7\frac{1}{2}$ mm lang.

Nach 6 Stunden wird der Versuch abgeschlossen; inzwischen ist bei allen Keimlingen mit Ausnahme eines *b* der Cotyledo durchbrochen worden, die Keimlinge waren also schon etwas alt, und es sind folglich nur mässige Krümmungen zu erwarten.

a) Bei allen drei Keimlingen eine ausgesprochene, wenn auch nicht gerade starke Krümmung im verdunkelten Untertheil (a, Fig. 22).

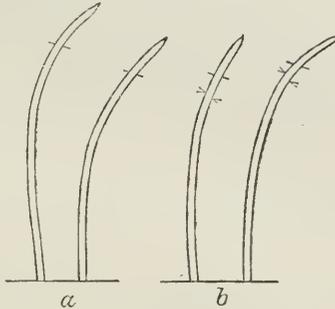


Fig. 22.

Die Zeichen $>$ $<$ bei den Keimlingen *b* bezeichnen das Niveau, wo die Leitstränge durchgeschnitten sind.

b) Bei zwei Keimlingen ist die Krümmung des verdunkelten Untertheils nur wenig schwächer als bei den *a* (*b*, Fig. 22), bei dem dritten ist sie sehr zweifelhaft. — Die mikroskopische Untersuchung ergibt, dass bei allen Keimlingen die Leitstränge des Cotyledo ganz durchgeschnitten sind.

Ein zweiter Versuch, in dem zur Verdunkelung des Untertheils trockene Erde benutzt wurde, gab überhaupt kein brauchbares Resultat, die operirten Keimlinge krümmten sich nämlich gar nicht, auch nicht in der beleuchteten Spitze; dieses abnorme Verhalten dürfte vielleicht darin seinen Grund haben, dass die operirten Keimlinge in Folge der ihnen beigebrachten Wunden unter der austrocknenden Wirkung der Erde leiden. — In den übrigen zwei Versuchen wurde der Untertheil der Keimlinge mittels Papierröhren mit Deckel verdunkelt; beide Versuche lieferten sehr gute Ergebnisse: alle Versuchskeimlinge (zusammen 6) krümmten sich recht stark, nur wenig schwächer als die Vergleichskeimlinge. Ich führe die zu einem dieser Versuche gehörige Zeichnung an (Fig. 23), um zu zeigen, dass die Krümmung des

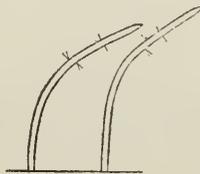


Fig. 23.

Zwei Keimlinge von *Avena sativa* mit durchgeschnittenen Leitsträngen und verdunkeltem Untertheil, nach 6 stündiger Exposition. Bedeutung der Zeichen wie in Fig. 22.

verdunkelten Untertheils bei den operirten Keimlingen auch stärker sein kann, als es in Versuch 16 der Fall war. Die mikroskopische Untersuchung

ergab, dass bei drei von den sechs Keimlingen beide Leitstränge ganz durchschnitten waren, bei zwei weiteren Keimlingen war nur der eine Leitstrang durchschnitten, und beim sechsten Keimling war der eine Leitstrang intact und der andere nur angeschnitten; diese Verhältnisse hatten aber auf den Krümmungsgrad keinen merklichen Einfluss.

Es ist hiermit bewiesen, dass der heliotropische Reiz sich im Parenchym des Grundgewebes fortpflanzt.

§ 27. Von den Keimlingen der zahlreichen anderen *Gramineen*, welche ich geprüft habe (abgesehen von den im folgenden Kapitel zu besprechenden *Panicen*), erwiesen sich die meisten als für meinen Zweck unbrauchbar, wegen allzu geringer heliotropischer Krümmungsfähigkeit. Die übrigen, welche nb. ebenfalls bedeutend weniger krümmungsfähig sind als *Avena sativa* und *Phalaris canariensis*, verhalten sich in den wesentlichen Punkten gerade so wie die eben genannten Species, so dass eine eingehendere Untersuchung überflüssig war. Es waren das folgende fünf Species: *Ehrharta panicea*, *Avena brevis*, *Bromus inermis*, *Secale cereale*, *Hordeum hexastichum*.

Mit den Keimlingen dieser Arten wurden 10 Versuche über die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Cotyledo ausgeführt: überall fand sich schwache, aber unverkennbare Empfindlichkeit des Untertheils, erheblich stärkere Empfindlichkeit einer kurzen Spitzenregion, und ein bedeutender Einfluss der letzteren auf die heliotropische Krümmung des Untertheils. Beispielshalber sei angeführt, dass in einem Versuch mit *Hordeum hexastichum* die erreichte mittlere Neigung betrug: bei den Vergleichs-keimlingen 45° , bei den Versuchskeimlingen (4—6 mm Spitze verdunkelt) 23° .

Ferner überzeugte ich mich in drei Versuchen (mit *Ehrharta panicea*, *Avena brevis* und *Bromus inermis*), dass der mittels trockener Erde verdunkelte Untertheil der Keimlinge sich unter dem Einfluss eines von der beleuchteten Spitze transmittirten Reizes heliotropisch krümmt. Mit den anderen Species habe ich solche Versuche nicht gemacht.

Unter den Keimlingen aus anderen Familien der Monocotylen habe ich vergeblich nach geeigneten Versuchsobjecten gesucht.

IV. Versuche mit Keimlingen von Paniceen¹⁾.

Eingehend habe ich die Keimlinge von drei Species untersucht, nämlich von *Panicum sanguinale*, *Panicum miliaceum* und *Setaria viridis*; einige wenige Versuche habe ich ferner mit *Eleusine Coracana* angestellt. Die Keimlinge dieser vier Species verhalten sich in allen wesentlichen Punkten völlig gleich, und können daher zusammen besprochen werden. Anders verhalten sich hingegen die Keimlinge von *Sorghum vulgare*, welche am Schluss des Kapitels gesondert behandelt werden sollen.

Bau und Eigenschaften der Keimlinge.

§ 28. Für alle untersuchten *Paniceen* ist es charakteristisch, dass das Hypocotyl sich stark entwickelt, während der Cotyledo kurz bleibt, — also gerade umgekehrt wie bei den anderen untersuchten *Gramineen*, wo das Hypocotyl meist sogar überhaupt nicht zur Entwicklung gelangt.

Bei den *Paniceen* entwickelt sich das Hypocotyl auch dann, wenn die Keimung am Licht stattfindet; es wird alsdann so lang, meist sogar mehrere Mal länger als der Cotyledo. Verdunkelung, insbesondere kontinuierliche Verdunkelung von Beginn der Keimung an, steigert bedeutend die Wachstumsintensität des Hypocotyls und verlängert überdies die Dauer seiner Wachstumsfähigkeit (sie hat also hier dieselbe Wirkung auf das Hypocotyl, wie bei den anderen *Gramineen* auf den Cotyledo). Unter solchen Bedingungen kann das Hypocotyl bei *Panicum sanguinale* bis zu 3 cm, bei *Panicum miliaceum* und bei *Setaria* selbst bis zu 5 oder 6 cm lang werden, — das ist eine relativ sehr bedeutende Länge, da der Durchmesser des Hypocotyls kaum $\frac{1}{2}$ mm beträgt. — Die anatomische Structur des Hypocotyls bietet nichts, was für uns von Belang wäre.

Der Cotyledo wird bei *Panicum miliaceum* 6—7 $\frac{1}{2}$ mm (ausnahmsweise bis 9 mm), bei *Panicum sanguinale* und *Setaria* nur 3—6 mm lang. Er ist etwas dicker als das Hypocotyl und von spindelförmiger Gestalt: von der Mitte aus nimmt sein Durchmesser nach beiden Seiten ab, basalwärts allmählig, apicalwärts etwas schneller (a, Fig. 24, auf S. 69). Der anatomische Bau des Cotyledo (bei *Setaria* untersucht) ist in der Hauptsache der gleiche wie bei *Avena* und *Phalaris* (§ 9), nur ist hier natürlich alles entsprechend dünner und zarter. An den Flanken, wo die Leitstränge eingeschlossen sind, besteht der Cotyledo, ausser den beiden Epidermen, aus zwei (selten drei) Schichten Mesophyll; auf der Dorsalseite ist nur eine Schicht Mesophyll vorhanden, und in der Mitte der Ventralseite fehlt das Mesophyll ganz, so dass hier, auf einer mehrere Zellen breiten Strecke, die beiden Epidermen direct aneinander grenzen. Auch bei den *Paniceen* ist

¹⁾ Die *Paniceen* sind hier im weiteren Sinne gefasst, d. i. als Unterfamilie, nicht als Tribus.

somit der dünne Längsstreif auf der Ventralseite des Cotyledo vorhanden; auch hier wird derselbe schliesslich an seinem oberen Ende, unterhalb der äussersten Spitze des Cotyledo, von dem hervortretenden Laubblatt durchbrochen.

Der Cotyledo wächst einigermassen schnell nur in der ersten Zeit seiner Entwicklung; bald nach seinem Hervortreten über die Erdoberfläche wird sein Wachstum so unbedeutend, dass die Messung mit Maassstab in 24 Stunden keinen merklichen Zuwachs ergibt; am intensivsten bleibt das Wachstum an der äussersten Basis des Cotyledo, an seiner Grenze gegen das Hypocotyl, wie man zwar nicht durch directe Messung, aber aus der Verzerrung eines hier angebrachten Tuschfleckchens sich überzeugen kann.

Die Folge eines so schnellen Erlöschens des Wachstums ist, dass der Cotyledo sehr früh von dem Laubblatt durchbrochen wird. Namentlich bei *Panicum sanguinale* erfolgt die Durchbrechung oft schon, wenn der Cotyledo kaum aus der Erde hervorgetreten ist; bei *Setaria* pflegt sie etwas später zu erfolgen, und am längsten bleibt der Cotyledo bei *Panicum miliaceum* geschlossen, wo auch sein Wachstum am längsten andauert. — Selbst durch vollkommene Verdunkelung kann der Zeitpunkt der Durchbrechung des Cotyledo nur um ein Geringes hinausgeschoben werden.

Im Gegensatz hierzu ist das Wachstum des Hypocotyls sehr intensiv, wenn es auch nicht gerade viel länger als dasjenige des Cotyledo andauert. In seiner ganzen Länge wächst das Hypocotyl nur in der ersten Zeit, solange es erst wenige *mm* misst; dann beschränkt sich das Wachstum mehr und mehr auf eine relativ kurze Spitzenregion, nach einiger Zeit wächst nur noch eine apicale Zone von nicht mehr als 1 *mm* Länge, und schliesslich, etwa eine Woche nach der Keimung oder wenig später, erlischt das Wachstum des Hypocotyls ganz.

Die Vertheilung der Wachstumsintensität im Hypocotyl ist eine streng acropetale. Markirt man auf jungen Hypocotylen Querzonen von $1\frac{1}{2}$ *mm* Länge, so findet man, dass in der ersten (obersten) Zone das Wachstum sehr intensiv ist und in basipetaler Richtung rapid abnimmt. Als Beispiel mag die folgende Tabelle dienen.

In zwei Töpfen mit zahlreichen halb-etiolirten jungen Keimlingen von *Setaria viridis* wählte ich vier resp. sechs Keimlinge mit geradem Hypocotyl und theilweise schon hervorgetretenem Laubblatt aus, und markirte auf den Hypocotylen, von deren Spitze aus, je drei bis vier $1\frac{1}{2}$ *mm* lange Zonen. Das Wachstum geschah im Dunkeln, die Messung erfolgte nach 23 Stunden. Die Zahlen geben den Zuwachs in Procenten der Anfangslänge der Zonen an.

Zonen	Erster Topf				Mittel	Zweiter Topf						Mittel
I.	490	490	460	420	465	150	110	140	130	130	100	127
II.	130	80	150	120	120	40	60	70	60	60	40	55
III.	20	10	50	30	28	10	0	20	10	0	10	8
IV.	0	0	20	0	5	—	—	—	—	—	—	—
Gesamtt-zuwachs des Hypocotyls in <i>mm</i>	9,6	8,7	10,2	8,6	9,3	3,0	2,6	3,4	3,0	2,9	2,3	2,9

Die Tabelle zeigt auch, wie verschieden die Wachstumsintensität in verschiedenen Kulturen ausfallen kann; nb. waren die Keimlinge im zweiten Topf nicht älter, sondern sogar etwas jünger als im ersten Topf. — Das Hervorbrechen des Laubblattes hat auf das Wachstum des Hypocotyls keinen merklichen Einfluss.

Die heliotropische Krümmungsfähigkeit der *Panicen*-Keimlinge ist im allgemeinen eine sehr bedeutende. Was den Cotyledo anbetrifft, so ist derselbe freilich zu starker Krümmung nur in der Jugend befähigt, solange die Keimlinge noch so klein sind, dass sich mit ihnen nicht bequemen experimentiren lässt; wenn dagegen der Cotyledo sich schon seiner definitiven Länge nähert, — was ja sehr frühzeitig geschieht —, so wird, entsprechend seinem höchst langsamen Wachstum, auch seine Krümmungsfähigkeit sehr gering, und es erfordert schon Aufmerksamkeit, zu constatiren, dass der Cotyledo, solange er noch geschlossen ist, an der heliotropischen Krümmung überhaupt theilnimmt. An älteren, schon durchbrochenen Cotyledonen kann man selbst mit Hilfe des Mikroskops keine Spur einer Krümmung bemerken.

Die heliotropische Krümmung vollzieht sich also bei jüngeren Keimlingen vornehmlich, bei älteren ausschliesslich im Hypocotyl. Markiren wir auf dem oberen Theil jüngerer Hypocotyle kurze Querzonen, so können wir verfolgen, wie die Krümmung zuerst in der Gipfelzone sich einstellt (*b*, Fig. 24) und nach einiger (relativ langer) Zeit auch eine oder mehrere

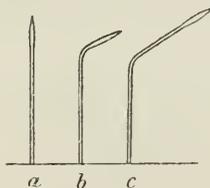


Fig. 24.

Schematische Zeichnungen von Keimlingen von *Setaria viridis*.

a ein gerader etiolirter Keimling mittleren Alters.

b Form des Keimlings nach stattgefundenener heliotropischer Krümmung.

c Form des Keimlings nach andauernder Exposition.

der folgenden Zonen ergreift, nämlich alle diejenigen Zonen, welche noch in wenn auch nur langsamem Wachstum begriffen sind; indessen beginnt die Gipfelregion sich geradestrecken, die Krümmung beschränkt sich mit der Zeit auf eine immer kürzer werdende Strecke, und concentrirt sich zuletzt in der äussersten Basis der wachsenden Region des Hypocotyls (*c*, Fig. 24). Zu dieser Zeit bildet der Obertheil des Hypocotyls, der sich in Folge des intensiven Wachstums der obersten Zone mehr oder weniger ansehnlich verlängert hat, mitsammt dem Cotyledo eine vollkommen gerade Linie in der Gleichgewichtslage zwischen Geotropismus und Heliotropismus. Inzwischen hört die Stelle, wo sich die Krümmung befindet, ganz zu wachsen auf, und so bleibt nach genügend langer Exposition die scharfe, fast winkelige Krümmung für immer im Hypocotyl fixirt.

In einem späteren Entwicklungsstadium ist natürlich nur noch die allein wachsende Gipfelzone des Hypocotyls krümmungsfähig, und gegen Ende des Wachstums beschränkt sich die Krümmungsfähigkeit auf ein ganz kurzes Stück an der Grenze von Hypocotyl und Cotyledo, welches alsdann geradezu wie ein Charnier wirkt. Selbstverständlich ist um diese Zeit die Krümmungsfähigkeit bereits stark vermindert, es ist eine relativ lange Exposition erforderlich, um eine geringe Neigung des Cotyledo zu bewirken; und schliesslich erlischt mit dem Wachstum des Hypocotyls auch die Krümmungsfähigkeit des Keimlings definitiv.

Ich hebe hervor, dass bei den *Paniceen*-Keimlingen, im Gegensatz zu den Keimlingen der anderen *Gramineen*, die Durchbrechung des Cotyledo keineswegs einen Wendepunkt darstellt, von dem an die Krümmungsfähigkeit rapid sinkt; vielmehr kann hier die Krümmungsfähigkeit selbst dann noch recht ansehnlich bleiben, wenn das Laubblatt sich schon auszubreiten begonnen hat. Es hängt dies damit zusammen, dass bei den *Paniceen* die Krümmung vom Hypocotyl besorgt wird, und dass sie folglich nicht, wie bei den anderen *Gramineen*, vom Wachstum des Cotyledo abhängig ist. Dank diesem Umstande sind die *Paniceen*-Keimlinge auch nach dem Hervorbrechen des Laubblattes noch sehr wohl zu Experimenten brauchbar, und viele meiner Versuche wurden eben mit solchen älteren Keimlingen gemacht. Stört das Laubblatt, so kann man es unmittelbar über der Spitze des Cotyledo abschneiden¹⁾, was auf die Krümmungsfähigkeit des Keimlings ohne Einfluss ist; nur darf dabei der Cotyledo nicht verletzt werden, — warum, wird man aus Kapitel X ersehen.

Die geotropische Krümmung verläuft bei den *Paniceen*, mutatis mutandis, genau so wie die heliotropische.

Für diejenigen, welche etwa wünschen sollten, meine Versuche zu wiederholen, bemerke ich, dass die Keimlinge aller *Paniceen* sehr capriciöse Objecte sind: die eine Cultur reagirt sehr schnell und stark (z. B.: Krümmung schon nach 1½ Stunden ziemlich stark, definitive heliotropische Neigung 70° oder 80°), eine andere, äusserlich ganz gleiche Cultur reagirt auf die nämliche Beleuchtung weit schlechter (z. B.: die Krümmung wird erst nach 3—4 Stunden ansehnlich, und die definitive Neigung übersteigt nicht 40° oder 50°); will man also vergleichende Versuche mit mehreren Culturen anstellen, so ist es unumgänglich, sich zuvor von deren Vergleichbarkeit zu überzeugen. Es kommt sogar vor, dass eine ganze grosse Aussaat lauter

1) Noch einfacher wäre es, das Laubblatt herauszureissen, was sehr leicht gelingt, — dies hebt aber, soweit ich beobachtet habe, die Krümmungsfähigkeit des Keimlings ganz auf. Man darf hieraus nicht etwa schliessen, dass das Laubblatt eine wesentliche Rolle bei der heliotropischen Krümmung spielt; dasselbe ermangel vollkommen der heliotropischen Empfindlichkeit, und die Aufhebung der Krümmungsfähigkeit wird keineswegs durch den Mangel des Laubblattes bedingt, sondern höchst wahrscheinlich durch die mit dessen Entfernung verbundene Verwundung seiner Anheftungsstelle.

Culturen ergibt, die wegen abnorm geringer Krümmungsfähigkeit nicht zu brauchen sind. Diese Differenzen müssen, da das Aussaatmaterial immer dasselbe war, in irgendwelchen kleinen Verschiedenheiten in der Vorbereitung der Culturen ihren Grund haben, Näheres vermag ich aber nicht anzugeben.

Nachweis, dass nur der *Cotyledo* heliotropisch empfindlich ist.

§ 29. Schon die Vorversuche ergaben in dieser Hinsicht ein ganz entscheidendes Resultat, und ein solcher Vorversuch möge hier als Beispiel Platz finden.

Versuch 17. *Setaria viridis* und *Eleusine Coracana*.

Auf feuchtes Fliesspapier in einer Krystallisirschale waren Samen von *Setaria*, in einer zweiten Krystallisirschale Samen von *Eleusine* ausgesät worden. Die Schalen standen die ganze Zeit auf dem Tisch in der Nähe des Fensters, nur mit einer zweiten, als Deckel dienenden Krystallisirschale bedeckt. Am 1. Februar hatten sich zahlreiche Keimlinge beider Species entwickelt; bei allen Keimlingen von *Eleusine* war das Laubblatt schon mehr oder weniger weit hervorgetreten, bei den Keimlingen von *Setaria* war hingegen der *Cotyledo* noch durchgängig geschlossen; die Länge der Hypocotyle variierte individuell in ziemlich weiten Grenzen. Alle Keimlinge waren in fast gleichem, bedeutendem Grade zum Fenster geneigt. Ich hatte mich schon vorher von der grossen heliotropischen Krümmungsfähigkeit dieser Keimlinge überzeugt: ich hatte die Krystallisirschalen wiederholt mehr oder weniger stark um ihre Achse gedreht, und jedesmal waren nach wenigen Stunden alle Keimlinge wieder genau zum Fenster geneigt.

Am 1. Februar Nachmittags setzte ich zahlreichen Keimlingen beider Species enge Stanniolkappen auf, welche genau bis zur Basis des *Cotyledo* hinabreichen, so dass der ganze *Cotyledo* (bei *Eleusine* mitsammt dem hervorgetretenen Laubblatt) verdunkelt, das Hypocotyl aber in seiner ganzen Länge beleuchtet war. Darauf wurden beide Krystallisirschalen um 90° gedreht, so dass die Krümmungsebene aller Keimlinge dem Fenster parallel stand.

Schon nach 2½ Stunden waren alle nicht mit Stanniolkappen versehenen Keimlinge (genauer gesagt deren *Cotyledo* nebst dem wachsenden Obertheil des Hypocotyls) wieder genau zum Fenster gerichtet, während bei allen Keimlingen mit Stanniolkappen die Krümmungsebene ihre anfängliche Lage parallel dem Fenster ganz unverändert beibehalten hatte.

Am Morgen des folgenden Tages sind die Keimlinge ohne Stanniolkappen nach wie vor stark fensterwärts geneigt. Von den Keimlingen mit Stanniolkappen haben sich die meisten geotropisch aufgerichtet und stehen genau vertical, ohne Spur einer heliotropischen Krümmung; andere sind ebenfalls zum Fenster geneigt, und zwar sind das durchgängig solche, bei denen das wachsende Laubblatt (welches über Nacht auch bei vielen Keimlingen von *Setaria* hervorgetreten ist) die Stanniolkappe beträchtlich emporgehoben hat, so dass etwa die halbe Länge des *Cotyledo* beleuchtet ist. Bei einigen anderen Keimlingen ist die Stanniolkappe nur sehr wenig emporgehoben worden, so dass nur die äusserste Basis des *Cotyledo* dem Licht ausgesetzt ist: diese Keimlinge stehen gerade so vollkommen vertical wie diejenigen, deren *Cotyledo* in seiner ganzen Länge verdunkelt ist.

Es sei noch ausdrücklich hervorgehoben, dass die Krümmung überall, wo vorhanden, im Obertheil des Hypocotyls stattgefunden hatte, und dass dieser Obertheil nebst dem *Cotyledo* ganz geradegestreckt war.

Aus diesem Versuch folgt erstens, dass das Hypocotyl gar nicht heliotropisch empfindlich sein kann, da es sich nicht im mindesten heliotropisch krümmte, obgleich es in seiner ganzen Länge ziemlich andauernder einseitiger Beleuchtung ausgesetzt war. Dagegen ist der Cotyledo in hohem Grade heliotropisch empfindlich, denn wird ausser dem Hypocotyl auch der Cotyledo, oder selbst nur dessen untere Hälfte, einseitig beleuchtet, so erfolgt schon nach relativ kurzer Zeit eine starke Krümmung. Eine Ausnahme bildet jedoch die äusserste Basis des Cotyledo, deren Beleuchtung keine heliotropische Krümmung zur Folge hat; diese äusserste Basis ist also offenbar ebenso wenig heliotropisch empfindlich, wie das Hypocotyl. Da weiter die heliotropische Krümmung, obgleich nur durch die einseitige Beleuchtung des Cotyledo verursacht, dennoch nicht von diesem, sondern vom Hypocotyl ausgeführt wird, so folgt mit unabweisbarer Nothwendigkeit, dass die heliotropische Reizung sich vom Cotyledo auf das Hypocotyl fortpflanzt und dessen Krümmung veranlasst. In dem Hypocotyl der *Paniceen* ist uns somit ein Organ gegeben, dessen heliotropische Krümmung durch den alleinigen Einfluss eines übermittelten Reizes, und zwar eines von einem anderen, morphologisch ganz heterogenen Organ aus übermittelten Reizes, veranlasst wird. Es ist wohl unnöthig noch besonders hervorzuheben, dass diese Verhältnisse ganz eigenartig und von den bei den anderen *Gramineen*-Keimlingen constatirten wesentlich verschieden sind.

Um die Richtigkeit der aus obigem Versuch gezogenen Folgerungen zu prüfen resp. ihnen eine breitere experimentelle Grundlage zu geben, habe ich noch weitere 12 Versuche (die Vorversuche nicht mitgerechnet) ausgeführt, nämlich 5 mit *Setaria*, 1 mit *Eleusine*, 2 mit *Panicum miliaceum* und 4 mit *Panicum sanguinale*. Auf diese Versuche wurde mehr Sorgfalt verwandt als auf den mitgetheilten Vorversuch: es wurde möglichst homogenes Material von in Töpfe gepflanzten, etiolirten oder halb-etiolirten Keimlingen benutzt; es wurde für streng einseitige Beleuchtung und streng horizontalen Lichteinfall gesorgt; die Neigung der Keimlinge wurde gemessen (oft mehrere Mal im Laufe eines Versuchs), die Zahl der Keimlinge und die Expositionsdauer notirt. Doch wäre es überflüssig, diese Versuche oder auch nur einige ausgewählte unter ihnen hier mitzutheilen, da sie an Resultaten nichts neues bieten und nur die Ergebnisse des Versuches 17 in allen Punkten vollkommen bestätigen. Ich begnüge mich deshalb damit, die, sozusagen, statistischen Ergebnisse dieser Versuche zusammenzustellen.

Die Expositionsdauer varirte von 4—8³/₄ Stunden. Die definitive Neigung der voll beleuchteten Vergleichskeimlinge war in fast allen Versuchen sehr bedeutend, meist 70—80°, wenn auch in vielen Versuchen einzelne Keimlinge sich erheblich schwächer krümmten; nur in einem Versuch überstieg die Neigung der Vergleichskeimlinge nicht 50°.

Im Ganzen gelangten in den 12 Versuchen zur Beobachtung: a) mehr als 113 Vergleichskeimlinge, b) 95 Versuchskeimlinge (Cotyledo ganz oder mit Ausschluss der äussersten Basis mittels Stanniolkappe verdunkelt,

Hypocotyl in ganzer Länge beleuchtet). Die *a* krümmten sich ohne Ausnahme heliotropisch, meist stark oder sehr stark, nur in vereinzelt Fällen mässig oder ziemlich schwach. Von den *b* zeigten 85 nicht die geringste Spur einer heliotropischen Krümmung, und nur 10 krümmten sich schwach oder sehr schwach. Von diesen 10 sind aber 6 nur scheinbar Ausnahmen von der Regel. In zweien von diesen Fällen war die Stanniolkappe im Laufe des Versuchs von dem sich streckenden Laubblatt soweit emporgehoben worden, dass sich nicht nur die äusserste Basis, sondern auch ein Theil der empfindlichen Region des Cotyledo am Licht befand. Bei vier weiteren Keimlingen war die sehr geringe Lichtwärtskrümmung höchst wahrscheinlich nur durch autonome Nutation hervorgerufen: in den zwei Versuchen, wo diese Fälle vorkamen, waren viele der Versuchskeimlinge in verschiedenen Richtungen leicht gekrümmt, es ist daher ein ganz natürlicher Zufall, dass bei einigen Keimlingen die Richtung dieser Krümmung ganz oder nahezu mit der Richtung zum Licht zusammenfiel. — Es bleiben somit nur vier Keimlinge, für deren von der Norm abweichendes Verhalten in meinen Notizen der Grund nicht angegeben ist; dieselben gehören zu zweien meiner ersten Versuche, wo ich noch nicht so genau das Verhalten jedes einzelnen Keimlings verfolgte; ich zweifle kaum daran, dass auch diese vier Ausnahmen von der Regel nur scheinbare sind.

Unter anderem liefern diese Versuche mit *Paniceen* auch den entscheidenden Beweis dafür, dass die Bedeckung der Spitze von Keimlingen mit Stanniolkappen vollständigen Schutz vor einseitiger Beleuchtung gewährt (vgl. die Auseinandersetzung in § 6). Würde die möglicherweise durch Reflexion von der Erdoberfläche in's Innere der Stanniolkappen eindringende Lichtmenge die geringste heliotropische Wirkung haben, so könnten die so überaus krümmungsfähigen *Paniceen*-Keimlinge unmöglich gerade bleiben. Und doch schloss hier der Rand der Stanniolkappen niemals dicht an den Cotyledo an, oft sassen die Kappen sogar ganz lose auf den Keimlingen. Wenn also hier keine heliotropische Wirkung innerhalb der Stanniolkappen stattfand, so ist diese Befürchtung bei den im vorigen Kapitel besprochenen Versuchen ganz und gar ausgeschlossen.

Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Cotyledo.

§ 30. Es erhebt sich nun die Frage, ob der Cotyledo in seiner ganzen Länge gleichmässig heliotropisch empfindlich ist (mit Ausnahme der, wie schon nachgewiesen, gar nicht empfindlichen äussersten Basis), oder ob seine Spitze, ähnlich wie in den Cotyledonen der anderen *Gramineen*, sich durch stärkere Empfindlichkeit auszeichnet. Zur Entscheidung dieser Frage wurden Versuche angestellt, in denen eine Gruppe von Vergleichskeimlingen (*a*) ohne Stanniolkappen belassen wurde, während auf die Keimlinge einer zweiten Gruppe (*b*) kurze Stanniolkappen aufgesetzt wurden, welche nur das obere Drittel bis höchstens die obere Hälfte des Cotyledo verdunkelten. Ist die Spitze des Cotyledo empfindlicher als dessen Untertheil, so ist zu erwarten, dass

die *b* sich langsamer krümmen und schliesslich eine geringere Neigung erreichen werden, als die *a*; besteht hingegen kein solcher Unterschied zwischen Spitze und Untertheil des Cotyledo, so werden die *b* zwar anfänglich vielleicht hinter den *a* zurückbleiben, die definitive Neigung wird aber in beiden Gruppen die gleiche sein müssen, — denn die bei *Avena* gewonnene Erfahrung (§ 18), dass die Länge der beleuchteten Strecke, bei gleich grosser Empfindlichkeit, ohne Einfluss auf die erreichte Neigung ist, dürfen wir wohl auch auf die *Panicen* übertragen.

Es bestätigte sich die erste der beiden Annahmen. Von 10 Versuchen gaben 3 ein zwar positives, aber nicht genügend schlagendes Resultat; die übrigen 7 Versuche hingegen (2 mit *Panicum sanguinale*, 2 mit *Panicum miliaceum*, 3 mit *Setaria*) gaben übereinstimmend sehr überzeugende Resultate. In ihnen wurden zusammen 67 Vergleichskeimlinge (*a*) und 38 Versuchskeimlinge (*b*) untersucht. Die letzteren erreichten ausnahmslos eine erheblich geringere Neigung als die mittlere Neigung der *a* im selben Versuch, und in einigen Versuchen wurde auch constatirt, dass sie sich später zu krümmen begannen als die *a*; 3 Keimlinge der Gruppe *b* in zwei Versuchen, welche $6\frac{3}{4}$ resp. $5\frac{3}{4}$ Stunden dauerten, blieben sogar völlig ungekrümmt. Von den 67 Keimlingen der Gruppe *a* wichen nur sehr wenige von der Norm ab, indem ihre Neigung nicht grösser war als die mittlere Neigung der *b* im selben Versuch; so verhielten sich nur: in einem Versuch 1 Keimling unter 9, und in einem zweiten Versuch „einzelne“ (wieviele ist in meinen Notizen nicht gesagt) unter 21.

Beispielshalber theile ich die Endergebnisse zweier Versuche mit. Ich bemerke, dass die (arithmetische) Differenz der Neigungen in Versuch 18 die geringste, in Versuch 19 eine der grössten ist, die überhaupt beobachtet wurden.

Versuch 18. *Panicum sanguinale*.

a) 4 Vergleichskeimlinge.

b) 5 Keimlinge mit Stanniolkappen, welche nicht mehr als die obere Hälfte des Cotyledo verdunkeln.

Nach 5 Stunden, Neigung des Obertheils:

a) 30—50°, mittel 40°.

b) 10—20°, mittel 16°.

Versuch 19. *Panicum miliaceum*.

a) 11 Vergleichskeimlinge.

b) 4 Keimlinge mit Stanniolkappen, welche $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ des Cotyledo verdunkeln.

Nach $8\frac{1}{2}$ Stunden, Neigung des Obertheils:

a) 40—80°, mittel 63°.

b) 20—25°, mittel 21°.

Wir sehen also, dass im Cotyledo der *Panicen* (immer abgesehen von dessen äusserster Basis) im Wesentlichen eine ebensolche Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit besteht wie im Cotyledo von *Avena* etc.: der Untertheil des Cotyledo ist nur wenig, der Obertheil desselben stark heliotropisch empfindlich. Ob auch hier die starke

Empfindlichkeit nur einer Spitzenregion von begrenzter, relativ sehr geringer Länge eigenthümlich und der Rest des Cotyledo gleichmässig empfindlich ist, oder ob die Empfindlichkeit von der Spitze zur Basis continuirlich und allmählig abnimmt, das entzieht sich bei diesen sehr kleinen und zarten Objecten begreiflicher Weise der Entscheidung, ebenso wie manche andere Specialfragen, die für *Avena* gelöst wurden.

Heliotropische Krümmung des künstlich verdunkelten
Hypocotyls infolge Reizfortpflanzung.

§ 31. Wenn es auch nach dem in § 29 Dargelegten keines weiteren Beweises mehr bedarf, dass die heliotropische Krümmung des Hypocotyls durch einen zugeleiteten Reiz bedingt ist, so war es doch auch hier erforderlich sich zu überzeugen, ob sich auch das vollkommen verdunkelte Hypocotyl heliotropisch zu krümmen vermag.

Dass dies der Fall ist, das lehren auch bei den *Panicen* schon gelegentliche Beobachtungen: in Töpfen, die einige Zeit einseitiger Beleuchtung ausgesetzt waren, findet man zuweilen ganz junge Keimlinge, bei denen nur ein kurzes Stück des Cotyledo aus der Erde hervorragt und dabei stark lichtwärts geneigt ist, woraus auf das Bestehen einer starken Krümmung im unterirdischen Theil des Keimlings geschlossen werden muss.

Ausserdem habe ich fünf Versuche ausgeführt (zwei mit *Setaria*, zwei mit *Panicum sanguinale*, einen mit *Panicum miliaceum*), in denen das Hypocotyl künstlich, durch Verschütten mit feiner trockener Erde, verdunkelt wurde (die übrigen Methoden, deren ich mich bei den Versuchen mit den anderen *Gramineen* bediente, sind hier nicht anwendbar). Bei der Kleinheit der Objecte erfordern die Schlüsse aus solchen Versuchen Vorsicht. Es muss natürlich gefordert werden, dass das Hypocotyl in seiner ganzen Länge, mit Einschluss der Spitze, vollkommen verdunkelt sei, folglich dürfen nur solche Keimlinge in Betracht gezogen werden, bei denen auch noch am Schluss des Versuches nur ein Theil des Cotyledo (jedenfalls nicht viel mehr als die Hälfte) über die Erdoberfläche hervorragt; am beweiskräftigsten sind solche Fälle, in denen erst im Laufe des Versuches ein kurzes Spitzchen des Cotyledo über die Erde getreten ist.

In den besagten Versuchen wurden zusammen über 63 Keimlinge gefunden, welche diesen Bedingungen genügten; bei allen war der oberirdische Theil des Cotyledo mehr oder weniger (bis zu 70°) lichtwärts geneigt und dabei völlig gerade, und überall fand sich nach Entfernung der verdunkelnden Erde eine entsprechende Krümmung im Hypocotyl, in einer erst einige *mm* unter der Erdoberfläche beginnenden Region.

Versuche mit *Sorghum vulgare*.

§ 32. In Kazan erhielt ich keimfähige Samen einer *Panicce*, die im Amurgebiet unter dem Namen Gao-lan cultivirt wird und deren botanischer Name angeblich *Sorghum vulgare* ist. Die Keimlinge zeichnen sich durch ihre

bedeutende Grösse aus: im etiolirten Zustande wird unter Umständen das Hypocotyl bis 7 *cm*, der Cotyledo bis über 3 *cm* lang, und der Durchmesser beider beträgt 1—1½ *mm*. Der Cotyledo bleibt viel länger wachstumsfähig als bei den anderen *Panicen*; die Vertheilung der Wachstumsintensität ist eine rein basipetale, und oft wächst der obere Theil schon vor dem Hervortreten des Laubblattes gar nicht mehr; im Hypocotyl ist die Vertheilung der Wachstumsintensität eine rein aeropetale, und in nicht sehr jungen Hypocotylen wächst nur eine kurze Spitzenregion, hier aber ist das Wachsthum weit intensiver als irgendwo im Cotyledo. Die heliotropische Krümmung beginnt im Cotyledo und erstreckt sich erst später auch auf die wachsende Spitzenregion des Hypocotyls; meist streckt sich schliesslich der Obertheil des Keimlings ganz gerade, zu einer scharfen Krümmung im Hypocotyl, wie bei den anderen *Panicen*, kommt es jedoch nicht. Die heliotropische Krümmung vollzieht sich langsam, aber zuletzt wird nichtsdestoweniger eine starke oder selbst sehr starke Neigung erreicht.

Sorghum zeichnet sich nun vor den bisher besprochenen Objecten dadurch aus, dass sein Hypocotyl unzweifelhaft heliotropisch empfindlich ist. Wird der ganze Cotyledo mittels Stanniolkappe verdunkelt, so findet dennoch eine Krümmung im Obertheil des Hypocotyls statt, die zu einer manchmal nicht unbeträchtlichen Neigung führt (Fig. 25, *b*). Dieselben Versuche

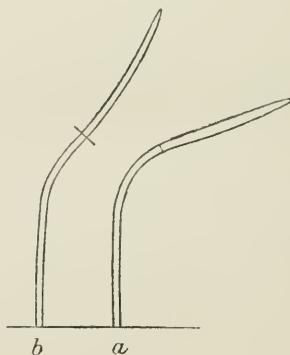


Fig. 25.

Heliotropische Krümmung etiolirter Keimlinge von *Sorghum vulgare*, nach 23 stündiger Exposition (mit Einschluss der Nacht); Beleuchtung mit Tageslicht.

a ein in ganzer Länge beleuchteter Keimling.

b ein Keimling, dessen Cotyledo mittels Stanniolkappe verdunkelt war.

Die Grenze zwischen Cotyledo und Hypocotyl ist durch einen Querstrich bezeichnet.

zeigen aber gleichzeitig, dass die Beleuchtung des Cotyledo einen bedeutenden Einfluss auf die Krümmung des Cotyledo hat. Die Keimlinge mit verdunkeltem Cotyledo beginnen sich erst beträchtlich später zu krümmen, als die voll beleuchteten Vergleichskeimlinge, und die schliesslich erreichte Neigung ist bei ersteren bedeutend geringer. So betrug z. B. in einem

Versuch die erreichte Neigung der Hypocotylspitze bei 5 Vergleichskeimlingen $65-80^{\circ}$, im Mittel 74° , und bei 5 Keimlingen mit verdunkeltem Cotyledo $35-55^{\circ}$, im Mittel 41° (vgl. die zu diesem Versuch gehörige Fig. 25); in einem anderen Versuch betragen die entsprechenden Mittelwerthe 62° und 26° .

Cotyledo und Hypocotyl verhalten sich hier also so zu einander, wie bei *Avena* etc. Spitze und Untertheil des Cotyledo. Hält man diese Fälle mit dem Verhalten der in den vorausgehenden Paragraphen besprochenen *Panicen* zusammen, so zeigt sich, dass die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit weder an die morphologische Dignität der Organe, noch an die systematische Stellung der Objecte sich kehrt.

Weitere Untersuchungen habe ich mit *Sorghum vulgare* nicht an- gestellt, da dieses Object in Folge individuell sehr ungleichen Verhaltens der Keimlinge ein recht ungünstiges ist.

V. Versuche mit Dicotylen-Keimlingen.

Von den zahlreichen Dicotylenkeimlingen, welche ich geprüft habe, fand ich die Keimlinge von 16 Species für meine Zwecke mehr oder weniger geeignet. Dieselben verhalten sich, wie gezeigt werden wird, in mancher Hinsicht ziemlich verschieden. Eingehend untersucht wurden namentlich vier Species, nämlich *Brassica Napus*, *Agrostemma Githago*, *Vicia sativa* und *Tropaeolum minus*.

A. Eigenschaften der Keimstengel.

§ 33. In anatomischer Hinsicht bieten die Keimstengel nichts von Belang. Dagegen ist die Kenntniss der Wachstumsvertheilung für uns von Wichtigkeit. In dieser Hinsicht ist es allen untersuchten Keimstengeln gemeinsam, dass das Maximum der Wachstumsintensität nahe der Spitze gelegen ist; trägt man $4\frac{1}{2}$ mm lange Zonen auf, so findet man fast stets den stärksten Zuwachs in der ersten Zone (nur ganz ausnahmsweise, bei einzelnen Individuen, in der zweiten), und von hier an in basipetaler Richtung eine mehr oder weniger rapide Abnahme. Als Beispiel diene die folgende Tabelle.

Auf den Hypocotylen von 9 etiolirten Keimlingen von *Brassica Napus* wurden, je nach ihrer Länge, vier bis sieben $4\frac{1}{2}$ mm lange Zonen markirt. Wachstum im Dunkeln. Messung nach 25 Stunden. Die Ziffern geben den Zuwachs in Procenten der Anfangslänge der Zonen an.

Zonen	K e i m l i n g e								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
I.	203	173	217	213	200	190	133	203	150
II.	107	150	130	140	147	100	97	100	83
III.	63	103	77	70	60	47	37	27	37
IV.	33	60	23	23	13	20	10	3	10
V.	10	20	7	7	0	3	3	—	—
VI.	0	13	0	3	—	—	—	—	—
VII.	0	0	—	—	—	—	—	—	—

Bei einigen anderen Keimstengeln, z. B. bei *Vicia sativa* (s. die Tabelle auf S. 79, A und B), ist der Abfall der Wachstumsintensität noch ein weit plötzlicherer.

Wie sich aus der Tabelle und zahlreichen anderen Messungen ergibt, wächst das Hypocotyl von *Brassica Napus*, wenn es 4—5 Zonen, d. i. ca. 2 cm lang ist, noch in seiner ganzen Länge; dann hört eine immer länger werdende Basalregion zu wachsen auf, und im Wachstum begriffen bleibt eine obere Region von eine Zeit lang fast constant bleibender Länge (4—6 Zonen = 1,8—2,4 cm). Aehnlich verhalten sich auch einige andere Keimstengel, bei denen aber die wachsende Region meist kürzer ist; länger als bei *Brassica* fand ich dieselbe nur bei *Tropaeolum*, wo sie 3—4 cm umfasst.

Bei *Agrostemma* wachsen die jungen, nicht über 2 cm langen Hypocotyle ebenfalls in ihrer ganzen Ausdehnung, von da an aber stellt nicht nur die Basis ihr Wachstum ein, sondern die Länge der apicalen wachsenden Region nimmt rapid ab, so dass in ca. 3 cm hohen Keimlingen nur noch eine Strecke von kaum 1 cm Länge im Wachstum begriffen ist.

Eine gerade entgegengesetzte Erscheinung treffen wir bei *Vicia sativa*, welche eine etwas längere Auseinandersetzung erfordert. Bei den meisten *Dicotylen* mit unterirdischen Cotyledonen besteht der Keimstengel nur aus einem Internodium, dem Epicotyl, welches ein Paar Primärblätter trägt und sammt diesen in der äusseren Erscheinung dem Hypocotyl sammt Cotyledonen anderer Keimlinge täuschend ähnlich ist; charakteristisch ist es für beide Fälle, dass zunächst nur dies eine Internodium wächst und die zwischen den Cotyledonen resp. Primärblättern befindliche Endknospe erst dann sich zu entwickeln beginnt, wenn das Hypocotyl resp. Epicotyl sein Wachstum abgeschlossen hat, — wodurch das Ende der Keimlingsperiode gekennzeichnet wird. Bei *Vicia sativa* (und anderen *Vicieen*) ist hingegen das epicotyle Internodium in nichts von den folgenden Internodien des Keimstengels verschieden; die ersten (ca. 4) Internodien tragen je ein kleines Niederblatt, während weiter allmähliche Uebergänge von den Niederblättern zu den Laubblättern führen; der Vegetationspunkt des Stengels ist von

Anfang an in continuirlicher Thätigkeit begriffen, und der aus mehreren Internodien bestehende Keimstengel wächst so, wie bei anderen Keimpflanzen das einzelne Internodium, d. h. er hat nur ein Wachstumsmaximum, von welchem ab das Wachstum continuirlich, ohne sprungweise Aenderungen an den Knoten fällt. Ein scharf umgrenztes Keimlingsstadium in dem Sinne wie bei den meisten anderen Dicotylen existirt bei *Vicia* gar nicht, und es ist nicht möglich zu sagen, wann das Pflänzchen aufhört ein Keimling zu sein.

Während nun bei den übrigen untersuchten Dicotylenkeimlingen die Wachstumsintensität von einem gewissen Zeitpunkt an abnimmt und die Länge der wachsenden Region mit dem Alter früher oder später abzunehmen beginnt, finden wir im Keimstengel von *Vicia* in beider Hinsicht eine continuirliche Zunahme mit dem Alter, wofür die folgende Tabelle ein Beispiel bietet.

Auf etiolirten Keimlingen von *Vicia sativa* wurden von der Spitze¹⁾ aus $4\frac{1}{2}$ mm lange Zonen markirt.

Zonen	Länge der Keimstengel und Versuchsdauer											
	A. 1½—2 cm 22 Stunden		B. 3—4 cm 22 Stunden			C. 5—6 cm 22 Stunden			D. 6¾—8¼ cm 8¼ Stunden			
I.	200%	217%	203%	250%	333%	200%	260%	267%	33%	43%	60%	40%
II.	30%	33%	47%	50%	100%	93%	130%	140%	33%	53%	50%	40%
III.	0	0	10%	10%	33%	20%	33%	57%	30%	37%	33%	40%
IV.	—	—	0	0	0	7%	13%	23%	20%	33%	27%	33%
V.	—	—	—	—	—	0	0	0	10%	20%	23%	23%
VI.	—	—	—	—	—	—	—	—	0	10%	7%	17%
VII.	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0	7%
Gesamttzuwachs	10,4mm	11,3mm	11,7mm	14,0mm	21,0mm	14,4mm	19,7mm	21,9mm	5,7mm	8,8mm	9,0mm	9,0mm
Mittlerer Gesamttzuwachs	10,8 mm		15,6 mm			18,7 mm			8,1 mm			
Mittlerer Gesamttzuwachs pro Stunde	0,49 mm		0,71 mm			0,85 mm			0,99 mm			
Länge der wachsenden Region	0,9 cm		1,35 cm			1,8 cm			2,25—3,15 cm			

1) Hier und überall im Folgenden ist unter „Spitze“ die Spitze des geraden Theiles des Keimstengels verstanden; wo, wie gerade bei *Vicia*, das obere Ende des Keimstengels im etiolirten Zustande hakenförmig gekrümmt ist, wird dieser gekrümmte Theil nicht mit in Betracht gezogen.

§ 34. Die heliotropische Krümmungsfähigkeit ist bei allen untersuchten Keimlingen eine sehr bedeutende. Die erreichte Neigung ist meist sehr beträchtlich, namentlich bei *Vicia* und *Tropaeolum*, wo die Gleichgewichtslage nur wenig von der Lichtrichtung abweichen dürfte; eine genauere Feststellung der Gleichgewichtslage wird dadurch erschwert, dass der Obertheil der Keimstengel starke Oscillationen um dieselbe herum auszuführen pflegt (bei den soeben genannten zwei Objecten wird im ersten Anlauf die Lichtrichtung oft nicht unbeträchtlich überschritten). Ferner kommen bei allen Dicotylenkeimlingen, wie! ein für alle Mal gesagt sein mag, sehr bedeutende Schwankungen der heliotropischen Krümmungsfähigkeit vor, sowohl unter ganzen Culturen, als auch unter den einzelnen Keimlingen einer Cultur; es wurden z. B. drei Töpfe mit je 4—6 gleichgrossen Keimlingen von *Vicia* gleichzeitig exponirt, und nach einiger Zeit wurde die Neigung der Spitze gemessen, wobei sich folgende Werthe ergaben:

In Topf 1: 20—55°, Mittel 41°.

In Topf 2: 55—90°, Mittel 72½°.

In Topf 3: 80—130°, Mittel 102°.

Am schnellsten unter allen untersuchten Objecten erfolgt die heliotropische Krümmung bei *Vicia*: hier ist gewöhnlich schon $\frac{3}{4}$ Stunden nach Beginn der Exposition die Spitze deutlich lichtwärts gekrümmt, und nach 2 Stunden oder selbst noch früher hat sie oft schon nahezu wagerechte Lage angenommen.

Der Verlauf der heliotropischen Krümmung hängt einerseits von der Länge der wachsenden Region (welche immer mit der krümmungsfähigen Region zusammenfällt) und von der Vertheilung der Wachstumsintensität innerhalb derselben ab, andererseits (wie vorgehend bemerkt sein mag) von der Schnelligkeit und Intensität der Fortpflanzung des von der Spitze ausgehenden heliotropischen Reizes. Darum haben die untersuchten Keimlinge nur soviel gemeinsam, dass die Krümmung stets in der Spitze des Keimstengels beginnt, — im übrigen aber ist der Verlauf der Krümmung bei verschiedenen Keimlingen ein ungleicher.

Bei *Brassica* erstreckt sich die in der Spitzenregion beginnende Krümmung successive auf die tieferen Zonen und der Obertheil streckt sich allmählig gerade, so wie bei *Avena*; aber der starke Abfall der Wachstumsintensität in basipetaler Richtung bringt es mit sich, dass das Tieferrücken der Krümmung sich hier weit langsamer vollzieht. Der Obertheil kann schon stark gekrümmt sein, während die basalen Zonen der wachsenden Region noch gerade oder erst unbedeutend gekrümmt sind; die Krümmung ist daher schärfer als bei *Avena*, es fehlt jenes mittlere Stadium, in dem bei dieser der Cotyledo in langer Strecke ziemlich gleichmässig gekrümmt ist. Erst relativ spät erreicht die Krümmung die äusserste Basis der wachsenden Region, und dann bildet sich hier eine scharfe Krümmung in kurzer Strecke, während der ganze Obertheil gerade vorgestreckt ist. — Ebenso verhalten sich die meisten anderen Keimlinge mit relativ langer wachsender Region, so die übrigen untersuchten *Cruciferen*, *Tropaeolum*, *Daucus Carota*, *Linum usitatissimum* und *Cannabis sativa*.

Bei *Agrostemma*, *Zinnia elegans* und *Pharbitis hispida* kommt es, wenigstens bei der in meinen Versuchen üblichen Expositionsdauer (bis zu 9 Stunden) überhaupt nicht zu einer Concentration der Krümmung an der äussersten Basis der wachsenden Region; der untere Theil der letzteren bleibt mässig gekrümmt, und die Geradestreckung betrifft nur einen etwa die Hälfte der wachsenden Region umfassenden Obertheil; vgl. Fig. 26, *d*. Da der Abfall der Wachstumsintensität bei den genannten Keimlingen nicht rapider ist als bei *Brassica* etc., so deutet dies Verhalten auf eine relativ langsame Fortpflanzung des heliotropischen Reizes von der Spitze aus hin.

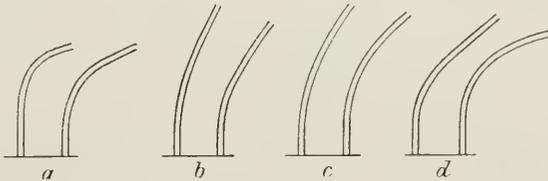


Fig. 26.

Verlauf der heliotropischen Krümmung zweier Hypocotyle von *Agrostemma Githago*.

a nach $3\frac{1}{4}$, *b* nach $4\frac{1}{2}$, *c* nach $5\frac{3}{4}$, *d* nach 7 Stunden.

Wieder einen anderen Habitus hat die heliotropische Krümmung junger Keimstengel von *Vicia*. Hier eilt die Geradestreckung der oberen Region dem Tieferrücken der Krümmung voraus, und daher finden wir schon in ziemlich frühem Stadium der Krümmung folgendes Bild: die Spitze ist in fast horizontaler Richtung gerade vorgestreckt, darauf folgt eine kurze, scharf gekrümmte Zone, und der übrige Theil des Keimlings steht vertical. Man könnte meinen, dass der Krümmungsprocess bereits beendet und die weitere Längenzunahme des horizontal vorgestreckten Theils nur auf Rechnung des intensiven Wachstums der Spitzenregion zu setzen ist. Beobachtet man jedoch genauer Keimstengel, auf denen durch Tuschstriche nicht zu lange Querzonen markirt sind, so überzeugt man sich, dass die kurze Krümmungsregion sich, allerdings sehr langsam, basalwärts verschiebt, in successive tiefere Querzonen übergeht, während die oberen Querzonen eine nach der anderen in der geradegestreckten Region aufgehen. So erreicht die fast rechtwinkelig bleibende Krümmung allmählig die äusserste Basis der wachsenden Region. — Dieser charakteristische Verlauf der Krümmung erklärt sich durch die sehr grosse heliotropische Empfindlichkeit des Objects und den überaus rapiden Abfall der Wachstumsintensität, — in älteren Keimstengeln, wo dieser Abfall nicht so rapid ist, ist auch die Krümmungsregion ausgedehnter und die Krümmung flacher, vgl. Fig. 37, *a* auf S. 110 —, ausserdem lässt er aber ebenfalls eine nur langsame Fortpflanzung des heliotropischen Reizes vermuthen.

Einen weiteren Typus bilden endlich diejenigen sehr zahlreichen, in meinen Untersuchungen durch *Solanum Lycopersicum* und *Coriandrum*

sativum vertretenen Keimlinge, deren wachsende und krümmungsfähige Region kurz (weniger als 1 cm lang) ist, mit ebenfalls sehr plötzlichem Abfall der Wachstumsintensität. Hier beschränkt sich die Krümmung lange Zeit auf eine nur wenige mm lange Spitzenregion und erstreckt sich erst spät und ganz allmähig auch auf den übrigen Theil der wachsenden Region; zu einer Geradestreckung des Obertheils derselben kommt es aber überhaupt nicht, oder kam es wenigstens in meinen Versuchen nicht.

Für heliotropische Versuche ist es begrifflicherweise wünschenswerth und eventuell sogar Bedingung, dass die krümmungsfähige Region nicht zu kurz sei; hiernach hat man sich also bei der Auswahl des Alters der Keimlinge zu richten. Bei *Brassica* und anderen sich ähnlich verhaltenden Objecten, wo die Länge der krümmungsfähigen Region längere Zeit nahezu constant bleibt, sind auch ziemlich alte Keimlinge noch ganz wohl brauchbar. Von *Agrostemma* u. a. sind nur Keimlinge von höchstens 3 cm Höhe zu Experimenten brauchbar. Bei *Vicia*, wo die Länge der krümmungsfähigen Region mit dem Alter zunimmt, sind umgekehrt allzu junge Keimlinge unbrauchbar; ich operirte meist mit solchen von 2½—4 cm Höhe; noch ältere Keimlinge dieses Objects sind aus einem später zu besprechenden Grunde ebenfalls ungeeignet.

B. Die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Keimstengel.

§ 35. Zunächst seien die Versuche mit *Brassica Napus*, *Agrostemma Githago*, *Vicia sativa* und einigen anderen Objecten besprochen, welche sich betreffs der Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Wesentlichen gleich verhalten.

Versuch 20. *Brassica Napus*.

10 halbbetirirte, 3,3—5,8 cm hohe Keimlinge; dieselben hatten Tags vorher einige Zeit bei einseitiger Beleuchtung gestanden und sich in nahezu gleichem Grade gekrümmt; seitdem haben sie im Dunkelschrank gestanden und sich vollständig aufgerichtet.

a) 5 Vergleichskeimlinge.

b) 5 Versuchskeimlingen die Hypocotylspitze mittels 7½ mm langer Stanniolröhren verdunkelt.

Nach 2 Stunden:

a) Alle in einer kurzen Gipfelregion ziemlich stark gekrümmt.

b) Theils mit zweifelhafter, theils mit deutlicher, aber schwacher Krümmung unter dem Verbande.

Nach 4 Stunden:

a) Die Krümmung umfasst eine 12—18 mm lange Region; die Spitze ist fast horizontal gerichtet, aber noch nicht ganz geradegestreckt. Ein Keimling bleibt in jeder Hinsicht hinter den anderen zurück.

b) Alle deutlich, aber nur schwach gekrümmt.

Nach 7 Stunden:

a) Bei vier Keimlingen reicht die Krümmung bis zu 18—23 mm von der Hypocotylspitze, der Obertheil dieser Strecke ist geradegestreckt und unter 80—90° geneigt

(Fig. 27, a). Der fünfte Keimling ist nur in 9 mm langer Gipfelregion gekrümmt. Neigung seiner Spitze 60°. Mittel aus allen Keimlingen 82°.

b) Der Obertheil der Hypocotyle geradegestreckt und unter 25—35° geneigt; Mittel 30° (Fig. 27, b).

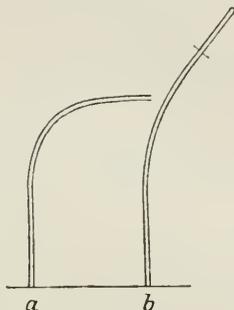


Fig. 27.

In diesem Versuch verlief die Krümmung relativ langsam; als zweites Beispiel führe ich noch einen Versuch an, in dem die Keimlinge, bei ausserordentlich raschem Wachstum, sich auch ungewöhnlich schnell krümmten.

Versuch 21. *Brassica Napus*.

20 etiolirte, 1,2—1,5 cm hohe Keimlinge. Beleuchtung mit Tageslicht.

a) 10 Vergleichskeimlinge.

b) 10 Versuchskeimlinge: die obere Hälfte des Hypocotyls mittels Stanniolröhrens verdunkelt und überdies weite Stanniolkappen aufgesetzt, welche die Knospe bedecken und bis zur Mitte des Verbandes hinabreichen.

Nach 1 $\frac{1}{3}$ Stunden:

a) Ein Keimling ganz gerade, zwei andere erst schwach gekrümmt. Die übrigen sieben Keimlinge schon sehr stark gekrümmt; die Krümmung erstreckt sich ganz oder nahezu bis an die Basis des Hypocotyls, das Krümmungsmaximum befindet sich in dessen Obertheil, der Untertheil nur schwach gekrümmt; die Spitze schon in einiger Ausdehnung geradegestreckt und unter 80—90° geneigt.

b) Alle Keimlinge bereits deutlich gekrümmt; die Krümmung reicht meist bis zur Basis; Neigung unter dem Verbande 10—30°, Mittel 19°.

Nach 2 $\frac{2}{3}$ Stunden:

a) Ein Keimling noch immer gar nicht gekrümmt; er ist offenbar abnorm und wird weiter nicht mehr berücksichtigt. Die übrigen neun sehr stark gekrümmt, meist bis zur äussersten Basis hinab; die Krümmung befindet sich nur im unteren Theil des Hypocotyls, der mehr als die Hälfte der Gesamtlänge ausmachende Obertheil ist vollkommen geradegestreckt (also die Neigungen der a und b jetzt schon vergleichbar); Neigung 75—90°, Mittel 84°.

b) Form der Krümmung wie früher, nur hat sich bei einigen Keimlingen der Obertheil etwas aufwärtsgekrümmt. Maximale Neigung im Untertheil 15—40°, Mittel 26°.

Nach 4 $\frac{3}{4}$ Stunden:

a) Die neun normalen Keimlinge sind nur an der äussersten Basis sehr scharf gekrümmt; der Obertheil (bis über $\frac{3}{4}$ der Gesamtlänge ausmachend) geradegestreckt. Neigung 75—90°, Mittel 80 $\frac{1}{2}$ °.

b) Obertheil fast aller Keimlinge in längerer Strecke deutlich aufwärtsgekrümmt, die heliotropische Krümmung nur in der Nähe der Basis erhalten. Neigung an dieser Stelle 20—60°, Mittel 48°.

Man sieht, dass die Differenz der Neigung beider Gruppen sich auffallend vermindert hat, im Laufe der letzten 2 Stunden ist sie von 58° auf $32\frac{1}{2}^{\circ}$ zurückgegangen. Und dies ist im Grunde genommen ganz verständlich. Die *a* haben schon nach $2\frac{2}{3}$ Stunden die Gleichgewichtslage erreicht, von nun an concentrirt sich die Krümmung mehr und mehr in der Basalregion, aber der Obertheil kann sich nicht weiter neigen und oscillirt nur noch um die Gleichgewichtslage herum. Die *b* hingegen, welche sich weit langsamer krümmen, waren um dieselbe Zeit noch ziemlich weit von ihrer Gleichgewichtslage entfernt, und daher nimmt die Neigung ihres Obertheils noch zu. So muss die Differenz zwischen beiden Gruppen anfänglich bis zu einem gewissen Zeitpunkt zunehmen und von da an wieder abnehmen, jedoch nur bis zu einer gewissen Grenze. Es leuchtet nun ein, dass nur das Maximum der Neigungsdifferenz als Maass für die Differenz der heliotropischen Empfindlichkeit beider Gruppen von Keimlingen benutzt werden darf; nachher sind die beiden Gruppen nicht mehr vergleichbar, da sie sich in ungleichen Bedingungen befinden: die *b* werden noch heliotropisch gereizt, während der Heliotropismus der *a* nach Erreichung der Gleichgewichtslage sozusagen eliminirt ist. Wenn also der Versuch zu lange dauert, so wird die Neigungsdifferenz zu gering gefunden.

Versuch 22. *Agrostemma Githago*.

12 halbetiolirte, 2,0—2,7 cm hohe Keimlinge.

a) 6 Vergleichskeimlinge.

b) 6 Versuchskeimlinge mit Stanniölröhrchen, welche eine $4\frac{1}{2}$ mm lange Spitze des Hypocotyls verdunkeln.

Nach 3 Stunden:

a) Der Obertheil stark gekrümmt, aber nicht geradegestreckt.

b) Keimlinge in ziemlich langer Strecke, aber nur schwach gekrümmt.

Nach $4\frac{1}{4}$ Stunden (allgemeine Hebung):

a) Obertheil der Keimlinge geradegestreckt, Krümmung in der unteren Hälfte. Neigung des Obertheils $30-40^{\circ}$, **Mittel 36°** .

b) Form der Keimlinge wie bei den *a*. Neigung des Obertheils $10-25^{\circ}$, **Mittel $17\frac{1}{2}^{\circ}$** .

Nach $6\frac{3}{4}$ Stunden (allgemeine starke Senkung):

a) Keimlinge in ganzer Länge gekrümmt.

b) Beleuchteter Theil der Keimlinge in ganzer Länge gekrümmt, jedoch viel schwächer als bei den *a*.

Weder bei der ersten noch bei der dritten Beobachtung sind die Keimlinge beider Gruppen bezüglich ihrer Neigung quantitativ mit einander vergleichbar; dies ist nur bei der zweiten Beobachtung möglich, also während der maximalen Hebung, da nur hier der Obertheil der Keimlinge vollkommen geradegestreckt ist (vgl. hierzu die Auseinandersetzung in § 13). So musste auch in den übrigen Versuchen mit *Agrostemma* und anderen in ähnlicher Weise oscillirenden Keimlingen immer der Zeitpunkt der Hebung ausgewählt werden, um den Einfluss der Verdunkelung der Spitze auf die heliotropische Neigung zu bestimmen.

Versuch 23. *Vicia sativa*.

14 etiolirte, 2,1—3,6 cm hohe Keimlinge.

a) 7 Vergleichskeimlinge.

b) 7 Versuchskeimlinge mit Stämmelröhrchen, welche eine 6 mm lange Spitze des Keimstengels verdunkeln.

Nach $4\frac{3}{4}$ Stunden:

a) Keimlinge sehr stark gekrümmt, Spitze in einer Ausdehnung von mehr als 6 mm geradegestreckt, Neigung 90—105°, **Mittel 93°**.

b) Neigung 5—45°, **Mittel 28°**.

Nach $7\frac{3}{4}$ Stunden:

a) Ein 10—12 mm langer Obertheil geradegestreckt, Neigung 80—95°, **Mittel 89°**.

b) Neigung 5—70°, **Mittel 44°**.

Aus diesen Beispielen geht hervor, dass in den Keimstengeln der betreffenden Dicotylen eine im Wesentlichen ebensolche ungleichmässige Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit besteht, wie wir sie schon im Cotyledo der *Gramineen* kennen gelernt haben. Auch hier ist nicht nur die Spitze, sondern auch der Untertheil des Keimstengels heliotropisch empfindlich, doch ist dessen Empfindlichkeit relativ gering, diejenige der Spitze erheblich stärker, — wenn auch der Unterschied im Grossen und Ganzen wohl nicht so gross ist wie etwa bei *Avena*; die stärkere heliotropische Reizung der Spitze überträgt sich auch hier allmählig auf den Untertheil des Keimstengels und bewirkt eine bedeutende Verstärkung der Krümmung desselben. — Einige nähere Details werden die folgenden Paragraphen bringen.

In vielen Versuchen, ganz besonders mit *Vicia sativa*, — sehr deutlich auch in dem soeben angeführten Versuch 23 —, fällt es auf, dass die Neigung der Vergleichskeimlinge ziemlich constant ist, während bei den Keimlingen mit verdunkelter Spitze die Neigung innerhalb weiter Grenzen schwankt. Hieraus kann man schliessen, dass, bei ungefähr gleicher Gesamtempfindlichkeit, die Vertheilung derselben über den Keimstengel individuell verschieden ist: die Differenz der Empfindlichkeit zwischen Spitze und Basis ist bei dem einen Keimling grösser, bei dem anderen kleiner; je geringer diese Differenz, in desto geringerem Grade wird natürlich die Neigung des Keimstengels durch Verdunkelung seiner Spitze vermindert. — Dass gerade bei *Vicia* die Schwankungen besonders gross sind, das hängt überdies auch mit der verschiedenen Höhe der Keimlinge zusammen, deren Einfluss auf die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit wir weiter unten kennen lernen werden.

§ 36. Darwin (5, 409—411) hat mehrere den obigen analoge Versuche mit *Brassica oleracea* ausgeführt. Er umwickelte den Obertheil des Hypocotyls mit durchsichtigem Goldschlägerbäutchen, welches theils aussen mit Tusche oder einem Gemisch von Russ und Oel geschwärzt wurde (Versuchskeimlinge), theils ungeschwärzt blieb (Vergleichskeimlinge). 20 jungen, nicht viel über $1\frac{1}{4}$ cm hohen Keimlingen verdunkelte Darwin auf diese

Weise die ganze obere Hälfte des Hypocotyls: von ihnen blieben bei einseitiger Beleuchtung 14 vollkommen aufrecht, und 6 krümmten sich „unbedeutend“. 9 älteren, $2\frac{1}{2}$ —3 cm hohen Keimlingen wurde eine $7\frac{1}{2}$ mm lange Spitze des Hypocotyls verdunkelt: diese krümmten sich sämtlich lichtwärts, und zwar 7 „unbedeutend“, und 2 fast so stark wie die Vergleichskeimlinge.

Der Versuch mit den älteren Keimlingen ergab also ein Resultat, welches mit dem meinigen übereinstimmt und mit der allgemeinen Schlussfolgerung Darwin's in Widerspruch steht (vgl. § 16). Darwin erklärt das durch die Annahme, dass in diesem Versuch nicht die ganze heliotropisch empfindliche Region verdunkelt war, — ein Einwand, den man auch gegen die Mehrzahl meiner Versuche erheben könnte. Nun habe ich aber unter anderem auch 2 Versuche mit *Brassica Napus* ausgeführt, in welchen, ganz nach dem Vorgange Darwin's, sehr jungen, nur 1,0—1,5 cm hohen Keimlingen (im Ganzen 33) die ganze obere Hälfte des Hypocotyls verdunkelt wurde, wo also sicher die ganze nach Darwin allein heliotropisch empfindliche Region verdunkelt war; diese Keimlinge krümmten sich ausnahmslos lichtwärts, und zwar gleichzeitig mit den Vergleichskeimlingen, nur erheblich schwächer als diese. Es sei hervorgehoben, dass die Verdunkelungsmethode in diesen Versuchen (einer von ihnen ist oben als Versuch 21 aufgeführt) der von Darwin benutzten nicht nur nicht nachstand, sondern zweifellos zuverlässiger war. Auch in mehreren anderen Versuchen war ein Theil der Versuchskeimlinge nur 1,2—1,8 cm hoch, und diese Keimlinge krümmten sich ebenfalls ohne Ausnahme lichtwärts. Ich muss somit auf's Bestimmteste behaupten, dass sehr junge Keimlinge, denen die ganze obere Hälfte des Hypocotyls verdunkelt ist, sich genau so verhalten wie ältere Keimlinge, bei denen die verdunkelte Spitze nur einen relativ kleinen Theil des Hypocotyls ausmacht; die Annahme, dass die Verdunkelung einer $7\frac{1}{2}$ mm langen Spitze ungenügend sei, ist also durch nichts gerechtfertigt. Viel weiter darf man überhaupt mit der Verdunkelung nicht gehen, um nicht fast die ganze krümmungsfähige Region zu verdunkeln.

Meine im vorigen Paragraphen formulirten Ergebnisse stützen sich namentlich für *Brassica Napus* auf ein recht grosses Versuchsmaterial. Es wurden mit dieser Species 14 Versuche ausgeführt (darunter einer am Klinostaten), mit im Ganzen 130 Vergleichs- und 153 Versuchskeimlingen. Die Höhe der Hypocotyle betrug 1—6 (meist 1,5—4) cm, die Länge der verdunkelten Spitze 3,0—7,5 (meist 6) mm, die Dauer der Exposition $4\frac{3}{4}$ —8 Stunden.

Von den Vergleichskeimlingen verhielten sich im Ganzen 6 abnorm, nämlich einer (im oben angeführten Versuch 21) krümmte sich überhaupt nicht, und 5 Keimlinge in 2 Versuchen krümmten sich bedeutend schwächer als die übrigen, so dass sie weniger geneigt waren als die am stärksten gekrümmten Versuchskeimlinge in den gleichen Versuchen.

Unter den Versuchskeimlingen wichen im Ganzen 20 von der Norm ab. Nur zwei (in 2 Versuchen) verhielten sich der Meinung Darwin's ent-

sprechend, d. h. sie krümmten sich garnicht. Die anderen 18 krümmten sich umgekehrt abnorm stark: sie erreichten eine stärkere Neigung als die am schwächsten gekrümmten Vergleichskeimlinge in denselben Versuchen. Von diesen 18 Keimlingen entfallen jedoch 10 auf 2 Versuche, in denen die Länge der verdunkelten Spitzenregion 3 mm betrug, — was, wie noch gezeigt werden soll, zu wenig ist; es können also nur die restirenden 8 Keimlinge als wirkliche Ausnahmen von der Regel gelten.

Die übrigen 133 Versuchskeimlinge verhielten sich normal, d. h. sie krümmten sich sämmtlich deutlich, aber schwächer als alle Vergleichskeimlinge im gleichen Versuch. Die mittlere Neigung der Versuchskeimlinge (sogar wenn für alle Keimlinge, ohne Ausschluss der abnormen berechnet) erwies sich in allen Versuchen erheblich geringer als die mittlere Neigung der Vergleichskeimlinge.

Ganz so wie *Brassica Napus* verhalten sich in Bezug auf die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit auch die anderen, flüchtiger untersuchten *Cruciferen*, nämlich *Brassica oleracea*, *Sinapis alba*, *Crambe hispanica*, *Biscutella auriculata* und *Lepidium sativum*. Von ihnen verdienen die Versuche mit *Brassica oleracea* deshalb besondere Beachtung, weil mit diesem Object Darwin seine von den meinigen abweichenden Resultate erhalten hat; darnum ist es nicht überflüssig, hervorzuheben, dass diese Art nicht von *Brassica Napus* abweicht. In 2 Versuchen wurden 11 Vergleichs- und 11 Versuchskeimlinge beobachtet; bei letzteren war eine 4½ resp. 6 mm lange Hypocotylspitze verdunkelt; jede beider Gruppen enthielt unter anderen auch 4 junge, nur 1,5—1,8 cm hohe Keimlinge. Von den Versuchskeimlingen (*b*) blieb kein einziger gerade; sie erreichten eine Neigung von 25—50°, ein Keimling krümmte sich abnorm stark (Neigung 65°). Bei den Vergleichskeimlingen (*a*) betrug die Neigung 60—80°, nur bei einem 40°. Die Mittelwerthe der Neigung aller Keimlinge sind folgende: *a* 70°, *b* 41°.

Mit *Agrostemma* wurden 4 Versuche mit 39 Vergleichs- und 24 Versuchskeimlingen gemacht; die Länge der bei letzteren verdunkelten Spitze des Hypocotyls war 4½—6 mm. Alle Keimlinge ohne Ausnahme verhielten sich normal; die Neigung der Versuchskeimlinge betrug wenigstens 10°; die Differenz der mittleren Neigungen war in den übrigen Versuchen noch grösser als in Versuch 22.

Die Zahl der mit *Vicia* angestellten Versuche beträgt 9, mit 63 Vergleichs- und 56 Versuchskeimlingen; fast durchgängig wurde den letzteren eine 6 mm lange Spitze des Keimstengels verdunkelt. Die Vergleichskeimlinge erreichten sämmtlich eine sehr starke Neigung des Obertheils, der geringste beobachtete Werth war 60°. Auch die Versuchskeimlinge krümmten sich sämmtlich, die Neigung betrug bei 4 Exemplaren 5—15°, bei den übrigen wenigstens 20°; nur 3 Keimlinge in 2 Versuchen neigten sich ebenso stark oder etwas stärker als die am wenigsten gekrümmten Vergleichskeimlinge in denselben Versuchen, — die übrigen 53 Versuchskeimlinge

verhielten sich normal. — Zwei von den 9 Versuchen wurden am Klinostaten ausgeführt; auch hier trat die übliche Differenz zwischen den Vergleichs- und Versuchskeimlingen hervor, nur erreichten die rotirenden Keimlinge beider Gruppen eine stärkere Neigung als die aufrecht stehenden (letzteres zeigt, dass bei der heliotropischen Krümmung der aufrechtstehenden Keimlinge der Geotropismus derselben keineswegs ganz aufgehoben ist, entgegen der Meinung Wiesner's [21, 56]).

Endlich sei noch kurz erwähnt, dass auch in den Hypocotylen von *Pharbitis hispida*, *Zinnia elegans* und *Cannabis sativa*, mit denen nur einige wenige Versuche ausgeführt wurden, sich die gleiche Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit ergab, wie bei den bisher besprochenen Arten.

§ 37. Die in den vorhergehenden Paragraphen mitgetheilten Versuche bedürfen noch einer gewissen Controlirung, denn gegen das zur Verdunkelung der Spitze der Keimstengel benutzte Verfahren lassen sich nach zwei entgegengesetzten Richtungen hin Einwände erheben, welche nicht a priori abweisbar sind.

1. Das Umwickeln des Keimstengels mit einem Stanniolstreifen und das Hinaufschieben des Stanniolverbandes an die Spitze kann zwar bei der nöthigen Vorsicht ohne Verletzung, nicht aber ohne ein gewisses Drehen, Drücken und Zerren bewerkstelligt werden; es ist nun sehr wohl denkbar, dass durch diese mechanischen Insulte die Krümmungsfähigkeit der zarten Keimstengel wesentlich herabgesetzt werden könnte. Ausserdem wäre es möglich, dass die Verdunkelung eines Theiles des Keimstengels dessen heliotropische Krümmung vermindert, auch wenn dieser Theil sich nicht durch eine grössere heliotropische Empfindlichkeit auszeichnet.

Wenn diese beiden Einwände oder einer von ihnen zutrifft, so wäre es offenbar unzulässig, aus der Verminderung der heliotropischen Neigung bei den Versuchskeimlingen auf eine bevorzugte Empfindlichkeit der Spitze des Keimstengels zu schliessen. Beide Einwände erfordern auch denselben Controlversuch. Es fragt sich, kurz gesagt, ob die Wirkung des Stanniolverbandes darin ihren Grund hat, dass der Stanniolverband eben die Spitze des Keimstengels verdunkelt, oder ob sie durch irgendwelche Nebenumstände bedingt wird. Trifft letzteres zu, so muss das Anlegen des Stanniolverbandes den gleichen Effect haben, einerlei ob derselbe sich an der Spitze oder an einer beliebigen anderen Stelle der wachsenden Region des Keimstengels befindet.

Zur Entscheidung dieser Frage stellte ich drei Versuche mit *Brassica Napus* an. In jedem derselben waren die Keimlinge in drei Gruppen getheilt: a) Keimlinge in ganzer Länge beleuchtet, b) die oberste Zone durch Stanniolverband verdunkelt, c) die zweite Zone durch Stanniolverband verdunkelt; die Länge der Zonen betrug in den drei Versuchen 3, 6 resp. $7\frac{1}{2}$ mm. Die Resultate sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt (die eingeklammerten Ziffern in den drei ersten Rubriken geben die Zahl der Keimlinge an).

Versuch	Mittlere Neigung der Keimlinge			Verminderung der Neigung durch Stanniolverband	
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	an der Spitze (<i>a</i> - <i>b</i>)	unterhalb der Spitze (<i>a</i> - <i>c</i>)
1	(10) 87°	(11) 35°	(10) 76½°	52°	10½°
2	(9) 78°	(9) 46°	(9) 65°	32°	13°
3	(12) 77°	(11) 47°	(10) 76½°	30°	½°

Die letzte Rubrik zeigt, dass ein Stanniolverband, wenn er nicht gerade die Spitze des Keimstengels verdunkelt, entweder gar keine (Versuch 3) oder eine zwar nicht zu vernachlässigende, aber doch nur geringe Verminderung der heliotropischen Neigung im Vergleich mit den Keimlingen *a* zur Folge hat; während hingegen, wie aus der vorletzten Rubrik ersichtlich, ein genau ebensolcher, aber an der Spitze angebrachter Stanniolverband die Neigung beträchtlich vermindert. Mit anderen Worten: wenn die oben bezeichneten Nebenumstände möglicherweise auch nicht ohne einigen Einfluss sind, so reichen sie jedenfalls bei weitem nicht aus, um die Wirkung eines an der Spitze des Keimstengels angebrachten Stanniolverbandes zu erklären, und wenn nicht die einzige, so doch jedenfalls die hauptsächliche Ursache dieser Wirkung muss darin gesehen werden, dass durch den Stanniolverband die heliotropische Reizung der besonders empfindlichen Spitzenregion ausgeschlossen wird. — Zu dem gleichen Ergebniss führten auch zwei Versuche mit *Agrostemma* und je ein Versuch mit *Brassica oleracea*, *Sinapis alba* und *Vicia*: hier bewirkte ein unter der Spitze applicirter Stanniolverband eine Verminderung der Neigung um nur 5°, 5½°, 3°, 6°, resp. 5½°.

2. Man kann einwenden, dass das von mir benutzte Verfahren vielleicht keine vollkommene Verdunkelung der Spitze des Keimstengels bewirkte, und dass somit die beobachtete Krümmung der Versuchskeimlinge vielleicht gar nicht auf die von mir gefolgerte heliotropische Empfindlichkeit des Untertheils, sondern nur auf den unvollständigen Ausschluss einseitiger Beleuchtung von der allein empfindlichen Spitze zurückzuführen ist.

Es ist nun allerdings nicht zu leugnen, dass der in der Mehrzahl meiner Versuche mit Dicotylenkeimlingen angewandte Verdunkelungsmodus mittels einfachen Stanniolverbandes keineswegs so zuverlässig ist, wie die bei den *Gramineen*-Keimlingen benutzten Methoden. Am Anfang des Versuches, solange das Licht noch rechtwinkelig auf den Keimstengel auffällt, ist freilich kaum Gefahr vorhanden; sowie der Keimstengel sich aber zu neigen beginnt, kann etwas einseitiges Licht am oberen Rande des Stanniolverbandes eindringen, und je stärker die Neigung, desto grösser wird diese Fehlerquelle. Ausserdem hat das sehr intensive Wachstum gerade der Gipfelregion der Keimstengel noch eine zweite Fehlerquelle zur Folge: oft schiebt sich nämlich

die äusserste Spitze allmählig aus dem Stanniolverbande hervor und tritt an's Licht, so dass es erforderlich wird, im Laufe des Versuchs den Stanniolverband aufwärtszuschieben, damit er wieder bis ganz zum Gipfel des Keimstengels reiche.

Zweifellos muss in Folge dieser Fehlerquellen die endliche Neigung der Versuchskeimlinge grösser ausfallen, als der heliotropischen Empfindlichkeit des Untertheils ihrer Keimstengel entspricht; es fragt sich aber, ob der Fehler gross genug ist, um die Beweiskraft meiner Versuche zu Gunsten der Empfindlichkeit des Untertheils zu gefährden.

Ich stellte zur Entscheidung dieser Frage 3 Versuche an, davon 2 mit *Brassica Napus* und 1 mit *Vicia sativa*. Die Keimlinge wurden in drei Gruppen getheilt, nämlich: a) Keimlinge in ganzer Länge beleuchtet, b) mit Stanniolverband an der Spitze des Keimstengels, c) desgleichen und überdies noch weite Stanniolkappen aufgesetzt (wie in Fig. 2 auf S. 19). Bei den Keimlingen c sind die oben genannten Fehlerquellen ausgeschlossen, indem der obere Rand des Stanniolverbandes, sowie auch die eventuell sich aus demselben hervorschiebende äusserste Spitze des Keimstengels durch die Stanniolkappe beschattet sind, und zwar um so vollkommener, je mehr sich die Keimlinge lichtwärts krümmen. Es ist folglich zu erwarten, dass die Neigung der c geringer ausfallen wird, als diejenige der b. — Ich führe einen solchen Versuch als Beispiel an.

Versuch 24. *Brassica Napus*.

32 halbetiolierte, 2,4—3,7 cm hohe Keimlinge.

a) 10 Vergleichskeimlinge.

b) 11 Keimlinge mit Stanniolröhren von 6 mm Länge.

c) 11 Keimlinge mit ebensolchen Stanniolröhren und überdies mit Stanniolkappen, welche bis zur Mitte der ersteren hinabreichen. Gewicht der Kappen durchschnittlich 30 mgr.

Beleuchtung mit ziemlich trübem Tageslicht.

Nach 5 Stunden:

Die Keimlinge mit verdunkelter Spitze haben sich ungewöhnlich stark gekrümmt¹⁾, aber doch deutlich schwächer als die Vergleichskeimlinge. Bei den c ist der Obertheil mehr oder weniger aufwärtsgekrümmt, was bei den b nicht der Fall ist.

a) Neigung des geradegestreckten Obertheils 80—100°, Mittel 87°.

b) " " " " " 45—85°, " 67°.

c) Maximale Neigung 45—90°, " 65°.

Zwischen den b und den c besteht also nur der verschwindende Unterschied von 2°; es muss jedoch die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass bei den c die Neigung durch die Stanniolkappen mechanisch vergrössert sein kann, welche, da sie bei Schluss des Versuchs an einem ziemlich langen Hebelarm wirken, ein relativ ansehnliches statisches Moment repräsentiren. In der That zeigt sich die Neigung der c, als sie nach Abnahme der Kappen neuerdings gemessen wird, im Mittel um 7° kleiner.

c) Maximale Neigung 35—80°, Mittel 58°.

Die zu berücksichtigende Differenz der Neigung der b und der c, zu Gunsten der ersteren, beträgt somit 9°.

¹⁾ Mehrere derselben sind in der Zusammenstellung in § 36 zu den sich abnorm verhaltenden gezählt.

Im zweiten Versuch mit *Brassica* bewegte sich die Neigung der Keimlinge in den normalen Grenzen; die Mittelwerthe für die drei Gruppen betragen: a 78° , b 30° , c 28° , — also zufälligerweise wieder eine Differenz von 2° zu Gunsten der b ; nimmt man an, dass auch in diesem Versuch die Neigung der c mechanisch um 7° vergrössert war (was wohl sicher zu hoch gegriffen ist, da das statische Moment der Stanniolkappen diesmal bedeutend kleiner war), so ergibt sich ebenfalls eine Differenz um 9° . — In dem Versuch mit *Vicia* endlich betrug die gefundene Differenz der b und c 6° , während die Neigung der a und der b um 32° differirte.

Diese 9° resp. 6° stellen den Betrag dar, um welchen in meinen Versuchen mit *Brassica* und *Vicia* die Neigung der Versuchskeimlinge, in Folge unvollkommener Verdunkelung der Spitze, zu gross ausgefallen sein mochte. Bringt man diese Correctur in den Versuchen an, so wird das Resultat derselben nur unbedeutend modificirt, da z. B. bei *Brassica* die mittlere Neigung der Versuchskeimlinge in keinem der zu corrigirenden Versuche weniger als 30° betrug; dazu ist noch in Betracht zu ziehen, dass die oben unter 1. besprochene Fehlerquelle eine gerade entgegengesetzte Correctur erfordert, und dass diese beiden Correcturen einander nahezu aufheben. Endlich war in vielen Versuchen die jetzt in Rede stehende Fehlerquelle ausgeschlossen, so z. B. in dem oben angeführten Versuch 21. — Alles in allem wird also die Beweiskraft meiner Versuche durch die Einwände, welche sich gegen sie erheben lassen, nicht vermindert.

Die eben besprochenen Versuche mit Anwendung von Stanniolkappen entscheiden gleichzeitig eine andere Frage, sie beweisen nämlich, dass die Beleuchtung der Cotyledonen sammt ihren Stielen, resp. der hakenförmig gekrümmten Spitze des Keimstengels sammt Endknospe, ohne Einfluss auf die heliotropische Krümmung des Keimstengels ist. Die bevorzugte heliotropische Empfindlichkeit ist in der That, wie wir das bisher stillschweigend voraussetzten, nur der Spitze des Hypocotyls resp. des geraden Theils des Keimstengels eigenthümlich.

Dasselbe habe ich für *Brassica Napus* auch noch auf anderem Wege gefunden. Ich habe mich nämlich überzeugt, dass das Abschneiden der Cotyledonen sammt ihren Stielen, wofern es ohne Verletzung des Hypocotyls ausgeführt wird, die heliotropische Neigung des letzteren zunächst nicht beeinflusst. Erst am folgenden Tage vermindert sich die Krümmungsfähigkeit der operirten Keimlinge, dies hat jedoch vermuthlich nur in dem sich einstellenden Mangel an Nährstoffen seinen Grund.

§ 38. Einfluss der Spitzenverdunkelung bei schon geneigten Keimlingen.

Versuch 25. *Brassica Napus*.

26 halbetiolirte Keimlinge von mittlerem Alter. Sie haben seit Mittag des vorhergehenden Tages bei schwacher einseitiger Beleuchtung gestanden und am Morgen

ist ihr geradegestreckter Obertheil unter ca. 50° geneigt. Nun werden zwei Töpfe mit 17 Keimlingen so aufgestellt, dass die vorhandene Neigung der letzteren der Lampe zugekehrt ist.

a) 9 Vergleichskeimlinge, in ganzer Länge beleuchtet.

b) 8 Versuchskeimlingen werden Stanniolkappen aufgesetzt, welche die Cotyledonen und die mehrere *mm* lange Spitze des Hypocotyls verdunkeln. Unter der Last der Kappen nimmt die Neigung der Keimlinge merklich zu.

Der dritte Topf mit 9 Keimlingen wird mittels schwarzen Papiers verdeckt, so dass die Keimlinge ganz verdunkelt sind.

a') 5 von diesen Keimlingen ohne Kappen.

b') 4 Keimlinge mit ebensolchen Stanniolkappen, wie die Keimlinge *b*.

(Der Vergleich mit den *a'* und *b'* wird gestatten zu entscheiden, inwieweit das Verhalten der *b* durch die Last der Stanniolkappen und inwieweit durch die heliotropische Empfindlichkeit des Untertheils der Keimstengel bestimmt wird.)

Nach 4 Stunden:

a) Mittlere Neigung $59\frac{1}{2}^{\circ}$, also deutliche Senkung.

b) (Nach Abnahme der Stanniolkappen gemessen): Mittlere Neigung $39\frac{1}{2}^{\circ}$, also deutliche Hebung.

a') Mittlere Neigung 19° , also weit stärkere Hebung als bei den *b*.

b') (Nach Abnahme der Kappen gemessen): Mittlere Neigung 21° . Der ganz unwesentliche Unterschied von 2° gegen die *a'* ist wahrscheinlich nur zufällig. Die Last der Stanniolkappen hält also die geotropische Hebung der Keimlinge nicht in merklichem Grade auf, und folglich ist der Umstand, dass sich die Keimlinge *b* bedeutend weniger gehoben haben als die ganz verdunkelten Keimlinge, ganz auf Rechnung der heliotropischen Empfindlichkeit des Untertheils zu setzen.

Der Versuch beweist schlagend sowohl den Einfluss der Spitze des Hypocotyls auf die Krümmung des Untertheils, als auch die heliotropische Empfindlichkeit des letzteren.

Ein ebensolcher Versuch (jedoch ohne die Gruppen *a'* und *b'*) wurde mit Keimlingen von *Agrostemma* ausgeführt, wo sein Resultat durch die starken Oscillationen (vgl. § 12) etwas complicirt wurde. Zufällig begann gleich nach der Ansetzung des Versuchs eine allgemeine Hebung, und nach $2\frac{1}{2}$ Stunden war die mittlere Neigung in beiden Gruppen die gleiche und betrug nur $26-27^{\circ}$. Von nun an begann aber die Wirkung der Stanniolkappen sich zu manifestiren: während die *a* sich zu senken anfangen, fuhren die *b* noch fort sich zu heben; nach einer weiteren Stunde betrug die mittlere Neigung bei den *a* schon 34° , bei den *b* nur noch 19° . Jetzt erst fingen auch die *b* sich zu senken an, aber sie senkten sich viel langsamer als die *a*, und am Schluss des Versuches war das Verhältniss der beiden Gruppen ein solches, als wenn bei den *b* die Hypocotylspitze von Anfang an verdunkelt gewesen wäre.

Mit *Vicia* wollten mir derartige Versuche nicht gelingen.

Die Länge der besonders empfindlichen Spitze.

§ 39. Es wurde bereits bemerkt, dass bei *Brassica Napus* die Verdunkelung einer nur 3 *mm* langen Hypocotylspitze ungenügend ist. Diese Behauptung stützt sich auf folgenden Versuch.

Versuch 26. Brassica Napus.

33 etiolirte, 2,0—4,3 cm hohe Keimlinge.

a) 11 Keimlinge in ganzer Länge beleuchtet.

b) 11 Keimlinge mit Stanniolverband, welcher eine 6 mm lange Hypocotylspitze verdunkelt.

c) 11 Keimlinge mit Stanniolverband, welcher eine nur 3 mm lange Hypocotylspitze verdunkelt.

Die *c* halten von Beginn der Krümmung an die Mitte zwischen den *a* und den *b*. Die Messungen ergeben folgende Mittelwerthe der Neigung:

a)	Nach 3 $\frac{1}{4}$ Stunden	80 $\frac{1}{2}$ °,	nach 6 $\frac{1}{4}$ Stunden	78°.
b)	"	"	"	20°, " " " 34°.
c)	"	"	"	47°, " " " 58°.

Es ergibt sich hieraus, dass bei den *c* noch ein beträchtlicher Theil der besonders empfindlichen Spitze sich am Licht befand, diese Spitze muss also jedenfalls länger als 3 mm sein. Weitere Details habe ich mit diesem Object nicht zu eruiern versucht.

Bei *Vicia* ist hingegen die besonders empfindliche Spitze nicht länger als 3 mm, wie der folgende Versuch zeigt.

Versuch 27. Vicia sativa.

21 etiolirte, 2,1—3,6 cm hohe Keimlinge. Drei Gruppen von je sieben Keimlingen, wie in Versuch 26, bei den *b* und *c* ist eine 6 resp. 3 mm lange Spitze des Keimstengels mittels Stanniolverband verdunkelt.

Mittlere Neigung nach 4 $\frac{3}{4}$ Stunden:

a 93°, b 28°, c 32°.

Die Geringfügigkeit der Differenz zwischen den *b* und den *c*, welche innerhalb der Fehlergrenze liegt, zeigt, dass schon bei den *c* die ganze Region, welche die Krümmung des Untertheils beeinflusst, verdunkelt war.

Dieser Versuch bestätigt überdies die schon mehrfach gemachte Erfahrung, dass die Länge des verdunkelten Theiles der krümmungsfähigen Region ohne Einfluss auf die erreichte Neigung bleibt, wenn einmal die besonders empfindliche Spitze verdunkelt ist.

Aufhebung der ungleichmässigen Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Keimstengel von *Vicia sativa* mit dem Alter.

§ 40. Stellt man mit den nämlichen Keimlingen von *Vicia* an zwei aufeinanderfolgenden Tagen in der üblichen Weise Versuche über die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit an, so fällt es auf, dass die Differenz zwischen den Versuchs- und Vergleichskeimlingen am zweiten Tage sich verringert hat, was durch das veränderte Verhalten der ersteren bedingt ist. So war z. B. in einem solchen Versuchspaar am ersten Tage (Keimlinge 2,0—3,5 cm hoch) der am stärksten gekrümmte Versuchskeimling immer noch bedeutend weniger geneigt (40°), als der am schwächsten gekrümmte Vergleichskeimling (60°), und die Differenz der Mittelwerthe betrug 43°; am folgenden Tage hingegen (Keimlinge auf 3,7—6,0 cm herangewachsen) existirte keine scharfe Grenze mehr zwischen den beiden Gruppen,

ein Versuchskeimling war stärker (75°), ein anderer nur wenig schwächer (65°) geneigt als der am wenigsten gekrümmte Vergleichskeimling (70°), und die Differenz der Mittelwerthe betrug nur 22° ; nb. waren es gerade die grössten Versuchskeimlinge, welche sich am zweiten Versuchstage ungewöhnlich stark krümmten. Ganz dasselbe wurde auch in einem zweiten solchen Versuchspaar gefunden.

Diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass mit dem zunehmenden Alter des Keimstengels der Einfluss der Spitze auf die Krümmung des Untertheils sich vermindert, oder mit anderen Worten, dass die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Keimstengel eine weniger ungleichmässige wird. Um dies näher zu verfolgen, beschloss ich, mit den nämlichen Keimlingen mehrere Tage hintereinander Versuche auszuführen.

Versuch 28. *Vicia sativa*.

10 fast vollkommen gleiche, halbetiolirte Keimlinge.

a) 5 Vergleichskeimlinge.

b) 5 Versuchskeimlinge: eine 6 mm lange Spitze des Keimstengels mittels Stanniolverband verdunkelt, und überdies Stanniolkappen aufgesetzt.

A. 19/II. Länge der Keimlinge 3,7—4,5 cm.

Nach 5 Stunden ist der Obertheil in genügender Länge geradegestreckt.

a) Neigung $85-90^{\circ}$, Mittel 88° .

b) Neigung $25-75^{\circ}$, Mittel 57° .

Hierauf werden die Keimlinge im Dunkelschrank untergebracht und sind am folgenden Morgen vollkommen aufgerichtet.

B. 20/II. Länge der Keimlinge 6,7—8,2 cm.

(Ein Keimling der Gruppe b hat aus unbekanntem Gründen die Krümmungsfähigkeit ganz eingebüsst, er bleibt bis zum Schluss des Versuches ungekrümmt. Er wird im Folgenden nicht mit in Betracht gezogen.)

Nach $4\frac{1}{2}$ Stunden ist der Obertheil in genügender Länge geradegestreckt. Die Messung ergibt keinen Unterschied der Neigung zwischen beiden Gruppen: bei allen Keimlingen ist der Obertheil nahezu horizontal gerichtet. Dasselbe ist auch nach $8\frac{1}{4}$ Stunden der Fall.

Eine Fortsetzung des Versuches war überflüssig, da es sich, wie man sieht, herausgestellt hat, dass schon in 6,7—8,2 cm hohen Keimstengeln die Verdunkelung der Spitze die Neigung nicht mehr vermindert, also die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit bereits eine gleichmässige geworden ist. Nach den vorliegenden Versuchen zu schliessen, findet dies ungefähr dann statt, wenn der Keimstengel eine Höhe von ca. 6 cm erreicht, und der Uebergang von der ungleichmässigen zur gleichmässigen Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit vollzieht sich mit zunehmendem Alter allmähig, bis zu dem eben genannten Zeitpunkt.

Versuche mit *Daucus Carota* und *Linum usitatissimum*.

§ 41. Der folgende Versuch kann als charakteristisches Beispiel des Verhaltens der beiden genannten Species dienen.

Versuch 29. *Daucus Carota*.

14 etiolirte, 1,2—2,0 cm hohe Keimlinge.

a) 7 Vergleichskeimlinge.

b) 7 Versuchskeimlinge: eine 3—4 mm lange Spitze des Hypocotyls mittels Stamiolverband verdunkelt.

Nach $3\frac{1}{4}$ Stunden:

Alle Keimlinge sind schon in langer Strecke gekrümmt, und ihr Obertheil ist ganz geradegestreckt.

a) Neigung 60°, 60°, 70°, 70°, 70°, 75°, 90°, Mittel 71°.

b) Neigung 30°, 35°, 50°, 50°, 60°, 60°, 70°, Mittel 51°.

Nach 7 Stunden:

Alle Keimlinge nur an der Basis scharf gekrümmt.

a) Neigung 55°, 60°, 60°, 70°, 75°, 75°, 80°, Mittel 68°.

b) Neigung 40°, 45°, 50°, 60°, 60°, 60°, 75°, Mittel 56°.

Man sieht, dass hier auch der Untertheil des Keimstengels in recht hohem Grade heliotropisch empfindlich ist, und dass die Beleuchtung der Spitze die Neigung nur wenig steigert; hiermit im Zusammenhang steht es, dass etwa die Hälfte der Versuchskeimlinge nicht minder stark geneigt ist, als die Mehrzahl der Vergleichskeimlinge, — mit anderen Worten, dass der Einfluss der Beleuchtung der Spitze durch die individuellen Variationen der Krümmungsfähigkeit verdeckt wird, — was wir bisher nur als sehr seltene Ausnahme angetroffen haben. Bei *Daucus* ist das eine normale Erscheinung, welche auch in den zwei übrigen Versuchen mit diesem Object im gleichen Grade stattfand. Nichtsdestoweniger ergab sich in allen Versuchen eine Differenz der Mittelwerthe, zu Gunsten der Vergleichskeimlinge, um mindestens 12°, d. i. um eine Grösse, die ausserhalb der Grenzen der Messungsfehler liegt. In Anbetracht dessen können wir nicht umhin, zu schliessen, dass auch bei *Daucus* die Spitze des Keimstengels sich gegenüber dem Untertheil durch eine merklich grössere heliotropische Empfindlichkeit auszeichnet, jedoch ist hier der Unterschied weit weniger bedeutend, als bei den Objecten die wir bisher kennen gelernt haben.

Im Wesentlichen ganz ebenso verhält sich auch das Hypocotyl von *Linum*, mit welchem Object sechs Versuche gemacht wurden: durchgängig war die mittlere Neigung bei den Vergleichskeimlingen grösser als bei den Versuchskeimlingen, aber nur um einen geringen Betrag.

Versuche mit *Tropaeolum minus*.

§ 42. Von diesem durch seine lange krümmungsfähige Region sehr günstigen Object hatte ich leider, in Folge schlechter Keimfähigkeit der Samen, nicht genügendes Material zur Verfügung, um meine vergleichenden Versuche in ebenso grossem Massstab ausführen zu können wie mit meinen anderen Hauptobjecten; meist musste ich mich für jeden Versuch mit 6 bis 8 Keimlingen begnügen, die noch dazu ungleich weit entwickelt waren; doch wurden wenigstens die Keimlinge so ausgewählt, dass sie paarweise ziemlich gleich waren, und von jedem Paar diente der eine Keimling als Vergleichs-

der andere als Versuchsobject. Auf diese Weise gelang es jedoch nicht, die individuellen Differenzen der Krümmungsfähigkeit in dem erwünschten Grade auszugleichen, und so gaben denn namentlich die ersten Versuche ein nicht ganz klares Resultat. Es folgt einer von drei solchen Versuchen.

Versuch 30. *Tropaeolum minus*.

6 paarweise gleiche, $2\frac{1}{2}$ —4 cm hohe Keimlinge.

a) 3 Vergleichskeimlinge.

b) 3 Versuchskeimlinge; die Spitze des Epicotyls mittels 6 mm langen Stanniolverbandes verdunkelt.

Beleuchtung mit Tageslicht. — Die Messungen ergaben die folgenden Werthe für die Neigung des geradegestreckten Obertheils des Epicotyls:

	Nach $4\frac{3}{4}$ Stunden			Nach $7\frac{1}{4}$ Stunden			
	Paar I	Paar II	Paar III	Paar I	Paar II	Paar III	
a	85°	85°	90°	a	70°	85°	90°
b	50°	55°	90°	b	70°	45°	90°

Es fällt auf, dass relativ häufig die Versuchskeimlinge sich gerade so stark krümmen, wie die entsprechenden Vergleichskeimlinge, und man gelangt unwillkürlich zu der Vermuthung, dass hier die Spitze des Keimstengels wohl keine solche Rolle bei der Krümmung des Untertheils spielt wie sonst; ein sicherer Schluss ist aber offenbar nicht zulässig, weil man bei der geringen Zahl der Keimlinge und den starken Schwankungen im Zweifel bleibt, ob die starke Krümmung der Versuchskeimlinge die Regel und die schwächere der Ausnahmefall ist, oder umgekehrt.

Diesen Zweifel löst der folgende Versuch, welcher unter allen das meiste Zutrauen verdient, da er mit dem grössten und homogensten Material angeführt ist.

Versuch 31. *Tropaeolum minus*.

12 junge etiolirte Keimlinge, 2,0—2,8 cm hoch.

a) 6 Vergleichskeimlinge.

b) 6 Versuchskeimlinge: die Epicotylspitze mittels $4\frac{1}{2}$ mm langen Stanniolverbandes verdunkelt.

Nach $4\frac{1}{4}$ Stunden:

a) Neigung 80°, 80°, 85°, 90°, 90°, 100°, Mittel $87\frac{1}{2}$ °.

b) Neigung 80°, 85°, 85°, 90°, 90°, 90°, Mittel 87°.

Nach 6 Stunden:

a) Neigung 50°, 65°, 70°, 70°, 80°, 90°, Mittel 71°.

b) Neigung 60°, 60°, 60°, 65°, 70°, 80°, Mittel 66°.

Hier sind die Differenzen der einzelnen Vergleichs- und Versuchskeimlinge ganz unbedeutend und fallen theilweise sogar zu Gunsten der letzteren aus. Die Differenz der Mittelwerthe kann für beide Beobachtungen 0 gesetzt werden, da 5° innerhalb der Fehlergrenze der Messung liegen.

Von ferneren drei Versuchen ergaben zwei, mit zusammen sechs Paaren von Keimlingen, dasselbe Resultat wie der eben angeführte, während in

einem dritten, mit drei Paaren von Keimlingen, freilich eine nicht unbedeutende Differenz zu Gunsten der Vergleichskeimlinge gefunden wurde.

Die grosse Mehrzahl der Beobachtungen führt somit zu dem Schluss, dass im Epicotyl von *Tropaeolum* im Allgemeinen die heliotropische Empfindlichkeit eine gleichmässige ist. Die vorkommenden abweichenden Fälle nöthigen jedoch zu der Annahme, dass ausnahmsweise, bei einzelnen Individuen, auch hier eine kurze Spitzenregion des Keimstengels sich durch stärkere Empfindlichkeit auszeichnet.

Dass meist keine Neigungsdifferenz zwischen den Vergleichs- und Versuchskeimlingen gefunden wurde, liegt nicht etwa an einer ungenügenden Verdunkelung der Epicotylspitze; denn einerseits wurden in einigen Versuchen 9 mm lange Stanniolröhrchen verwandt, andererseits wurden öfters den Versuchskeimlingen auch noch Stanniolkappen aufgesetzt; beides blieb ohne Einfluss auf das Resultat der Versuche.

Mit dem Ergebniss, dass die Krümmung des Epicotyls durch die Beleuchtung der Spitze im Allgemeinen nicht beeinflusst wird, stehen auch Versuche im Einklang, in denen bei einem Theil schon heliotropisch geneigter Keimlinge die Spitze mittels Stanniolkappen verdunkelt wurde: das Verhalten dieser unterschied sich in nichts von dem der ohne Kappen belassenen Vergleichskeimlinge.

Versuche mit *Coriandrum sativum* und *Solanum Lycopersicum*.

§ 43. Die krümmungsfähige Region des Hypocotyls ist bei diesen beiden Species, wie schon bemerkt wurde, sehr kurz, und in Folge dessen sind dieselben für meine Zwecke durchaus keine günstigen Objecte; da ich aber beabsichtigte, eine Reihe von Keimlingen mit möglichst verschiedenen heliotropischen Eigenschaften zu untersuchen, so habe ich auch mit ihnen einige Versuche ausgeführt, welche auch ganz klare Resultate ergaben.

Da es hier zu einer Geradestreckung des gekrümmten Obertheils, selbst in beschränkter Ausdehnung, meist gar nicht kommt, so musste das übliche Verfahren der Messung der Neigung modificirt werden. Auf den Hypocotylen aller Keimlinge wurden von der Spitze aus zwei Zonen von 3 oder 4½ mm Länge markirt, von denen bei den Versuchskeimlingen die obere mittels Stanniolverband verdunkelt wurde; am Schluss des Versuches wurde die Neigung der Sehne der zweiten Zone gemessen; falls die einseitige Beleuchtung der ersten Zone die Krümmung des übrigen Theils des Hypocotyls beeinflusst, so muss offenbar diese Neigung bei den Vergleichskeimlingen grösser ausfallen als bei den Versuchskeimlingen.

Das war nun, wie gleich gesagt sein mag, nicht der Fall. In allen (drei) Versuchen mit *Solanum* wurde bei beiden Gruppen von Keimlingen die gleiche mittlere Neigung gefunden. Bei *Coriandrum* wurden allerdings Differenzen gefunden, aber nur unbedeutende und inconstante: in drei Versuchen war die mittlere Neigung bei den Vergleichskeimlingen etwas grösser

(um 5°, 5°, 11°), im vierten Versuch hingegen war sie etwas kleiner (um 6°) als bei den Versuchskeimlingen.

Folglich müssen wir schliessen, dass bei *Solanum* und allem Anschein nach auch bei *Coriandrum* die heliotropische Empfindlichkeit in der krümmungsfähigen Region des Keimstengels gleichmässig vertheilt ist. Die Beleuchtung der Spitzenregion hat freilich eine lokale Wirkung, indem sie dieselbe zu starker Krümmung veranlasst; der Rest der krümmungsfähigen Region erreicht aber auch bei Verdunkelung der Spitze das für ihn überhaupt mögliche Maximum der Krümmung. Das ist um so bemerkenswerther, als die verdunkelte Spitze hier einen recht bedeutenden Theil ($\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$) der ganzen krümmungsfähigen Region ausmacht, — ein neues Beispiel dafür, dass die Verdunkelung eines Theils der krümmungsfähigen Region den Grad der heliotropischen Krümmung an sich nicht beeinflusst, wenn nicht Differenzen der heliotropischen Empfindlichkeit mit im Spiele sind.

In Bezug auf die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Keimstengel verhalten sich somit die beiden besprochenen Species, trotz im Uebrigen recht verschiedener heliotropischer Eigenschaften, ebenso wie *Tropaeolum minus*.

Werfen wir einen kurzen Rückblick auf die mit den Dicotylenkeimstengeln ausgeführten Versuche, so finden wir bei der Mehrzahl der untersuchten Objecte (*Cruciferen*, *Agrostemma*, *Vicia*, und noch einigen anderen) ein ähnliches Verhalten wie bei den Cotyledonen der *Gramineen*, nämlich starke heliotropische Empfindlichkeit einer relativ kurzen Spitzenregion und bedeutend schwächere, aber doch zweifellos vorhandene heliotropische Empfindlichkeit der ganzen übrigen wachsenden Region; im Allgemeinen scheint die relative Empfindlichkeit des Untertheils bei den Keimstengeln der Dicotyledonen etwas grösser zu sein als beim Cotyledo der *Gramineen*. Andererseits haben wir in den Keimstengeln von *Tropaeolum*, *Solanum* und *Coriandrum* Objecte gefunden, bei denen die heliotropische Empfindlichkeit in der Spitze und im Untertheil gleich gross zu sein scheint. Einen Uebergang zwischen diesen beiden Extremen bilden endlich *Daucus* und *Linum*, bei denen die heliotropische Empfindlichkeit in der Spitze des Keimstengels nur um ein Geringes grösser ist als in dessen Untertheil.

Wir sehen also, dass bei den Keimlingen der Dicotylen die heliotropische Empfindlichkeit sowohl gleichmässig, als auch mehr oder weniger ungleichmässig vertheilt sein kann. Zu der systematischen Verwandtschaft zeigt die Art ihrer Vertheilung auch hier keine Beziehungen.

C. Fortpflanzung der heliotropischen Reizung.

Versuche mit *Cruciferen*-Keimlingen.

§ 44. Es wurde schon oben (§ 21) erwähnt, dass Darwin sich vergeblich bemüht hat, im verdunkelten Untertheil des Hypocotyls von *Brassica oleracea* eine auf Reizfortpflanzung beruhende heliotropische Krümmung hervorzurufen. Ich werde hingegen im Folgenden zeigen, dass dies bei verschiedenen Dicotylenkeimlingen, und insbesondere auch bei *Cruciferen*, un schwer gelingt.

Zunächst sei bemerkt, dass man bei ganz jungen Keimlingen, die eine Zeit lang bei einseitiger Beleuchtung gestanden haben, nicht selten den unterirdischen Theil des Hypocotyls sehr deutlich lichtwärts gekrümmt findet, und zwar in viel grösserer Ausdehnung als Darwin bei *Brassica oleracea* fand; günstigenfalls erstreckt sich die Krümmung bis an die Grenze von Hypocotyl und Keimwurzel, d. i. mitunter bis über 1 cm unter die Erdoberfläche. Solche Beobachtungen machte ich, ohne auf dieselben zu fahnden, bei *Brassica Napus*, *Sinapis alba*, *Crambe hispanica* und *Biscutella auriculata*. Vgl. Fig. 28.

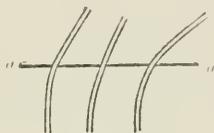


Fig. 28.

Hypocotyle dreier junger Keimlinge von *Brassica Napus*, nach 4 stündiger einseitiger Beleuchtung ausgegraben und in ganzer Länge gezeichnet. aa Bodenoberfläche.

Noch überzeugender sind die Versuche, in denen das ganze Hypocotyl, mit Ausnahme einer anfänglich nur wenige mm langen Spitze, künstlich verdunkelt wurde; es gelangten dabei die drei in § 7 beschriebenen Methoden zur Anwendung, am häufigsten die einfachste derselben, nämlich das Verschütten mit feiner trockener Erde. Ich führe einen der ersten und gleichzeitig gelungensten Versuche als Beispiel an.

Versuch 32. *Brassica Napus*.

Zwei Töpfe mit etiolirten, 2—3½ cm hohen Keimlingen.

a) Der eine Topf, welcher ganz mit Erde gefüllt ist, enthält 10 Vergleichskeimlinge.

b) In dem zweiten Topf, mit ebenfalls 10 Keimlingen, befindet sich die Erdoberfläche ca. 2 cm unterhalb des Randes. Er wird bis zum Rande mit Erde vollgeschüttet, worauf bei neun Keimlingen eine verschieden lange Spitzenregion am Licht bleibt, während der zehnte Keimling ganz verschüttet ist.

Nach 7¼ Stunden:

a) Alle Keimlinge sind stark gekrümmt, viele bis fast an die Basis hinab; das Krümmungsmaximum befindet sich ungefähr in der Mitte der Hypocotyle, der geradegestreckte Obertheil ist fast horizontal gerichtet.

b) Von dem Hypocotyl ragt bei acht Keimlingen ein 4—9 mm, beim neunten ein 16 mm langes Stück über die Erdoberfläche hervor. Bei allen ist der unterirdische

Theil des Hypocotyls sehr deutlich gekrümmt, die Krümmung reicht ebensoweit basalwärts wie bei den Vergleichskeimlingen, und das Krümmungsmaximum befindet sich meist im verdunkelten Theil. Wie nicht anders zu erwarten, ist die Krümmung weniger scharf als bei den Vergleichskeimlingen, und der Obertheil ist nicht ganz geradegestreckt.

Beachtenswerth ist auch das Verhalten des zehnten, anfänglich ganz verschütteten Keimlings. Im Laufe des Versuchs schob er die Spitze seiner Cotyledonen über die Erdoberfläche hervor, wurde nochmals ganz verschüttet, aber zum Schluss des Versuchs hatte er sich wieder etwas hervorgeschoben. Die besonders lichtempfindliche Hypocotylspitze befand sich also bei ihm lange Zeit in nächster Nähe der Erdoberfläche, und dennoch war der Keimling vollkommen gerade geblieben. Dies zeigt, dass die Verdunkelung eine sehr vollkommene war.

Leider habe ich zu diesem Versuch keine Zeichnungen angefertigt; die als Beispiel gegebene Fig. 29 gehört zu einem anderen ebenso ausgeführten Versuch, in dem die Krümmung des verdunkelten Theiles der Keimlinge zwar ebenfalls ansehnlich, aber doch geringer war als in Versuch 32.



Fig. 29.

Heliotropische Krümmung eines Hypocotyls von *Brassica Napus*, dessen Untertheil mittels trockener Erde verdunkelt war. Expositionsdauer $5\frac{1}{2}$ Stunden.

In einem Versuch wurde die Verdunkelung mittels Papierröhren mit Deckel vollzogen; das Resultat war ebenfalls gut.

Weit schlechtere Resultate ergaben drei Versuche, in denen die für Dicotylenkeimlinge construirten Papierschrützen (vgl. Fig. 4, S. 20) verwandt wurden; bei den meisten Keimlingen war die Krümmung des verdunkelten Theiles so schwach, oder beschränkte sich auf eine so kurze Strecke, dass ich sie nicht als genügend beweisend gelten lassen konnte. Da so unbefriedigende Resultate indess eben nur mit diesem einen Verdunkelungsmodus erhalten wurden (dem nb. die anderen Modi in Bezug auf die Vollkommenheit der Verdunkelung keineswegs nachstehen), so sprechen dieselben nicht gegen die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes, sondern zeigen nur, dass die Krümmungsfähigkeit der Keimlinge durch das Aufsetzen der Papierschürzen beeinträchtigt wird; vermuthlich ist es der Druck der scharfen Papierränder, unter dem die Keimlinge leiden.

Im Ganzen wurde in 6 Versuchen mit *Brassica Napus* bei 35 Versuchskeimlingen der Untertheil verdunkelt. Die Resultate waren folgende:

Bei einem Keimlinge (Verdunkelung mittels Papierschürze) fand eine merkliche Krümmung im verdunkelten Theil überhaupt nicht statt. Bei 12 Keimlingen (darunter bei 9 Verdunkelung mittels Papierschürzen) war die Krümmung zwar merklich, aber nicht genug beweisend. Bei den übrigen

22 Keimlingen war die Krümmung des verdunkelten Theiles sehr deutlich und theilweise ziemlich stark; sie erstreckte sich wenigstens ca. 1 *cm* unter die Lichtgrenze hinab, meist aber noch weiter, und bei einigen Keimlingen sogar bis zur Basis des Hypocotyls.

Lässt man die mit Papierschürzen ausgeführten Versuche bei Seite, so bleiben 20 Versuchskeimlinge, von denen 17 ein ausgesprochen positives und nur 3 ein zwar nicht negatives, aber nicht genügend schlagendes Resultat ergaben.

Ferner wurden zwei Versuche mit *Brassica oleracea* und *Sinapis alba* ausgeführt (in beiden Verdunkelung mittels Erde), welche ebenfalls ausgesprochen positive Resultate gaben.

§ 45. Wiesner (23, 73) hat mit *Brassica oleracea* einen Versuch ausgeführt, welcher nach seiner Meinung den directen Beweis liefert, dass die einseitige Belenchtung eines Theiles des Hypocotyls in dem benachbarten verdunkelten Theil desselben keine Krümmung hervorzurufen vermag, wofern durch Rotation der Keimlinge in verticaler Ebene das „Zugwachsthum“ ausgeschlossen ist. Die sehr jungen (1 *cm* hohen) Keimlinge wurzelten in kleinen cylindrischen Gefässen mit Erde; ein Theil der Keimlinge wurde in ganzer Länge belenchtet, bei einem anderen Theil wurde die untere Hälfte des Hypocotyls verdunkelt, und zwar geschah die Verdunkelung mittels kleiner mattschwarzer Metallplättchen, welche vor dem Keimling sowie rechts und links von ihm in die Erde gesteckt wurden, in solcher Entfernung vom Keimling, dass für eine eventuelle Krümmung seines Untertheils genügend Raum blieb. Auf die weiteren Details der Versuchsanstellung Wiesner's, welche im Princip mit denen der meinigen übereinstimmen, ebenso wie auf eine zweite, nur unwesentlich abweichende Modification des Verdunkelungsmodus, brauche ich hier nicht einzugehen. — Der Versuch dauerte 1½ Stunden. Am Schluss desselben „waren die frei beleuchteten Keimlinge bis auf den Grund gegen die Lichtquelle hin gekrümmt, die halb verdunkelten standen im unteren Theil aufrecht, während der obere gegen die Flamme hin gerichtet war“. Auch mit *Lepidium sativum* gab ein solcher Versuch dasselbe Resultat.

Dieser Versuch leidet an Mängeln, welche seine Beweiskraft gänzlich aufheben. Der wesentliche und hier allein zu berücksichtigende Mangel besteht in der zu geringen Versuchsdauer. Es wurde schon gesagt, dass bei *Brassica* die heliotropische Krümmung im Obertheil des Hypocotyls beginnt, und wenn dieser bereits stark geneigt ist, kann der Untertheil erst sehr schwach oder selbst noch gar nicht gekrümmt sein. So war im Versuch 21 (§ 35), welcher mit ganz jungen, ungewöhnlich krümmungsfähigen Keimlingen ausgeführt wurde, der Obertheil der Versuchskeimlinge schon nach 1½ Stunden unter 80—90° geneigt, während der Untertheil um diese Zeit nur sehr unbedeutend gekrümmt war und sich erst nach 2¾ Stunden ebenfalls stark krümmte. Es versteht sich, dass die Verdunkelung des

Untertheils dessen Krümmung noch mehr aufhalten muss, da die Krümmung des Untertheils anfänglich nur unter dem Einfluss der directen heliotropischen Reizung erfolgt und die Zuleitung des von der Spitze ausgehenden Reizes Zeit erfordert; folglich war in Wiesner's Versuch zu erwarten, dass der Untertheil bei den verschiedenen Keimlingen sich zu verschiedener Zeit krümmen würde, nämlich bei den Versuchskeimlingen später, — vielleicht sogar bedeutend später —, als bei den Vergleichskeimlingen. Nun sind 1½ Stunden eine so kurze Zeit, dass man sich darüber wundern muss, dass die Vergleichskeimlinge sich auch im Untertheil bereits stark gekrümmt hatten; den Versuchskeimlingen hätte mindestens die doppelte Zeit gegönnt werden müssen, — alsdann hätte sich wohl zweifellos auch ihr verdunkelter Untertheil gekrümmt.

Ich habe schon gezeigt (§ 22), dass bei *Avena sativa* der verdunkelte Untertheil des Cotyledo sich auch bei Rotation am Klinostat sehr wohl unter dem Einfluss eines zugeleiteten Reizes heliotropisch zu krümmen vermag. Durch den Wiesner'schen Versuch sah ich mich veranlasst zu prüfen, ob sich das Hypocotyl von *Brassica Napus* ebenso verhält (dass ich mit einer anderen Species experimentirte, als Wiesner, ist nb. nicht von Belang, da sich beide Species in heliotropischer Hinsicht völlig gleich verhalten). Den von Wiesner angewandten Verdunkelungsmodus hielt ich nicht für angezeigt, da er nur eine starke Beschattung, nicht aber eine vollkommene Verdunkelung ermöglicht, in Folge dessen ein eventuelles positives Resultat nicht völlig beweiskräftig sein würde. Von den zuverlässigen Vorrichtungen ist bei Rotation am Klinostat nur eine anwendbar, nämlich die Papierschürzen. Diese haben nun aber, wie wir gesehen haben, die schlechte Seite, dass sie die Krümmungsfähigkeit der Keimlinge beeinträchtigen, so dass meist nur eine sehr unbedeutende Krümmung derselben zu Stande kommt. Daher werden wir auch von dem Klinostatenversuch kein sehr glänzendes Resultat erwarten dürfen und werden uns damit begnügen müssen, wenn auch nur bei einem Theil der Keimlinge im verdunkelten Untertheil eine unverkennbare Krümmung, sei es auch nur in ziemlich kurzer Region¹⁾, sich ergibt. — Da auf so junge Keimlinge, wie sie Wiesner verwandte, Papierschürzen sich nicht gut aufsetzen lassen, so musste ich ferner mit älteren, nicht mehr in so hohem Grade krümmungsfähigen Keimlingen operiren.

1) Wiesner wird allerdings vielleicht nicht zugeben, dass eine nur eine ziemlich kurze Strecke umfassende Krümmung im verdunkelten Untertheil beweisend für die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes ist, da nach ihm (23, 73) ein „heliotropischer Pflanztheil bei seiner Krümmung den benachbarten nothwendigerweise etwas mitkrümmen muss“. Es ist schwer zu begreifen, was sich Wiesner bei diesem merkwürdigen Ausspruch eigentlich gedacht hat. Warum soll sich denn der benachbarte Pflanztheil mitkrümmen? Die blosser Nachbarschaft ist doch keine genügende Ursache, wenn, was ja Wiesner kategorisch behauptet, eine Beeinflussung des einen Theiles durch den anderen im Sinne einer heliotropischen Reizfortpflanzung ausgeschlossen sein soll.

Versuch 33. *Brassica Napus*.

Zwei Thonzellen mit je fünf etiolirten, 2,4—3,4 cm hohen Keimlingen. Allen Keimlingen sind Papierschürzen aufgesetzt; beleuchtet bleibt nur eine anfänglich 5 mm lange Spitzenregion des Hypocotyls.

a) Eine Thonzelle steht aufrecht.

b) Die zweite Thonzelle rotirt am Klinostat in verticaler Ebene.

Die Thonzelle *a* dient zur Controle. Sie wird zeigen, was für eine Krümmung des verdunkelten Untertheiles man bei dem gegebenen Material von Keimlingen und bei Anwendung von Papierschürzen überhaupt erwarten kann: das Resultat des Versuches wird offenbar als in positivem Sinne entscheidend anzusehen sein, wenn die Krümmungen in beiden Thonzellen ungefähr gleich ausfallen.

Nach 7½ Stunden:

a) Bei einem Keimling ist der verdunkelte Untertheil nicht merklich gekrümmt. Bei den übrigen vier Keimlingen befindet sich im verdunkelten Untertheil eine zwar schwache, aber unverkennbare Krümmung, welche sich mindestens 5 mm unter die Lichtgrenze hinab erstreckt; bei einigen Keimlingen liegt das Krümmungsmaximum unter der Lichtgrenze (d. h. die obere Zone des verdunkelten Theiles ist stärker gekrümmt als die beleuchtete Spitzenregion). Vgl. Fig. 30, *a*.

b) Auch hier ist ein Keimling im verdunkelten Theil nicht merklich gekrümmt. Bei den übrigen vier Keimlingen ist der verdunkelte Untertheil ganz in derselben Weise gekrümmt wie bei den entsprechenden Keimlingen der Gruppe *a*, nur ist die Krümmung bei einem Theil der Keimlinge ein klein wenig schwächer (was wohl auf individuellen Differenzen beruht). Vgl. Fig. 30, *b*.

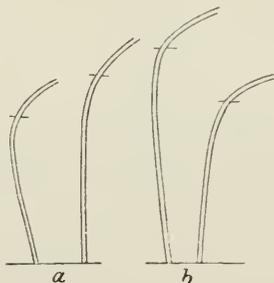


Fig. 30.

Man sieht aus diesem Versuch jedenfalls soviel, dass die Rotation der Keimlinge in verticaler Ebene die Krümmung des verdunkelten Untertheils keineswegs verhindert. Ich zweifle nicht, dass, wenn es möglich wäre, bei den rotirenden Keimlingen ein anderes, unschädliches Verdunkelungsmittel anzuwenden, man am Klinostat auch weit stärkere Krümmung des verdunkelten Theiles erzielen würde; doch habe ich leider kein diesen Bedingungen genügendes und gleichzeitig zuverlässiges Verdunkelungsverfahren ersinnen können.

§ 46. Beleuchtung der Spitze und des Untertheils von entgegengesetzten Seiten. [Ueber Einrichtung und Zweck dieser Ver-

suche, die ganz so wie die entsprechenden Versuche mit *Avena* ausgeführt wurden, vgl. § 23 und die schematische Fig. 19 (S. 58).]

Versuch 34. *Brassica Napus*.

Ein kleiner Topf mit fünf etiolirten, 2,1—2,7 *cm* hohen Keimlingen; dieselben werden in Papierröhren mit zwei Ausschnitten eingeschlossen. Der Topf steht im Dunkelzimmer zwischen zwei um 130 *cm* von einander entfernten Lampen mit möglichst gleicher Flamme; der Untertheil der Keimlinge erhält Licht von der linken, die (anfänglich nur 1½—3 *mm* lange) Spitze — von der rechten Flamme. Die Symmetrieebene aller Keimlinge steht möglichst genau senkrecht zu der Lichtrichtung. Damit die Spitze ja nicht stärker beleuchtet sei als der Untertheil, wird der Topf absichtlich der linken Lampe etwas näher aufgestellt, sodass die einzelnen Keimlinge der linken Flamme um 1—9 *cm* näher sind als der rechten.

Nach 2½ Stunden:

Bei allen Keimlingen ist der Untertheil deutlich nach links und die Spitze mehr oder weniger nach rechts gekrümmt. Ein Keimling wird geopfert, um eine Zeichnung dieses Stadiums anzufertigen: es zeigt sich, dass die Rechtskrümmung schon merklich unter die Lichtgrenze hinab sich erstreckt (Fig. 31, *a*), folglich hat sich der heliotropische Reiz von der Spitze aus schon etwas nach unten fortgepflanzt.

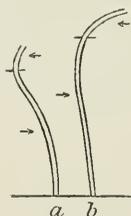


Fig. 31.

- a) Form eines Keimlings nach 2 Stunden.
b) Form eines anderen Keimlings am Schluss des Versuchs.

Nach 5¼ Stunden (Schluss des Versuchs):

Bei einem von den übriggebliebenen vier Keimlingen ist die anfängliche Linkskrümmung des Untertheils fast vollkommen überwunden und mehr als die Hälfte dieses Theiles ist deutlich nach rechts gekrümmt (Fig. 31, *b*). Bei den übrigen drei Keimlingen ist zwar die Linkskrümmung des Untertheils noch in grösserem Grade erhalten, aber nur in der Basalregion, während die mittlere Region ebenfalls nach rechts gekrümmt ist; auch bei ihnen hat also die von der Spitze aus transmittirte Reizung die directe Reizung des Untertheils auf einer gewissen Strecke überwunden. (Dass die Ueberwindung nicht in der ganzen Länge des Untertheils stattgefunden hat, erklärt sich durch die ungenügende Länge der von rechts beleuchteten Spitze, was zur Folge hatte, dass im Beginn des Versuchs ein Theil der stark empfindlichen Spitzenregion von derselben Seite beleuchtet war wie der Untertheil.)

Ein ebenso schlagendes Resultat lieferte auch ein zweiter, in derselben Weise mit *Brassica Napus* angestellter Versuch. — Die aus diesen Versuchen zu ziehenden Schlussfolgerungen brauche ich wohl nicht nochmals zu formuliren (vgl. § 23).

Versuche mit *Tropaeolum minus* und einigen anderen Species.

§ 47. Während bei den meisten anderen Keimlingen schon aus den Versuchen über die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit sich indirect, aber mit Nothwendigkeit der Schluss ergibt, dass ein heliotropischer Reiz sich von der stärker empfindlichen Spitze zu dem weniger empfindlichen Untertheil fortpflanzen muss, ist bei *Tropaeolum*, wo sich ein Einfluss der Spitze auf die Krümmung des Untertheils nicht ergeben hat, die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes auf diesem Wege nicht erweisbar. Man darf aber aus dem Mangel eines solchen Einflusses der Spitze auch nicht etwa schliessen, dass hier keine Fortpflanzung eines heliotropischen Reizes stattfindet; denn auch zwischen zwei heliotropisch gleich empfindlichen Zonen eines Organs kann eine Uebertragung des Reizes von der einen zur andern stattfinden, und wir haben sogar schon ein Beispiel dafür kennen gelernt (vgl. § 24). Es ist also sehr wohl möglich, dass im Epicotyl von *Tropaeolum* eine heliotropische Reizung sich von der Spitze aus zum Untertheil fortpflanzt, ohne indess hier unter normalen Bedingungen einen sichtbaren Effect hervorzurufen, da der Untertheil schon direct in nicht minder starkem Grade gereizt ist; der Einfluss einer solchen zugeleiteten Reizung müsste sich aber geltend machen, wenn die directe heliotropische Reizung des Untertheils durch Verdunkelung desselben ausgeschlossen wird. Das in diesem Paragraphen Mitzutheilende wird zeigen, dass es sich in der That so verhält, und dass das Epicotyl von *Tropaeolum* sogar ein exquisites Beispiel für die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes darbietet.

Dies zeigte mir zunächst eine gelegentliche Beobachtung. Ein Topf mit 6 jungen Keimlingen von $1\frac{1}{2}$ cm Höhe über der Erde hatte einen Tag lang auf einem Tisch in der Mitte des Zimmers gestanden, und es fiel mir auf, dass die fast horizontal gerichteten Epicotyle ganz gerade gestreckt oder nur an der Basis schwach gekrümmt waren und sämmtlich aus der Erde unter sehr spitzem Winkel hervortraten; hinter jedem Keimling befand sich in der Erde eine breite sichelförmige Furehe. Die Keimlinge wurden ausgegraben und es zeigte sich, dass die heliotropische Krümmung sich ausschliesslich oder hauptsächlich in dem $1,2$ cm langen unterirdischen Theil der Epicotyle befand; sie war recht scharf und erstreckte sich durchgängig bis zur äussersten Basis des Epicotyls hinab.

Weiter führte ich 4 Versuche aus, in denen bei insgesamt 20 Keimlingen, deren Höhe von $2\frac{1}{2}$ bis 8 cm variierte, das ganze Epicotyl bis auf eine anfänglich nur wenige mm lange Spitzenregion verdunkelt wurde. Die Verdunkelung wurde in zwei Versuchen mittels Erde, in zwei anderen mittels Papierröhren mit Deckel bewerkstelligt.

Alle 20 Keimlinge ergaben ein sehr ausgesprochen positives Resultat. Die Krümmung umfasste eine ebenso lange Region, wie bei den Vergleichs-keimlingen, d. i. sie erstreckte sich so weit basalwärts als es überhaupt möglich war (vgl. Fig. 32, *a* und *b*); im verdunkelten Theil des Epicotyls

umfasste sie eine Strecke von 1—2 *cm* Länge oder selbst noch etwas mehr; meist befand sich die Krümmung ganz im verdunkelten Theil, während der

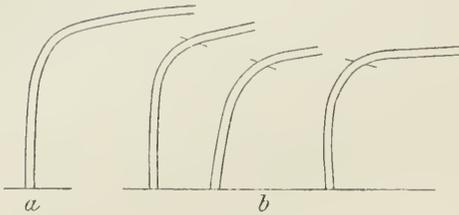


Fig. 32.

Heliotropische Krümmung von Epicotylen von *Tropaeolum minus*.

a) Epicotyl des am stärksten gekrümmten Vergleichskeimlings in dem betr. Versuch.

b) Drei Epicotyle, deren Untertheil mittels trockener Erde verdunkelt war.

Expositionsdauer $5\frac{1}{4}$ Stunden.

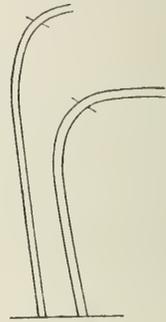


Fig. 33.

Heliotropische Krümmung zweier Epicotyle von *Tropaeolum minus*, deren Untertheil mittels Papierröhren mit Deckel verdunkelt war. Expositionsdauer $5\frac{3}{4}$ Stunden.

beleuchtete Obertheil vollkommen geradegestreckt war. Mit Ausnahme eines der ältesten, nur noch schwach krümmungsfähigen Keimlinge (der linke Keimling in Fig. 33) war die Krümmung stets eine scharfe und stand nur unbedeutend hinter der Krümmung der in ganzer Länge beleuchteten Vergleichskeimlinge zurück.

Bei den übrigen Keimstengeln mit gleichmässiger Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit, nämlich denen von *Solanum Lycopersicum* und *Coriandrum sativum*, ist es in Folge der Kürze ihrer krümmungsfähigen Region schwer, sich von der Fortpflanzung des heliotropischen Reizes zu überzeugen; denn wenn auch in dem mittels Erde verdunkelten Theil des Hypocotyls eine Krümmung sich einstellt, so beschränkt sie sich im Allgemeinen nothgedrungen auf eine so kurze Region, dass ein Zweifel an der Beweiskräftigkeit des Resultates nicht ausgeschlossen ist. Doch fanden sich bei beiden Arten einzelne Keimlinge mit längerer krümmungsfähiger Region, und solche Exemplare lieferten ganz überzeugende positive Resultate.

Bei dieser Gelegenheit sei gleich erwähnt, dass ich mich auch bei *Daucus Carota* und *Linum usitatissimum* durch directe Versuche von dem Bestehen der Fortpflanzung des heliotropischen Reizes überzeugte.

Versuche mit *Agrostemma Githago*.

§ 48. Es wurde bereits hervorgehoben, dass bei diesem Object die starke heliotropische Krümmung sich nur langsam basalwärts verschiebt und dass der untere Theil der krümmungsfähigen Region bis zum Schluss der

(bis zu 9 Stunden dauernden) Versuche nur schwach gekrümmt blieb. Schon aus dieser Thatsache können wir schliessen, dass hier der von der Spitze ausgehende heliotropische Reiz sich weit langsamer und, sozusagen, weniger leicht fortpflanzt als bei *Brassica Napus*, da er in so langer Zeit die Basis der nur 1—2 *cm* langen krümmungsfähigen Region offenbar nicht erreicht.

Die directen Versuche bestätigten diesen Schluss. In 3 Versuchen (Expositionsdauer 5½—7¼ Stunden) wurde in der üblichen Weise der Untertheil von 16 Keimlingen theils mittels Erde, theils mittels Papierröhren mit Deckel verdunkelt. Von diesen Keimlingen krümmte sich ein offenbar abnormer überhaupt nicht (auch in der beleuchteten Spitzenregion nicht). Die übrigen 15 Keimlinge krümmten sich sämmtlich auch im verdunkelten Theil des Hypocotyls ganz deutlich, aber die Krümmung erstreckte sich relativ nur wenig (nicht mehr als ca. 1 *cm*) unter die Lichtgrenze und war durchgängig nur schwach; vgl. Fig. 34.

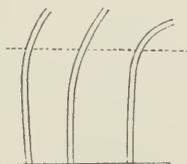


Fig. 34.

Heliotropische Krümmung dreier Hypocotyle von *Agrostemma Githago*, deren Untertheil mittels trockener Erde verdunkelt war. Expositionsdauer 6½ Stunden.

In einem vierten Versuch mit 6 Keimlingen (Verdunkelung mittels Papierröhren mit Deckel) gab nur ein Keimling ein zweifellos positives Resultat; bei den übrigen 5 Keimlingen erstreckte sich die Krümmung nur wenige *mm* unter die Lichtgrenze hinab, was ich nicht als genügend beweiskräftig gelten lasse. Der letzte Versuch endlich, in dem die Verdunkelung mittels Papierschürzen vollzogen wurde, gab ein negatives Resultat; hierauf darf jedoch, aus dem schon früher (§ 44) besprochenen Grunde, kein Gewicht gelegt werden.

Die besten Beispiele einer nur durch transmittirten Reiz hervorgerufenen Krümmung findet man bei *Agrostemma* im unterirdischen Theil des Hypocotyls ganz junger, nur wenig über die Erde hervorragender Keimlinge (Fig. 35); hier ist günstigstenfalls das Hypocotyl bis zur Grenze der Keim-



Fig. 35.

Hypocotyle zweier junger Keimlinge von *Agrostemma Githago*, nach 6 stündiger einseitiger Beleuchtung ausgegraben und in ganzer Länge gezeichnet. *aa* Erdoberfläche.

wurzel hinab gekrümmt. Doch auch hier fand ich nie so starke Krümmungen, wie in den entsprechenden Fällen bei manchen anderen Objecten.

In der Voraussetzung, dass möglicherweise nicht bloß die Papierschürzen sondern auch die beiden anderen Verdunkelungsvorrichtungen, — durch den Druck der Papierränder, die Berührung mit der Erde oder die austrocknende Wirkung der letzteren —, einen schädigenden und die Krümmungsfähigkeit vermindernden Einfluss auf die Keimlinge haben könnten, ersann ich eine neue Versuchsanstellung, bei der solche störende Factoren jedenfalls ausgeschlossen sind. Dieselbe bestand darin, dass auf den Keimling eine Stanniolkappe aufgesetzt wurde, welche mit einem Längsausschnitt versehen war, und der so vorgerichtete Keimling mitten zwischen zwei gleich starken Lampen aufgestellt wurde, so dass der Ausschnitt in der Stanniolkappe gerade nach der einen Lampe gerichtet war. So war der Untertheil des Cotyledon von beiden Seiten gleich intensiv beleuchtet und wurde somit heliotropisch nicht gereizt; eine mehrere *mm* lange Spitze des Hypocotyls hingegen erhielt Licht nur von der einen Seite, durch den Ausschnitt in der Kappe. Wenn sich die heliotropische Reizung der Spitze basalwärts fortpflanzt, so ist zu erwarten, dass die Krümmung sich nicht auf die direct gereizte Spitzenregion beschränken, sondern sich mit der Zeit auch mehr oder weniger weit auf den beiderseits beleuchteten Untertheil ausbreiten wird. Ist bei zwei benachbarten Keimlingen der Ausschnitt in der Kappe nach entgegengesetzten Seiten gerichtet, so wird sich auch der Untertheil der betreffenden Keimlinge nach entgegengesetzten Richtungen krümmen müssen, und dies wird uns als Controle dafür dienen, dass die Krümmung des Untertheils thatsächlich durch einen von der Spitze ausgehenden Einfluss und nicht durch irgendwelche unvorhergesehene Mängel der Versuchsanstellung bedingt ist.

Versuch 35. *Agrostemma Githago*.

Sechs etiolirte, 1,8—2,8 *cm* hohe Keimlinge sind in einem grossen Topf in eine Reihe gepflanzt, mit der auch die Richtung der Symmetrie-Ebene aller Keimlinge zusammenfällt.

a) Zwei Controle-Keimlinge (Photometer); der eine ohne Stanniolkappe, der andere mit einer Stanniolkappe ohne Ausschnitt.

b) Auf zwei Keimlinge sind weite Stanniolkappen aufgesetzt, welche die Cotyledonen und überdies eine $4\frac{1}{2}$ *mm* lange Spitze des Hypocotyls verdunkeln; ein circa $1\frac{1}{2}$ *mm* breiter Längsausschnitt, welcher nach links gekehrt ist, gestattet jedoch dem von links einfallenden Licht Zutritt zu der Hypocotylspitze.

c) Zwei Keimlinge sind ganz so wie die *b* vorgerichtet, nur ist der Ausschnitt in den Kappen nach rechts gekehrt.

Der Topf steht im Dunkelzimmer, mitten zwischen zwei Lampen; die Reihe der Keimlinge (und folglich auch die Symmetrie-Ebene der letzteren) steht senkrecht zu der die beiden Lampen verbindenden Linie, 40 *cm* von jeder derselben entfernt und in gleichem Niveau mit den Flammen.

Nach 2 Stunden:

a) Beide Keimlinge ungekrümmt.

b) und c) Bei allen Keimlingen ist die Spitze mehr oder weniger stark nach ihrer respectiven Lichtquelle geneigt; ob die Krümmung auch schon unter die Grenze der einseitigen Beleuchtung hinabreicht, ist vorläufig noch schwer zu sagen.

Nach $3\frac{1}{4}$ Stunden:

- a) Wie oben.
 b) und c) Die Keimlinge sind jetzt auch im Untertheil zwar schwach, aber ganz deutlich gekrümmt.

Nach $6\frac{1}{4}$ Stunden:

a) Die beiden Keimlinge sind immer noch vollkommen gerade. Folglich ist die Differenz der Lichtintensität der beiden Lampen (falls überhaupt vorhanden) jedenfalls nicht gross genug, um heliotropische Krümmung hervorzurufen.

b) Der Untertheil beider Keimlinge ist in ziemlich ausgedehnter Region nach links gekrümmt. Die Krümmung ist nicht stärker, eher etwas schwächer, als sie bei der vorigen Beobachtung war; wahrscheinlich befinden sich die Keimlinge gerade in der Phase der Hebung. Vgl. Fig. 36, b.

c) Genau wie die b, nur ist die Krümmung nach rechts gerichtet; Fig. 36, c.

Die beiden in Fig. 36 dargestellten, in entgegengesetzten Richtungen gekrümmten Keimlinge, sowie ein garnicht gekrümmter Controlkeimling, standen unmittelbar neben einander, und die verschiedene Form ihres Untertheils, der sich doch bei allen dreien in den nämlichen Beleuchtungsbedingungen befand, war ungemein augenfällig.

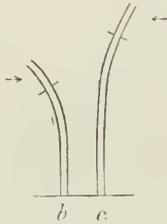


Fig. 36.

Dieser Versuch bietet einen schlagenden Beweis für die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes.

Versuche mit *Vicia sativa*.

§ 49. Der directe Nachweis der Fortpflanzung des heliotropischen Reizes trifft bei diesem Object auf solche Schwierigkeiten, dass ich anfangs nur negative Resultate erhielt, ebenso wie Wiesner¹⁾. Später aber überzeugte ich mich, dass die Misserfolge hauptsächlich in störenden Nebenwirkungen der angewandten Verdunkelungsvorrichtungen ihren Grund hatten. Meine Erfahrungen in dieser Hinsicht sind insofern lehrreich, als sie zeigen, wie vorsichtig man sich gegenüber negativen Resultaten verhalten muss.

¹⁾ Wiesner (23, 74—76) stellte die Keimlinge mit der Spitze nach unten, oder aber horizontal und senkrecht zum Lichteinfall, und verdunkelte ihren Basaltheil mittels mattschwarzer Schirme. Die Keimlinge krümmten sich „knapp“ unter der Lichtgrenze, während Vergleichskeimlinge sich in einer tieferen Region krümmten. — Diese Versuche sind schon deshalb nicht beweiskräftig, weil Wiesner kein Wort über die Expositionsdauer sagt, auf die es hier sehr ankommt; und wir wissen von dem Versuch mit *Brassica* her (vgl. § 45), dass Wiesner die Nothwendigkeit einer genügend langen Expositionsdauer nicht zu würdigen wusste.

1. Verdunkelung durch Papierschürzen. Auf allen Keimlingen wurden mehrere $4\frac{1}{2}$ mm lange Zonen markirt und darauf auf die Versuchskeimlinge Papierschürzen so aufgesetzt, dass deren oberer Rand mit der Grenze der ersten und zweiten Zone zusammenfiel, also nur die Zone I beleuchtet war.

In allen (fünf) derartigen Versuchen, welche $5\frac{1}{2}$ — $8\frac{1}{2}$ Stunden dauerten, ergab sich Folgendes. Die Vergleichskeimlinge (*a*) krümmten sich in einer meist nicht weniger als drei Zonen umfassenden Region, und ein aus einer bis zwei Zonen bestehender Obertheil streckte sich in nahezu horizontaler Richtung ganz gerade (Fig. 37, *a*). Bei den Versuchskeimlingen (*b*) hingegen

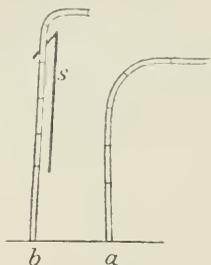


Fig. 37.

Heliotropische Krümmung der Keimstengel von *Vicia sativa* (auf denselben sind Querzonen von ursprünglich $4\frac{1}{2}$ mm Länge bezeichnet).

a) Ein in seiner ganzen Länge beleuchteter Keimstengel.

b) Ein Keimstengel mit „Papierschürze“ *s*.

krümmte sich nur die Zone I; dieselbe blieb entweder in ganzer Länge gekrümmt, oder ihre Spitze streckte sich schliesslich gerade, so dass eine kurze und sehr scharfe Krümmung zu Stande kam, deren untere Grenze gewöhnlich genau mit der Lichtgrenze zusammenfiel (Fig. 37, *b*); nur zuweilen reichte die Krümmung 1—2 mm unter die Grenze der directen Beleuchtung hinab. Durch einen besonderen Versuch überzeugte ich mich, dass das Aufsetzen von Papierschürzen diese Wirkung auch bei solchen Keimlingen hervorbringt, welche am Tage vorher, als sie in ganzer Länge beleuchtet wurden, sich in normaler Weise und in einer mehrere Zonen umfassenden Region gekrümmt hatten.

Die Vermuthung, dass die Papierschürzen möglicherweise das Wachstum der Keimlinge hemmen, erwies sich als unzutreffend: wenn die Schürzen vorsichtig und ohne Verletzung des Keimstengels aufgesetzt werden, so wachsen die *b* in allen Zonen ebenso stark wie die *a*.

Hiernach schien es, trotz verschiedener dagegen sprechender Argumente, unzweifelhaft, dass der Keimstengel von *Vicia* in der That nur insoweit sich heliotropisch zu krümmen vermag, als er direct einseitig beleuchtet ist. Sicherheitshalber führte ich aber noch das folgende Experiment aus: Nachdem die Versuchs- und Vergleichskeimlinge die in Fig. 37 dargestellte Form erreicht hatten und bereits eine Zeit lang in ihr verharrten, nahm ich die

Papierschrürzen von einigen Versuchskeimlingen ab und setzte sie ihnen alsbald wieder auf, aber um eine Zone tiefer. Falls die Zone II sich bisher darum nicht krümmte, weil sie verdunkelt war, so wird sie jetzt, wo sie beleuchtet ist, sich krümmen und schliesslich die gleiche Form annehmen müssen, welche bis dahin die Zone I hatte; die Krümmung wird sich basalwärts verschieben und von Neuem an der Lichtgrenze concentriren. Indessen werden andere Versuchskeimlinge, welche zur Controle in den früheren Bedingungen belassen wurden, unverändert bleiben müssen. Bezeichnen wir der Kürze halber die letzteren mit b' und die Versuchskeimlinge, denen die Papierschrürzen um eine Zone tiefer aufgesetzt wurden, mit b'' .

Das Resultat dieses Versuches war ein ganz unerwartetes. Die jetzt dem Licht ausgesetzte Zone II der Keimlinge b'' begann sich zwar zu krümmen, aber langsam und sehr schwach; die stärkste Krümmung blieb an der früheren Stelle, und von Geradestreckung und Horizontalstellung des beleuchteten Obertheiles war keine Rede, obgleich der Versuch noch drei Stunden fortgesetzt wurde. Auch noch am Morgen des folgenden Tages blieb die Form der Keimlinge b'' die gleiche. — Ein zweiter ebensolcher Versuch gab dasselbe Resultat, nur noch insofern prägnanter, als bei den b'' gar keine Krümmung stattfand und am Schluss des $3\frac{1}{4}$ Stunden dauernden Versuches ihre Form von derjenigen der Keimlinge b' nicht zu unterscheiden war. — Ich habe mich in beiden Versuchen überzeugt, dass weder ein Stillstand noch eine Verlangsamung des Wachsthums vorlag.

Diese Versuche werfen ein neues Licht auf alle früheren Versuche, in denen zur Verdunkelung des Untertheils Papierschrürzen benutzt wurden. Wie sich herausstellt, blieb die Zone II der Versuchskeimlinge nicht darum (genauer: nicht blos darum) ungekrümmt, weil sie verdunkelt war, sondern darum, weil durch die Papierschrürze ihre Krümmungsfähigkeit aufgehoben oder doch wesentlich vermindert war. Da constatirt worden ist, dass das Wachstum durch die Papierschrürzen nicht afficirt wird, so bleibt nur die eine Möglichkeit, dass die Papierschrürzen die heliotropische Reizbarkeit des ihrer Befestigungsstelle benachbarten Theiles des Keimstengels aufheben oder bedeutend herabsetzen; diese Wirkung, welche noch ziemlich lange Zeit nach Entfernung der Papierschrürze andauern kann, machte sich häufig auch in der Zone I der Versuchskeimlinge deutlich geltend, indem dieselbe sich bedeutend später zu krümmen begann und eine viel geringere Neigung erreichte als die Zone I bei den Vergleichskeimlingen, obgleich doch beide in gleicher Weise beleuchtet waren.

Diese eigenthümliche und merkwürdige Reizwirkung, welche durch die Papierschrürzen ausgeübt wird, ist vermuthlich auf den Druck der scharfen Papierränder zurückzuführen. Eine nähere Untersuchung dieser jedenfalls beachtenswerthen Erscheinung lag übrigens nicht in meiner Absicht. Für meinen Zweck genügte es, zu constatiren, dass man aus negativen Resultaten, die in Versuchen mit Anwendung von Papierschrürzen erhalten werden, keinen Schluss auf Abwesenheit einer Fortpflanzung des heliotropischen Reizes

ziehen darf; die negativen Resultate rühren von den Mängeln der Methode her, welche ansser der vom Experimentator gewollten Wirkung auch noch unbeabsichtigte und unvorhergesehene Nebenwirkungen auf die Pflanze hat. Mit dieser Möglichkeit muss man auch bei den anderen Methoden und auch in dem Falle rechnen, wenn es nicht gelingt die Existenz der störenden Nebenwirkungen nachzuweisen. Darum können, in Fragen wie die vorliegende, negative Resultate kaum absolut beweisend sein, und jedenfalls fallen hunderte von negativen Resultaten einem einzigen zweifellos positiven Resultat gegenüber nicht in's Gewicht.

Jetzt können wir auch verstehen, warum die Verdunkelung mittels Papierschürzen auch bei anderen Dicotylenkeimlingen negative oder doch viel schlechtere Resultate lieferte als die anderen Methoden (vgl. § 44, 48). Dass die Papierschürzen bei *Brassica* die Krümmungsfähigkeit des Untertheils nur vermindern, hingegen bei *Agrostemma* und bei *Vicia* sie ganz aufheben, das deutet auf eine grössere Empfindlichkeit der beiden letzteren Objecte für derartige Einwirkungen hin.

§ 50. 2. Verdunkelung durch Papierröhren mit Deckel. In zwei solchen Versuchen wurde ein negatives resp. zweifelhaftes Resultat erhalten: die Krümmung der Versuchskeimlinge erstreckte sich entweder ebenfalls genau bis zur Lichtgrenze, oder nur ganz wenig unter dieselbe. In einem von diesen Versuchen waren zur Controle drei Keimlinge in Papierröhren eingeschlossen, welche in der Vorderseite mit einem breiten Längsausschnitt versehen waren; bei diesen Keimlingen war also auch der Untertheil beleuchtet, im übrigen befanden sie sich in den gleichen Bedingungen wie die Versuchskeimlinge; von diesen drei Keimlingen krümmte sich nur einer normal, ebenso wie die frei beleuchteten Vergleichskeimlinge, — die beiden anderen krümmten sich ebenso wie die Versuchskeimlinge, d. h. nur in der über dem Deckel befindlichen Spitze. Diese Beobachtung machte es wahrscheinlich, dass auch bei der gegenwärtigen Versuchsanstellung das negative Verhalten der Keimlinge weniger durch die Verdunkelung ihres Untertheils, als vielmehr durch die Reibung des Keimstengels am scharfen Rande des Deckelausschnittes bedingt sein dürfte, an den sich der Keimstengel bei der geringsten Krümmung anpressen muss.

Um diese Vermuthung zu prüfen, schloss ich fünf Keimlinge in Papierröhren ein, welche den Untertheil verdunkelten, setzte jedoch keine Deckel auf, so dass die Keimstengel keinem Druck und keiner Reibung ausgesetzt waren. Am Schluss des 7½ Stunden dauernden Versuches reichte die Krümmung bei allen Keimlingen deutlich unter die Lichtgrenze hinab, und zwar bei dreien nur wenig (3 mm), bei zweien ziemlich weit. Dies könnte man als positives Resultat ansehen, wenn nicht der (allerdings wahrscheinlich unzutreffende) Einwand möglich wäre, dass die Verdunkelung der Keimlinge unter der Lichtgrenze keine vollkommene war.

Im Ganzen geben diese Versuche auch kein entscheidendes Resultat.

3. Verdunkelung mit Erde. Von drei solchen Versuchen ergab einer ein negatives Resultat, im zweiten erstreckte sich die Krümmung bei mehreren Keimlingen zwar deutlich unter die Lichtgrenze, aber nur um wenige *mm*. Der dritte Versuch gab endlich ein ausgesprochen positives Resultat.

Versuch 36. *Vicia sativa*.

In zwei in der üblichen Weise vorgerichteten Töpfen befindet sich eine Anzahl etiolirter, bis zu 2,8 *cm* hoher Keimlinge. Nach dem Vollschiütten der Töpfe mit Erde ragt bei 13 Keimlingen eine meist ganz kurze Spitze des Keimstengels über die Erde hervor.

Nach 5 Stunden:

Der oberirdische Theil der Keimstengel ist stark geneigt, meist der Erde angedrückt; hinter vielen von ihnen befinden sich in der Erde deutliche kleine Grübchen.

Nach dem Wegschütten der verdunkelnden Erde zeigt sich bei allen Keimlingen, mit Ausnahme zweier, eine deutliche Krümmung unter der Lichtgrenze. Bei vier Keimlingen ist dieselbe recht schwach oder umfasst nur eine recht kurze Strecke (zwei solche Keimlinge sind in Fig. 38, *b* dargestellt); bei den übrigen sieben Keimlingen ist die Krümmung stärker und umfasst eine längere Strecke des verdunkelten Untertheils, bei einigen Keimlingen etwas über 1 *cm* (vgl. drei solche Keimlinge in Fig. 38, *a*); berücksichtigt man, wie kurz die krümmungsfähige Region bei Keimlingen solchen Alters überhaupt zu sein pflegt, so erscheint es sehr wahrscheinlich, dass bei diesen Keimlingen die Krümmung bis zur Basis der krümmungsfähigen Region hinabreicht. Bei allen 11 Keimlingen liegt die Krümmung ganz oder grösstentheils im verdunkelten Theil des Keimstengels.

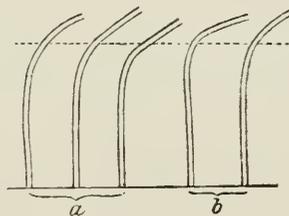


Fig. 38.

Dass die beiden anderen Versuche nicht ein ebenso klares Resultat ergeben haben, liegt vermuthlich wiederum an der Methode. Es ist wahrscheinlich, dass ein stundenlanger Aufenthalt in trockener Erde nicht ohne schädigenden Einfluss auf zarte Keimstengel bleibt und speciell auch deren Krümmungsfähigkeit vermindert; die Keimlinge von *Vicia* aber scheinen gegen alle derartigen schädigenden Einwirkungen ganz besonders empfindlich zu sein. Dadurch würde es sich erklären, dass der verschüttete Theil der Keimstengel sich nur unter besonders günstigen Umständen und nur bei besonders kräftigen und krümmungsfähigen Keimlingen deutlich und in längerer Strecke krümmt.

4. Beleuchtung des Untertheils von beiden Seiten. Wenn die Annahme richtig ist, dass die grösstentheils unbefriedigenden Resultate der bisher besprochenen Versuche ihren wesentlichen Grund in der

grossen Empfindlichkeit der Keimstengel von *Vicia* gegen Druck, Reibung und austrocknende Wirkung haben, so waren bessere Ergebnisse von der Versuchsanstellung zu erwarten, welche bereits bei *Agrostemma* mit Erfolg angewandt worden ist und bei welcher alle solche störenden Nebenwirkungen ausgeschlossen sind. Indem ich bezüglich des Prinzips und der Details dieser Versuchsanstellung auf § 48 verweise, gehe ich sogleich zur Beschreibung eines Versuches über.

Versuch 37. *Vicia sativa*.

Zehn etiolirte, 1,8—3,0 *cm* hohe Keimlinge.

a) Vier Keimlinge ohne Kappen (Photometer-Keimlinge).

b) Drei Keimlinge mit 6 *mm* langer Stanniolkappe mit nach der linken Lampe gekehrtem Ausschnitt.

c) Drei Keimlinge desgleichen, nur Ausschnitt der Stanniolkappe nach der rechten Lampe gekehrt.

Alles übrige genau wie in Versuch 35 (§ 48).

Nach 5 Stunden:

a) Alle Keimlinge durchaus ungekrümmt, also Lichtintensität von beiden Seiten gleich.

b) und c) Zwei *b* haben sich überhaupt nicht gekrümmt (bei einem hat sich der Keimstengel so tordirt, dass die Spitze gar kein Licht erhält; der andere muss aus irgend einem Grunde nicht krümmungsfähig sein). Der dritte *b* und alle drei *c* sind ziemlich stark gekrümmt, ersterer nach links, letztere nach rechts; bei dreien von diesen Keimlingen (vgl. Fig. 39, *b*) erstreckt sich die Krümmung nur wenig unter den Rand der Stanniolkappe hinab; bei einem *c* aber (Fig. 39, *c*) umfasst sie eine lange Strecke des beiderseits beleuchteten Untertheils. In allen Fällen liegt die vorhandene Krümmung ganz oder grösstentheils in eben diesem Theil des Keimstengels, während die einseitig beleuchtete Spitze wenigstens nahezu geradegestreckt ist.

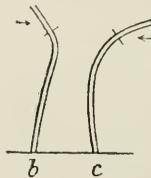


Fig. 39.

Es wurden noch zwei weitere derartige Versuche ausgeführt, mit zusammen neun Versuchskeimlingen (fünf *b*, vier *c*), welche sich sämmtlich im beiderseits beleuchteten Untertheil nach derjenigen Seite krümmten, von welcher die Spitze Licht erhielt; in einem dieser Versuche war bei drei Keimlingen (zwei *b* und ein *c*) das Resultat noch ausgesprochener als in den in Fig. 39 dargestellten Fällen.

Diese Versuchsanstellung hat in der Praxis ebenfalls ihre Mängel, welche das Resultat beeinträchtigen. Der wesentliche Mangel besteht darin, dass, in dem Masse wie sich die Spitze des Keimlings, sagen wir, nach links krümmt, auch die Stanniolkappe sich nach links neigt und in Folge dessen durch ihre weite untere Oeffnung Licht auch von der rechten Lampe eindringt, so dass die nur von links beleuchtete Spitzenregion des Keimstengels

im Laufe des Versuchs immer kürzer wird; dieser Umstand vermindert begrifflicherweise sowohl den Grad der Krümmung als auch die Länge der gekrümmten Region. [Allerdings fällt aus demselben Grunde auch die Grenze der einseitigen Beleuchtung am Schluss des Versuches nicht mehr mit dem unteren Rande der Stanniolkappe zusammen (was in Fig. 39 angenommen ist), sondern liegt um einige *mm* höher, und um denselben Betrag ist folglich auch die gekrümmte Strecke des beiderseits beleuchteten Theiles länger, als es nach der Figur den Anschein hat.]

Dadurch erklärt es sich, dass das Resultat nicht immer gerade glänzend ausfällt. Immerhin hat sich aber bei allen Keimlingen, wofern überhaupt eine Krümmung eintrat, auch der nicht direct heliotropisch gereizte Untertheil in grösserer oder geringerer Ausdehnung ganz unverkennbar gekrümmt, und da bei dieser Versuchsanstellung jede andere Erklärung einer solchen Krümmung ausgeschlossen ist, so können wir es nunmehr als endgiltig bewiesen ansehen, dass auch bei diesem so exceptionell ungünstigen Object eine Fortpflanzung des heliotropischen Reizes stattfindet. Dabei soll freilich nicht geleugnet werden, dass sie hier keineswegs so leicht und so schnell vor sich geht wie bei manchen anderen Objecten, — was übrigens schon aus dem Verlauf der normalen heliotropischen Krümmung im Keimstengel von *Vicia sativa* zu entnehmen war.

VI. Versuche mit Blättern und Blattstielen.

§ 51. Es ist keineswegs leicht, unter den Organen entwickelter Pflanzen (d. i. solcher, welche das Keimlingsstadium überschritten haben) für meine Zwecke brauchbare Objecte zu finden. Solche Objecte müssen folgenden Anforderungen genügen: 1. Sie müssen eine ziemlich lange krümmungsfähige Region haben, damit, bei Versuchen über Fortpflanzung des heliotropischen Reizes, die Krümmung sich genügend weit in den verdunkelten Untertheil hinab erstrecken könne. 2. Die heliotropische Krümmung muss sich schnell vollziehen, weil sonst die Lage der krümmungsfähigen Region sich noch vor Erzielung eines deutlichen Resultates wesentlich ändern könnte. 3. Die heliotropische Krümmung muss ziemlich stark sein, damit die zu erwartende Krümmung im verdunkelten Theil, wo sie natürlich schwächer ausfallen muss, als bei directer Beleuchtung, dennoch vollkommen deutlich sein könne.

Besonders die letztere Bedingung ist nur sehr selten erfüllt, denn obgleich sehr viele Organe heliotropisch sind, so überwiegt in ihnen doch meist der Geotropismus bedeutend, so dass die heliotropische Krümmung nur schwach ausfällt. Das Ausschliessen des Geotropismus durch Rotation am Klinostat ist aber mit der anzuwendenden Untersuchungsmethode unvereinbar

Nach Durchprobiren einer grossen Reihe von Pflanzen fand ich schliesslich eine Anzahl verschiedenartiger, mehr oder weniger geeigneter Objecte, die in diesem und dem folgenden Kapitel besprochen werden sollen.

Während ich die Keimlinge stets vor allen Dingen auf die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit untersuchte, liess ich bei der Untersuchung der Organe entwickelter Pflanzen diesen Punkt nothgedrungen in den Hintergrund treten, weil es bei den meisten Objecten geradezu unmöglich wäre, eine für sichere Schlussfolgerung genügend grosse Zahl von in gleicher Entwicklungsphase befindlichen Individuen zusammenzubringen. Uebrigens ist diese Frage auch von keinem prinzipiellen Interesse mehr, nachdem sich bei den Keimlingen gezeigt hat, dass die heliotropische Empfindlichkeit in den Organen sowohl ungleichmässig als auch gleichmässig vertheilt sein kann, und dass die Art ihrer Vertheilung in keiner Beziehung zu der Fortpflanzung des heliotropischen Reizes steht; es könnte sich also nur noch um Entscheidung der ziemlich nebensächlichen Frage handeln, welcher von den beiden Fällen der häufigere ist. Ich habe dementsprechend nur einige wenige Objecte auf die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit geprüft, hingegen meine ganze Aufmerksamkeit auf den directen Nachweis der Fortpflanzung des heliotropischen Reizes concentrirt, da die Frage, ob eine solche Fortpflanzung von allgemeiner oder nur von beschränkter Verbreitung im Pflanzenreiche ist, gewiss ein bedeutendes Interesse hat.

Versuche mit Sämlingsblättern von *Allium Cepa*.

§ 52. Die auf den Cotyledo folgenden Blätter der Sämlinge sind cylindrisch (abgesehen von dem scheidenförmigen Untertheil, der für uns nicht in Betracht kommt, und von der ganz allmählig konisch sich zuspitzenden Spitze), orthotrop und physiologisch radiär. Die ersten Blätter sind kaum $\frac{1}{2}$ mm dick und nur wenige cm lang, die folgenden werden successive dicker und länger; im Frühling geht dieser Erstarkungsprocess schnell vor sich, im Winter hingegen sehr langsam. Von einer im Januar gemachten Aussaat erhielten sich sieben Sämlinge, mit denen im April und Mai die unten zu besprechenden Versuche ausgeführt wurden; obgleich diese Sämlinge bereits zahlreiche Blätter gebildet hatten und fortfuhren in kurzen Zwischenräumen neue zu produciren, wurden die Blätter doch nur etwa $\frac{1}{2}$ —1 mm dick und nicht über 10 cm lang; darauf stellte jedes einzelne Blatt sein Wachstum ein und begann von der Spitze aus allmählig zu vertrocknen.

Die Wachstumsvertheilung in den Blättern ist eine rein basipetale. Von sehr jungen Entwicklungsstadien abgesehen, wächst eine Spitzenregion, deren Länge mit dem Alter des Blattes zunimmt, überhaupt nicht; der mittlere Theil zeigt ein ziemlich geringes, basipetal zunehmendes Wachstum (4—10% Zuwachs in 24 Stunden), und erst an der Basis des cylindrischen Blatttheils finden wir ein intensiveres Wachstum (27—36% Zuwachs).

Solange die Blätter jung sind (am günstigsten sind solche von ca. 3 cm Länge), gehören sie zu den heliotropisch krümmungsfähigsten Objecten,

welche mir vorgekommen sind. Mit dem Alter nimmt die Krümmungsfähigkeit ab, bleibt aber in gewissem Grade bis fast zum Absterben des Blattes erhalten. — Die heliotropische Krümmung beginnt meist ziemlich gleichzeitig in der ganzen wachsenden Region des Blattes; mit der Zeit concentrirt sie sich immer mehr im basalen Theil, während der Obertheil sich allmählig vollständig geradestreckt.

Bezüglich der Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit ist so viel sicher, dass die Spitze sich nicht durch verstärkte Empfindlichkeit auszeichnet, da die Verdunkelung einer selbst recht langen Spitzenregion die Neigung der Blätter nicht beeinflusst; wohl scheint es aber, dass eine kurze Basalregion weniger empfindlich ist als das ganze übrige Blatt, doch habe ich dies nicht mit voller Sicherheit constatiren können¹⁾.

Versuch 38. *Allium Cepa*.

In einem mehrere Sämlinge enthaltenden Topf befinden sich u. A. zwei junge, ca. 3 cm hohe Blätter. Der Topf wird soweit mit Erde verschüttet, dass von den beiden Blättern nur die wenige mm langen Spitzen hervorragen. Die Exposition dauert von einem Morgen bis zum folgenden.

Am Schluss des Versuchs ist der über die Erdoberfläche vorragende Theil bei Blatt I 10 mm lang, bei Blatt II 6 mm lang. Derselbe ist ganz gerade und vertical gerichtet, äussere Anzeichen einer unterirdischen Krümmung fehlen. Beim Wegschütten der verdunkelnden Erde krümmt sich aber der verdunkelt gewesene Theil beider Blätter sofort ziemlich stark, und die Spitze derselben nimmt eine entsprechende Neigung an (Fig. 40). Ein Streben zur heliotropischen Krümmung bestand also im unterirdischen Theil der Blätter, nur waren diese zarten Organe nicht im Stande, den Widerstand der Erde zu überwinden.

Bei Blatt I beginnt die Krümmung ca. 7 mm unter der Lichtgrenze und erstreckt sich bis zur Basis; bei Blatt II beginnt sie 1 cm unter der Lichtgrenze und hört

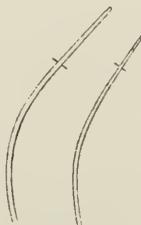


Fig. 40.

¹⁾ Der ausgesprochene Prosheliotropismus der Blätter von *Allium Cepa* bietet ein schlagendes Beispiel dafür, dass keineswegs Alles in der Natur „zweckmässig“ ist. Es leuchtet ein, dass es für die Pflanze am vortheilhaftesten wäre, wenn sich ihre Assimilationsorgane senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichts stellen würden, d. h. wenn sie diaheliotropisch wären, wie das ja bei flachen Blattorganen der Fall zu sein pflegt; dass sie nicht nur dieser nützlichen Eigenschaft ermangeln, sondern sogar im Gegentheil sich nahezu in die Richtung der Lichtstrahlen einstellen, ist, wenn man einmal von „Zweck“ bei Pflanzen sprechen will, geradezu unzweckmässig. Gegenüber dem üblichen einseitigen Hervorheben des „zweckmässigen“ ist es nützlich, auch auf das Vorkommen derartiger Fälle aufmerksam zu machen.

etwas oberhalb der Basis auf. Der heliotropische Reiz hat sich bei Blatt I 2,5 cm, bei Blatt II 1,8 cm weit unter die Lichtgrenze fortgepflanzt.

Es ist bemerkenswerth, dass die Spitzenregion der beiden Blätter, welche die heliotropische Reizung empfing und dem verdunkelten Theil übermittelte, selber ganz gerade geblieben ist, obgleich sie senkrecht zum einfallenden Licht stand; ich mache hier nur auf diese Thatsache aufmerksam, aus der wir erst an anderer Stelle einen Schluss ziehen werden.

In diesem Versuch (meinem ersten mit *Allium*) hatte ich sicherheits halber die Exposition recht lange dauern lassen. Gleich der zweite Versuch, mit fünf Blättern von 2,0—6,7 cm Länge ausgeführt, zeigte indessen, dass eine weit kürzere Exposition zur Erzielung eines prägnanten Resultates hinreicht. Schon nach 4½ Stunden war nämlich der oberirdische Theil der Blätter mehr oder weniger lichtwärts geneigt (meist auch gekrümmt), und hinter mehreren Blättern befanden sich deutliche Grübchen in der Erde. Beim Wegschütten der Erde zeigte sich im unterirdischen Theil aller Blätter eine deutliche Krümmung, welche sich sofort bedeutend verstärkte, — auch hier war also der Widerstand der Erde nur theilweise überwunden worden. Die Krümmung des unterirdischen Theiles war durchgängig stärker als die des oberirdischen, und bedeutend stärker als die in Fig. 40 abgebildete. Der heliotropische Reiz hat 1,8—2,2 cm weit unter die Lichtgrenze hinab seine Wirkung geäussert.

Ein dritter Versuch, mit drei jungen Blättern, gab ein ebensolches Resultat, und nur in einem Versuch, mit zwei Blättern, war das Resultat nicht ganz befriedigend.

Versuche mit den Blättern austreibender Zwiebeln von *Allium Cepa*.

§ 53. Mehrere Zwiebeln wurden in kleine Töpfe gepflanzt und im Dunkeln keimen gelassen. Nachdem schon einige Laubblätter sich entwickelt hatten, wurde ein Theil der Töpfe an's Licht gebracht; die im Dunkeln flach bleibenden, ca. 5 mm breiten Blätter blähten sich am Licht im Laufe mehrerer Tage bedeutend auf, ohne jedoch ganz cylindrisch zu werden, indem ihre morphologische Oberseite mehr oder weniger abgeflacht blieb.

Ich operirte mit jüngeren Blättern, die entweder ganz etiolirt, oder zwar ergrünt aber noch nicht aufgebläht waren; solche Blätter sind meist stark heliotropisch, krümmen sich aber, ihrer grösseren Dicke entsprechend, viel langsamer als die Sämlingsblätter. Sie sind, in Folge des in verschiedenen Richtungen ungleich grossen Durchmessers, nicht physiologisch radiär: die Krümmungsfähigkeit ist bedeutend grösser, wenn das Blatt mit der Fläche, als wenn es mit der Kante der Lichtquelle zugekehrt ist. Die individuellen Differenzen der heliotropischen Empfindlichkeit sind so bedeutend, dass sie selbst den Einfluss des Alters verdecken können: es kommt hier entgegen der allgemeinen Regel vor, dass ein älteres Blatt sich stärker krümmt, als ein jüngeres schneller wachsendes. Aus demselben Grunde sind diese Blätter ziemlich ungünstige Versuchsobjecte, da man nicht voraussehen kann,

ob die für einen Versuch ausgewählten Blätter genügend krümmungsfähig sein werden.

Von den Versuchen über Fortpflanzung des heliotropischen Reizes blieb einer resultatlos infolge zu geringer Krümmungsfähigkeit der Blätter; ein zweiter gab ein zweifelhaftes Resultat. Die übrigen drei Versuche lieferten ein überzeugendes positives Ergebniss.

Versuch 39. *Allium Cepa*.

Eine Pflanze mit fünf ergrüntem, flachen Blättern von 5,8–13,8 cm Länge wird partiell verschüttet, so dass bei den einzelnen Blättern ein Stück von folgender Länge über die Erdoberfläche hervorragt: I, II und III: 8–9 cm, IV: 3 cm, V: 1 cm.

Versuchsdauer von 12 Uhr Mittags bis 10 Uhr Morgens des folgenden Tages.

Nach 5 Stunden war der oberirdische Theil aller Blätter bereits in ganzer Länge gekrümmt, und hinter dem Blatt V befand sich ein deutliches Grübchen in der Erde.

Nach Schluss des Versuches und Wegschütten der verdunkelnden Erde zeigt sich im unterirdischen Theil der Blätter I, IV und V eine sehr deutliche Krümmung (Fig. 41), welche sich mehrere cm weit unter die Lichtgrenze hinab erstreckt und der

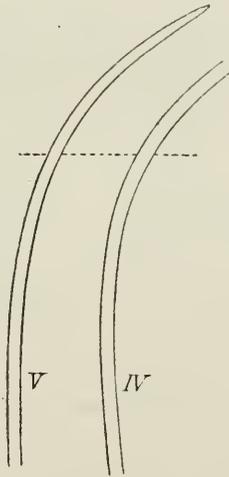


Fig. 41.

Krümmung des oberirdischen Theiles an Stärke kaum nachsteht. — Auch die Blätter II und III sind in ihrem unterirdischen Theil merklich gekrümmt, aber schwächer als die anderen und in kürzerer Strecke; dies erklärt sich durch das (constatirte) erheblich langsamere Wachstum dieser beiden Blätter, sowie dadurch, dass sie tordirt waren und in ihrem unterirdischen Theil der Lichtquelle die Kante zugekehrt während die anderen Blätter in ihrer ganzen Länge mit der flachen Seite lichtwärts gewandt waren.

In den zwei übrigen Versuchen, welche ebenfalls fast einen ganzen Tag dauerten, krümmte sich eines von vier Blättern im verdunkelten Theil nicht merklich, die anderen aber krümmten sich ebenso wie die in Fig. 41 dargestellten Blätter, theilweise sogar erheblich stärker.

Versuche mit den Blattstielen von *Tropaeolum minus*.

§ 54. Unter den in Stiel und Lamina gegliederten Blättern wählte ich für meine Versuche nur solche aus, bei denen die Lamina ungefähr senkrecht zum Stiel steht, wo also die Lichtlage der ersteren bei jeder beliebigen Lichtrichtung durch einfache heliotropische Krümmung des Blattstiels, ohne Mitwirkung von Torsion, erreicht werden kann. Unter solchen Blättern stellen diejenigen von *Tropaeolum*, namentlich die Primärblätter, ein ganz besonders günstiges Object dar. Die (nicht zu alten) Blattstiele sind ausserordentlich heliotropisch; bei einseitiger Beleuchtung stellen sie sich gewöhnlich genau in die Lichtrichtung ein, und zwar auffallend schnell. In einem Versuch z. B. richteten sich die Stiele der Primärblätter zweier Pflänzchen schon nach 2stündiger Exposition genau nach der Lichtquelle, obgleich sie zu diesem Zwecke einen Bogen von über 90° (der eine sogar einen solchen von 135°) hatten beschreiben müssen; in einem anderen Versuch hatten die Stiele sogar schon im Laufe einer Stunde die Lichtrichtung erreicht. Freilich erfolgt die Reaction lange nicht bei allen Exemplaren mit derartiger Schnelligkeit.

Ich bemerke, dass die Blattstiele, entsprechend ihrer cylindrischen Form, sich auch physiologisch wie radiäre Organe verhalten: sie krümmen sich lichtwärts mit gleicher Schnelligkeit und Genauigkeit, von welcher Seite sie auch beleuchtet sein mögen; Epinastie macht sich dabei nicht im geringsten bemerklich. Ebenso hat aber auch die Gravitation keinen merklichen Einfluss auf die heliotropische Krümmung. Ich gab in einem Versuch den Blattstielen mehrerer Pflänzchen eine verschiedene Lage gegen das Erdcentrum: die einen waren aufwärts, die anderen abwärts, die dritten horizontal gerichtet, alle aber senkrecht zu dem in horizontaler Richtung einfallenden Licht; alle erreichten die Lichtlage gleich vollständig und in der gleichen Zeit.

Die Vertheilung der Wachsthumintensität ist acropetal; von mehreren markirten, $7\frac{1}{2}$ mm langen Zonen wächst die oberste sehr schnell (100 bis 200 % Zuwachs in 24 Stunden), und basalwärts nimmt die Wachsthumintensität ziemlich rasch ab. Die Länge der wachsenden Region beträgt ca. 3 cm; Blattstiele, welche dieses Mass noch nicht überschritten haben, wachsen also in ihrer ganzen Länge.

Der Verlauf der heliotropischen Krümmung ist derselbe, wie im Epicotyl von *Tropaeolum*. Die ganze wachsende und krümmungsfähige Region streckt sich allmählig vollkommen gerade; folglich nehmen junge, nicht über 3 cm lange Blattstiele schliesslich ganz und gar die Richtung der Lichtstrahlen an, so dass jemand, der die Anfangsstadien der Krümmung nicht gesehen hat, meinen könnte, der Blattstiel habe sich ohne Krümmung wie an einem Gelenk bewegt. In älteren Blattstielen kann sich nur noch der wachsende Obertheil krümmen, und an seiner äussersten Basis bildet sich zuletzt eine fast winkelige Krümmung aus.

In Anbetracht dessen, dass durch die heliotropische Krümmung des Blattstiels die Lamina eo ipso in die Lichtlage gebracht wird, fragt es sich, welcher von den beiden Blatttheilen hier der ausschlaggebende ist. Obgleich die Bewegung nur von dem Blattstiel ausgeführt wird, ist es doch sehr wohl denkbar, dass die diaheliotropische Lamina allein empfindlich sei, dass sie die empfangene Reizung dem Blattstiel übermittele und ihn veranlasse sich so lange prosheliotropisch zu krümmen, bis sie selbst die Gleichgewichtslage erreicht hat¹⁾ (ein solches Verhältniss besteht, wie wir gesehen haben, *mutatis mutandis*, zwischen dem Cotyledo und dem Hypocotyl der *Paniceen*). Oder, wenn überdies auch der Blattstiel selbst heliotropisch empfindlich ist, so könnte doch die Mitwirkung einer Reizung der Lamina zur Erreichung der vollen Bewegungsamplitude unentbehrlich sein (wofür, wieder *mutatis mutandis*, das Verhältniss von Spitze und Basis vieler heliotropischer Keimlinge ein Analogon bietet), oder eine solche Mitwirkung könnte wenigstens die Schnelligkeit der Krümmung des Blattstieles wesentlich erhöhen. Es fragt sich also zunächst, ob der Blattstiel überhaupt heliotropisch empfindlich ist, und, falls ja, ob die gleichzeitige Beleuchtung der Lamina seine Krümmung in nachweisbarer Weise beeinflusst.

Die Oberseite der Lamina wurde mit einer wenig grösseren Stanniollamelle bedeckt, die vorstehenden Ränder der letzteren umgebogen und der Unterseite der Lamina angedrückt. So lange das Blatt jung und die Lamina noch ziemlich klein ist, führt diese Art der Verdunkelung keine übermässige Belastung des Blattes herbei. Die Versuche wurden mit Primärblättern gemacht; bei dem einen Blatt (*b*) jedes Paares wurde in der bezeichneten Weise die Lamina verdunkelt, das andere Blatt (*a*) diente zum Vergleich. In einem Versuch wurde bei den Blättern *b* auch die ganze Unterseite der Lamina mit Stanniol verdunkelt.

Alle Versuche zeigten übereinstimmend, dass die Beleuchtung der Lamina ohne Einfluss auf die Krümmung des Stieles ist, denn die Blätter *a* und die Blätter *b* erreichten die Lichtlage gleich schnell und

1) Nach Frank (7, 481) soll Ch. Darwin angeben, dass bei den Blättern nur die Lamina heliotropisch empfindlich ist, und zwar soll dies daraus hervorgehen, dass der Stiel sich nur im Verbande mit der Lamina heliotropisch krümmt und nach Abschneiden der Lamina die Krümmungsfähigkeit verliert. Das ist ein sonderbares Versehen von Seiten Frank's — doppelt sonderbar in einem Lehrbuch —, denn Darwin hat nichts derartiges behauptet und keinen solchen Versuch gemacht (welcher nb. die genannte Behauptung auch keineswegs beweisen würde; vgl. § 78 dieser Arbeit). Vielmehr spricht Darwin auf Grund eines anderen Versuches die entgegengesetzte Ansicht aus, dass nämlich die Lamina die heliotropische Krümmung des Stieles nicht beeinflusst (vgl. die folgende Anmerkung, S. 122), was auch ich finde. Versuche mit Abschneiden der Lamina hat Vochting ausgeführt (19, 523) und zwar mit *Malvaceen*-Blättern, doch findet er das gerade Gegentheil von dem, was Frank angiebt, nämlich, dass der Blattstiel sich auch nach dem Abschneiden der Lamina heliotropisch krümmt.

mit gleicher Vollkommenheit¹⁾. — Dass der Blattstiel selbst, unabhängig von der Lamina, heliotropisch ist, kann man übrigens auch schon aus der einfachen Thatsache schliessen, dass er in ganz der gleichen Weise im etiolirten Zustande der Blätter reagirt, wo die Lamina noch nicht entfaltet und zum Blattstiel nicht senkrecht gerichtet ist.

Endlich stellte ich noch fest, dass auch die Verdunkelung einer 6 bis 7¹/₂ mm langen Spitze des Blattstiels selbst (ohne und mit gleichzeitiger Verdunkelung der Lamina) ohne Einfluss auf dessen Krümmung bleibt, — dass somit die heliotropische Empfindlichkeit im Blattstiel von *Tropaeolum*, ebenso wie im Epicotyl derselben Pflanze, gleichmässig vertheilt ist.

Dies hindert nicht, dass in den Blattstielen, gerade so wie im Epicotyl von *Tropaeolum*, der heliotropische Reiz sich in ausgezeichneter Weise fortzupflanzen und im künstlich verdunkelten Untertheil eine sehr ausgesprochene Krümmung zu veranlassen vermag.

Versuch 40. *Tropaeolum minus*.

Ein Topf enthält sieben am Licht entwickelte Pflänzchen. Die schon 7—10 cm langen Primärblatt-Stiele sind aufwärts gerichtet, dabei aber ein wenig nach der einen Seite geneigt. — Der Topf wird soweit verschüttet, dass von den Blattstielen sich nur eine Spitzenregion von verschiedener Länge am Licht befindet.

Nach 3¹/₂ Stunden:

Der oberirdische Theil der Blattstiele ist jetzt 0,9—3,0 cm lang; mit Ausnahme eines Stieles, der aus irgend einem Grunde ganz gerade geblieben ist, ist derselbe durchgängig gekrümmt, meist so stark, dass die Lamina fast vertical steht. Hinter mehreren Blattstielen befinden sich kleine Grübchen in der Erde.

¹⁾ Derartige Versuche, mit etwas anderer Versuchsanstellung aber mit dem gleichen Ergebniss, hat auch schon Darwin (5, 414) mit den Blättern von *Tropaeolum majus* und *Ranunculus Ficaria* ausgeführt. Mit Unrecht schliesst aber Darwin aus diesen Versuchen, dass die Lamina die Krümmung des Stieles überhaupt nicht beeinflussen kann (denn dies ist wohl der Sinn seiner Worte: „*It is äusserst zweifelhaft, ob bei vollständig entwickelten Pflanzen die Beleuchtung eines Theils jemals die Krümmung eines anderen Theils beeinflusst*“). Es ist nämlich sehr wohl möglich, dass auch die Lamina heliotropisch gereizt wird und ihre Reizung auf den Stiel überträgt; aber wenn die directe Reizung des letzteren so gross ist, dass sie allein schon das mögliche Ausmass der Bewegung veranlasst, so wird natürlich die hinzukommende, von der Lamina zugeleitete Reizung ohne erkennbare Folgen bleiben müssen; die Folgen derselben werden nur dann sich zeigen, wenn die directe Reizung des Stieles ausgeschlossen ist, etwa durch Verdunkelung des letzteren. Ein solches Verhältniss der nur bedingt hervortretenden Beeinflussung eines Organtheils durch den anderen besteht thatsächlich im Epicotyl von *Tropaeolum minus* (vgl. § 47 dieser Arbeit).

Die Frage, ob ein solches Verhältniss factisch besteht, lässt sich für das Blatt von *Tropaeolum*, in Folge technischer Schwierigkeiten, nicht in der einfachen Weise lösen, wie es beim Epicotyl geschah. Voechting (19), welcher diese Frage an den Blättern der *Malvaceen* untersuchte und zu dem Resultat gelangte, dass die Lamina dem Stiel einen heliotropischen Reiz zu übermitteln vermag, musste zu einer complicirten und doch nicht einwurfsfreien Versuchsanstellung seine Zuflucht nehmen.

Beim Wegschütten der Erde vergrössert sich die Neigung des Obertheils etwas. Der unterirdische Theil erweist sich bei allen 13 Blattstielen lichtwärts gekrümmt, und zwar bei dreien merklich, bei dreien sehr deutlich, und bei den sieben übrigen ist die Krümmung stark oder sehr stark und erstreckt sich mehrere *cm* oder doch wenigstens über 1 *cm* unter die Lichtgrenze hinab. In Fig. 42 ist der obere Theil zweier Paare von

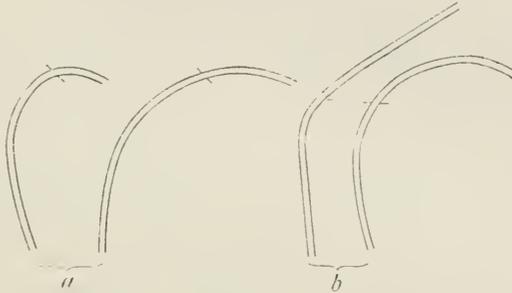


Fig. 42.

Blattstielen abgebildet; bei dem Paar *a* war die Krümmung des unterirdischen Theils mit am stärksten. — Der verschiedene Grad der Krümmung hängt vor allem von der Länge des oberirdischen Theiles der Stiele ab: wo dieser 3 *cm* oder nicht viel weniger lang war (also fast die ganze wachsende Region umfasste), konnte sich natürlich vom unterirdischen Theil nur eine kurze Zone krümmen.

Die Wiederholung dieses Versuchs mit Blättern älterer, schon viele Internodien zählender Pflanzen gab anfänglich nicht ganz befriedigende Resultate; doch musste das wohl nur an der ungenügenden Krümmungsfähigkeit der ausgewählten Blattstiele gelegen haben, denn schliesslich gelang ein Versuch ausgezeichnet. Mit Uebergang der Details bemerke ich nur, dass alle (4) Versuchsblattstiele sich sehr scharf krümmten, wobei die Krümmung sich ganz im unterirdischen Theil befand und nicht weniger als 1 *cm* unter die Lichtgrenze hinabreichte (Fig. 43); bei zwei darauf unter-

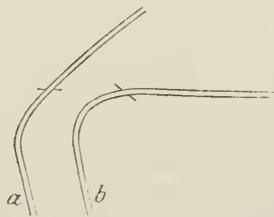


Fig. 43.

Der obere Theil zweier Blattstiele von *Tropaeolum minus*. *a* der am schwächsten, *b* der am stärksten gekrümmte Blattstiel in dem betreffenden Versuch.

suchten Blattstielen fand sich, dass diese Krümmung definitiv fixirt war, also war sie bis an die äusserste Basis der wachsenden Region gerückt, welche darauf im Laufe des Versuchs ihr Wachsthum einstellte; das ist das mögliche Maximum des Effects. Allerdings hatte die Exposition, infolge der geringeren Krümmungsfähigkeit der Blattstiele, viel länger gedauert als in Versuch 40.

Versuche mit Blattstielen anderer Pflanzen.

§ 55. Bei *Pharbitis hispida* erreichen die nicht zu alten Blätter im Laufe einiger Stunden, durch heliotropische Krümmung des Blattstiels, eine fast vollständige Lichtlage; das Object ist also ziemlich günstig, wenn auch lange nicht so wie *Tropaeolum*, da die Blattstiele nur 3—4 cm lang werden und viel langsamer wachsen. Da die Internodien hier sehr lang sind und die Blattstiele nicht vertical stehen, konnte nicht mit ganzen Pflanzen operirt werden; vielmehr wurden Stengelstücke mit je einem daran sitzenden Blatt abgeschnitten und in kleinen Schalen theilweise mit Erde verschüttet, wobei den Blattstielen eine verticale Richtung gegeben wurde; die verdunkelnde Erde liess ich in diesem Falle sich mit Wasser vollsaugen, da sonst die zarten Blätter welken und eine Krümmung nicht stattfindet. — Ein Vorversuch ergab, dass die auf ihrer Oberseite rinnigen Blattstiele deutlich epinastisch sind; die epinastische Krümmung combinirt sich in hier nicht näher zu beschreibender Weise mit der heliotropischen, und um beide Krümmungen unterscheiden zu können, muss man sie in aufeinander senkrechten Ebenen stattfinden lassen, — was dann geschieht, wenn der Blattstiel mit einer Flanke der Lichtquelle zugekehrt ist.

In zwei Versuchen wurden drei Blattstiele in dieser Weise untersucht, und bei allen ergab sich ein positives Resultat, wenn auch die heliotropische Krümmung des verdunkelten Theiles ziemlich schwach war. Vgl. Fig. 44; (beim dritten Blattstiel war nb. die Krümmung stärker als bei den zwei in dieser Figur dargestellten).

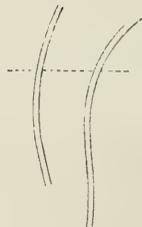


Fig. 44.

Heliotropische Krümmung zweier Blattstiele von *Pharbitis hispida*; dieselben waren anfänglich etwas von der Lichtquelle weggekrümmt. Expositionsdauer von 6 Uhr Abends bis 10 $\frac{1}{2}$ Uhr Morgens.

Ferner stellte ich je einen Versuch mit den verticalen Grundblättern folgender Species an: *Althaea ficifolia* (zwei an der Basis abgeschnittene Blätter), *Viola spec.* (zwei Blätter) und *Petroselinum sativum* (drei Blätter). Bezüglich der Resultate, welche durchgängig positiv waren, verweise ich auf Fig. 45. Die Blattstiele von *Viola* und namentlich von *Petroselinum* sind ziemlich günstige Objecte; die dicken Blattstiele von *Althaea* gehören hingegen zu den ungünstigsten: sie krümmen sich sehr langsam, und selbst nach andauernder Exposition bleibt die heliotropische

Krümmung unbedeutend; ich habe mit Absicht auch ein derartiges Object in Untersuchung genommen. Die in Fig. 45¹ dargestellte Krümmung im

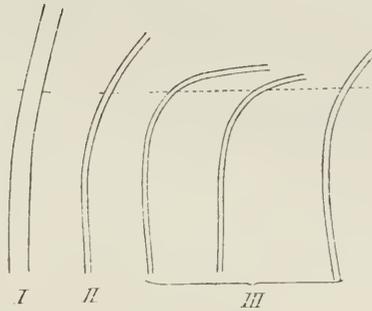


Fig. 45.

I. *Althaea ficifolia*. Oberer Theil (ca. $\frac{1}{4}$) eines Blattstiels. Expositionsdauer 24 Stunden.

II. *Viola spec.* Ein Blattstiel in ganzer Länge. Expositionsdauer $5\frac{3}{4}$ Stunden.

III. *Petroselinum sativum*. Alle drei Blattstiele in fast der ganzen Länge (mit Ausnahme der äussersten Basis). Expositionsdauer $5\frac{3}{4}$ Stunden.

verdunkelten Theil des Blattstiels mag allerdings sehr schwach erscheinen; man ziehe aber in Betracht, dass die in ganzer Länge beleuchteten Blattstiele sich nur sehr wenig stärker krümmten.

VII. Versuche mit Stengelorganen.

A. Allgemeines.

§ 56. In Stengeln, die aus mehreren oder vielen Internodien bestehen, kann die Vertheilung und Periodicität des Wachsthum, soweit ich beobachtet habe, von zweierlei Art sein (natürlich sind beide Arten miteinander durch Uebergänge verknüpft). Im einfacheren Falle wächst der ganze Stengel so, als ob er aus einem einzigen Internodium bestände: er enthält ein einziges Wachsthummaximum, von dem an die Wachsthumintensität nach beiden Richtungen, schneller oder langsamer, aber jedenfalls continuirlich fällt. Die grosse Wachsthumperiode durchläuft solch ein Stengel als ein ganzes: die Gesamtwachsthumintensität und die Gesamtlänge der wachsenden Region, — ob diese nun ein, mehrere oder viele Internodien umfasst —, nehmen mit dem Alter zunächst continuirlich zu, dann continuirlich ab (Constanz der äusseren Bedingungen vorausgesetzt); da indess diese Veränderungen nur langsam vor sich gehen, so können wir in kurzen Zeiträumen, z. B. innerhalb 24 Stunden, beide Grössen als constant betrachten. Solche Stengel möchte ich als Stengel mit nicht individualisirten Internodien bezeichnen.

Den Gegensatz hierzu bilden die Stengel mit individualisirten Internodien, zu welchen die grosse Mehrzahl der Stengel mit erheblich gestreckten Internodien zu gehören scheint. Hier wächst jedes Internodium, sozusagen, wie ein besonderes Individuum und durchläuft für sich die grosse Wachstumsperiode: es wächst zuerst in seiner ganzen Länge, mit (meist) in der Nähe der Spitze befindlichem Wachstumsmaximum, — dann hört die Basis zu wachsen auf, und das Wachstum concentrirt sich mehr und mehr in der Spitzenregion. Wenn im Stengel mehrere Internodien in dieser Weise im Wachstum begriffen sind, so enthält derselbe ein hauptsächliches und mehrere sekundäre Wachstumsmaxima, zwischen denen die Wachstumsintensität geringer oder theilweise selbst = 0 ist, — wobei aber die Zursp. Abnahme der Gesamtwachstumsintensität des ganzen Stengels mit dem Alter doch eine continuirliche sein kann. In gewisser Hinsicht complicirter gestaltet sich die Sache, wenn, was häufig der Fall ist, die wachsende Region des Stengels im wesentlichen nur ein einziges Internodium, nämlich das oberste entwickelte Internodium, umfasst: solange dieses noch stark wächst, bleiben die folgenden Internodien unentwickelt in der Gipfelknospe; erst wenn das Wachstum des ersteren erloschen oder im Erlöschen begriffen ist, beginnt das folgende Internodium sich zu strecken; dieses wächst anfangs langsam, dann schneller, dann wieder langsamer und nur noch in seinem oberen Theil; jetzt erst kommt die Reihe an das dritte Internodium, u. s. w. In diesem Falle hängt die Gesamtwachstumsintensität des ganzen Stengels davon ab, in welcher Phase sich das eben in Streckung begriffene Internodium befindet: sie ist beträchtlich, wenn das Internodium im Maximum seiner grossen Periode ist, — sie wird viel geringer zu der Zeit, wo das eine Internodium sein Wachstum schon einstellt, während das folgende sich erst zu strecken beginnt. Die grosse Periode des ganzen Stengels wird alsdann, auch bei Constanz der äusseren Factoren, nicht eine einfache, sondern eine geschlängelte Curve darstellen, indem die Wachstumsintensität in kurzen Perioden steigt und fällt. Mit der gleichen Periodicität schwankt dann auch die Länge der wachsenden Region, so dass wir also in solch einem Stengel abwechselnd bald eine längere stark wachsende, bald eine kurze langsam wachsende Strecke vorfinden¹⁾.

¹⁾ Die oben besprochenen Verhältnisse scheinen bisher nicht in gebührender Masse beachtet worden zu sein. Die übliche Wachstumsmessung mittels Auxanometer giebt nur über den Gang der gesammten Wachstumsintensität eines Stengels, nicht aber über die Vertheilung derselben Aufschluss, und mittels Massstabes wurde die Vertheilung der Wachstumsintensität im Allgemeinen nur bei einzelnen Internodien und nicht bei aus mehreren Internodien bestehenden Stengeln untersucht. Eine nähere Untersuchung (die ausserhalb des Planes meiner Arbeit lag) wäre hier, wie mir scheint, am Platze, und würde vielleicht auf manches Licht werfen. So wäre es z. B. nicht unmöglich, dass die Schwankungen der Wachstumsintensität von Stengeln, die man, in nicht immer befriedigender Weise, durch die Einwirkung resp. Nachwirkung äusserer Factoren zu erklären pflegt, zum Theil auf individualisirtem Wachstum der Internodien beruhen.

Unter den zu meinen Versuchen benutzten Stengeln hat (soweit ich, ohne eingehende Untersuchungen darüber anzustellen, beobachtet habe), nur derjenige von *Linum usitatissimum* nicht individualisirte Internodien, während bei allen übrigen die Internodien mehr oder weniger individualisirt sind. Letzteres gilt auch für den entwickelten Stengel von *Vicia sativa*, während der Keimstengel dieser Pflanze nicht individualisirte Internodien hat (vgl. § 33); die betreffenden Wachstumsverhältnisse können sich also mit dem Alter des Stengels ändern, wofür ein zweites Beispiel, nur in umgekehrtem Sinne, *Linum usitatissimum* bietet: hier hat nämlich das Hypocotyl individualisirtes Wachstum, welches in späterem Entwicklungsstadium (ob allmählig oder plötzlich, habe ich nicht beachtet) durch nicht individualisirtes Wachstum der Internodien ersetzt wird.

Da nun die krümmungsfähige Region mit der wachsenden zusammenfällt und die Krümmungsfähigkeit unter anderem von der Wachstumsintensität abhängig ist, so folgt, dass bei Stengeln mit individualisirten Internodien die heliotropische Krümmungsfähigkeit mit der Wachstumsphase in mehr oder weniger hohem Grade variiert. Der nämliche Stengel, welcher sich gestern stark und in ziemlich langer Strecke krümmte, kann heute sich viel schlechter krümmen oder selbst ganz unbrauchbar für heliotropische Versuche sein, während er morgen oder übermorgen, wenn ein neues Internodium stark zu wachsen begonnen hat, für eine zeitlang wieder die früheren Eigenschaften annimmt. In welcher Phase sich der Stengel gerade befindet, kann nur experimentell entschieden werden, denn man sieht es den Internodien nicht an, welche Länge sie noch erreichen werden; eine experimentelle Entscheidung ist aber, praktisch genommen, zwecklos, denn wenn wir auch heute eine starke Krümmungsfähigkeit bei unserem Stengel constatiren, so bleibt es fraglich, ob dieselbe bis morgen andauern wird, und ebenso fraglich bleibt es, wie lang morgen die krümmungsfähige Region sein wird.

Selbstverständlich kann eine Krümmung im verdunkelten Theil eines heliotropischen Stengels nur dann und nur insoweit überhaupt erwartet werden, als dieser Theil während des Versuches noch im Wachstum begriffen ist, und deshalb ist es erwünscht sich in jedem einzelnen Falle zu überzeugen, ob dies zutrifft. In Ermangelung eines besseren Mittels verfuhr ich folgendermassen. Bei Beginn des Versuches markirte ich die Lichtgrenze an jedem Object durch einen Tuschstrich, und vor Schluss des Versuches überzeugte ich mich, um wieviel dieser Strich über die gegenwärtige Lichtgrenze (die vor dem Wegschütten der verdunkelnden Erde ebenfalls markirt wurde) emporgerückt ist; die Differenz der ursprünglichen und der definitiven Lichtgrenze ergiebt den Gesamttzuwachs des verdunkelten Untertheils für die Zeit der Versuchsdauer. Diese Methode giebt leider keinen Aufschluss über die Länge der wachsenden Region im unterirdischen Theil des Stengels; doch erlaubt sie wenigstens annähernd zu schätzen, ob in diesem Stengeltheil überhaupt Wachstum stattfand und ob dasselbe stark oder schwach war. Ergab sich kein merklicher Zuwachs, so musste der

Versuch noch fortgesetzt werden, und wenn auch nach längerer Expositionsdauer kein Fortschritt zu constatiren war, so war es klar, dass das Object unbrauchbar und der Versuch zu verwerfen ist.

Derartige Fälle wurden natürlich nicht weiter in Betracht gezogen. Als negativ darf ein Versuchsergebnis nur dann angesehen werden, wenn der verdunkelte Stengeltheil, trotz zweifellosen Wachstums und bei ziemlich langer Versuchsdauer, keine deutliche Krümmung aufweist. Andererseits liess ich das Resultat nur dann als positiv gelten, wenn der verdunkelte Stengeltheil am Schluss des Versuchs in einer Ausdehnung von wenigstens ca. 1 cm ganz unverkennbar lichtwärts gekrümmt war. (Vgl. hierzu § 7, über den Grad der Lichtdurchlässigkeit der zur Verdunkelung benutzten Erde.)

Ich bemerke im Voraus, dass bei mehreren Objecten oft negative oder zweifelhafte Resultate erhalten wurden, was wohl wesentlich der schädigenden Wirkung des Verschüttens mit trockener Erde zuzuschreiben ist. Bei entwickelten, beblätterten Stengeln, und insbesondere bei den dünnen zarten Objecten, mit denen ich zumeist operirte, muss schon wegen ihrer relativ viel grösseren Oberfläche diese schädigende Wirkung sich bemerklicher machen, als bei Keimlingen, — ferner auch in Anbetracht der meist bedeutend längeren Versuchsdauer. Oefters war die schädigende Wirkung der Verschüttung direct zu sehen, besonders bei *Vicia sativa*: nach dem Versuch waren die Blätter etwas erschlafft und eingerollt, der Stengel wuchs auffallend schwach, und es vergingen mehrere Tage bevor die Pflanze völlig wiederhergestellt war. In Anbetracht dessen ist es nicht zu verwundern, wenn die Krümmungsfähigkeit eines verschütteten Pflanzentheils wesentlich vermindert oder selbst aufgehoben wird, und unter solchen Umständen eine deutliche und ausgedehnte Krümmung nur dann zu Stande kommt, wenn das Organ besonders kräftig ist und sich in einer besonders günstigen Wachstumsphase befindet.

Man wird also selbst ausgesprochen negative Resultate nicht als unbedingt entscheidend in der Frage nach der Fortpflanzung des heliotropischen Reizes ansehen dürfen, während ausgesprochen positive Resultate allerdings beweisend sind, da sie anders als durch Reizfortpflanzung sich nicht in befriedigender Weise erklären lassen.

Um zu beweisen, dass eine heliotropische Reizübertragung nicht existirt, hat Wiesner (23, 76) unter anderem auch Versuche mit halbetiolirten Laub- und Blüthenstengeln zahlreicher Pflanzen angestellt, von denen er *Saxifraga sarmentosa* und *Peperomia trichocarpa* nennt. Er fand, dass diese Organe, wenn sie der ganzen Länge nach beleuchtet sind, sich in flachem Bogen lichtwärts krümmen, wenn aber die untere Partie verdunkelt wird, dieselbe „fast ganz aufrecht“ bleibt. Wenige Zeilen weiter spricht Wiesner schon direct von der „sich einstellenden schwachen Krümmung in der oberen Hälfte des verdunkelten Stengeltheils“. Der verdunkelte

Theil der Stengel hat sich also unzweifelhaft gekrümmt, — anscheinend sogar in ziemlich ausgedehnter Region —, und wir könnten somit die Wiesner'schen Versuche ohne weiteres als beweisend zu gunsten der Reizübertragung acceptiren, wenn nicht die Vollständigkeit der Verdunkelung zweifelhaft wäre (da Wiesner über die Methode der Verdunkelung nichts aussagt). — Wiesner selbst, für welchen der Heliotropismus keine Reizerscheinung und folglich die Fortpflanzung eines heliotropischen Reizes ein Absurdum ist, wird natürlich durch seine eigenen Versuche nicht bekehrt, sondern hat für dieselben eine Erklärung auf Grund seines „Zugwachsthum“ bereit, doch werden wir bald sehen, was von diesem „Zugwachsthum“ zu halten ist.

B. Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit.

§ 57. Will man bei entwickelten Stengeln entscheiden, ob die Verdunkelung einer Spitzenregion die heliotropische Neigung des ganzen Stengels beeinflusst, so genügt es nicht durch Vergleichung zweier aus mehreren Exemplaren bestehender Gruppen die individuellen Differenzen der heliotropischen Krümmungsfähigkeit annähernd auszugleichen; man muss überdies auch noch den Einfluss der Wachstumsphase der einzelnen Objecte eliminiren, mit der, wie wir sahen, die Krümmungsfähigkeit periodisch in weiten Grenzen schwanken kann. Hierzu ist es erforderlich, mit den nämlichen Objecten mehrere Tage hintereinander Versuche anzustellen, indem man am ersten Tage bei den Exemplaren der einen Gruppe die Spitze verdunkelt, am zweiten Tage bei denen der anderen Gruppe, am dritten Tage wieder bei denen der ersten u. s. w. abwechselnd, und dann aus allen Beobachtungen die Mittel zu nehmen. Dieses zeitraubende Verfahren habe ich nur einmal durchgeführt, nämlich mit Stengeln von *Dahlia variabilis* (forma *Juarezii*).

Versuch 41. *Dahlia variabilis*.

Ein grosser Topf mit fünf halbetiolirten, aus Knollen austreibenden Sprossen, die aus 2—6 entwickelten Internodien bestehen und 10—27 cm hoch sind. Alle Sprosse sind im allgemeinen stark heliotropisch; meist krümmt sich nur das obere Internodium, zuweilen auch die obere Hälfte des zweiten; im günstigen Fall streckt sich nach einigen Stunden das ganze erste Internodium in der Gleichgewichtslage gerade. Im Laufe des Versuches variirt bei jedem Spross sowohl die Länge der wachsenden Region, als auch der Grad der erreichten Neigung bedeutend, und die Phasen fallen bei den verschiedenen Sprossen nicht zusammen.

Täglich wird der Topf für $4\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$ Stunden einseitig beleuchtet, die übrige Zeit steht er im Dunkeln, so dass sich die Sprosse bis zum folgenden Morgen geotropisch aufrichten. Da die Aufrichtung mitunter keine ganze vollständige ist, so wird der Topf bei jeder folgenden Exposition von der entgegengesetzten Seite beleuchtet als bei der vorhergehenden.

Am ersten, dritten und fünften Tage werden die Sprosse I, II in ganzer Länge beleuchtet, und bei den Sprossen III, IV, V wird die Spitze des obersten entwickelten Internodiums mittels 9 mm langen Stanniolverbandes verdunkelt; am zweiten, vierten und sechsten Tage geschieht das umgekehrte.

Bei einem der Sprosse, wo die Wirkung der Spitzenverdunkelung am regelmässigsten hervortrat, wurden beispielsweise die folgenden Neigungen an den verschiedenen Tagen beobachtet (unterstrichen sind die Tage, an denen die Spitze verdunkelt war): 75° , 50° , 65° , 20° , 45° , 5° . — Die Gesamtergebnisse des Versuchs sind aus der folgenden Tabelle ersichtlich.

Sprosse	a) Bei Beleuchtung in ganzer Länge		b) Bei Verdunkelung der Spitze		Differenz der Mittel
	Neigung	Mittel	Neigung	Mittel	
I	20—40 ^o	30 ^o	10—25 ^o	17½ ^o	12½ ^o
II	45—75 ^o	63 ^o	5—50 ^o	25 ^o	38 ^o
III	40—75 ^o	60 ^o	5—40 ^o	22 ^o	38 ^o
IV	5—80 ^o	41 ^o	0—50 ^o	25 ^o	16 ^o
V	60—80 ^o	72½ ^o	40—80 ^o	60 ^o	12½ ^o
Gesamtmittel aus allen Beobachtungen. .		55 ^o		29 ^o	26 ^o

So ergibt sich bei sämtlichen Sprossen eine deutliche, mehr oder weniger bedeutende Verminderung der heliotropischen Neigung infolge Verdunkelung der Spitze.

Wir dürfen also schliessen, dass es auch unter den entwickelten Stengeln solche giebt, bei denen die heliotropische Empfindlichkeit in ähnlicher Weise ungleichmässig vertheilt ist, wie bei vielen Keimlingen, wo also eine relativ kurze Spitzenregion stärker empfindlich ist als der übrige Theil der krümmungsfähigen Region und dementsprechend die heliotropische Reizung der ersteren die Krümmungsfähigkeit des letzteren steigert.

Dass aber nicht alle entwickelten Stengel sich so verhalten, haben wir bereits gesehen, denn es wurde gezeigt (§ 40), dass bei *Vicia sativa* die im Keimstengel ungleichmässige Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit mit fortschreitender Entwicklung des Stengels schon früh einer gleichmässigen Vertheilung weicht. Ferner fand Darwin (5, 414), dass bei jungen Stengeln von *Asparagus officinalis* die Verdunkelung der Spitze ohne Einfluss auf den Grad der heliotropischen Krümmung bleibt.

C. Fortpflanzung der heliotropischen Reizung.

§ 58. Ich beginne mit den weniger günstigen Objecten, unter denen wiederum *Vicia sativa*, trotz der grossen heliotropischen Krümmungsfähigkeit ihres Stengels, bei weitem das ungünstigste ist. Von dieser Pflanze gelangten Sämlinge zur Untersuchung, welche aus 3—6 Internodien (ohne die basalen, nur Niederblätter tragenden zu rechnen) bestanden und 18—29 cm hoch waren.

Versuch 42. *Vicia sativa*.

Vier kräftige, sehr intensiv wachsende Exemplare.

a) 2 Vergleichsexemplare, in ganzer Länge beleuchtet.

b) 2 Versuchsexemplare werden soweit verschüttet, dass nur ein 12 resp. 9 mm langer Obertheil des ersten¹⁾ Internodiums am Licht bleibt.

Nach 4 Stunden:

a) Das erste Internodium bogenförmig gekrümmt, der Obertheil desselben sehr stark geneigt und in einer gewissen Ausdehnung geradegestreckt. Die Krümmung erstreckt sich bei der einen Pflanze ganz, bei der andern fast bis zur Basis des Internodiums.

b) Der oberirdische Theil ist geradegestreckt und horizontal gerichtet, nur dicht über der Erdoberfläche scharf gekrümmt. Ein kleines Grübchen in der Erde hinter den Stengeln, namentlich hinter dem einen, deutet auf das Bestehen einer Krümmung auch im unterirdischen Theil. Nach Wegschütten der Erde zeigt sich in der That, dass der etwas über 1½ cm lange verdunkelte Untertheil des ersten Internodiums bei beiden Pflanzen in seiner ganzen Ausdehnung zwar nur schwach, aber ganz unverkennbar lichtwärts gekrümmt ist (Fig. 46); die Krümmung steht dem Grade nach nur wenig hinter der Krümmung des entsprechenden Theiles der Vergleichsexemplare zurück.



Fig. 46.

Das Resultat dieses Versuches (des ersten den ich mit *Vicia* ausführte) ist ein ausgesprochen positives, — es blieb aber das einzige in seiner Art; mehrere andere Versuche blieben entweder resultatlos, oder sie lieferten negative Ergebnisse; nur einmal noch erzielte ich eine deutliche Krümmung im verdunkelten Stengeltheil, aber dieselbe erstreckte sich diesmal nur 5 mm weit unter die Lichtgrenze.

Dass und warum die negativen Resultate die Beweiskraft der positiven nicht in Frage stellen können, wurde unlängst dargelegt. Es ist also nach Obigem bewiesen, dass im Keimstengel von *Vicia* eine Fortpflanzung des heliotropischen Reizes von einem beleuchteten zu einem verdunkelten Theil der krümmungsfähigen Region stattfinden kann. Andererseits muss aber zugegeben werden, dass sich hier (ebenso wie im Keimstengel von *Vicia*) diese Fortpflanzung sozusagen schwieriger oder in geringerem Grade vollzieht als bei allen anderen noch zu besprechenden Objecten; das lässt schon der plötzliche Uebergang von der starken Krümmung des direct beleuchteten zu der schwachen Krümmung des verdunkelten Stengeltheiles (Fig. 46) annehmen. Man möchte meinen, dass hier die Reizung beim Uebergang in den verdunkelten Theil des Stengels wesentlich an Stärke verliert.

Von *Dahlia variabilis* wurden junge Knollentriebe einer unter dem Namen *Dahlia Juarezii* cultivirten Form benutzt; dieselben sind dünner und zeichnen sich durch grössere heliotropische Krümmungsfähigkeit aus, als die Triebe der Hauptform.

¹⁾ Ich bemerke ein für alle mal, dass ich die Internodien von der Spitze des Stengels an zähle, wobei aber die unentwickelten Internodien, welche die Gipfelknospe bilden, nicht mitgezählt werden.

Versuch 43. *Dahlia variabilis*.

Ein zurückgeschnittener Stengel mit zwei opponirten Seitensprossen, die aus je zwei Internodien bestehen; Länge des Internodium I $2\frac{1}{2}$ resp. 3 cm, des Internodium II $6\frac{1}{2}$ resp. 6 cm. In beiden Sprossen ist von einem früheren Versuch her eine geringe Krümmung im Internodium II verblieben, so dass ihr oberer Theil ein wenig geneigt ist.

Nach der Verschüttung ragt nur ein 13 resp. 10 mm langer Obertheil des Internodium I über die Erdoberfläche.

Versuchsdauer von $1\frac{1}{2}$ Uhr Nachmittags bis 9 Uhr Morgens.

Bei Schluss des Versuchs beträgt der Gesamttzuwachs des unterirdischen Theils bei Spross *A* weniger als 4 mm, bei Spross *B* $4\frac{1}{2}$ mm.

A ist im oberirdischen Theil leicht lichtwärts gekrümmt, im unterirdischen Theil hat keine Krümmung stattgefunden, vielmehr ist die anfängliche Neigung von der Lichtquelle weg unverändert erhalten.

B (Fig. 47) ist im oberirdischen Theil ziemlich stark geneigt, aber nur schwach gekrümmt; im unterirdischen Theil hingegen ist nicht nur der $1\frac{1}{2}$ cm lange Untertheil des Internodium I, sondern auch der Obertheil des Internodium II in einer 2 cm langen Strecke deutlich lichtwärts gekrümmt; nur im nicht mehr wachsenden Untertheil des Internodium II ist die anfängliche entgegengesetzte Krümmung erhalten geblieben.



Fig. 47.

Während also der Spross *A* ein negatives Resultat ergeben hat, hat bei Spross *B* der heliotropische Reiz bis zu einer Entfernung von $3\frac{1}{2}$ cm unterhalb der Lichtgrenze und anscheinend bis zur Basis der krümmungsfähigen Region seine Wirkung geltend gemacht; beachtenswerth ist hierbei, dass der Reiz sich von einem Internodium aus durch den Knoten hindurch zum folgenden Internodium fortgepflanzt hat.

Drei weitere Versuche gaben positive Resultate; die Krümmung des verdunkelten Theils war in einigen Fällen stärker als in Fig. 47, beschränkte

sich aber meist auf ein Internodium; die Expositionsdauer war geringer als in Versuch 43, in einem der Versuche betrug sie z. B. $7\frac{3}{4}$ Stunden. — Einige andere Versuche ergaben unbefriedigende Resultate; in mehreren derselben trat der schädigende Einfluss des Verschüttens mit Erde darin deutlich zu Tage, dass auch die Krümmungsfähigkeit des erleuchteten Stengeltheils auffallend vermindert war.

Weiter experimentirte ich mit jungen Stengeln von *Urtica dioica*, (Sämlinge, und aus vorjährigem Rhizom austreibende Sprosse), *Lophospermum scandens*, *Alonsoa incisifolia* und *Euphorbia heterophylla*; mit allen diesen Objecten wurden, wenigstens in einem Theil der Versuche, zweifellos positive Resultate erzielt, bezüglich deren ich auf die Figuren 48 und 49 verweise; von *Euphorbia* (bei der die Krümmung des verdunkelten Stengeltheils einen ähnlichen Character hatte wie in Fig. 49a) habe ich keine Zeichnung angefertigt.

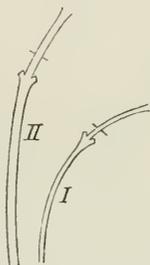


Fig. 48.

Urtica dioica.

I. Die beiden obersten entwickelten Internodien eines jungen Sämlings. Expositionsdauer $5\frac{1}{4}$ Stunden.

II. Die beiden obersten entwickelten Internodien eines jungen aus vorjährigem Rhizom austreibenden Sprosses. Expositionsdauer $6\frac{3}{4}$ Stunden.

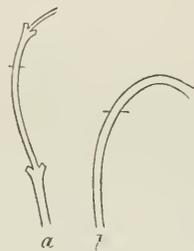


Fig. 49.

a) *Alonsoa incisifolia.*

Oberer Theil eines jungen Stengels. Expositionsdauer 9 Stunden.

b) *Lophospermum scandens.*

Das erste entwickelte Internodium eines jungen Stengels. Expositionsdauer 23 Stunden.

§ 59. Nunmehr gehe ich zu den günstigeren Objecten über, welche in allen Versuchen (es wurden mit jedem Object wenigstens zwei ausgeführt) ausgesprochen positive Resultate lieferten.

Die Sämlinge von *Linum usitatissimum* (ich verwandte solche von 9—13 cm Höhe) bestehen aus mehr oder weniger kurzen, im oberen Stengeltheil nur wenige mm langen Internodien mit nicht individualisirtem Wachstum; die krümmungsfähige Region des Stengels ist 2—3 cm lang und umfasst folglich eine ganze Reihe von Internodien.

Versuch 44. *Linum usitatissimum*.

Ein Topf mit drei Pflanzen wird derart verschüttet, dass nur eine 5–7 mm lange Stengelspitze (ohne die Gipfelknospe zu rechnen) sich am Licht befindet.

Versuchsdauer von 1½ Uhr Nachmittags bis 10½ Uhr Morgens.

Am Schluss des Versuches ist der oberirdische Theil aller Stengel stark geneigt, nur dicht über der Erdoberfläche gekrümmt und im Uebrigen geradegestreckt. Beim Wegschütten der Erde krümmt sich der unterirdische Stengeltheil, infolge dessen die Stengelspitze sich unter die Horizontale neigt. Die Krümmung im verdunkelten Stengeltheil erstreckt sich 1½ bis fast 3 cm weit unter die Lichtgrenze und umfasst 4–7 Internodien; sie ist ziemlich stark — namentlich bei einem der Stengel — und erreicht ihr Maximum erst in einer ansehnlichen Entfernung von der Lichtgrenze. Vgl. Fig. 50.

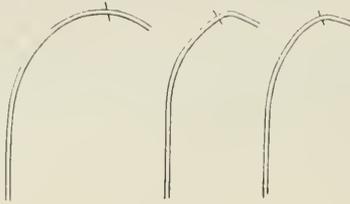


Fig. 50.

Oberer Theil aller drei Stengel.

Ein nicht weniger günstiges Object bilden die Stengel von *Coleus spec.* Ich begnüge mich damit die einen der Versuche illustrirende Fig. 51 anzuführen, die keines Commentars bedarf. Ich füge hinzu, dass in einem zweiten Versuch die Krümmung des verdunkelten Stengeltheils (die freilich etwas flacher war als in Fig. 51) 6,8 cm unter die Lichtgrenze hinabreichte und drei Internodien umfasste, in deren unterstem sie erst ihr Maximum erreichte.

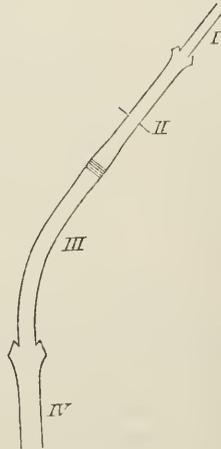


Fig. 51.

Coleus spec. Die obere Hälfte eines jungen Stengels (die römischen Zahlen bezeichnen die entwickelten Internodien). Expositionsdauer 21½ Stunden.

Der Schaft (Inflorescenzstiel) von *Brodiaea congesta*, einer schönen *Allium*-ähnlichen Liliacee, die im Leipziger botanischen Garten im Freien cultivirt wird, erreicht eine Länge von ca. 80 cm, bei einer Dicke von 4—5 mm an der Basis und 2—3 mm an der Spitze. Junge Schäfte, namentlich solche, deren Inflorescenz sich noch im Knospenzustande befindet, stehen bei trübem Wetter aufrecht, bei Sonnenlicht aber sind sie stark gekrümmt: sie richten ihre Spitze gerade nach der Sonne und folgen während des Tages genau dem Lauf derselben. An der Krümmung theilhaftig sich eine Gipfelregion von verschiedener Länge (im Mittel ca. 10 cm), und der Krümmungsbogen kann bis zu 90° betragen.

Diese Beobachtung liess vermuthen, dass *Brodiaea* ein für heliotropische Versuche sehr günstiges Object abgeben würde, was sich auch bestätigte. Eines Abends schnitt ich mehrere junge, stark nach der Sonne gekrümmte Schäfte unter den nöthigen Cautelen an der Basis ab und liess sie über Nacht im Dunkelschrank stehen. Am folgenden Morgen hatten sich alle Schäfte aufgerichtet, und nur an der Basis der gestern gekrümmt gewesenen Region hatte sich eine schwache Spur der Krümmung erhalten, — ein Zeichen, dass diese Stelle inzwischen ihr Wachsthum eingestellt hatte; im übrigen aber war das Wachsthum sehr intensiv geblieben und die Länge der wachsenden Region war eine sehr beträchtliche, — also vertragen die Schäfte das Abschneiden an der Basis ganz gut¹⁾. Einige von diesen Schäften wurden nun einseitig beleuchtet; schon nach zwei Stunden hatten sie sich stark lichtwärts gekrümmt²⁾. Darauf wurden sie wieder dunkel gestellt, richteten sich bis zum folgenden Morgen vollkommen auf, und nun wurden sie, nach Herstellung frischer Schnittflächen, neuerdings einseitiger Beleuchtung ausgesetzt; diesmal krümmten sie sich aber weit schlechter als am Tage vorher, woraus zu entnehmen ist, dass abgeschnittene Schäfte doch nur beschränkte Zeit normal bleiben.

Versuch 45. *Brodiaea congesta*.

Abends, bei trübem Wetter, werden fünf junge Schäfte mit noch kleinen Knospen abgeschnitten; Länge derselben 20—40 cm, Dicke an der Spitze 1,8—2,2 mm, 10 cm tiefer 2,0—3,5 mm. Nach Markirung einiger 2 cm langer Zonen werden sie im Dunkelschrank aufgestellt. Am folgenden Morgen ergibt sich, dass eine wenigstens 10 bis 12 cm lange Region im Wachsthum begriffen ist; das Maximum befindet sich in Zone III, wo der 15 stündige Zuwachs 32—45 % beträgt; der Gesamtzuwachs in 15 Stunden ist 22—33½ mm.

Nun wird, nach Herstellung frischer Schnittflächen, der Versuch in Gang gesetzt.

1) Schneidet man hingegen die Inflorescenzenknospe ab, so wird das Wachsthum des Schaftes ganz bedeutend vermindert und in der Nähe der Spitze anscheinend sogar ganz aufgehoben.

2) Genau genommen ist die Krümmung nicht stark (der Krümmungsradius ist ziemlich gross), aber in Folge ihrer bedeutenden Länge bildet die sich krümmende Region dennoch einen grossen Bogen und die Spitze erreicht relativ sehr schnell eine erhebliche Neigung.

- a) Zwei Schäfte (der älteste und der jüngste) dienen als Vergleichsobjecte.
 b) Drei Schäfte werden soweit verschüttet, dass nur die (jetzt 23—24 mm lange) Zone I am Licht bleibt.

Nach 3 Stunden:

a) Beide Vergleichsschäfte sind in ausgedehnter, die Zonen I—III und theilweise auch IV umfassender Region in mässigem Bogen gekrümmt (Fig. 52, a).

b) Der oberirdische Theil aller Schäfte ist etwas geneigt und, besonders in der Nähe der Erdoberfläche, gekrümmt. Der Gesamtzuwachs des unterirdischen Theiles beträgt bereits 4—6 mm. Hinter den Schäften befinden sich deutliche Grübchen in der Erde. — Beim Wegschütten der Erde verstärkt sich die Krümmung des Untertheils (und folglich auch die Neigung der Spitze) ein wenig. Die Krümmung umfasst im verdunkelten Untertheil die Zonen II, III und einen Theil der Zone IV, erstreckt sich also gerade so weit nach unten wie bei den Vergleichsschäften. Bei einem der Versuchsschäfte (b_1 , Fig. 52) ist die Krümmung recht schwach, aber doch unverkennbar¹⁾; bei den zwei übrigen (als Beispiel dient b_2 , Fig. 52) ist sie sogar stärker als bei den Vergleichsschäften (was natürlich auf individuelle Differenzen der Krümmungsfähigkeit zurückzuführen ist), und das Krümmungsmaximum befindet sich an der Grenze der Zonen III und IV, also sehr weit von der Lichtgrenze.

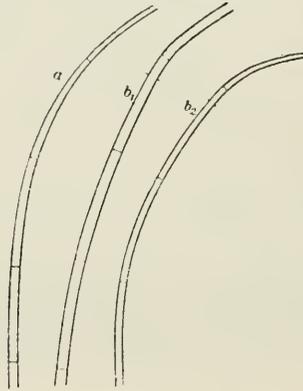


Fig. 52.

(In halber natürlicher Grösse.)

Der obere Theil dreier Schäfte, mit markirten Querzonen von ursprünglich 2 cm Länge.

- a) Der stärker gekrümmte von den zwei Vergleichsschäften.
 b) Zwei von den Versuchsschäften: b_1 der am schwächsten, b_2 der am stärksten gekrümmte.

Nachdem alle Schäfte gezeichnet worden sind, wird der Versuch sofort wiederholt, indem die Schäfte jetzt so orientirt werden, dass die vorhandene Krümmung von der Lichtquelle weggerichtet ist.

Nach weiteren 4 Stunden ist nicht nur die frühere Krümmung vollständig ausgeglichen, sondern die Schäfte sind wieder in äusserlich derselben Weise wie früher lichtwärts gekrümmt, auch die Grübchen hinter den Versuchsschäften sind wieder vorhanden; nur ist der Zuwachs des verdunkelten Untertheils der b diesmal etwas geringer ausgefallen, er beträgt nur 3—4 mm. — Nach Wegschütten der Erde erweist sich der Untertheil der Versuchsschäfte wieder in derselben Ausdehnung wie früher

¹⁾ Man überzeugt sich hiervon beim Anlegen eines Lineals an die einzelnen Zonen der Fig. b_1 .

lichtwärts gekrümmt, nur ist die Krümmung ein wenig schwächer; bei einem der Versuchsschäfte ist sie ebenso stark wie bei den Vergleichsschäften, bei den zwei übrigen dagegen schwächer. (Der Vergleich dieses Resultates mit dem vorigen deutet auf eine schädigende Wirkung des Verschüttens hin.)

Es unterliegt keinem Zweifel, dass bei längerer Exposition, wenn ich den Krümmungsprocess bis zu seinem Abschluss hätte fortschreiten lassen, noch erheblich stärkere und wohl auch ausgedehntere Krümmungen im verdunkelten Theil der Schäfte hätten erzielt werden können. Doch hielt ich das für überflüssig, denn das Ergebniss des angeführten Doppelversuches ist auch so höchst schlagend, umso mehr als die Vergleichsschäfte zeigen, eine wie starke und wie ausgedehnte Krümmung bei der gegebenen Versuchsdauer günstigenfalls erwartet werden darf.

Brodiaea dient als exquisites Beispiel einer ungewöhnlich starken und insbesondere ungewöhnlich schnellen Fortpflanzung des heliotropischen Reizes, dessen Wirkung sich hier in drei Stunden auf eine Strecke von nicht weniger als 5—6½ *cm* ausgebreitet hat; eigentlich ist die Zeit, welche zur Fortpflanzung des Reizes bis zu dieser Entfernung unter die Lichtgrenze erforderlich war, sogar noch geringer, denn von den drei Stunden muss noch die Dauer der latenten Reizung in Abzug gebracht werden; und da diese wohl sicher nicht weniger als ½ Stunde beträgt, so können wir ohne Uebertreibung annehmen, dass der heliotropische Reiz sich hier mit einer Schnelligkeit von wenigstens 2 *cm* pro Stunde fortpflanzt.

§ 60. Der obere Theil junger, noch keine Blütenknospen tragender Sprosse von *Galium purpureum* krümmt sich im Freien ebenfalls in auffallender Weise nach der Sonne¹⁾, wobei die Spitze sich bis zur Horizontalstellung neigen kann. Auch abgeschnittene Sprosse krümmen sich ziemlich schnell heliotropisch, wenn auch nicht so stark wie die unverletzten im Freien.

Eine 1—2 *cm* lange Sprossspitze besteht aus Internodien, welche entweder noch ganz kurz, oder doch jedenfalls kürzer sind als die an ihrer Basis inserirten, noch aufgerichteten Blätter, — diese Internodien sind also

1) Dasselbe ist auch bei verschiedenen andern *Galium*-Species der Fall, wenn gleich nicht in dem Grade wie bei *Galium purpureum*, welches seine grössere Krümmungsfähigkeit wohl hauptsächlich der ungewöhnlichen Dünne seines Stengels verdankt.

Auch bei verschiedenen anderen Freilandpflanzen des Leipziger botanischen Gartens habe ich eine mehr oder weniger auffallende Krümmung der Stengel nach der Sonne beobachtet; so z. B. bei *Ornithogalum pyrenaicum*, *Sanguisorba tenuifolia*, *Agrimonia pilosa*, *Lavandula vera*, *Seseli gracile*. Die letzteren vier Species habe ich auch bezüglich ihrer Verwendbarkeit zu heliotropischen Versuchen geprüft, sie erwiesen sich aber als nicht besonders günstig, da die Sprosse das Abschneiden viel schlechter zu vertragen scheinen, als diejenigen von *Brodiaea* und von *Galium purpureum*.

in der Gipfelknospe verborgen, mehr oder weniger vor Lichtzutritt geschützt, und kommen folglich für uns nicht in Betracht. Darauf folgen die „entwickelten“, dem Licht voll ausgesetzten Internodien; von diesen ist das erste in lebhaftem Wachstum begriffen, das zweite wächst meist auch noch, das dritte aber ist in der Regel schon ausgewachsen; die Dicke beträgt beim ersten ca. $\frac{1}{2}$ mm, beim zweiten fast 1 mm, beim dritten ca. 1 mm. An der Basis jedes Internodiums befindet sich ein kurzes „Knotengelenk“, welches sich durch unbedeutend grössere Dicke und durch blasser grüne Färbung auszeichnet; in diesem Gelenk bleibt die Krümmungsfähigkeit etwas länger erhalten als im übrigen Internodium. Es geschieht z. B. nicht selten, dass sich das Internodium II nur in seinem Basalgelenk heliotropisch krümmt, während es in seiner ganzen übrigen Ausdehnung schon ausgewachsen und erstarrt ist; dieser ganze obere Theil kann sich also an der Krümmung nicht mehr betheiligen und wird nur durch die Krümmung des Gelenks passiv lichtwärts geneigt. Bei andauernder Exposition kann es vorkommen, dass auch das Basalgelenk des Internodium III sich ein wenig krümmt.

Versuch 46. *Galium purpureum*.

Morgens werden im Garten sechs junge Sprosse abgeschnitten; trotz des trüben Wetters sind dieselben im oberen Theil mehr oder weniger gekrümmt, aber in verschiedenen Richtungen. Für den Versuch werden sie natürlich so orientirt, dass die vorhandene Krümmung von der Lichtquelle weg gerichtet ist. — Beleuchtung mit ziemlich trübem Tageslicht.

a) Zwei Vergleichssprosse.

b) Vier Versuchssprosse, partiell verschüttet.

Nach $1\frac{1}{2}$ Stunden sind die Sprosse ziemlich vollständig aufgerichtet.

Nach $5\frac{3}{4}$ Stunden:

a) Beide Vergleichssprosse sind mässig lichtwärts gekrümmt, die Krümmung umfasst nur das Internodium II resp. einen Theil desselben.

b) Der oberirdische Theil der Versuchssprosse steht nahezu vertical und ist auffallenderweise nicht merklich gekrümmt. Der Gesamttzuwachs des unterirdischen Stengeltheils beträgt $1\frac{1}{2}$ –2 mm. — Beim Wegschütten der Erde neigt sich der Obertheil aller Sprosse in grösserem oder geringerem Grade lichtwärts, und im unterirdischen Stengeltheil kommt eine Krümmung von individuell verschiedenem Charakter zu Stande. Ich werde dieselbe für jeden Spross besonders beschreiben, unter Verweisung auf Fig. 53, welche den oberen Theil (die ersten zwei entwickelten Internodien sammt einem Theil des dritten) aller vier Versuchsstengel darstellt.

Spross 1 (ein 12 mm langer Obertheil des Internodium I beleuchtet gewesen): Der ganze unterirdische Theil vollkommen gerade, nur das 3,5 cm unter der Lichtgrenze befindliche Basalgelenk des Internodium II schwach aber sehr deutlich gekrümmt, so dass dieses Internodium unter einem Winkel von wenigstens 10° geneigt ist.

Spross 2 (ein 8 mm langer Obertheil des Internodium I beleuchtet gewesen): Das 2,5 cm lange Internodium II ist in seiner ganzen Ausdehnung, besonders aber in seiner basalen Hälfte ziemlich stark gekrümmt.

Spross 3 (das ganze Internodium I und der Obertheil des Internodium II, zusammen eine 24 mm lange Strecke, beleuchtet gewesen): Der 1,9 cm lange verdunkelte Untertheil des Internodium II ist nur in seiner Basalregion, hauptsächlich (aber nicht ausschliesslich) im Basalgelenk gekrümmt.

Spross 4 (das Internodium I und die Spitze des Internodium II, zusammen eine 21 mm lange Strecke, beleuchtet gewesen): Der 2,0 cm lange verdunkelte Theil des Internodium II ist in seiner ganzen Ausdehnung schwach aber deutlich gekrümmt.

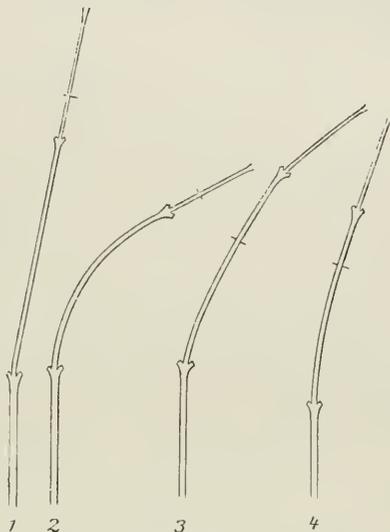


Fig. 53.

Der heliotropische Reiz hat sich also auf eine Entfernung von 1,9 bis 3,5 cm unter die Lichtgrenze hinab fortgepflanzt, bis zur Basis des Internodium II, d. i., wie das Verhalten der Vergleichssprosse lehrt, bis an die Grenze der krümmungsfähigen Region. Die Krümmung im verdunkelten Stengeltheil ist bei drei Sprossen freilich nur schwach, das ist aber natürlich in Anbetracht dessen, dass auch die Vergleichssprosse sich nur mässig gekrümmt haben; der vierte Spross hat sich hingegen sogar stärker gekrümmt als beide Vergleichssprosse. Der verschiedene Grad und Ort der Krümmung bei den vier Versuchssprossen erklärt sich dadurch, dass sich bei ihnen das Internodium II in verschiedener Wachstumsphase befand.

Besondere Beachtung verdient das Verhalten des Versuchssprosses 1, bei dem das Internodium II gerade geblieben und nur dessen Basalgelenk sich gekrümmt hat; dieser Fall wird weiter unten noch näher besprochen werden.

Ein zweiter Versuch, mit zwei Vergleichs- und mit zwei Versuchssprossen, ergab ein noch schlagenderes Resultat als der Versuch 46;

leider ist mir die zu demselben gehörige Zeichnung verloren gegangen ¹⁾.

1) Ausser den verschiedenen besprochenen Stengel- und Blattorganen, welche sämtlich prosheliotropisch sind, wäre es aus verschiedenen Gründen von grossem Interesse gewesen, auch apheliotropische Wurzeln zu untersuchen und sich zu überzeugen, ob auch hier eine lokale heliotropische Reizung sich fortzupflanzen vermag, und insbesondere, ob die Wurzelspitze sich durch bevorzugte oder gar ausschliessliche heliotropische Empfindlichkeit auszeichnet (letzteres hat Darwin (5, 412—414) für *Sinapis alba* zwar behauptet, aber, wie an anderer Stelle gezeigt werden soll, keineswegs bewiesen).

Leider konnte ich keine für meinen Zweck geeigneten apheliotropischen Wurzeln finden. Diejenigen von *Sinapis alba* sind viel zu dünn und zart, als dass man mit ihnen die erforderlichen Versuche in einwurfsfreier Weise ausführen könnte. Die in meiner Verfügung befindlichen Luftwurzeln von *Orchideen* und *Aroideen* wurden mehrere Tage bei einseitiger Beleuchtung gehalten, ohne eine Spur von Apheliotropismus zu zeigen. Am meisten versprochen noch die Wurzeln von *Chlorophytum Sternbergianum* (= *Ilartuegia conosa*); schneidet man die Triebe, welche sich auf den Ausläufern dieser Pflanze bilden, ab, taucht sie mit der Basis in Wasser oder noch besser in Knop'sche Nährlösung und verdunkelt das die Flüssigkeit enthaltende Gefäss, so bilden sich nach 1—2 Wochen die Wurzeln; dieselben sind bis $1\frac{1}{2}$ mm dick, wachsen ziemlich rasch und krümmen sich bei einseitiger Beleuchtung günstigenfalls schon nach einigen Stunden recht stark apheliotropisch. Diese Wurzeln haben aber einen in praktischer Hinsicht sehr wesentlichen Nachtheil, und das ist die Kürze ihrer wachsenden und krümmungsfähigen Region. Dieselbe ist nur 3—4 mm lang; das Wachstumsmaximum befindet sich in der zweiten (selten in der zweiten und dritten) Millimeterzone, die folgende Millimeterzone zeigt nur noch ein kaum merkliches Wachstum und nimmt an der Krümmung fast gar keinen Antheil mehr. Bei Versuchen über den Einfluss der Wurzelspitze auf die heliotropische Krümmung darf man also, zur Vermeidung eines sehr groben Fehlers (nämlich der Verdunkelung der ganzen stark krümmungsfähigen Region), nur eine ganz kurze Spitze, nicht über 1 mm oder höchstens (in bestimmten Fällen) $1\frac{1}{2}$ mm, verdunkeln. Ich versuchte dies durch Aufsetzen ganz kleiner, cylindrischer oder konischer Stanniolkäppchen zu erreichen, aber vergeblich, denn an der ziemlich stumpf konischen Wurzelspitze finden die Stanniolkäppchen keinen Halt und fallen entweder sofort oder doch sehr bald ab; vermeidet man aber das Abfallen der Käppchen dadurch, dass man sie auf die Wurzelspitze mit leichtem Druck aufsetzt, so hat dies regelmässig einen vollkommenen Stillstand des Wachstums zur Folge. Ich habe diese Schwierigkeiten verschiedentlich zu umgehen versucht, aber ohne Erfolg. — Ebenso erfolglos blieb auch der Versuch, die ganze wachsende Region der Wurzel mit Ausnahme einer 1 mm langen Spitze zu verdunkeln; es gelang mir nicht eine zuverlässige Verdunkelung zu erzielen, ohne eine Schädigung der Wurzel herbeizuführen, die sich im Aufhören des Wachstums documentirte.

VIII. Ueber das „Zugwachsthum“.

§ 61. Wenn ein Organ eine solche Lage hat, dass ein Theil desselben als Last an einem bestimmten Hebelarm wirkt, so kann diese Lastwirkung in anderen Theilen des Organs oder in anderen Organen, sowohl in noch wachsenden wie in schon ausgewachsenen, unter Umständen eine gewisse rein mechanische, passive Krümmung hervorrufen. Noch vor nicht sehr langer Zeit pflegte man viele nach abwärts gerichtete Krümmungen ohne weiteres auf Rechnung solcher mechanischer Lastwirkung zu setzen. Seitdem in einer ganzen Reihe von concreten Fällen die Activität der früher für passiv gehaltenen Krümmungen bewiesen worden ist, wird man in dieser Hinsicht grössere Vorsicht walten lassen müssen und eine Krümmung nur dann als durch mechanische Lastwirkung verursacht ansehen dürfen, wenn dies streng experimentell für den gegebenen Fall erwiesen worden ist. Immerhin ist eine (wenn auch gegen die früher herrschende Meinung stark zusammengeschrunpfte) Anzahl von sicher in diese Kategorie gehörigen Fällen bekannt. Jede solche Belastungskrümmung muss sich anfänglich durch einfaches Umkehren des Organs ausgleichen resp. in die entgegengesetzte Krümmung überführen lassen; später aber kann die Krümmung, falls sie sich in einem noch wachsenden Organtheil befindet, durch Wachstum der Zellmembranen fixirt und, mit der Einstellung des Wachsthum, in eine nicht mehr ausgleichbare Krümmung verwandelt werden.

Ganz etwas anderes versteht nun aber Wiesner unter seinem „Zugwachsthum“, wie besonders klar aus Folgendem hervorgeht. Beim Kritisiren der Schlussfolgerung Darwin's, dass die starke Lichtwärtskrümmung des Untertheils der Keimstengel von *Brassica oleracea* auf einer zugeleiteten heliotropischen Reizung beruht, sagt Wiesner (23, 68): „Beachtet man die grosse Biegungsfähigkeit und die geringe Biegungselasticität dieser jungen, zarten Stengelchen, so muss man es für sehr wahrscheinlich halten, dass die durch den Heliotropismus erzeugte Biegung des Organs sich auch auf die nächstbenachbarte Partie des Stengels übertragen wird¹⁾. Aber auch die vorgebogene Last des gekrümmten Theiles wird höchst wahrscheinlich auf den darunterliegenden Stengeltheil einen Einfluss ausüben. Die Biegung, welche Folge der Belastung sein würde, wäre gewiss nur eine geringe. Nun müsste aber diese Last die Schattenseite dehnen und die Lichtseite drücken. Dies aber würde ein ungleichseitiges Wachsthum (Zugwachsthum) her-

¹⁾ Wie schon in der Amerkung auf S. 102 hervorgehoben wurde, ist diese Annahme, die Wiesner bald darauf (l. c., 73) schon als positive Behauptung ausspricht, mir nicht verständlich; denn aus den folgenden Worten des Citats geht hervor, dass W. hier nicht eine mechanische Lastwirkung im Sinne hat, und eine Reizübertragung meint er erst recht nicht; welche Ursache „die Uebertragung der Biegung auf eine nächstbenachbarte Partie des Stengels“ haben soll, bleibt hiernach räthselhaft.

vorrufen, welches in diesem Falle zu einer der heliotropischen Krümmung gleichsinnigen Biegung des Stengels führen müsste.“ Durch eben diesen vorausgesetzten Einfluss von Dehnung und Druck auf das Wachstum des Untertheiles des Keimstengels erklärt Wiesner die starke Krümmung desselben.

Man ersieht aus diesem Citat, dass Wiesner der Last der zuerst sich krümmenden Spitze des Keimlings zwei principiell ganz verschiedene Wirkungen zuschreibt: erstens eine rein mechanische Wirkung, welche dem statischen Moment proportional und folglich, wie Wiesner selber zugiebt, unbedeutend ist; zweitens eine sehr bedeutende Wirkung, die in einer indirecten Beeinflussung des Wachstums des Untertheils des Keimstengels besteht und folglich den Character einer Reizwirkung hat (im allgemein-gebräuchlichen, nicht im Wiesner'schen Sinne des Wortes). Diese letztere Erscheinung ist es nun, welche Wiesner hinfort als „Zugwachstum“ bezeichnet; dass dieselbe eine Reizerscheinung ist, giebt Wiesner selber indirect zu, indem er wiederholt von „Inducirung“ des „Zugwachstums“ redet. Ein solcher Einfluss der gekrümmten Spitze, wie ihn Wiesner annimmt, setzt offenbar voraus, dass die Dehnung eines wachsenden Organs, ausser ihrer mechanisch verlängernden Wirkung, noch eine erhebliche Beschleunigung seines Wachstums zur Folge hat, und dass ebenso die Compression in der Längsrichtung, wieder abgesehen von ihrer mechanischen Wirkung, das Wachstum des Organs verlangsamt; diese unentbehrliche Voraussetzung wird von Wiesner freilich weder ausgesprochen, noch auch irgendwie auf ihre Richtigkeit geprüft.

Wiesner's Annahme stützt sich auf folgenden Versuch. Keimlinge von *Lepidium sativum* rotirten am Klinostaten in verticaler Ebene, bei einseitiger Beleuchtung und der für heliotropische Krümmung optimalen Lichtintensität; andere Keimlinge der gleichen Aussaat standen caeteris paribus aufrecht. Das Resultat sei mit des Autors eigenen Worten angeführt (21, 57):

„Vergleicht man die am Rotationsapparat befindlich gewesenen Keimlinge mit denen, welche gerade aufgestellt waren, so sieht man sehr deutlich, dass die ersteren, wenn sie nicht allzu jung zum Versuch genommen wurden, im unteren Theile völlig vertical stehen, der obere Theil im scharfen Bogen der Lichtquelle zugeneigt ist; ferner dass die letzteren, wenn sie im Beginne des Versuches nicht schon zu alt waren, bis auf den Grund gegen die Lichtquelle hin concav gekrümmt sind. . . . Offenbar ist diese untere Krümmung gar keine heliotropische, sondern kommt durch die continuirliche Belastung, mit der das heliotropisch vorgebeugte Stengelende auf das untere Stengelende wirkt, zu Stande, ist aber gleich der heliotropischen Krümmung eine Wachstumserscheinung, welche durch den Zug, der auf die Schattenseite und durch den Druck, der auf die Lichtseite des Stengels ausgeübt wird, inducirt wird. Es ist selbstverständlich, dass an den

rotirenden Keimlingen diese einseitige Zug- und Druckwirkung durch das heliotropisch vorgeneigte Ende des Stengels auf das untere Ende gar nicht ausgeübt werden kann, da jeder einseitige Zug bei der um 180° veränderten Stellung in einseitigen Druck umgewandelt wird. . . . Diese mit der Kresse angestellten Versuche lehren mithin noch weiter: dass die jüngsten Stengeltheile stärker heliotropisch sind, als die älteren noch wachsenden, und dass die ältesten noch wachsenden Theile der Keimstengel gar nicht mehr heliotropisch sind, wohl aber durch einseitig wirkenden Zug scheinbar heliotropische, übrigens auf Wachstum beruhende Krümmungen annehmen.“

Weiter (S. 57): „Keimlinge der Erbse zeigen bei einseitiger Beleuchtung ein anderes Verhalten: hier bleiben die unteren Theile vertical, ob sie ruhig stehen, oder ob sie durch Rotation um eine horizontale Achse der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen sind. Aehnlich so verhält sich auch die Wicke. Bei beiden Pflanzen erlöschen Heliotropismus und Wachsthumfähigkeit des Stengels auf einmal; Zug- und geotropische Krümmungen können in diesen Stengeltheilen nach Erlöschen des Heliotropismus somit nicht stattfinden. . . . Die Keimstengel, und wohl alle positiv heliotropischen und dabei negativ geotropischen Organe verhalten sich entweder so wie das hypocotyle Stengelglied der Kresse oder wie die Keimstengel der Erbse.“

In seinem „Bewegungsvermögen“ (23, 70—72) beruft sich Wiesner auf den oben citirten Versuch mit *Lepidium* und fügt hinzu, dass er das gleiche Resultat auch mit Keimlingen von *Brassica oleracea* erhalten hat. Hier drückt er sich jedoch merkwürdig unbestimmt aus; er sagt (l. c., 72): „Ich bemerke noch, . . . dass die Kohlkeimlinge kein anderes Verhalten als die ebenerwähnten Kressekeimlinge zeigten, wenn sie um horizontale Achse bei einseitigem Lichte rotirten. . . . Hatten die Stengelchen eine Höhe von 1—1,5 cm, so krümmten sie sich bei der Rotation bis auf den Grund oder bis zu $\frac{2}{3}$ hinab; waren sie 2—4 cm hoch, so krümmte sich der obere Theil bis zur Hälfte oder bis zu einem Drittel.“ Ob gleich alte, nicht rotirende Keimlinge sich in wesentlich grösserer Ausdehnung krümmten, davon sagt Wiesner kein einziges Wort, und doch könnte eben nur ein solches Plus von Krümmung bei den nicht rotirenden Keimlingen als auf „Zugwachstum“ beruhend in Anspruch genommen werden; ich habe Grund daran zu zweifeln, ob das der Fall sein konnte, denn da im Hypocotyl von *Brassica* die wachsende Region im Allgemeinen ca. 2 cm lang ist, so kann sich bei bis zu 4 cm hohen Keimlingen eben nur der obere Theil überhaupt krümmen, einerlei ob dieselben rotiren oder aufrecht stehen. So erscheint also die Beweiskraft von Wiesner's Versuch mit *Brassica* schon a priori recht zweifelhaft, und dasselbe gilt für seine Versuche mit anderen Keimlingen, worüber er nur soviel sagt (l. c., 72): „Aehnliche Versuche habe ich noch mit zahlreichen Keim-

lingen angestellt, wobei ich stets mit den schon angeführten übereinstimmende Ergebnisse erhielt.“ Dass die Keimlinge der Erbse, der Wicke und anscheinend noch verschiedene andere Organe sich nach seinen eigenen Untersuchungen anders verhalten (vgl. das Citat auf S. 143), das übergeht Wiesner an dieser Stelle und überhaupt in diesem Buche ganz mit Schweigen.

Endlich erwähnt Wiesner auch noch des Cotyledo von *Phalaris canariensis* (23, 74): „Die Rotationsversuche ergaben das gleiche Resultat wie die Dicotylenkeimlinge. Der Unterschied zwischen der Krümmung der ruhend und der rotirend dem Lichte ausgesetzten ist aber nicht so erheblich wie bei den Dicotylenkeimlingen, weil die heliotropisch vorgeneigte Stengelspitze durch die Cotylen stark belastet wird und mithin ein viel stärkeres Zugwachsthum eintreten muss, als dies bei *Phalaris*-Sämlingen möglich ist, deren vorgeneigte Enden ja geradezu in eine Spitze auslaufen.“ Also auch bei *Phalaris* soll Zugwachsthum stattfinden, obgleich hier das Resultat ein vom Wiesner'schen Standpunkt zum mindesten nicht ganz befriedigendes gewesen zu sein scheint.

Das ist buchstäblich alles, worauf Wiesner seine Zugwachsthumstheorie stützt. Im Grunde genommen ist nur der Versuch mit *Lepidium* so beschrieben, dass bei einem aufmerksamen Leser keine wesentlichen Zweifel erweckt werden. In Anbetracht dessen muss gesagt werden, dass das ganze „Zugwachsthum“ auf ziemlich schwachen Füßen steht. Wiesner aber geht damit wie mit einer zweifellos constatirten Thatsache um und erklärt durch dasselbe, unter Zuhilfenahme verschiedener anderer Annahmen, eine Reihe von Erscheinungen ohne weitere Prüfung; dabei lässt er einmal das Zugwachsthum den Geotropismus, dann wieder in demselben Organ den Geotropismus das Zugwachsthum überwinden, ja schliesslich soll das Zugwachsthum sogar eine Aufwärtskrümmung bewirken können (bei den nutirenden Sprossspitzen von *Ampelopsis*; 23, 137).

Die Existenz einer derartigen und dabei so starken Beeinflussung des Wachsthums durch Zug, wie sie Wiesner's „Zugwachsthum“ erfordern würde, ist nun schon a priori höchst unwahrscheinlich und mit verschiedenen Thatsachen nicht gut vereinbar; irgendwelche Anhaltspunkte für deren Existenz liegen nicht vor. Hingegen ist in neuester Zeit (abgesehen von aus früheren Arbeiten schon zu entnehmenden Andeutungen) durch Hegler (8) gezeigt worden, dass ein Zug allerdings ausser seiner mechanisch dehnenden Wirkung auch noch in anderer, indirecter Weise das Längenwachsthum verschiedener Organe und speciell auch der Keimstengel beeinflusst, aber im gerade entgegengesetzten Sinne als das Wiesner'sche „Zugwachsthum“ verlangt, nämlich im Sinne einer Hemmung; bei empfindlichen Objecten genügt schon ein ganz geringer Zug, der noch lange keine physikalisch messbare Dehnung zur Folge hat, um in den ersten Stunden eine geradezu colossale Hemmung des Längenwachsthums hervorzurufen (8, 389—390).

Trotz all ihrer Unwahrscheinlichkeit kann immerhin die Wiesner'sche Zugwachstumstheorie (welcher übrigens, soweit mir bekannt, bisher noch von Niemanden direct widersprochen worden ist) nicht ohne Weiteres als widerlegt gelten, und ich musste mit derselben rechnen, denn falls thatsächlich „Zugwachstum“ nicht ausgeschlossen ist, so würde das die Beweiskraft eines grossen Theiles meiner in den vorausgehenden Kapiteln angeführten Versuche zu Gunsten einer Fortpflanzung des heliotropischen Reizes in Frage stellen. Ich habe daher auf diesen Punkt von Anfang an mein ganz besonderes Augenmerk gerichtet und mit meinen Hauptobjecten eine Reihe von Versuchen ausgeführt, an der Hand welcher ich in den folgenden Paragraphen zeigen werde: erstens, dass die von mir bisher als heliotropische behandelten Krümmungen thatsächlich auf Heliotropismus und nicht auf „Zugwachstum“ beruhen, und zweitens, dass ein „Zugwachstum“ überhaupt nicht existirt. Mancher Leser wird vielleicht geneigt sein, die eingehendere Widerlegung einer ohnehin nicht lebensfähigen Hypothese, an die vielleicht Niemand ausser ihrem Autor glaubt, für eine überflüssige Raumverschwendung zu halten; doch abgesehen von der Nothwendigkeit, die möglichen Zweifel an der Richtigkeit meiner Schlussfolgerungen zu beseitigen, halte ich es für nicht minder verdienstlich, eine von den unbegründeten Behauptungen, die oft so lange in der Wissenschaft fortspuken und Verwirrung anrichten, rechtzeitig aus der Welt zu schaffen, als neue Thatsachen festzustellen. Ich werde mich aber möglichst kurz zu fassen suchen.

§ 62. Dass bei den Keimlingen der Heliotropismus an der Lichtwärtskrümmung des Untertheils zum mindesten mitbetheiligt sein muss, bedarf keines besonderen Beweises mehr, seitdem sich gezeigt hat, dass, entgegen der Behauptung Darwin's, der Untertheil derselben auch dann sich krümmt, wenn die Spitze vollkommen verdunkelt ist, wenn sie also gerade bleibt und einen einseitigen Zug auf den Untertheil nicht ausübt. Das gilt für alle von mir untersuchten Keimlinge mit Ausnahme der *Paniceen*, bei denen sich ja das Hypocotyl nur dann krümmt, wenn der Cotyledo heliotropisch gereizt wird; aber wir haben gesehen, dass bei älteren *Paniceen*-Keimlingen der Cotyledo selbst an der Krümmung keinen Antheil nimmt, — also sind auch hier die Bedingungen für „Zugwachstum“ wenigstens anfänglich nicht gegeben und die Krümmung des Hypocotyls muss eine heliotropische sein. — Ferner verweise ich noch auf die Versuche, in denen Spitze und Untertheil der Keimlinge von entgegengesetzten Seiten beleuchtet wurden und sich anfänglich in entgegengesetzten Richtungen krümmten (§ 23, Versuch 14 mit *Avena sativa*, und § 46, Versuch 34 mit *Brassica Napus*); hier waren die Bedingungen für das „Zugwachstum“ freilich gegeben, aber unter dessen Einfluss hätte sich der Untertheil der Keimlinge gerade in der entgegengesetzten Richtung krümmen müssen als es thatsächlich der Fall war.

In allen diesen Fällen wäre es aber denkbar, dass der Heliotropismus nur den ersten Anfang der Krümmung verursacht; wenn der Untertheil sich

ein wenig gekrümmt hat und die Spitze passiv in eine geneigte Lage gelangt ist, könnte das „Zugwachsthum“ beginnen und von nun an die alleinige Ursache der fortschreitenden Krümmung des Untertheils darstellen. Dass diese Voraussetzung nicht zutrifft, zeigen die folgenden Versuche.

Cotyledonen von *Avena sativa* würden in enge Glasröhrchen eingeschlossen und einseitig beleuchtet; während des Versuches war eine Krümmung mechanisch verhindert, also auch kein „Zugwachsthum“ möglich; trotzdem krümmten sich die Cotyledonen unmittelbar nach der Befreiung aus den Glasröhrchen in einer langen Strecke. In vier solchen Versuchen wurden neun Cotyledonen beobachtet; zwei derselben sind in Fig. 54 abgebildet. — Mit Dicotylenkeimlingen und mit Organen entwickelter Pflanzen ist ein solcher Versuch natürlich nicht ausführbar; doch kann ich mich hier auf eine ganze Reihe principiell analoger Beobachtungen berufen. Ich meine alle diejenigen Fälle, in denen, bei Versuchen über Fortpflanzung des heliotropischen Reizes, der mit Erde verschüttete Untertheil der Organe mechanisch an der Ausführung der angestrebten Krümmung verhindert war; selbst dann, wenn der oberirdische Theil sich lichtwärts krümmte, konnte er hier keinen wirksamen einseitigen Zug auf den Untertheil ausüben, und die nach Beseitigung des Hindernisses sich realisirende Krümmung des letzteren muss eine heliotropische sein; besonders instructiv sind solche Fälle, wie die in Versuch 38 (Sämlingsblätter von *Allium Cepa*, § 52) und Versuch 46 (Stengel von *Galium purpureum*, § 60) beschriebenen, wo der oberirdische Theil der Organe gerade und aufrecht blieb.

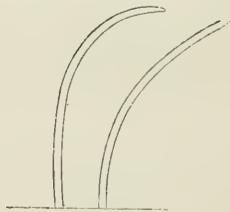


Fig. 54.

Zwei Keimlinge von *Avena sativa*, die, in enge Glasröhrchen eingeschlossen, $7\frac{3}{4}$ Stunden lang einseitig beleuchtet wurden.

Ein anderes Verfahren besteht darin, horizontal gerichtete Keimlinge einseitiger Beleuchtung auszusetzen. Alsdann wirkt sowohl die mechanische Last der sich krümmenden Spitze, als auch das eventuell durch dieselbe inducirte „Zugwachsthum“ in einer auf die Ebene der heliotropischen Krümmung senkrechten Richtung, und beide können folglich auf den Gang der heliotropischen Krümmung keinen Einfluss haben. Solche Versuche habe ich mit den folgenden Keimlingen ausgeführt: *Avena sativa*, *Phalaris canariensis*, *Agrostemma Githago*. Stets erwies sich der Verlauf der Krümmung bei den horizontalgelegten Keimlingen vollkommen normal: der allmähliche Uebergang der Krümmung in den Untertheil, die Geradestreckung des Obertheils und die Verstärkung seiner Neigung zum Licht, alles das

fand in ganz der nämlichen Weise statt wie bei den aufrechtstehenden Vergleichskeimlingen. — Wie ich später gewahr wurde, ist ein solcher Versuch (mit *Phalaris*) schon von Darwin (5, 401), und zwar mit im wesentlichen gleicher Fragestellung und mit gleichem Resultat, ausgeführt worden; auffallenderweise wurde dieser Versuch, welcher die von Wiesner geübte Kritik, wenigstens soweit es sich um Darwin's Versuche mit *Phalaris* handelt, im voraus fast ganz gegenstandslos macht, von Wiesner völlig ignoriert.

§ 63. Wenn somit die heliotropische Krümmung auch ohne „Zugwachsthum“ ihren normalen Verlauf nimmt, so kann es sich nur noch fragen, ob nicht vielleicht die Betheiligung des letzteren die Krümmung merklich verstärkt oder eine merkliche Verlängerung der sich krümmenden Region zur Folge hat. Ich werde zeigen, dass auch dies nicht der Fall ist.

Zunächst liess ich Keimlinge von *Avena sativa* und *Brassica Napus* sich unter Wasser heliotropisch krümmen. Zwei Töpfe mit möglichst gleichen Keimlingen wurden auf den Boden hoher cylindrischer Glasgefässe hinabgelassen; in das eine Gefäss wurde soviel Wasser gegossen, dass es nur bis zur Basis der Keimlinge reichte (Vergleichskeimlinge), in das andere soviel, dass sich die Keimlinge ganz unter Wasser befanden (Versuchskeimlinge). Wenn nun die Lastwirkung der sich krümmenden Spitze im Untertheil der Keimlinge „Zugwachsthum“ hervorruft, so müsste dieses bei den Vergleichskeimlingen die heliotropische Krümmung verstärken, bei den Versuchskeimlingen hingegen (infolge des Auftriebes) ihr entgegenwirken. Die letzteren müssten sich also weniger stark lichtwärts krümmen als die ersteren, und mit der Zeit müsste sich die Differenz zwischen beiden Gruppen vergrössern, in dem Masse wie mit fortschreitender Krümmung das statische Moment des vorgeneigten Obertheils zunimmt. Das Resultat war, dass sich die Versuchskeimlinge in einem Versuch (*Avena*) ein klein wenig schwächer, in zwei Versuchen (*Avena* und *Brassica*) deutlich stärker, und endlich in einem Versuch (*Avena*) genau in gleichem Grade krümmten, wie die Vergleichskeimlinge; die Länge der gekrümmten Strecke war entweder in beiden Gruppen die gleiche, oder sie war (im Versuch mit *Brassica*) bei den Versuchskeimlingen im Mittel etwas grösser. — Von dem Bestehen eines Auftriebes bei den Versuchskeimlingen überzeugte ich mich nb. am Schluss der Versuche, indem ich die Spitze einiger Keimlinge in verschiedener Ausdehnung (bei *Brassica* u. A. auch die Cotyledonen allein) abschnitt: die abgeschnittenen Theile stiegen sofort an die Oberfläche des Wassers.

Es leuchtet ein, dass bei der Lichtwärtskrümmung gar kein „Zugwachsthum“ betheiligt ist. Aber nicht nur die geringe Last der sich krümmenden Spitze des Keimlings, sondern selbst eine um das vielfache grössere Last vermag die heliotropische Krümmung desselben nicht in merklicher Weise zu beeinflussen.

Ein Satz von Keimlingen von *Avena sativa* wurde so lange einseitig beleuchtet, bis der Obertheil schon eine ansehnliche, aber noch nicht die

definitive Neigung annahm. Nun wurden einigen Keimlingen (den Versuchskeimlingen) auf die Spitze durchsichtige Glaskappen aufgesetzt, während andere (die Vergleichskeimlinge) ohne solche Kappen belassen wurden. Eine Glaskappe wog durchschnittlich 37 *mgr* und die in ihr eingeschlossene Keimlingsspitze 8 *mgr*, — also wurde das statische Moment der Spitze durch das Aufsetzen der Kappe auf das 5½fache gesteigert. Dass die Kappen relativ schwer waren, konnte man daraus ersehen, dass die mit ihnen versehenen Keimlinge bei der leisesten Erschütterung des Topfes stark hin- und herschwankten. — Die Exposition wurde nach dieser Vorbereitung noch einige Stunden fortgesetzt, und von Zeit zu Zeit wurden die Keimlinge beider Gruppen mit einander verglichen.

Solcher Versuche habe ich zwei gemacht, den einen mit 2—3 *cm* hohen, den anderen mit 5—6 *cm* hohen Keimlingen; zusammen wurden 12 Vergleichs- und 12 Versuchskeimlinge mit einander verglichen. In beiden Versuchen konnte nicht der geringste Unterschied zwischen beiden Gruppen von Keimlingen bemerkt werden: der weitere Verlauf der heliotropischen Krümmung war normal, die Länge des geneigten Obertheils war die gleiche, die individuellen Schwankungen der Neigung hielten sich bei beiden Gruppen in gleichen Grenzen. — Auch ein ähnlicher Versuch mit *Phalaris canariensis* ergab dasselbe Resultat.

Ganz analog diesen sind zwei Versuche mit *Brassica Napus*, die zunächst einen anderen Zweck verfolgten und schon oben (§ 37) besprochen worden sind. In diesen Versuchen wurden die Keimlinge in drei Gruppen *a*, *b*, *c* getheilt: die *a* wurden in ganzer Länge belichtet, bei den *b* wurde die Hypocotylspitze mit einem Stanniolstreif umbunden, bei den *c* wurden überdies Stanniolkappen auf die Cotyledonen aufgesetzt. Die Gruppen *b* und *c* sind mit einander vergleichbar, denn da die heliotropisch besonders empfindliche Hypocotylspitze bei beiden verdunkelt ist, so besteht der Unterschied nur in der ungleichen Belastung der Spitze. Namentlich in einem der Versuche (oben als Vers. 24 aufgeführt) war dieser Unterschied ziemlich bedeutend: eine Stanniolkappe wog im Durchschnitt 30 *mgr*, ein Stanniolstreifen 3,5 *mgr*, und die vom Letzteren umhüllte, 6 *mm* lange Hypocotylspitze mitsamt den Cotyledonen wog 10 *mgr*; folglich war bei den *c* das statische Moment der Spitze mit Stanniol ca. 3¼ mal grösser als bei den *b*, und fast 4½ mal grösser als das statische Moment der Spitze ohne Stanniol. Die relative Schwere der Stanniolkappen war so bedeutend, dass die mit ihnen versehenen Keimlinge bei jeder Erschütterung zitterten, und dass deren Neigung (beim Schluss des Versuches, als die Keimlinge schon stark geneigt und folglich der Hebelarm ziemlich lang war) mechanisch um 5—10° vergrössert war.

Trotzdem hatten die Kappen keinerlei Einfluss auf den Gang der heliotropischen Krümmung und vergrösserten die Neigung der Keimlinge nicht (abgesehen natürlich von der eben erwähnten, rein mechanischen und durch Abnehmen der Kappen rückgängig zu machenden Vergrösserung

derselben). Warum die schliessliche Neigung bei den *c* sogar etwas geringer ausfiel als bei den *b*, das ist in § 37 auseinandergesetzt.

Weiter wurden in zwei Versuchen ebensolche Stanniolkappen auf *Brassica* Keimlinge aufgesetzt, die sich schon in gewissem Grade lichtwärts gekrümmt hatten; Vergleichskeimlinge blieben caeteris paribus ohne Kappen, und beide Gruppen von Keimlingen wurden im Dunkeln der Einwirkung des Geotropismus überlassen. Die geotropische Krümmung erfolgte bei beiden gleich schnell und gleich stark, die schweren Kappen vermochten sie nicht in merklicher Weise aufzuhalten. (Einer von diesen Versuchen ist ebenfalls schon oben beschrieben worden: Vers. 25 (§ 38), Gruppen *a'* und *b'*.)

Hierher gehören endlich auch noch die in § 54 besprochenen Versuche, in denen die Lamina der Blätter von *Tropaeolum minus* durch Bedeckung mit Stanniol verdunkelt wurde, was ohne den geringsten Einfluss auf die heliotropische Krümmung des Blattstiels blieb; die durch das Bedecken mit Stanniol bewirkte Vergrösserung des statischen Moments der Lamina wurde zwar in diesem Falle nicht bestimmt, dürfte aber wohl auch ziemlich bedeutend gewesen sein.

Die Kraft, mit welcher heliotropische und geotropische Krümmungen ausgeführt werden, ist, wie die in diesem Paragraph angeführten Versuche übereinstimmend zeigen, so gross, dass der Einfluss einer selbst relativ bedeutenden Belastung, welche der Krümmung entgegenzuwirken oder mitzuwirken strebt, dagegen einfach nicht in Betracht kommt. Falls eine einseitig wirkende Belastung überhaupt im Stande wäre „Zugwachsthum“ hervorzurufen, so hätte dasselbe in den beschriebenen Versuchen unbedingt hervortreten müssen; wenn es aber hier nicht im geringsten hervortrat, wie kann es denn durch die viel geringere Last der sich krümmenden Spitze eines Keimlings hervorgerufen werden?

Wir sind schon jetzt zu dem Schlusse vollkommen berechtigt, dass es überhaupt kein „Zugwachsthum“ und also auch keine auf „Zugwachsthum“ beruhenden pseudo-heliotropischen Krümmungen giebt.

§ 64. Trifft der obige Satz zu, so muss das Ergebniss des in § 61 citirten Wiesner'schen Klinostatenversuchs entweder sich anders erklären lassen, oder es muss unrichtig sein. Ich habe diesen Versuch mit einigen meiner Hauptobjecte wiederholt und bin zu ganz anderen Resultaten gelangt als Wiesner. Der erste in dieser Richtung mit *Avena sativa* gemachte Versuch bildet einen Theil des schon in § 14 unter No. 7 beschriebenen Versuchs; ich führe hier die wesentlichen Punkte desselben an, von denen einige an der genannten Stelle, wo es sich um eine andere Frage handelte, übergangen worden sind; bezüglich der Details der Versuchsanstellung verweise ich auf Versuch 7.

20 etiolirte, 1,6–2,7 cm hohe Keimlinge von *Avena sativa*, auf denen von der Spitze aus $4\frac{1}{2}$ mm lange Zonen markirt sind. 10 Keimlinge rotiren am Klinostaten in verticaler Ebene (II), 10 andere stehen aufrecht (I), in gleicher Entfernung von

der Lichtquelle und auf gleichem Niveau mit dem oberen Rande der Klinostaten-scheibe. Die verschieden hohen Keimlinge sind gleichmässig auf die beiden Gruppen vertheilt.

Nach Verlauf von $1\frac{1}{4}$, 3, 4, $5\frac{1}{4}$ und $7\frac{1}{4}$ Stunden werden diejenigen Zonen der einzelnen Keimlinge notirt, welche die Krümmung bereits umfasst, sowie die Zonen, in denen sich das Krümmungsmaximum befindet.

Die rotirenden und die ruhenden Keimlinge verhalten sich nur darin verschieden, dass die ersteren sich stärker krümmen, und dass die Geradestreckung des Obertheils bei ihnen später beginnt (welch letzterer Unterschied sich übrigens zum Schluss des Versuches vollständig ausgleicht). Dagegen vollzieht sich das allmähige Fortschreiten der Krümmung nach der Basis bei den Keimlingen beider Gruppen in gleicher Weise und gleichem Tempo. Bei Schluss des Versuches (nach $7\frac{1}{4}$ Stunden) sind alle Keimlinge ohne Ausnahme bis an die Basis hinab gekrümmt; hier befindet sich auch das Krümmungsmaximum, nur bei einzelnen Keimlingen (aus beiden Gruppen) liegt es einige *mm* höher. Vgl. Fig. 55, *I a* und *II a*.

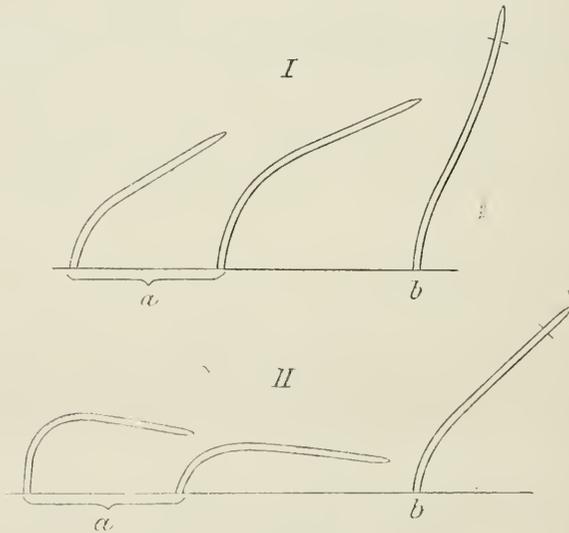


Fig. 55.

Heliotropische Krümmung von Keimlingen von *Avena sativa*, nach $7\frac{1}{4}$ stündiger Exposition.

I, *a*: Aufrecht stehende Keimlinge.

II, *a*: Am Klinostaten um horizontale Achse rotirende Keimlinge.

Noch in drei weiteren Versuchen, die in erster Linie andere Zwecke verfolgten, hatte ich Gelegenheit in gleicher Weise rotirende und aufrecht stehende Keimlinge von *Avena sativa* mit einander zu vergleichen; dieselben waren zum Theil bedeutend älter als in dem eben angeführten Versuch. Es geschah nicht ein einziges Mal, dass, entsprechend den Angaben Wiesner's, die nicht rotirenden Keimlinge sich in grösserer Ausdehnung krümmten, als die rotirenden; im Gegentheil, die Krümmung umfasste stets bei beiden Gruppen die genau gleiche Anzahl von Zonen.

In der nämlichen Weise führte ich ferner drei Versuche mit Keimlingen von *Brassica Napus* und einen Versuch mit denen von *Agrostemma*

Githago aus. Auch hier wurde in allen Fällen das gleiche Resultat erhalten: der Untertheil des Hypocotyls krümmte sich bei den Keimlingen beider Gruppen gleichzeitig (oder allenfalls waren es die rotirenden Keimlinge, welche in dieser Hinsicht den aufrecht stehenden ein klein wenig vorauseilten), und schliesslich umfasste die Krümmung bei allen Keimlingen eine im Mittel gleichlange Strecke, nämlich die ganze wachsende Region. Zur Illustration führe ich die zu einem solchen Versuch gehörige Fig. 56 an. — Dasselbe fand ich endlich auch in zwei Versuchen mit *Vicia sativa*, bezüglich deren auch Wiesner früher angab (21, 57), dass auch bei Rotation am Klinostaten die ganze wachsende Region des Keimstengels sich heliotropisch krümmt.

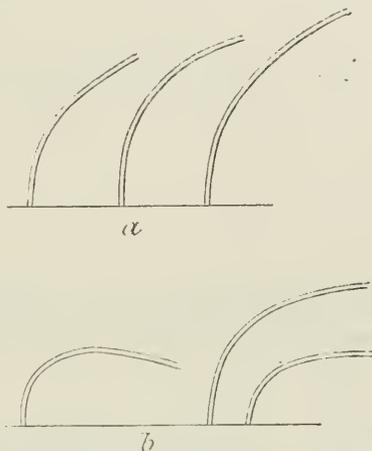


Fig. 56.

Heliotropische Krümmung der Hypocotyle von *Brassica Napus*, nach 8 stündiger Exposition.

a) Aufrecht stehende Keimlinge.

b) Am Klinostaten um horizontale Achse rotirende Keimlinge.

So geht also auch die Grundlage selbst, auf der Wiesner seine Zugwachstumstheorie aufgebaut hat, verloren. Man könnte allenfalls einwenden, dass ich mit anderen Species experimentirt habe, als Wiesner; aber von ihnen entspricht *Avena* vollkommen *Phalaris*, und *Brassica Napus* — *Brassica oleracea*; beide Paare von Objecten haben untereinander ganz gleiche heliotropische Eigenschaften, und der Unterschied besteht nur darin, dass die von mir gewählten sich gleichmässiger verhalten oder aus praktischen Gründen bequemer zu verwenden sind; es liegt nicht der geringste Grund zur Annahme vor, dass eben nur am Klinostaten die ersteren Species sich anders verhalten sollten als die letzteren. Was endlich *Lepidium sativum* anbetrifft, so verhält sich auch dieses Object in heliotropischer Hinsicht ebenso wie *Brassica Napus*; es hat aber den Nachtheil, dass die Keimlinge (wenigstens diejenigen, welche ich in vier Versuchen geprüft habe) nur so lange zu Versuchen brauchbar sind, als sie die Höhe von ca. 2 cm noch

nicht überschritten haben; später wird ihre krümmungsfähige Region sehr kurz. Die schnelle Abnahme der Länge der krümmungsfähigen Region mit dem Alter mag wohl auch eine der Fehlerquellen in Wiesner's Versuchen mit *Lepidium* gewesen sein: ein nur wenig grösseres Alter der rotirenden Keimlinge könnte hier schon die Ursache werden, dass dieselben sich in geringerer Ausdehnung krümmen als die aufrecht stehenden Keimlinge. Eine zweite Fehlerquelle könnten die individuellen Differenzen bilden, die bei geringer Anzahl von Keimlingen nicht in genügendem Grade ausgeglichen gewesen sein mögen (soweit man nach Wiesner's Beschreibung seiner Versuche vermuthen kann, enthielten die von ihm verglichenen Gruppen nicht mehr als je vier Keimlinge). Sicher zu sagen, worin die Fehlerquelle bestanden hat, ist nicht möglich, da Wiesner keine Details angiebt: die Zahl der Keimlinge, ihre Höhe, die Versuchsdauer etc., — alles das bleibt unbekannt. Jedenfalls ist es aber kaum zu bezweifeln, dass der Unterschied, den Wiesner bei *Lepidium* gefunden hat, nur ein zufälliger war.

IX. Ueber die Beziehungen zwischen Wachstumsintensität, Krümmungsfähigkeit, Reizbarkeit und Empfindlichkeit.

§ 65. Ist die ganze wachsende Region krümmungsfähig? Diese Frage ist von Sachs für geotropische Stengelorgane, von H. Müller für die Mehrzahl der heliotropischen Organe¹⁾ auf Grund ihrer Untersuchungen ausdrücklich bejaht worden; Sachs sagt (15, 324): „*An der Aufwärtskrümmung betheiligen sich alle im Wachsen begriffenen Theile eines horizontal oder schief gelegenen Stengels*“, und H. Müller sagt (11, 5): „*An der heliotropischen Krümmung betheiligen sich bei genügender Dauer des Versuches sämtliche im Stadium der Streckung*

¹⁾ Anders verhält es sich nach H. Müller (11, 11) bei einigen apheliotropischen Stengelorganen (wenigstens einem Theil derselben dürfte, wie ich vermthe, wohl eher Diaheliotropismus zukommen) und bei den Ranken der *Ampelideen*: hier soll die Krümmung nur im unteren, langsamer wachsenden Theil der wachsenden Region ausgeführt werden. Diese Fälle, über die der Autor fast gar keine näheren Angaben macht und die auch bisher immer noch sehr ungenügend bekannt geblieben sind, halte ich für einer erneuten eingehenderen Untersuchung bedürftig; wenn es sich bestätigt, dass sich hier nur der untere Theil der wachsenden Region krümmt, so wäre es von grossem Interesse festzustellen, woran das liegt, und ob hier vielleicht weitere Fälle lokalisirter heliotropischer Empfindlichkeit, ohne Möglichkeit einer Fortpflanzung des Reizes in aeropetaler Richtung, vorliegen; mit einer Abtrennung dieser Fälle von den Erscheinungen des „eigentlichen negativen Heliotropismus“, wie H. Müller thut, ist die Sache jedenfalls weder erschöpft, noch ihrer Aufklärung näher gerückt.

befindliche Zonen.“ H. Müller führt als Beispiel einen Versuch mit dem Stengel von *Valeriana officinalis* an; andere Belege zur Bekräftigung der ausgesprochenen Thesen werden nicht angeführt, da beide citirten Arbeiten nur lakonische vorläufige Mittheilungen sind, während die in Aussicht gestellten ausführlichen Arbeiten, zum grossen Schaden der Wissenschaft, von den Autoren überhaupt nicht publicirt worden sind.

Eine ganz andere Meinung spricht Wiesner aus. Er sagt (23, 45): „*Nicht jede wachsthumsfähige Zone eines Organs ist auch heliotropisch . . . Nehme ich einen positiv heliotropisch krümmungsfähigen Stengel her, so kann ich mich leicht davon überzeugen, dass sein jüngster Theil, die Spitze, dem Lichte gegenüber noch nicht reagirt. Erst in einem tieferen, schon stärker in die Länge wachsenden Theile ist positiver Heliotropismus möglich.*“ — Und an einer anderen Stelle heisst es (23, 96): „*Häufig ist die Reactionsfähigkeit der Organe gegen Licht und Schwere je nach dem Alter verschieden. So ist die Stengelspitze des Hypocotyls vieler Keimlinge (z. B. der Kresse) weder heliotropisch noch geotropisch. Die tiefer liegende, etwas ältere Stengelzone ist im günstigen Licht nur wenig (negativ) geotropisch, hingegen stark positiv heliotropisch, eine tiefer liegende, noch ältere Zone hingegen noch deutlich geotropisch aber gar nicht mehr heliotropisch.*“

Aus welchem Grunde Wiesner den Heliotropismus des Untertheils der Keimstengel läugnet, haben wir bereits gesehen (§ 61), doch sahen wir auch schon, dass dieser einzige Grund in Wirklichkeit nicht besteht. Die Behauptung hingegen, dass die Spitze der Keimlinge und Stengel des Heliotropismus und Geotropismus entbehrt, ist ganz neu, und da sie zu den oben angeführten und wohl ziemlich allgemein acceptirten Ergebnissen von Sachs und H. Müller in directem Widerspruch steht, so wäre es jedenfalls erwünscht zu erfahren, worauf sie sich eigentlich stützt. Vergeblich suchen wir aber in Wiesner's Arbeiten nach Beweisen für seine Ansicht oder auch nur nach einer Andeutung, dass irgendwelche Versuche in dieser Richtung überhaupt ausgeführt worden sind, — wir finden nur die einfache kategorische Behauptung. Was die Stengelspitze anbetrifft, so könnte Wiesner Recht haben, wenn er denjenigen Theil meinte, welcher sich noch in embryonalem Zustande befindet und in der Gipfelknospe verborgen ist; dieser Theil kann natürlich keinen Heliotropismus aufweisen, schon deshalb, weil das Licht keinen Zutritt zu ihm hat. Dass aber Wiesner nicht die embryonale Region, sondern die Spitze der in Streckung befindlichen Region im Auge hat, welche dem Licht bereits ausgesetzt ist, geht aus einer Stelle in einer anderen seiner Arbeiten hervor (22, 63); hier behauptet er nämlich, dass bei zahlreichen nutirenden Blüthenschäften die am stärksten in die Länge wachsende Gipfelzone weich und spannungslos ist, und dass erst eine tiefer gelegene, schon ältere Region „schon“ geotropisch und heliotropisch ist.

Da es unzweifelhaft eine Frage von grosser Wichtigkeit ist, ob die heliotropisch krümmungsfähige Region mit der in Streckung befindlichen

Region zusammenfällt oder nur einen Theil der letzteren ausmacht, so wird es nicht überflüssig sein, gegenüber der widersprechenden Behauptung Wiesner's zu zeigen, dass die Angabe H. Müller's zutreffend ist. Obgleich diese Frage nicht zum Programm meiner Arbeit gehörte, verfüge ich doch über eine grosse Zahl von Beobachtungen, welche es gestatten, dieselbe wenigstens für die proheliotropischen Stengel- und Blattorgane zu entscheiden.

In sehr zahlreichen Versuchen mit den eingehender untersuchten Keimlingen (*Avena sativa*, *Phalaris canariensis*, verschiedene *Paniccae*, *Brassica Napus*, *Agrostemma Githago*, *Vicia sativa*, *Tropaeolum minus*), ferner auch in einigen Versuchen mit anderen Keimlingen, sowie mit den Blättern von *Allium Cepa* und den Blattstielen von *Tropaeolum minus*, wurden die untersuchten Organe mittels Tuschmarken in Querzonen von mehreren *mm* Länge getheilt, darauf einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, und nach Abschluss des heliotropischen Versuchs wurde, entweder unmittelbar oder erst nach einiger Zeit, der Zuwachs der einzelnen Zonen gemessen. In allen solchen Versuchen, wofern dieselben nicht allzu kurz dauerten, fand ich, dass die heliotropische Krümmung in basipetaler Richtung alle diejenigen Zonen umfasste, welche noch einen messbaren Zuwachs erkennen liessen; von dieser Regel ist mir nicht ein einziger Ausnahmefall vorgekommen. Es giebt ausserdem noch ein zweites Kriterium: wenn die heliotropische Krümmung bereits bis an die äusserste Basis der wachsenden Region gerückt ist, und die Exposition hierauf noch längere Zeit fortdauert, so kommt es bei Organen mit acropetaler Vertheilung der Wachstumsintensität häufig vor, dass diese äusserste Basis inzwischen ihr Wachsthum einstellt, und alsdann bleibt hier die Krümmung fixirt und wird bei nachfolgender geotropischer Aufrichtung des Organs nicht ausgeglichen. Diese Erscheinung, welche ebenfalls einen Beweis für das Zusammenfallen der unteren Grenze der wachsenden und der krümmungsfähigen Region liefert, wurde bei den Keimlingen der *Panicceen* und vieler Dicotylen sowie bei den Organen vieler entwickelten Pflanzen oft genug beobachtet; Beispiele sind in den vorausgehenden Kapiteln mehrfach namhaft gemacht. — Ich füge hinzu, dass meine, freilich weniger zahlreichen geotropischen Versuche auch dasselbe Resultat ergaben.

Was nun ferner die obere Grenze der heliotropischen Krümmungsfähigkeit anbetrifft, so haben wir bereits früher gesehen, dass bei allen Keimlingen ohne Ausnahme die Spitze sich am frühesten krümmt, ja dass bei der Mehrzahl derselben eine kurze Spitzenregion des heliotropischen Organs sogar heliotropisch empfindlicher ist als dessen übriger Theil. Bei Keimlingen kann also gar keine Rede davon sein, dass die heliotropische Krümmungsfähigkeit erst eine gewisse Strecke unterhalb der Spitze beginnen sollte; das Gleiche gilt nb. auch für den Geotropismus. Bezüglich vieler entwickelter Stengel kann hingegen wohl ein Zweifel obwalten, denn das erste entwickelte (d. i. nicht in der Gipfelknospe verborgene) Internodium nimmt, solange es noch sehr jung ist, in der That normaler Weise an der heliotropischen

und geotropischen Krümmung nicht activ Theil (solche, leicht zu constatirende Fälle mag vielleicht Wiesner in der ersten Hälfte des oben angeführten Citates im Auge gehabt haben). Dies wird dadureh bedingt, dass das betreffende Internodium weit langsamer wächst und folglich auch viel langsamer sich krümmen kann als das folgende; bevor es noch Zeit gehabt hat, sich merklich zu krümmen, ist es daher schon passiv, durch die Krümmung des folgenden Internodiums, in eine geneigte, für die Krümmung ungünstige Lage oder gar in die Gleichgewichtslage gebracht worden. So bleibt das erste Internodium factisch ungekrümmt; aber es ist offenbar ganz verfehlt daraus zu schliessen, dass es nicht krümmungsfähig ist; von seiner Krümmungsfähigkeit kann man sich vielmehr leicht überzeugen, wenn man es andauernd einseitig beleuchtet, während, zur Vermeidung der passiven Neigung desselben, die tieferliegenden Internodien mechanisch an der Krümmung gehindert sind. Da dieser Punkt, soweit mir wenigstens bekannt, bisher in der Litteratur nicht berücksichtigt worden ist, so sei es erlaubt, zur Bekräftigung des Gesagten einige Versuche anzuführen.

Versuch 47. *Vicia sativa*.

Die Stengel zweier junger Pflanzen werden mittels mehrerer Verbände an Holzstäbchen angebunden und einseitig beleuchtet; der oberste Verband befindet sich unmittelbar unter dem jüngsten Internodium, so dass also nur dieses sich bewegen kann. Die Länge dieses Internodiums beträgt bei Pflanze *I* $4\frac{1}{2}$ mm, bei Pflanze *II* 3 mm. — Beleuchtung mit trübem Taglicht.

Nach 2 Stunden:

Internodium *I* schon merklich gekrümmt, Internodium *II* noch nicht.

Nach $3\frac{1}{2}$ Stunden:

I stärker gekrümmt, *II* merklich gekrümmt.

Nach 7 Stunden:

I unter 65° , *II* unter 45° geneigt.

Der Zuwachs der beiden Internodien während des Versuchs betrug bei *I* nicht über $\frac{3}{4}$ mm, bei *II* nicht über $\frac{1}{2}$ mm.

Versuch 48. *Dahlia variabilis*, *Eccremocarpus scaber*.

Versuchsanstellung wie oben. Länge des ersten Internodiums, das sich allein bewegen kann: bei *Dahlia* 3 mm, bei *Eccremocarpus* 4 mm. Da die Krümmungsfähigkeit des Stengels bei diesen Pflanzen nicht so ausserordentlich ist wie bei *Vicia*, so ist eine entsprechend schwächere Krümmung zu erwarten.

Nach $3\frac{1}{2}$ Stunden ist noch keine Krümmung bemerkbar; nach 7 Stunden aber ist das jüngste Internodium beider Pflanzen schwach aber deutlich (unter $10-20^\circ$) zum Fenster geneigt. Der Zuwachs ist nicht messbar.

Also sind selbst sehr junge und nur erst sehr schwach wachsende Internodien schon zweifellos heliotropisch. Ich füge noch hinzu, dass in einem zweiten ebensolehen Versuch mit *Dahlia*, nach 24 stündiger Exposition, das freie jüngste Internodium, welches am Schluss des Versuchs nur $1\frac{1}{2}$ mm lang war, sich ganz deutlich lichtwärts gekrümmt hat.

Wir sehen also, dass auch die obere Grenze der krümmungsfähigen Region mit der oberen Grenze der in Streckung befindlichen Region zu

sammenfällt. — Man darf nun zwar nicht mit H. Müller sagen, dass an der heliotropischen Krümmung alle in Streckung befindlichen Zonen theilnehmen; in dieser Form ist der Satz nicht unbedingt richtig. Richtig ist aber, dass bei prosheliotropischen Organen die ganze in Streckung begriffene Region heliotropisch krümmungsfähig ist. Ich zweifle nicht, dass dasselbe auch für den Geotropismus gilt.

§ 66. Fällt der Ort der stärksten Krümmung mit dem Ort des intensivsten Wachstums zusammen? Sachs hat bei seiner Beschreibung der apogeotropischen Krümmung der Stengel (15, 325 bis 328) wohl als Erster hervorgehoben, „*dass die Form der Krümmung sich von Beginn des Vorganges bis zu seiner Beendigung immerfort ändert und das Krümmungsmaximum auf Theile übergeht, die vorher noch gar nicht oder nur wenig gekrümmt waren, während vorher stark gekrümmte Theile später gerade werden*“ (l. c. 325). Er hat auch mit der ihm eigenen Klarheit die Ursachen dieser Erscheinung, welche wesentlich in der ungleichmässigen Vertheilung der Wachstumsintensität über den Stengel ihren Grund hat, auseinandergesetzt. Darauf hat H. Müller dasselbe für die heliotropische Krümmung festgestellt; er sagt (11, 7—8): „*Die stärkste Krümmung bleibt nicht an derselben Stelle, sondern rückt allmählig gegen das untere Ende des wachstumsfähigen Stengeltheils vor.*“

Dass dies richtig ist (und zwar nicht blos für Stengel, sondern für prosheliotropische Organe überhaupt) und dass schliesslich das Krümmungsmaximum (bei aeropetaler Wachstumsvertheilung) in die Zone des langsamsten Wachstums rückt, das fällt bei der Beobachtung des Verlaufes der heliotropischen Krümmung geradezu in die Augen, und in den ersten Capiteln dieser Arbeit haben wir zahlreiche Beispiele dafür kennen gelernt. Ich füge noch hinzu, dass die Krümmung um so schärfer wird, je mehr sie sich in der langsamst wachsenden Basalzone concentrirt, da nach Erreichung der Gleichgewichtslage die Neigung des Obertheils (von Oscillationen abgesehen) die gleiche bleibt, die Geradestreckung des Organs aber noch fortschreitet und folglich die gekrümmte Region immer kürzer wird; dasselbe ist auch bei der geotropischen Krümmung der Fall¹⁾.

¹⁾ Es ist sehr bemerkenswerth, dass Schwendener und Krabbe (18, 32—37) eine ganz analoge Erscheinung bei dem Geotortismus und Heliotortismus der Blatt- und Blütenstiele festgestellt haben. Die Torsion beginnt regelmässig in der Gipfelregion des Organs und schreitet allmählig basipetal fort; infolge der fortdauernden Torsion der basalen Zonen wird die Spitze oft sehr beträchtlich übertordirt (entsprechend der geo- und heliotropischen Ueberkrümmung), später wird aber ihre Torsion rückgängig gemacht, so dass die Torsion sich mehr und mehr in einer kurzen Basalzone des Organs concentrirt.

Es ist augenfällig, dass der Verlauf der geotortischen und heliotortischen Torsion vollkommen dem Verlauf der geotropischen und heliotropischen Krümmung entspricht.

In Anbetracht alles dieses ist es vollkommen klar und selbstverständlich, dass die Frage, ob das Krümmungsmaximum mit der Zone des maximalen Wachstums coincidirt oder nicht, keinen Sinn hat, — denn die Coincidenz kann nur eine zeitweilige sein. Trotzdem begegnen wir dieser Frage in der Litteratur wiederholt, und sonderbarerweise unter anderem auch bei H. Müller, auf dessen Autorität hin weiter in verschiedenen Schriften die Behauptung wiederholt wird, dass Krümmungsmaximum und Wachstumsmaximum zusammenfallen (auch ich habe früher diesen weitverbreiteten Irrthum getheilt). H. Müller sagt (11, 5): „*Am empfindlichsten gegen einseitige Beleuchtung sind die stärksten wachsenden Theile der Stengel, während die Krümmungsfähigkeit nach oben und unten abnimmt.*“ Abgesehen von der Vermengung der Begriffe „Empfindlichkeit“ und „Krümmungsfähigkeit“, ist hier die Frage anscheinend ganz richtig gestellt, und der citirte Satz besagt, dass das Maximum der Krümmungsfähigkeit mit dem Maximum der Wachstumsintensität zusammenfällt, was wohl in der Mehrzahl der Fälle zutrifft (vgl. die folgenden Paragraphen); dass aber der Autor in Wirklichkeit nicht das Maximum der Krümmungsfähigkeit, sondern das Maximum der Krümmung meint, ergiebt sich daraus, dass er als Beispiel einen Stengel von *Valeriana officinalis* anführt, in dem nach 5stündiger Beleuchtung das Krümmungsmaximum mit dem Wachstumsmaximum zusammenfiel; dies ist offenbar nur ein Zufall, und wenn der Autor einige Stunden später nach dem Stengel gesehen hätte, so wäre er zu einem ganz anderen Resultat gekommen.

Letzteres ist Wiesner passirt (22, 6—7). Derselbe markirte auf Keimstengeln 2 mm lange Zonen, liess die Objecte dunkel stehen, bis die Zone maximalen Wachstums bestimmt werden konnte, liess sie sich darauf helio-

Indessen scheinen die Verfasser diese Aehnlichkeit nicht bemerkt zu haben, sie heben vielmehr einen Differenzpunkt zwischen dem Verlauf der Krümmung und der Torsion hervor. In den Blütenstielen von *Aconitum* und *Delphinium* soll nämlich der Ort der geotropischen Krümmung von dem Alter abhängen und je nach diesem an der Basis, in der Mitte oder in der Nähe der Spitze des Organs liegen, während die Torsion stets im Obertheil des Blütenstiels beginnt, unabhängig von dessen Alter (l. e., 31—32). Diese Antithese ist wohl sicher unrichtig, und der Fehler liegt darin, dass die Verfasser nur den definitiven Ort der geotropischen Krümmung im Auge haben; wenn sie den Verlauf der Krümmung von Anfang an verfolgt hätten, so hätten sie zweifelsohne gefunden, dass dieselbe, gerade so wie die Torsion, stets an der Spitze des Blütenstiels beginnt, sich allmählig abwärts fortsetzt, und erst zuletzt, infolge Geradestreckung des Obertheils, sich an der Basis der wachsenden Region concentrirt; nur von der mit dem Alter abnehmenden Länge der letzteren dürfte es, hier ebenso wie anderwärts, abhängen, wo sich schliesslich die geotropische Krümmung vorfindet.

Vermuthlich wird sich auch der Verlauf der Torsion als durch die Vertheilung der Wachstumsintensität im Organ bedingt herausstellen; leider haben die Verfasser diesen Punkt unbeachtet gelassen.

tropisch krümmen, bestimmte die Zone des Krümmungsmaximums, und schliesslich stellte er sie wieder dunkel und bestimmte nochmals die Lage des Wachstumsmaximums. Auf diese Weise fand er folgendes. Bei Stengeln mittlerer Empfindlichkeit (*Vicia Faba*, *Helianthus*) fallen beide Maxima zusammen; bei *Phaseolus*, welcher stärker heliotropisch ist, liegt das Krümmungsmaximum gewöhnlich etwas höher als das Wachstumsmaximum; bei jungen Keimlingen von *Vicia sativa* (1—2 cm hoch) liegt das erstere Maximum ebenfalls höher, hingegen bei älteren (5—10 cm hohen) Keimlingen derselben Species liegt es im Gegentheil tiefer; bei *Lepidium sativum* endlich liegt das Krümmungsmaximum stets tiefer als das Wachstumsmaximum.

„Diese Versuche zeigen 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 derselben liegen (l. c. 7).“

Indessen geht aus Wiesner's Versuchen in Wirklichkeit nur soviel hervor, dass er bei den verschiedenen Objecten ungleiche Phasen der heliotropischen Krümmung beobachtet hat. Die Keimlinge von *Lepidium* und die älteren Keimlinge von *Vicia sativa* beobachtete er zu einer Zeit, wo das Krümmungsmaximum schon etwas nach unten gerückt war, die (viel langsamer sich krümmenden) Keimlinge von *Vicia Faba* und *Helianthus* hingegen zu einer Zeit, wo dies noch nicht geschehen war. Wie lange die Exposition dauerte, giebt Wiesner nicht an; doch kann man mit Sicherheit behaupten, dass er bei längerer Exposition bei allen seinen Objecten das Krümmungsmaximum in einer tieferen Zone gefunden hätte als das Wachstumsmaximum.

§ 67. Eine andere und wohl berechtigte Frage ist es, ob der Ort der grössten heliotropischen Krümmungsfähigkeit mit demjenigen der grössten Wachstumsintensität zusammenfällt. Bevor wir uns aber zu dieser Frage wenden, müssen wir zunächst erörtern, was wir unter dem Ausdruck „Krümmungsfähigkeit“ verstehen wollen, wie wir die Krümmungsfähigkeit bestimmen können, und welche Factoren auf dieselbe von Einfluss sind.

Der Grad der heliotropischen Krümmung hängt zunächst von einer Reihe äusserer Factoren ab, wie von der Intensität des Lichts, von dessen Wellenlänge, von dem Winkel, unter dem die Lichtstrahlen auf das Organ auffallen. Aber auch wenn alle äusseren Factoren gleich sind, wenn z. B. eine Anzahl proheliotropischer Organe sich in gleicher Entfernung von der nämlichen Lichtquelle befinden, unter dem gleichen Winkel von den Lichtstrahlen getroffen werden und dabei andere krümmende Einwirkungen ausser derjenigen des Lichts ausgeschlossen sind, krümmen sich die verschiedenen Organe in ungleichem Grade dem Licht zu. Jetzt wird der Grad der Krümmung nur noch durch die inneren Eigenschaften der Organe bedingt; und den Complex der inneren Factoren, welche die heliotropische

Krümmung beeinflussen, bezeichnen wir als die heliotropische Krümmungsfähigkeit¹⁾ der Organe.

Betrachten wir ein einzelnes heliotropisches Organ, so ist hier wiederum die Krümmungsfähigkeit seiner verschiedenen Querzonen eine ungleiche. Bei der Vergleichung der Krümmungsfähigkeit der einzelnen Zonen eines Organs ist jedoch Vorsicht erforderlich. Es ist klar, dass der Krümmungsgrad der Zonen nur in dem Falle ein Maass ihrer Krümmungsfähigkeit bilden kann, wenn die äusseren Bedingungen der Krümmung vollkommen gleich für alle Zonen sind. Diese äusseren Bedingungen sind aber, genau genommen, nur so lange gleich, als das Organ noch ungekrümmt ist; sobald dasselbe sich zu krümmen begonnen hat, wird ein wesentlicher äusserer Factor, nämlich der Winkel des Lichteinfalls, für die verschiedenen Zonen verschieden; diejenigen Zonen z. B., welche eine zur Lichtrichtung geneigte Lage annehmen, müssen sich von nun an, bei gleicher Krümmungsfähigkeit, in geringeren Grade krümmen als diejenigen, welche eine zur Lichtrichtung senkrechte Lage behalten haben. Je weiter die Krümmung fortschreitet, um so grösser wird die Differenz, denn der Winkel des Lichteinfalls ändert sich für die verschiedenen Zonen mit ungleicher Schnelligkeit. In Folge dessen kann einige Zeit nach Beginn der Krümmung eine Proportionalität zwischen der Krümmungsfähigkeit der einzelnen Zonen und ihrem Krümmungsgrad factisch unmöglich bestehen. Darum bleibt auch das theoretische Maass der Krümmungsfähigkeit, nämlich der in der Zeiteinheit erreichte Krümmungsgrad (bestimmbar durch den reciproken Werth des Krümmungsradius, oder durch die Grösse des Kreisbogens, welchen die Längeneinheit bildet, — zwei Werthe, die sich um den Factor 2π von einander unterscheiden) in der Praxis unanwendbar, — um so mehr als die Zeiteinheit offenbar vom Beginn der Krümmung an gerechnet werden müsste, die einzelnen Zonen sich aber ungleichzeitig zu krümmen beginnen und der Zeitpunkt des Beginnes der Krümmung sich kaum mit einiger Genauigkeit feststellen lässt. Auf eine ziffernmässige vergleichende Bestimmung der Krümmungsfähigkeit der einzelnen Zonen eines Organs muss daher von vornherein verzichtet werden.

Aber gerade der ungleichzeitige Beginn der Krümmung bietet uns andererseits ein Mittel, die Krümmungsfähigkeit der verschiedenen Zonen eines Organs untereinander zu vergleichen; denn je weniger krümmungsfähig eine Zone ist, desto später wird dieselbe offenbar anfangen sich zu krümmen, und diejenige Zone, welche sich am frühesten krümmt, ist die krümmungsfähigste unter allen (natürlich ist hierbei nur eine active Krümmung, nicht aber eine durch die Krümmung anderer Zonen herbeigeführte passive Neigung

1) Es ist das im Principe derselbe Begriff, den Sachs (16, 241) den „specifischen Heliotropismus“ nennt und als „diejenige innere Eigenschaft eines Organs, vermöge welcher dasselbe von dem rechtwinkelig einfallenden Licht in der Zeiteinheit eine bestimmte Krümmung erfährt“, definiert; nur ist die oben gegebene Definition allgemeiner gefasst, als die Sachs'sche.

in Betracht zu ziehen). So können wir also die Reihenfolge der Krümmungsfähigkeit der Zonen feststellen, wenigstens für die erste Zeit, solange noch keine secundären Aenderungen der Krümmungsfähigkeit stattgefunden haben (dass solche mit der Zeit hinzukommen können, davon wird unten noch die Rede sein) — wobei aber eine zahlenmässige Bestimmung, um wieviel die Krümmungsfähigkeit einer Zone die der anderen übertrifft, auch nicht möglich ist.

Dasselbe gilt nun im Allgemeinen auch für die Vergleichung der Krümmungsfähigkeit verschiedener Organe, sei es derselben, sei es verschiedener Pflanzen. Welches von zwei Organen das krümmungsfähigere ist, können wir daraus entnehmen, welches sich bei ganz gleichen äusseren Bedingungen früher zu krümmen anfängt. Ausserdem kann hier auch der in gleicher Zeit erreichte Krümmungsgrad (minimale Krümmungsradius) in der Praxis als Vergleichspunkt dienen, jedoch nur in den Anfangsstadien der Krümmung, weil infolge der beim krümmungsfähigeren Organ schneller erfolgenden Aenderung des Einfallswinkels des Lichts der Unterschied des Krümmungsgrades sich mit der Zeit vermindert und sich schliesslich ganz verwischen kann; aber selbst in den Anfangsstadien kann eine solche Vergleichung nur annähernde Ergebnisse liefern, denn eine Proportionalität zwischen Krümmungsfähigkeit und Krümmungsgrad kann practisch nicht existiren, wenn die Krümmungen schon messbar geworden sind.

Nicht ohne weiteres zulässig als Maass der Krümmungsfähigkeit verschiedener Organe ist hingegen die in der Zeiteinheit erreichte Neigung der Spitze resp. des Obertheils, sowie die zur Erreichung der Gleichgewichtslage erforderliche Zeit, denn hierauf hat auch die Länge der krümmungsfähigen Region einen wesentlichen Einfluss: ist die krümmungsfähige Region lang, so bewirkt schon eine geringe Krümmung eine bedeutende Neigung der Spitze, — ist sie hingegen kurz, so führt zu der gleichen Neigung der Spitze erst eine viel stärkere Krümmung.

Anders liegen die Dinge, wenn es sich darum handelt, den Einfluss gewisser Eingriffe, z. B. der Verdunkelung der Spitze, auf die Krümmungsfähigkeit gleichnamiger Organe derselben Species zu bestimmen, wie das in einem grossen Theil der in dieser Arbeit mitgetheilten Versuche der Fall war. Hier ist, bei gleichem Entwicklungsstadium der Organe, sowohl die Länge der krümmungsfähigen Region, als der Verlauf der Krümmung, als auch die Dauer der Periode der latenten Reizung die gleiche (individuelle Differenzen können durch Experimentiren mit zahlreichen Objecten eliminirt werden), und unter solchen Bedingungen bildet die Neigung des Obertheils ein vollkommen zulässiges und gleichzeitig das bequemste Mittel zur Vergleichung der Krümmungsfähigkeit der verschieden behandelten Objecte. Proportionalität zwischen Neigung und Krümmungsfähigkeit besteht freilich hier auch nicht, doch vermindert das die Beweiskraft der Versuche nicht, sondern erhöht sie vielmehr, denn, wie leicht einzusehen, muss das Verhältniss der Krümmungsfähigkeiten stets ein grösseres sein als das der Neigungen, und diese Differenz vergrössert sich mit zunehmender Krümmung.

§ 68. Sehen wir nun zu, welches die Factoren sind, aus denen sich die Krümmungsfähigkeit zusammensetzt. Dieselbe muss, soweit es sich um wachsende Organe handelt (und nur solche habe ich hier zunächst im Auge), nothwendigerweise von drei Factoren abhängig sein: erstens von der Wachstumsintensität (worin die Turgorverhältnisse, die Elasticitätsverhältnisse der Membranen etc. einbegriffen sind), zweitens von der Dicke des Organs resp. Organabschnitts (genauer von der Grösse desjenigen Durchmessers desselben, welcher in der Ebene des Lichteinfalls liegt), und drittens von der Anordnung der verschiedenen dehnbaren anatomischen Elemente auf dem Querschnitt, oder, kurz ausgedrückt, von dem anatomischen Bau des Organs. Dass diese drei Factoren die Krümmungsfähigkeit beeinflussen müssen, ist ohne weiteres klar. Eine Voraussetzung derselben bildet ferner die heliotropische Empfindlichkeit; ob diese jedoch eine ein für alle Mal gegebene, constante Grösse ist, oder ob sie eine variable Grösse ist, welche in verschiedenen Organen und Organtheilen einen verschiedenen Werth hat und folglich einen weiteren, vierten Factor der Krümmungsfähigkeit bildet, ist a priori nicht zu sagen und kann nur empirisch entschieden werden (die in dieser Arbeit bisher gewonnenen Erfahrungen wollen wir vorläufig ausser Acht lassen).

Nehmen wir zunächst einmal den ersteren Fall an. Der anatomische Bau pflegt in den verschiedenen Zonen eines Organs der gleiche zu sein; auch der zweite Factor, die Dicke, ist bei vielen Organen (Blattstielen, Keimstengeln, Grascotyledonen etc.) oft in den verschiedenen Zonen constant oder variirt nur so unbedeutend, dass dies keinen merklichen Einfluss auf die Krümmungsfähigkeit haben kann. In solchen Fällen würde also nur eine Variable bleiben, nämlich die Wachstumsintensität, die ja stets in den verschiedenen Zonen eines Organs verschieden ist; und wenn es in der That keinen vierten Factor der Krümmungsfähigkeit giebt, so kann die Krümmungsfähigkeit der Zonen eines Organs nur von deren Wachstumsintensität abhängen, und die Zone, in der sich das Wachstumsmaximum befindet, muss sich nothwendigerweise am frühesten krümmen¹⁾.

Nun habe ich aber gefunden, dass es sich nicht immer so verhält; es kommt vielmehr vor, — ich werde sogleich Beispiele dafür anführen —, dass eine langsamer wachsende Zone eines heliotropischen Organs sich früher krümmt als die Zone des maximalen Wachstums. Hieraus folgt unmittelbar, dass noch ein vierter Factor der Krümmungsfähigkeit existirt, welcher in verschiedenen Theilen eines Organs einen verschiedenen Werth haben kann,

¹⁾ Dies ist auch bisher die allgemein acceptirte Ansicht, und zwar nicht nur bezüglich der heliotropischen, sondern auch der anderen durch Wachstum bedingten Krümmungen. Um nur eine Autorität anzuführen, sagt z. B. Sachs bei Besprechung der geotropischen Krümmung (15, 326): „da die Region des raschesten Zuwachses sich auch am raschesten krümmt“, und auch in neuerer Zeit (17, 723): „Je rascher das Wachstum an einer Stelle ist, eine desto kräftigere Krümmung erfährt dieselbe durch den Geotropismus.“

und das muss der Grad der Empfindlichkeit des Protoplasmas gegen einseitige Beleuchtung oder, kurz ausgedrückt, die heliotropische Empfindlichkeit¹⁾ sein.

Caeteris paribus (d. i. bei gleicher Dicke und gleichem anatomischem Bau) hängt also die Krümmungsfähigkeit der Zonen eines Organs von zwei Variablen ab: von der Wachstumsintensität und von dem Grade der heliotropischen Empfindlichkeit. Bei im Organ gleichmässig vertheilter Empfindlichkeit müssen sich die einzelnen Zonen in der Reihenfolge ihrer Wachstumsintensität krümmen; wenn das nicht der Fall ist, so muss die Empfindlichkeit ungleichmässig vertheilt sein. Krümmen sich z. B. zwei ungleich schnell wachsende Zonen gleichzeitig, so folgt, dass die langsamer wachsende die empfindlichere ist; finden wir aber gar, dass die langsamer wachsende von zwei Zonen sich früher krümmt als die schneller wachsende, so muss die Empfindlichkeit der ersteren bei weitem grösser sein, — um so grösser, je bedeutender die Differenz der Wachstumsintensität ist. Dieser Schluss bleibt auch in dem Falle zutreffend, wenn die Dicke der ersteren Zone etwas geringer ist als die der letzteren, — wofern nur die Differenz der Dicke kleiner ist als die Differenz der Wachstumsintensität.

Nach diesen Vorbemerkungen wende ich mich zu den concreten Fällen. Das erste Beispiel bietet uns der Cotyledo von *Avena sativa*. Schon in § 10 haben wir gesehen, dass in sehr jungen Cotyledonen die Wachstumsvertheilung eine rein basipetale ist, und in älteren ein 6—10 mm von der Spitze entferntes Wachstumsmaximum besteht; markiren wir auf dem Cotyledo von der Spitze aus Querzonen von 3 mm Länge, so finden wir in Zone I ein besonders langsames, in Zone II schon ein wesentlich schnelleres Wachstum, und von da an eine mehr allmälige Steigerung der Wachstumsintensität bis zur Basis resp. bis zu dem in Zone III oder IV gelegenen Maximum (vgl. die Tabelle auf S. 28). — Gerade die so langsam wachsende Zone I zeichnet sich nun durch die grösste heliotropische Krümmungsfähigkeit aus. In allen Versuchen, in denen die Anfangsstadien der heliotropischen Krümmung beachtet wurden, war zu constatiren, dass die Krümmung zuerst in einer Gipfelzone von nicht über 6 mm Länge auftrat (vgl. Fig. 7 auf S. 30), und erst nach einiger Zeit sich auf die Region des maximalen Wachstums ausbreitete. Wurden den Keimlingen 3 mm lange Zonen aufgetragen (Fig. 57), so fand sich die Krümmung zuerst in den Zonen I und II ein (Fig. 57¹, Keimlinge *a* und *b*), und wenn es gelang das allererste Krümmungsstadium anzutreffen, so erwies sich sogar nur die

1) Dass die Krümmungsfähigkeit von der heliotropischen Empfindlichkeit abhängt, ist nur bedingt richtig, trifft aber gerade für die jetzt zu behandelnden Fälle zu; vgl. § 71. Allgemein gefasst, ist es eine andere Grösse, nämlich die heliotropische Reizbarkeit, welche einen Factor der Krümmungsfähigkeit bildet; doch kann der Unterschied zwischen Empfindlichkeit und Reizbarkeit erst im folgenden Paragraphen besprochen werden.

Zone I allein als gekrümmt (Fig. 57^I, Keimling c). Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass zu allererst immer nur die Zone I allein sich krümmt;

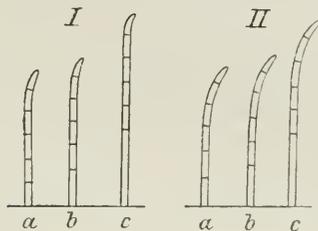


Fig. 57.

Avena sativa.

Anfangsstadien der heliotropischen Krümmung dreier Keimlinge a, b, c, mit markirten Querzonen von 3 mm Länge.

I nach 1 Stunde, II nach 1 $\frac{3}{4}$ Stunden.

da aber dieses Stadium schnell vorübergeht, so ist es leicht zu versäumen, und daher fand ich meist schon die zwei ersten Zonen gekrümmt. Erst nach einiger Zeit war die Krümmung auch auf Zone III übergegangen (Fig. 57^{II}), doch war diese immer noch nicht stärker gekrümmt, als die mittlerweile schon in ungünstigere Lage gerathene Zone I. Die Wachstumsvertheilung war bei den in Fig. 57 dargestellten Cotyledonen die normale, es betrug nämlich der durchschnittliche Zuwachs der einzelnen Zonen pro 22 Stunden: I 52 $\frac{1}{2}$ %, II 122 %, III 129 %, IV 108 %, V 97 %; die Zonen II und III wuchsen also ca. 2 $\frac{1}{2}$ Mal schneller als die Zone I, und da sich die letztere, bei nur sehr wenig geringerer Dicke, früher resp. mindestens gleichzeitig mit ihnen krümmte, so muss ihre heliotropische Empfindlichkeit eine bedeutend grössere sein.

Wir kommen also zu dem Schluss, dass im Cotyledo von *Avena* eine 3 mm lange Gipfelregion sich durch bedeutend grössere heliotropische Empfindlichkeit auszeichnet, als die tiefer gelegenen, schneller wachsenden Zonen. Dasselbe Resultat hatten wir schon früher (§ 13—19) auf anderem, experimentellem Wege gefunden. Diese beiden, von einander völlig unabhängigen Beweisführungen dienen einander als vorzügliche Controle.

Ganz dasselbe wie bei *Avena*, wurde ferner bei *Phalaris canariensis* gefunden, und weitere Beispiele liefern die Keimlinge der *Panicen*: solange dieselben jung sind und der Cotyledo sich noch deutlich zu krümmen vermag, krümmt er sich immer zuerst, erst später beginnt auch das Hypocotyl sich zu krümmen; und doch lehrt hier schon der blosse Angenschein, dass das Hypocotyl bei weitem intensiver wächst als der Cotyledo, und zudem ist der letztere nicht nur nicht dünner, sondern sogar etwas dicker als das erstere. Der aus diesen Thatsachen zu ziehende Schluss stimmt wiederum sehr gut mit dem Resultat der früher (§ 29) besprochenen Versuche überein, durch die bewiesen wurde, dass bei den *Panicen* der Cotyledo allein heliotropisch empfindlich ist.

Diese Beispiele zeigen unter anderem auch Folgendes: erstens, dass die heliotropische Empfindlichkeit und die Wachstumsintensität von einander völlig unabhängig sind, und zweitens, dass bei ungleichmässiger Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit im Organ dieselbe einer der Factors ist welche den Verlauf der heliotropischen Krümmung bestimmen.

Während wir aus dem Nichtzusammenfallen der Maxima des Wachstums und der Krümmungsfähigkeit auf eine ungleichmässige Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit schliessen müssen, folgt aus dem Zusammenfallen beider Maxima nicht, dass die Empfindlichkeit gleichmässig vertheilt ist. Denn wenn z. B. die am schnellsten wachsende Zone auch weniger empfindlich ist als eine andere, so kann sie dennoch die krümmungsfähigere sein, wofür die Differenz der Wachstumsintensität diejenige der Empfindlichkeit überwiegt; ist sie aber gleichzeitig die empfindlichste, wie das ja bei vielen Dicotylenkeimlingen der Fall ist, so ist sie erst recht krümmungsfähiger als die übrigen. Darum kann bei Dicotylenkeimlingen die ungleichmässige Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit nicht auf solchem Wege nachgewiesen werden, wie es soeben für die *Gramineen*-Keimlinge geschehen ist, denn bei der Unmöglichkeit einer genauen quantitativen Bestimmung der Krümmungsfähigkeit können wir nicht erkennen, ob die grössere Krümmungsfähigkeit einer Zone nur durch deren intensiveres Wachstum oder überdies auch noch durch grössere Empfindlichkeit bedingt ist.

§ 69. Wir haben oben unter „heliotropischer Empfindlichkeit“ die Eigenschaft des Protoplasmas verstanden, einseitige Beleuchtung zu empfinden, d. i. unter dem Einfluss derselben eine uns nicht näher bekannte Veränderung zu erfahren, deren Folgen schliesslich zu einer Krümmung des betreffenden Organs oder Organtheils nach der Lichtquelle hin (im Fall wir es mit prosheliotropischen Organen zu thun haben) führen. Nun haben wir aber gesehen, dass eine directe einseitige Beleuchtung keineswegs eine nothwendige Bedingung für das Zustandekommen einer heliotropischen Krümmung in einem Organtheil ist; eine solche kann auch dann stattfinden, wenn ein Organtheil vollkommen verdunkelt oder von zwei entgegengesetzten Seiten gleichstark beleuchtet ist und nur von einem anderen, einseitig beleuchteten Theile aus einen gewissen Impuls (heliotropischen Reiz) zugeleitet erhält. Obgleich nun aber der zugeleitete Impuls zu einem qualitativ gleichen Endresultat führt wie die directe einseitige Beleuchtung, so fragt es sich doch, ob die nächste Wirkung beider auf das Protoplasma qualitativ die gleiche oder eine verschiedene ist; denn es erscheint sehr wohl möglich, dass der zugeleitete Impuls nicht am ersten Gliede der Kette von Processen, aus denen sich die Reizerscheinung zusammensetzt, sondern erst an einem der folgenden Glieder angreift. Diese Vermuthung wird zur Gewissheit, wenn wir das Verhalten des Hypocotyls der *Panicen* in Betracht ziehen, welches durch directe einseitige Beleuchtung gar nicht, wohl aber durch

ienen vom Cotyledo aus übermittelten heliotropischen Impuls reizbar ist. Hier liegt es auf der Hand, dass der zugeleitete Impuls eine Veränderung im Protoplasma des Hypocotyls hervorruft, welche durch directe einseitige Beleuchtung in diesem Organ nicht bewirkt werden kann; das Hypocotyl ist zwar heliotropisch reizbar, aber nicht heliotropisch empfindlich. Heliotropische Reizbarkeit und heliotropische Empfindlichkeit sind somit zwei verschiedene Eigenschaften, welche auf verschiedenen, mit einander nicht nothwendig verbundenen Fähigkeiten des lebenden Protoplasmas beruhen. Die Verschiedenheit dieser beiden Eigenschaften zeigt uns auch der Untertheil des Cotyledo von *Avena*, des Hypocotyls von *Brassica*, etc., welcher für einseitige Beleuchtung nur in relativ geringem Grade empfindlich, durch einen zugeleiteten heliotropischen Impuls aber in hohem Grade reizbar ist. In diesem Falle, wie im Falle der *Panicen* und überhaupt immer, ist die Reizung freilich durch eine vorausgehende Empfindung der einseitigen Beleuchtung bedingt; aber die Empfindung kann in einem anderen Theile des Organs oder (wie bei den *Panicen*) sogar in einem anderen Organ erfolgt sein.

Aber nicht blos da, wo Empfindlichkeit und Reizbarkeit mehr oder weniger vollständig local getrennt sind, sondern auch da, wo sie local zusammenfallen, werden wir sie offenbar als verschiedene Eigenschaften, und Empfindung und Reizung als verschiedene Glieder in der Kette der durch die Reizursache veranlassten Prozesse ansehen müssen. Einen Beweis hierfür werden wir noch im folgenden Kapitel kennen lernen, wo gezeigt werden wird (§ 80), dass bei gewissen Objecten durch einen bestimmten Eingriff die Empfindlichkeit aufgehoben wird, während die Reizbarkeit fortbesteht.

Wir müssen uns somit die Vorgänge bei der heliotropischen Reizung folgendermassen vorstellen. Zunächst wird die einseitige Beleuchtung empfunden oder percipirt, d. i. sie bewirkt im Protoplasma eine bestimmte Veränderung (die primäre Veränderung). Diese bewirkt dann die Reizung, d. i. sie veranlasst ihrerseits eine andere (die secundäre) Veränderung im Protoplasma. Die letztere hat nun nach zwei Richtungen hin weitere Folgen. Einerseits bildet sie an Ort und Stelle die Ursache für eine Kette weiterer Prozesse, deren Endglied die Lichtwärtskrümmung ist. Andererseits hat die secundäre Veränderung, wenn sie an einer Stelle eines Organs eingetreten ist, zur Folge, dass in dem Protoplasma der benachbarten Stelle (auch wenn diese nicht einseitig beleuchtet ist oder einseitige Beleuchtung nicht zu empfinden vermag) die nämliche Veränderung eintritt; der gereizte Zustand des Protoplasmas (der Reiz oder die Reizung) pflanzt sich also fort, und überall, wo er sich einstellt, ruft er die gleichen, schliesslich zur Krümmung führenden Folgen hervor; mit zunehmender Entfernung vom Ausgangspunkt dürfte freilich eine allmähige Abschwächung des Reizes stattfinden.

Nummehr können wir uns auch eine nähere Vorstellung darüber bilden, inwiefern in einem gleichzeitig reizbaren und empfindlichen Organtheil der nächste Erfolg der directen einseitigen Beleuchtung qualitativ verschieden

ist von demjenigen eines zugeleiteten heliotropischen Impulses. Einseitige Beleuchtung veranlasst zunächst die primäre und erst als weitere Folge die secundäre Veränderung; der zugeleitete Impuls hingegen veranlasst unmittelbar die secundäre Veränderung. Letztere leistet also schliesslich qualitativ dasselbe wie erstere, jedoch mit Ueberspringung der primären Veränderung. Darum eben kann in Organtheilen, die reizbar aber nicht empfindlich sind, d. i. deren Protoplasma wohl der secundären, nicht aber der primären Veränderung fähig ist, nur ein zugeleiteter Impuls Reizung hervorrufen, und in Organtheilen, deren Protoplasma der secundären Veränderung in höherem Grade fähig ist als der primären, kann er stärkere Reizung hervorrufen als die directe einseitige Beleuchtung.

Das Resultat der mitgetheilten, auf empirisch festgestellte Thatsachen gestützten Betrachtungen ist, dass (zunächst im Falle des Prosheliotropismus) die Empfindung (Perception) der Reizursache und die dadurch veranlasste Reizung als verschiedene Vorgänge, und die Empfindlichkeit (Perceptionsfähigkeit) und die Reizbarkeit als verschiedene Eigenschaften des Protoplasmas unterschieden werden müssen. Diese beiden Eigenschaften sind nicht nothwendig mit einander verbunden; ein bestimmter Grad heliotropischer Empfindlichkeit geht zwar immer mit einem mindestens entsprechenden Grade von Reizbarkeit desselben Organtheils Hand in Hand (wenigstens liegt kein Grund vor, das Gegentheil anzunehmen), — die umgekehrte Abhängigkeit besteht aber nicht, indem auch ein unempfindlicher oder nur in geringem Grade empfindlicher Pflanzentheil doch in hohem Grade reizbar sein kann.

Ich lege auf die Feststellung dieser Verhältnisse Gewicht, weil, wie ich glaube, damit ein weiterer Schritt gethan ist in der Zergliederung der Kette von causal verknüpften Processen, aus denen sich eine Reizerscheinung zusammensetzt. Während man bisher immer nur das erste und letzte Glied, die Perception und die Reaction, unterschieden hat, sind jetzt, zunächst für den Fall des Prosheliotropismus, drei Glieder bestimmt nachgewiesen und präcisirt, das erste, das zweite und das letzte, nämlich die Perception, die Reizung und die Reaction (wobei es natürlich unbestimmt bleibt, wieviele Glieder noch zwischen der Reizung und der Reaction eingeschoben sind). Und wenn Noll (12, 15) sagt: „*Reception und Reaction beruhen auf ganz verschiedenen Grundeigenschaften der Substanz*“, so müssen wir seine „Reception“ in zwei verschiedene Vorgänge zerlegen und den obigen Satz dahin erweitern, dass Perception, Reizung und Reaction auf verschiedenen Eigenschaften der Substanz beruhen.

§ 70. Wir ersehen aus dem vorigen Paragraphen, dass die heliotropische Reizung des Protoplasmas eines bestimmten Organtheils durch zweierlei Ursachen bewirkt werden kann: erstens durch directe einseitige Beleuchtung

des betreffenden Theiles (welche zunächst Empfindung und weiter, als Folge dieser, Reizung hervorruft), — zweitens durch die Fortpflanzung einer Reizung, welche an anderer Stelle und zu anderer Zeit ebenfalls durch einseitige Beleuchtung hervorgerufen worden ist. Da im ersteren Falle die Art und Weise der Wirkung der Reizursache eine mehr unmittelbare ist als im letzteren, so wollen wir die beiden Fälle von Reizung als directe und indirecte Reizung unterscheiden und dementsprechend auch von directer und indirecter Reizbarkeit reden. Die Veränderung im Protoplasma, welche der Reizung zu Grunde liegt, ist, wie schon hervorgehoben wurde, qualitativ dieselbe, und die Unterscheidung in directe und indirecte Reizung soll somit nur den verschiedenen Weg kennzeichnen, auf dem diese Veränderung zu stande kommt. Ebenso ist die directe und die indirecte Reizbarkeit im Grunde genommen die gleiche Eigenschaft des Protoplasma; aber die Grösse der ersteren wird durch die Empfindlichkeit des nämlichen, die Grösse der letzteren durch die Empfindlichkeit eines anderen Organtheils bestimmt, von dem aus die Zuleitung der Reizung erfolgt, und wir können nach Belieben, durch künstliche Eingriffe, nur die erstere oder nur die letztere zur Geltung kommen lassen. Unter den natürlichen Bedingungen, wenn ein Organ in seiner ganzen Länge einseitig beleuchtet ist, werden in einem heliotropisch empfindlichen Theil desselben beide Reizungen zur Geltung kommen können, aber nicht gleichzeitig, da die indirecte Reizung zu ihrer Fortpflanzung Zeit braucht und in einem Organtheil um so später in Action tritt, je weiter derselbe von ihrer Ausgangsstelle entfernt ist. In der ersten Zeit kommt also nur die directe Reizbarkeit des Organtheils zur Geltung, seine Reizbarkeit wird zunächst nur durch die ihm eigenthümliche Empfindlichkeit bestimmt; erst nach einer mehr oder weniger langen Zeit kommt auch die indirecte Reizung hinzu, welche sich in verschiedener, gleich zu besprechender Weise mit der directen Reizung combinirt, und nun wird die Reizbarkeit des Organtheils von seiner Empfindlichkeit unabhängig. Die zur Geltung kommende Reizbarkeit eines Organtheils ist also eine mit der Zeit veränderliche Grösse: sie kann eventuell mit 0 beginnen und sich allmähig bis zu einer dem betreffenden Organtheil eigenthümlichen Grösse steigern, welche wir als die maximale Reizbarkeit desselben bezeichnen wollen.

Was nun die unter natürlichen Verhältnissen möglichen Combinationen anbetrifft, so können wir auf Grund der gewonnenen Erfahrungen vier verschiedene Fälle unterscheiden. (Um den realen Boden nicht verlassen zu müssen, wollen wir im folgenden von der Annahme ausgehen, dass die heliotropische Reizung sich nur in basipetaler Richtung fortpflanzt; die in § 25 mitgetheilten Versuche lassen dies zum Mindesten als möglich erscheinen, und unter normalen Verhältnissen geht jedenfalls die heliotropische Krümmung so vor sich, als wenn eine akropetale Reizfortpflanzung ausgeschlossen wäre.)

1) Der einfachste Fall liegt in der Gipfelregion aller untersuchten heliotropischen Organe vor, wo (nach der obigen Annahme) eine indirecte

Reizung ausgeschlossen ist; hier ist also zu jeder Zeit nur die directe Reizbarkeit vorhanden, welche durch die heliotropische Empfindlichkeit gegeben ist.

2) Den geraden Gegensatz hierzu bildet der Fall, dass ein Organtheil selber gar nicht heliotropisch empfindlich ist, aber mit einem anderen, heliotropisch empfindlichen Organtheil in Verbindung steht, von dem aus ihm eine Reizung übermittelt werden kann. Hier ist allein die indirecte Reizbarkeit vorhanden, sie kommt aber erst mit der Zeit zur Geltung, während anfangs, so lange noch keine Reizfortpflanzung stattgefunden hat, die Reizbarkeit = 0 ist. — Dieser Fall scheint im Pflanzenreich selten zu sein, und die einzigen bekannten Beispiele bietet das Hypocotyl verschiedener *Panicen*-Keimlinge; diese Beispiele sind aber noch dadurch bemerkenswerth, dass es hier nicht nur ein Organtheil, sondern ein ganzes besonderes Organ ist, welches nur indirect reizbar ist und von einem anderen, ganz heterogenen Organ aus die heliotropische Reizung zugeleitet erhält.

3) Den dritten Fall bietet der Untertheil des Cotyledo von *Avena*, des Hypocotyls von *Brassica* und verschiedener anderer Organe. Derselbe ist selber in gewissem Grade heliotropisch empfindlich und folglich auch direct reizbar; überdies wird aber von der in höherem Grade empfindlichen Spitzenregion des Organs aus eine weitere Reizung zugeleitet, es findet somit ausser der directen auch noch indirecte Reizung statt. Die Erfahrung zeigt nun, dass das bei gegebenen äusseren Bedingungen mögliche Maximum der Reizung nur durch Zusammenwirken beider bewirkt werden kann, denn bei Ausschluss sowohl der indirecten wie der directen Reizung bleibt die Krümmung schwächer, als beim Zusammenwirken derselben; mit anderen Worten, die maximale Reizbarkeit übertrifft sowohl die directe als auch die indirecte Reizbarkeit. In der ersten Zeit kommt nur die (meist geringe) directe Reizbarkeit zur Geltung, später beginnt, infolge des Hinzukommens der indirecten Reizung, die zur Geltung kommende Reizbarkeit sich zu steigern, bis zur Erreichung des möglichen Maximums. Unter normalen Bedingungen findet also eine Summirung der beiden Reizungen statt (allerdings wohl nicht im mathematisch genauen Sinne des Wortes; sicher ist nur soviel, dass bei ihrem Zusammenwirken die Resultante grösser ist als jede der beiden Componenten). Durch geeignete Versuchsanstellung können wir sie auch einander entgegenwirken und sich von einander subtrahiren lassen (§ 23 und 46); in den untersuchten Fällen hat sich dabei die indirecte Reizung als die stärkere erwiesen, doch braucht das nicht immer der Fall zu sein, da die von der Spitzenregion ausgehende Reizung, obgleich ursprünglich stärker als die directe Reizung des Untertheils, sich unterwegs abschwächen kann.

4) Der letzte Fall ist im Untertheil solcher Organe realisirt, in denen die heliotropische Empfindlichkeit gleichmässig vertheilt ist; dahin gehören das Epicotyl und die Blattstiele von *Tropaeolum* und eine voraussichtlich grosse Anzahl anderer Organe. Hier ist, ebenso wie im dritten Fall, der Untertheil sowohl direct als indirect reizbar; aber die maximale Reizbarkeit

ist nicht grösser als die directe, mit anderen Worten, der ganze bei den gegebenen äusseren Bedingungen mögliche Betrag der Reizung wird schon auf dem directen Wege hervorgerufen; ein später hinzukommender, von der Spitze aus transmittirter Impuls vermag also eine Steigerung der Reizung nicht zu erzielen und bleibt somit wirkungslos; eine indirecte Reizung ist hier nur dann möglich, wenn durch einen künstlichen Eingriff die directe Reizung des Untertheils ausgeschlossen oder herabgesetzt wird.

§ 71. Die Ergebnisse, zu denen wir in den beiden letzten Paragraphen gelangt sind, erfordern eine gewisse Correctur oder vielmehr Erweiterung dessen, was in § 68 über die Factoren der heliotropischen Krümmungsfähigkeit gesagt worden ist. Dort hatten wir aus der Thatsache, dass in gewissen Fällen ein langsamer wachsender Organtheil sich *caeteris paribus* früher krümmt als ein schneller wachsender, geschlossen, dass ausser den drei *a priori* anzunehmenden Factoren noch ein vierter variabler Factor der Krümmungsfähigkeit besteht, und als solchen nahmen wir die heliotropische Empfindlichkeit in Anspruch. Nachdem wir aber nun Empfindlichkeit und Reizbarkeit als zwei verschiedene Dinge kennen gelernt haben, müssen wir unsere Ansicht dahin ändern, dass jener vierte Factor nicht die heliotropische Empfindlichkeit, sondern die heliotropische Reizbarkeit ist; denn es leuchtet ohne Weiteres ein, dass das Hypocotyl der *Paniceen*, welches der heliotropischen Empfindlichkeit ganz ermangelt, die heliotropische Krümmungsfähigkeit seiner (indirecten) Reizbarkeit verdankt; ebenso klar ist das im Fall der Keimlinge von *Avena* u. a., wo die Verdunkelung der Spitze die Krümmungsfähigkeit des Untertheils bedeutend herabsetzt, obgleich dieser Eingriff nur die Reizbarkeit, nicht aber die Empfindlichkeit des Untertheils vermindert.

Dennoch bleiben die in § 68 gezogenen Schlussfolgerungen vollkommen zutreffend, falls wir, wie es dort geschah, nur den Beginn der Krümmung in's Auge fassen. Solange nämlich die heliotropische Reizung noch keine Zeit gehabt hat sich fortzupflanzen, bleibt die indirecte Reizbarkeit latent und jeder Organtheil ist nur auf seine directe Reizbarkeit angewiesen; da nun die directe Reizbarkeit unmittelbar durch die Empfindlichkeit bestimmt wird, so ist es im ersten Anfang der Krümmung und überhaupt überall da, wo nur die directe Reizbarkeit in Betracht kommt, vollkommen einerlei, ob wir diese oder die Empfindlichkeit als Factor der Krümmungsfähigkeit ansehen wollen. Thatsächlich ist ja auch das Hypocotyl der *Paniceen*, so lange noch keine heliotropische Reizung vom Cotyledo aus übermittelt worden ist, oder wenn eine solche Uebermittlung durch Verdunkelung des Cotyledo ausgeschlossen ist, nicht heliotropisch krümmungsfähig.

Die Lage der Dinge ändert sich erst dann, wenn die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung begonnen hat und wenn, in Folge des Hinzutretens der indirecten Reizbarkeit, die Summe der Reizung in einem Organtheil grösser wird, als dessen heliotropischer Empfindlichkeit entspricht; von nun

an wird die Krümmungsfähigkeit von der Empfindlichkeit unabhängig. Mit zunehmender Reizbarkeit steigt auch die heliotropische Krümmungsfähigkeit, der Reihe nach in den successiven Zonen des Organs, nach Maassgabe ihrer Entfernung vom Ausgangspunkt der sich fortpflanzenden heliotropischen Reizung, bis schliesslich die Krümmungsfähigkeit im ganzen Organ ihr mögliches Maximum erreicht hat. Die Krümmungsfähigkeit ist somit eine Grösse, welche sich im Laufe des heliotropischen Processes ändern kann; die durchschnittliche Krümmungsfähigkeit des ganzen Organs beginnt eine Zeitlang nach dem Anfang des Processes zu steigen und steigt continuirlich bis zu einem gewissen Maximum; doch gilt das nur für solche Organe, bei denen eine Summirung der directen und indirecten Reizung möglich ist, also für Organe mit ungleichmässiger Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit (die Fälle 2 und 3 in § 70).

Das Ergebniss dieser Betrachtungen ist, dass die heliotropische Krümmungsfähigkeit, neben anderen Factoren, von der augenblicklich herrschenden Reizbarkeit abhängig ist; dagegen ist sie, in Organen mit ungleichmässig vertheilter Empfindlichkeit und von dem Augenblick ab, wo die Reizfortpflanzung in's Spiel tritt, von der heliotropischen Empfindlichkeit unabhängig; unter Umständen kann sogar ein gar nicht heliotropisch empfindliches Organ heliotropisch krümmungsfähig sein¹).

§ 72. Nachdem wir uns nunmehr über die Factoren der Krümmungsfähigkeit hinreichend orientirt haben, wollen wir versuchen die Abhängigkeit der letzteren von den ersteren durch eine mathematische Formel zum Ausdruck zu bringen, aus der wir ersehen könnten, welcher Art der Einfluss der einzelnen Factoren ist. Dies ist freilich nicht vollkommen erreichbar, denn der Einfluss des einen Factors, nämlich des anatomischen Baues, lässt sich nicht allgemein bestimmen, — diesen Factor müssen wir daher bei Seite lassen und uns mit der Aufstellung einer Formel für die übrigen drei begnügen. Von diesen sind wiederum nur zwei, nämlich die Wachsthumsintensität und die Dicke, direct messbare Grössen, für die wir von vornherein bestimmte Ausdrücke einführen können. Die Reizbarkeit hingegen ist etwas, was wir nicht direct beobachten und bestimmen können, wir erschliessen deren Betheiligung ja erst a posteriori aus der empirisch festgestellten Thatsache, dass die Krümmungsfähigkeit ausser den drei a priori zu fordernden Factoren noch von einem vierten Factor abhängig ist. Wir werden daher als Maass der Reizbarkeit diejenige variable Grösse in der aufzustellenden Formel zu betrachten haben, welcher sich die Krümmungsfähigkeit proportional erweist, wenn die übrigen Factoren gegeben sind.

¹) Selbstverständlich kann ein ganzes Organ nur in dem Falle unempfindlich und doch krümmungsfähig sein, wenn es mit einem anderen, empfindlichen Organ unmittelbar verbunden ist, wie das für das Hypocotyl der *Panicum* zutrifft.

Stellen wir uns eine Querzone eines krümmungsfähigen Organs vor, deren Länge S wir so gering annehmen, dass jeder Factor der Krümmungsfähigkeit als constant und folglich die bei der Krümmung gebildete Curve als Kreisbogen gelten könne; die Dicke der Zone nennen wir D . Unter dem Einfluss einer Reizung beginne sich die Zone zu krümmen und ihr medianer Längsschnitt nehme in der Zeiteinheit die Form des in Fig. 58¹ dargestellten Bogens an. Die Länge der convexen und concaven Seite bezeichnen wir mit A und B , die Länge der Mittellinie $\left(\frac{A+B}{2}\right)$ mit M , die Längendifferenz der antagonistischen Seiten $(A-B)$ mit L , endlich die zu den Bögen A , M , B , gehörigen Krümmungsradien mit R_a , R_m , R_b .

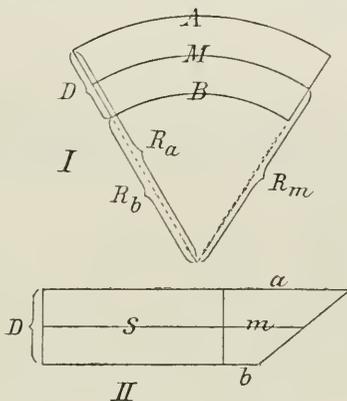


Fig. 58.

Ohne weiteres ist klar, dass $\frac{B}{M} = \frac{R_b}{R_m}$, $B = M - \frac{L}{2}$, $R_b = R_m - \frac{D}{2}$.

Setzen wir die beiden letzteren Grössen für B und R_b in die erstere Gleichung ein, so ergibt eine einfache Umrechnung:

$$R_m = \frac{D M}{L}. \quad \text{I).}$$

Als Maass der Krümmungsfähigkeit K benutzen wir denjenigen Bogen (ausgedrückt als Theil der Kreisperipherie), zu dem sich die Längeneinheit in der Zeiteinheit krümmt (vgl. S. 159). Die Zone von der Länge S hat sich in der Zeiteinheit zum Bogen M gekrümmt, und der von ihr gebildete Theil der Kreisperipherie ist gleich $\frac{M}{2 \pi R_m}$; für die Längeneinheit beträgt also der entsprechende Werth $\frac{M}{2 \pi R_m S}$. Dieser Ausdruck ist der Krümmungsfähigkeit K gleichzusetzen.

Setzen wir in dieser Formel den Werth für R_m nach der Formel (I) ein, so ergibt sich

$$K = \frac{L}{2 \pi D S}. \quad \text{(II).}$$

Nummehr stellen wir uns die in Fig. 58^I gekrümmt dargestellte Zone geradegestreckt vor (Fig. 58^{II}). D bezeichnet wieder die Dicke, S die ursprüngliche Länge der Zone, und a , m , b bezeichnen den Zuwachs der Convexseite, der Mittellinie und der Concavseite in der Zeiteinheit ($A = S + a$, $M = S + m$, $B = S + b$). Alsdann ist $m = \frac{a + b}{2}$, $L = a - b$.

Bezeichnen wir ferner mit c das Verhältniss der Zuwachse der beiden antagonistischen Seiten: $\frac{a}{b} = c$, $a = b \cdot c$, und setzen wir den letzteren Werth für a in die Formeln für m und L ein, so ergibt sich: $m = \frac{b(c+1)}{2}$.

$L = b(c - 1)$; folglich $\frac{L}{m} = \frac{2(c - 1)}{c + 1}$, und endlich:

$$L = \frac{2 m (c - 1)}{c + 1}. \quad (\text{III}).$$

Die Wachstumsintensität der Zone, V' , wird bestimmt durch das Verhältniss ihres mittleren Zuwachses in der Zeiteinheit (m) zu ihrer Anfangslänge S ; also $V' = \frac{m}{S}$.

V' ist die Wachstumsintensität während der Krümmung, unter dem Einfluss der Reizung; würde unsere Zone nicht gereizt werden und, *caeteris paribus*¹⁾, geradlinig wachsen, so wäre ihre Wachstumsintensität voraussichtlich eine andere, V . Bezeichnen wir mit o das Verhältniss der Wachstumsintensität bei der Krümmung und bei geradlinigem Wachstum, so ist $\frac{V'}{V} = o$, $V' = o \cdot V$ und $o \cdot V = \frac{m}{S}$, folglich $m = o \cdot V \cdot S$, und

setzen wir diesen Werth für m in die Formel (III) ein, so ergibt sich:

$$L = \frac{2 \cdot o \cdot V \cdot S (c - 1)}{c + 1}.$$

Setzen wir endlich diesen Werth für L in die Formel der Krümmungsfähigkeit (II) ein, so resultirt:

$$K = \frac{1}{\pi} \cdot \frac{V}{D} \cdot o \cdot \frac{c - 1}{c + 1}. \quad (\text{IV}).$$

1) Ich lege auf das *caeteris paribus* Gewicht. Will man z. B. den Einfluss der heliotropischen Reizung auf die Wachstumsintensität bestimmen, so darf man den mittleren Zuwachs einseitig beleuchteter Organe nicht etwa mit dem Zuwachs verdunkelter Organe vergleichen, sondern nur mit demjenigen von Organen, welche der gleichen Beleuchtung ausgesetzt, aber mit ihrer Längsachse den Lichtstrahlen parallel gerichtet sind. — Bisher liegen, soweit mir bekannt, über den Einfluss der heliotropischen Reizung auf die Wachstumsintensität noch gar keine entscheidenden Untersuchungen vor; nur aus einer Angabe H. Müller's (II, 10) lässt sich mit Wahrscheinlichkeit entnehmen, dass die Verlangsamung des Wachstums der Concavseite bedeutender ist, als die Beschleunigung des Wachstums der Convexseite, dass also die mittlere Wachstumsintensität vermindert wird. Nach Analogie mit dem Geotropismus ist jedenfalls ein derartiger Einfluss der heliotropischen Reizung von vornherein sehr wahrscheinlich.

In dieser Formel sind V und D Grössen, welche mit der Reizung offenbar nichts zu thun haben. Hingegen sind o und c Grössen, welche erst in Folge der Reizung überhaupt entstehen. Gemäss dem im Beginn des Paragraphen

Gesagten haben wir somit den Factor $o \cdot \frac{c - I}{c + I}$ als das Maass der Reiz-

barkeit zu betrachten. Bezeichnen wir diese mit J , so ist $J = o \cdot \frac{c - I}{c + I}$, und unsere Formel (IV) erhält die einfache Form

$$K = \frac{1}{\pi} \cdot \frac{V \cdot J}{D},$$

d. h.: Die Krümmungsfähigkeit eines Organtheils ist umgekehrt proportional seiner Dicke, direct proportional seiner Wachstumsintensität und seiner Reizbarkeit. Der Einfluss des anatomischen Baues bleibt hierbei, wie im Voraus bemerkt, unberücksichtigt.

Von den vier Factoren der Krümmungsfähigkeit sind zwei, nämlich die Wachstumsintensität und die Reizbarkeit, gleichzeitig Bedingungen derselben, indem jeder von ihnen eventuell = 0 werden kann, in welchem Falle auch die Krümmungsfähigkeit = 0 wird; für die beiden übrigen Factoren trifft das natürlich nicht zu. Im Hinblick hierauf können wir unserer Formel auch die Form geben

$$K = C \cdot V \cdot J,$$

worin C einen von der Dicke und dem anatomischen Bau des Organs abhängigen Factor bedeutet; handelt es sich um Vergleichung der Krümmungsfähigkeit der verschiedenen Theile eines Organs, in dem Dicke und anatomischer Bau als constant gelten können, so bedeutet C einfach eine Constante.

§ 73. In unserer Formel wird $K = 0$, wenn $J = 0$ ist, d. h. ein der heliotropischen Reizbarkeit ermangelndes Organ ist nicht heliotropisch krümmungsfähig, wenn es auch noch so schnell wächst; dies ist ein bekannter, beispielsweise in vielen Wurzeln realisirter Fall, der keiner weiteren Erörterung bedarf. Aber K wird auch dann = 0, wenn V gleich 0 wird, d. h. ein Organ büsst seine heliotropische Krümmungsfähigkeit mit der Einstellung seines Wachstums ein, auch wenn seine heliotropische Reizbarkeit erhalten bleibt. Dieser Fall verdient näher betrachtet zu werden; seine grosse

1) Hiernach muss die Reizbarkeit keine einfache, sondern eine zusammengesetzte Grösse sein, denn sie hängt ihrerseits von zwei verschiedenen Grössen ab, oder richtiger, zwei verschiedene Grössen werden durch sie bestimmt, welche voneinander nicht abhängig sind. Man sieht in der That leicht ein, dass, wenn alle Factoren der Krümmungsfähigkeit gegeben sind, eine bestimmte Krümmung doch auf verschiedene Weise, bei verschiedenen Combinationen der Grössen o und c erzielt werden kann. Es ist unnütz, sich hier über die möglichen Combinationen aufzuhalten, da es noch nicht in genügendem Maasse festgestellt ist, welche von ihnen thatsächlich vorkommen können.

physiologische Bedeutung wird klarer hervortreten, wenn wir den obigen Satz in der veränderten Form ausdrücken:

Die heliotropische Reizbarkeit kann auch dann erhalten bleiben, wenn ein Pflanzentheil, infolge Einstellung seines Wachsthum, seine heliotropische Krümmungsfähigkeit verloren hat.

Es fragt sich jedoch, ob diese theoretische Möglichkeit, die ja auch ohne Formel a priori nicht gezeugnet werden kann, auch wirklich in der Natur realisiert ist. Im Allgemeinen fehlt uns die Möglichkeit zu entscheiden, ob die heliotropische Reizbarkeit gleichzeitig mit dem Wachsthum erlischt oder dasselbe überdauert. Denn wir constatiren die heliotropische Reizbarkeit nicht direct, sondern können ihre Existenz nur aus ihren Folgen, nämlich aus der heliotropischen Krümmung, erschliessen; wenn daher die Krümmungsfähigkeit, infolge Erlöschens des Wachsthum, eingebüsst worden ist¹⁾, so haben wir mit ihr das einzige Reactiv auf die heliotropische Reizbarkeit verloren und dieselbe muss uns, auch falls sie unverändert fortbestehen sollte, nothwendig verborgen bleiben. Die Unmöglichkeit der Lösung erklärt es auch, dass die obige Frage nie gestellt worden zu sein scheint.

Nun habe ich aber ein Object gefunden, welches ausnahmsweise, dank seinen besonderen Eigenschaften, diese Frage zu lösen erlaubt, — das sind die Keimlinge der *Paniceen*. Bei diesen ist, wie schon mehrfach hervorgehoben (der Beweis findet sich in § 29), das Hypocotyl heliotropisch vollkommen unempfindlich und krümmt sich ausschliesslich unter dem Einfluss einer vom Cotyledo aus übermittelten Reizung; wir können somit die Krümmung des Hypocotyls als Reactiv auf die heliotropische Reizbarkeit (und gleichzeitig natürlich auch auf die heliotropische Empfindlichkeit) des Cotyledo benutzen. Der letztere krümmt sich (wie in § 28 näher dargelegt ist) in merklichem Grade nur solange die Keimlinge jung sind, später, wenn der Cotyledo schon durchbrochen worden ist, findet die Krümmung nur noch in der Spitzenregion des Hypocotyls statt und der Cotyledo wird nur passiv lichtwärts geneigt. Aus dem Geradebleiben des Cotyledo darf man jedoch noch nicht schliessen, dass derselbe sein Wachsthum vollkommen eingestellt hat und gar nicht mehr krümmungsfähig ist; denn das Geradebleiben könnte sich auch dadurch erklären, dass der Cotyledo schon passiv geneigt wird, bevor er noch Zeit gehabt hat sich merklich zu krümmen (vgl. hierzu § 65). Um sich also mit Sicherheit von dem völligen Aufhören des Wachsthum zu überzeugen, ist es erforderlich, directe Messungen am Cotyledo anzustellen, und zwar nicht mittels Maassstab, was keine genügende Genauigkeit gewährt,

¹⁾ Ich habe hier nur die Fälle im Auge, wo die Krümmung durch Wachsthum vermittelt wird, während die Variationsbewegungen, wo die Mechanik der Krümmung eine ganz andere ist, zunächst von der Betrachtung ausgeschlossen sind. Dieselben legen allerdings von vornherin die Vermuthung nahe, dass auch bei den Organen, wo die Krümmung durch Wachsthum vermittelt wird, die Reizbarkeit auch nach dem Erlöschen des Wachsthum fortbestehen dürfte.

sondern mittels des Mikroskops. Ich bediente mich eines horizontalen Ablesemikroskops nach Pfeffer; das Okularmikrometer des Instruments enthält 120 Theilstriche, von denen bei der angewandten, schwächsten Vergrößerung 22 auf 1 mm kommen. Da ich für eine Genauigkeit der Ablesung bis zu $\frac{1}{2}$ Theilstrich garantiren kann, so wurde eine Genauigkeit der Zuwachsmessung von ca. 0,02 mm erreicht.

Es ist noch eine Fehlerquelle zu beachten, welche dadurch gegeben ist, dass die Spitze des Cotyledo (wie man sich mit Hilfe einer Lupe überzeugen kann) bald nach der Durchbrechung allmählig zu schrumpfen beginnt, was mit einer geringen Verkürzung verbunden ist; misst man daher die Gesamtlänge des Cotyledo, so kann diese Verkürzung eventuell ein im Untertheil noch stattfindendes geringes Wachstum verdecken. Aus diesem Grunde sind drei Versuche, welche noch vor Entdeckung der in Rede stehenden Fehlerquelle ausgeführt wurden, nicht vollkommen beweisend. Andererseits bleibt an der äussersten (heliotropisch nicht empfindlichen) Basis des Cotyledo ein geringes, an der allmähigen Verzerrung einer Tuschmarke erkennbares Wachstum auch dann noch erhalten, wenn der übrige Cotyledo schon völlig ausgewachsen ist. Sowohl die äusserste Spitze als die äusserste Basis sind daher von der Messung auszuschliessen.

Es wurden also auf dem Cotyledo zwei Tuschpunkte angebracht, einer etwas über der Grenze von Cotyledo und Hypocotyl, der andere etwas unterhalb des Risses, durch welchen das Laubblatt hervortrat: die zwischen beiden befindliche Strecke umfasste fast die ganze Länge des Cotyledo und gleichzeitig den ganzen heliotropisch empfindlichen Theil des Keimlings, abgesehen von der sicher nicht mehr wachsenden Spitze des Cotyledo. Die Tuschpunkte stellten sich unter dem Mikroskop als Flecke von unregelmässigem Umriss dar; irgend eine hervortretende, nach einer angefertigten Skizze leicht wiederzuerkennende Ecke derselben wurde ein für alle Mal als Messungsmarke gewählt. Ueber die Vorsichtsmassregeln, welche zur Vermeidung verschiedener Fehlerquellen bei der Messung beobachtet werden mussten, brauche ich nicht wohl besonders zu berichten.

Die Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt. Nachdem auf dem Cotyledo einiger ausgewählten Keimlinge die zu messende Strecke markirt und die Messung vollzogen war, wurden dieselben einseitig beleuchtet (mit Tageslicht) und nach einiger Zeit die Neigung des Obertheils bestimmt; ca. 24 Stunden nach der ersten Messung wurde die Länge der markirten Strecke von Neuem gemessen, und dann wurde wiederum einseitig beleuchtet, jedoch von der entgegengesetzten Seite wie vorhin, so dass die eventuell von der vorigen Krümmung her verbliebene Neigung nunmehr von der Lichtquelle weg gerichtet war. In derselben Weise wurde mehrere Tage hintereinander täglich der Zuwachs des Cotyledo und die erreichte heliotropische Neigung für jeden einzelnen Keimling bestimmt. Ausserdem wurde täglich der Zuwachs der Hypocotyle gemessen; da aber dieselben, in Folge der abwechselnden Beleuchtung bald von der einen bald von der anderen Seite,

stark hin- und hergekrümmt waren, so konnte dies nur in ganz annähernder Weise (durch Messung des Abstandes der Hypocotylspitze von der Erdoberfläche mittels Millimetermaassstab) geschehen; Genauigkeit war hierin freilich auch nicht erforderlich.

Nach diesen Vorbemerkungen kann ich mich in der Beschreibung des als Beispiel anzuführenden Versuchs kurz fassen.

Versuch 49. *Panicum sanguinale*.

Am 25./III. wird ein Topf mit Keimlingen, deren Cotyledo durchgängig schon durchbrochen ist, einseitig beleuchtet und über Nacht stehen gelassen. Am Vormittag des 26./III. werden vier Keimlinge ausgewählt, bei denen die Krümmung sich nur auf die Hypocotylspitze beschränkt und der Cotyledo unter $50-60^{\circ}$ geneigt ist; bei ihnen wird in der besprochenen Weise eine Strecke des Cotyledo markirt und gemessen; die Länge der markirten Strecke beträgt am 26./III. Mittags die folgende Zahl von Theilstrichen des Mikrometers:

I: 49, II: 44, III: 42, IV: 43.

In Anbetracht der schon ziemlich geringen Krümmungsfähigkeit werden die Keimlinge jedesmal den ganzen Tag hindurch exponirt.

Die Ergebnisse des Versuchs sind in folgender Tabelle zusammengestellt, in welcher die Zuwächse in Mikrometertheilstrichen angegeben sind; die Zeichen + und — bedeuten, dass ein weniger als $\frac{1}{2}$ Theilstrich betragender (also zweifelhafter) Zuwachs resp. eine ebensolche Verkürzung gefunden wurde.

Datum	Neigung und Zuwachs des Cotyledo	Keimlinge				Zuwachs des Hypocotyls
		<i>I</i>	<i>II</i>	<i>III</i>	<i>IV</i>	
27./III.	Neigung	40°	30°	60°	40°	} $1-1\frac{1}{2}$ mm
	Zuwachs	$2\frac{1}{2}$	$1\frac{1}{2}$	+	$1\frac{1}{2}$	
28./III.	Neigung	30°	20°	25°	30°	} Nicht über $\frac{3}{4}$ mm
	Zuwachs	—	0	—	+	
29./III.	Neigung	0°	15°	10°	10°	} Nicht messbar.
	Zuwachs	—	—	0	0	

Das Resultat für die einzelnen Keimlinge ist folgendes:

I: Die Krümmungsfähigkeit dauerte bis zum 28./III., das Wachstum des Cotyledo bis zum 27./III.

II: Die Krümmungsfähigkeit dauerte bis zum 29./III., das Wachstum des Cotyledo bis zum 27./III.

III: Die Krümmungsfähigkeit dauerte bis zum 29./III., das Wachstum des Cotyledo vielleicht bis zum 27./III., wahrscheinlich aber nur bis zum 26./III. (die Länge der gemessenen Strecke betrug am Schluss des Versuches 42 Theilstriche, also genau soviel wie bei Beginn desselben).

IV: Die Krümmungsfähigkeit dauerte bis zum 29./III., das Wachstum des Cotyledo vielleicht bis zum 28./III., wahrscheinlich aber nur bis zum 27./III.

Also hat bei allen vier Keimlingen die heliotropische Krümmungsfähigkeit des Hypocotyls — und folglich auch die hierfür die nothwendige Voraussetzung bildende heliotropische Empfindlichkeit und Reizbarkeit des Cotyledo — länger angedauert als das Wachstum des Cotyledo, und zwar bei den

einzelnen Keimlingen um einen bis zwei Tage, bei dem einen wahrscheinlich sogar um drei Tage länger; wenn der Cotyledo im Laufe einer so langen Zeit nicht einmal einen Zuwachs von $0,02\text{ mm}$ anweist, so darf man wohl behaupten, dass sein Wachstum vollständig erloschen ist. — Zum Schluss des Versuchs hatte sich freilich auch die Krümmungsfähigkeit des Hypocotyls stark vermindert; daraus darf man aber nicht etwa auf eine Abnahme der Reizbarkeit des Cotyledo schliessen, denn diese Thatsache ist einfach die nothwendige Folge der (ans der letzten Rubrik der Tabelle ersichtlichen) rapiden Abnahme des Wachstums des Hypocotyls, welches am letzten Versuchstage ja nicht mehr messbar war (und bei dem an diesem Tage nicht mehr krümmungsfähigen Keimling *I* jedenfalls ganz aufgehört haben muss). Da die Abnahme der Krümmungsfähigkeit des Hypocotyls (soweit sich das beurtheilen lässt) so ziemlich der Abnahme seiner Wachstumsintensität entsprach, können wir vielmehr schliessen, dass die Reizbarkeit des Cotyledo bis zum Schlusse des Versuchs constant geblieben sein dürfte, jedenfalls aber eine wesentliche Verminderung nicht erfahren haben kann.

Ein zweiter Versuch wurde mit fünf Keimlingen von *Setaria viridis* gemacht; die Wachstumsintensität der Hypocotyle und dementsprechend auch die Krümmungsfähigkeit war hier bedeutend grösser als in dem obigen Versuch, und daher genügte es, die Keimlinge jedesmal nur für einige Stunden zu exponiren, im Uebrigen aber dunkel zu halten; nur am letzten Versuchstage war die Krümmungsfähigkeit bereits derartig vermindert, dass die Exposition auf einen ganzen Tag ausgedehnt werden musste. Im Uebrigen war die Versuchsanstellung ganz die gleiche wie in Versuch 49. Drei Keimlinge erwiesen sich noch 1—2 Tage nach dem vollkommenen Erlöschen des Wachstums des Cotyledo krümmungsfähig; bei den zwei übrigen war bei Schluss des Versuches das Wachstum des Cotyledo noch nicht zweifellos erloschen.

Somit ist für zwei Species der *Panicen*, an zusammen sieben Keimlingen, mit voller Strenge erwiesen worden, dass der Cotyledo auch nach vollkommenem Abschluss seines Wachstums noch heliotropisch empfindlich und reizbar bleibt.

Dass wir diese Eigenschaften des Cotyledo noch 1—3 Tage nach Abschluss seines Wachstums nachweisen können, ist dem günstigen Umstand zu verdanken, dass das Wachstum des Hypocotyls, wenn auch rapid abnehmend, doch um die besagte Anzahl von Tagen dasjenige des Cotyledo überdauert. Sobald das Wachstum des Hypocotyls und damit auch seine Krümmungsfähigkeit vollständig erloschen ist, geht uns das Reactiv auf die heliotropische Empfindlichkeit und Reizbarkeit des Cotyledo verloren, und dieselben bleiben uns fortan ebenso verborgen, wie bei anderen heliotropischen Organen nach Abschluss ihres Wachstums.

Doch liegt kein Grund vor, daran zu zweifeln, dass das Protoplasma des Cotyledo auch fernerhin heliotropisch empfindlich und reizbar bleibt. Wenn sich innerhalb des Cotyledo selbst diese Eigenschaften als von der

Wachstumsfähigkeit unabhängig erwiesen haben, so müssen sie um so mehr von der Wachstumsfähigkeit des Hypocotyls unabhängig sein; und es ist gar nicht einzusehen, warum diese von einander vollkommen unabhängigen Dinge gleichzeitig aufhören sollten. Wir dürfen es daher als zum Mindesten sehr wahrscheinlich betrachten, dass bei den *Panicen* der Cotyledo auch dann noch heliotropisch empfindlich und reizbar bleibt, wenn das Wachstum im ganzen Keimling erloschen ist, vermuthlich so lange der Cotyledo überhaupt lebendig bleibt. Dasselbe gilt auch für die heliotropische Reizbarkeit des Hypocotyls.

§ 74. Ich verfüge ferner über einige Beobachtungen an anderen Objecten, aus denen mit grösster Wahrscheinlichkeit hervorgeht, dass auch hier in gewissen Organtheilen die heliotropische Reizbarkeit mit dem Abschluss des Wachstums nicht erlischt. Zunächst ist es im Cotyledo von *Avena sativa* eine $1\frac{1}{2}$ mm lange Spitzenregion, welche sich überhaupt durch besonders langsames Wachstum auszeichnet und in Keimlingen von über 3 cm Höhe in 24 Stunden kein mittels Maassstabes messbares Wachstum mehr aufweist (§ 10). Nun geht aus den in § 19 mitgetheilten Versuchen hervor, dass gerade die äusserste, $1-1\frac{1}{2}$ mm lange Spitze des Cotyledo in besonders hohem Grade heliotropisch empfindlich ist und dass die von hier ausgehende Reizung die heliotropische Krümmungsfähigkeit des Untertheils besonders stark beeinflusst. Da in diesen Versuchen u. a. auch ältere (bis zu $4\frac{1}{2}$ cm hohe) Keimlinge verwandt wurden, so ist es mindestens wahrscheinlich, dass die besagten Eigenschaften der äussersten Spitze auch dann noch fortbestehen, wenn das Wachstum derselben bereits erloschen ist.

Einen weiteren Fall bieten die Sämlingsblätter von *Allium Cepa*, deren ca. $\frac{1}{4}$ der Gesamtlänge ausmachende Spitzenregion schon früh zu wachsen aufhört, wenigstens bei Messung mittels Maassstab in 24 Stunden keinen Zuwachs erkennen lässt. Wie man aber aus Versuch 38 (§ 52) ersieht, ist diese nicht wachsende und folglich selber nicht krümmungsfähige Spitzenregion heliotropisch empfindlich und reizbar: ist sie nämlich allein einseitig belichtet, so übermittelt sie dem verdunkelten Untertheil des Blattes eine heliotropische Reizung; dasselbe wurde auch in einem zweiten Versuch bei einem weiteren jungen Blatt gefunden. Bei den zwei Blättern des Versuchs 38 blieb die Spitzenregion einen ganzen Tag lang den für eine heliotropische Krümmung günstigsten Bedingungen ausgesetzt und krümmte sich doch nicht im mindesten; dies kann, unabhängig von den Messungen, als Beweis dafür gelten, dass ihr Wachstum in der That vollständig abgeschlossen war; zur unbedingten Beweiskräftigkeit fehlt hier nur die mikrometrische Constatirung der letzteren Thatsache.

Ein dritter Fall, von etwas anderer Art, wurde bei einigen Stengeln von *Galium purpureum* beobachtet. Hier bleibt, wie in § 60 näher dargelegt, das an der Basis der Internodien befindliche „Gelenk“ länger krümmungsfähig als der übrige Theil der Internodien. Wird nur die Gipfel-

knospe und ein Theil des ersten Internodiums einseitig beleuchtet, und der ganze untere Theil des Stengels verdunkelt, so kommt es zuweilen vor, dass im zweiten Internodium nur das Gelenk sich heliotropisch krümmt, während der ganze übrige Theil des Internodiums vollständig gerade bleibt. Ich habe solche ganz zweifellose Fälle zweimal beobachtet. Den einen Fall bietet der Spross 1 in Versuch 46 (vgl. Fig. 53, 1, S. 139); hier hatte sich nach $5\frac{3}{4}$ stündiger Exposition das Gelenk soweit gekrümmt, dass das zweite Internodium um 10° lichtwärts geneigt war, also mit dem dritten Internodium einen Winkel von 170° bildete. Der zweite Fall gelangte in einem anderen Versuch zur Beobachtung; hier war nach 6 stündiger Exposition das gerade gebliebene zweite Internodium infolge Krümmung des Gelenks um 15° lichtwärts geneigt worden.

Da in beiden Fällen die Länge des zweiten Internodiums recht bedeutend (3,0 resp. 2,9 cm) war, so hätte selbst eine sehr schwache Krümmung desselben bemerkbar sein müssen; aber selbst beim Anlegen eines Lineals liess sich nicht die geringste Abweichung von der geraden Linie constatiren. Wir müssen es also für höchst wahrscheinlich halten, dass das zweite Internodium (abgesehen vom Gelenk) seine Krümmungsfähigkeit schon vollkommen verloren hatte, also auch gar nicht mehr wuchs; zur völligen Sicherstellung dieser Thatsache fehlt auch hier nur die mikrometrische Messung (welche in diesem Fall, ebenso wie in den anderen in diesem Paragraph besprochenen Fällen, sich mit den betr. Versuchen nicht vereinigen lässt). Nun muss aber die heliotropische Reizung auf ihrem Wege von der beleuchteten Spitze zum Gelenk sich durch die ganze Länge des zweiten Internodiums fortgepflanzt haben; und da die Fähigkeit zur Fortleitung eines heliotropischen Reizes die heliotropische Reizbarkeit (wenigstens die indirecte) des betreffenden Pflanzentheils zur Voraussetzung hat¹⁾, so folgt, dass diese im ganzen Internodium auch nach dem Erlöschen des Wachstums und dem Verlust der Krümmungsfähigkeit erhalten bleibt; dass auch die heliotropische Empfindlichkeit fortdauert, ist aus den angeführten Thatsachen nicht zu entnehmen, ist aber wohl kaum zu bezweifeln.

Nachdem somit die Unabhängigkeit der heliotropischen Reizbarkeit (und meist auch der heliotropischen Empfindlichkeit) und die Möglichkeit ihrer Fortdauer in Organen oder Organtheilen nach Verlust der Krümmungsfähigkeit für vier sehr verschiedene Objecte theils mit Sicherheit, theils mit ungesicherter grenzender Wahrscheinlichkeit constatirt worden ist, sind wir wohl berechtigt, das erhaltene Resultat zu verallgemeinern und auch auf diejenigen Objecte auszudehnen, wo ein solcher Nachweis der Lage der

1) So ist es, wenn die Reizfortpflanzung auf einer Thätigkeit des lebenden Protoplasmas beruht, und das dürfen wir für die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung, nach den in § 26 mitgetheilten Versuchen, wohl getrost annehmen. Vgl. auch das im folgenden Paragraphen über den Weg der Reizfortpflanzung Gesagte.

Dinge nach nicht möglich ist. Es liegt kein Grund mehr vor daran zu zweifeln, dass überhaupt auch in all den Fällen, wo die heliotropische Krümmung durch Wachstum vermittelt wird, die heliotropische Empfindlichkeit und Reizbarkeit des Protoplasmas bis zum Lebensende desselben fort dauert, — gerade so wie in den anderen Fällen, wo die Krümmung durch Turgoränderungen vermittelt wird —, und dass der oft schon lange vor dem Lebensende eines Pflanzentheils eintretende Verlust der Krümmungsfähigkeit in Veränderungen seinen Grund hat, die mit der Empfindlichkeit und Reizbarkeit nichts zu thun haben und nur die Ausführung des letzten Actes der Reizersehung, der Krümmung, unmöglich machen.

§ 75. Während wir bisher nur die durch Wachstum vermittelten prosheliotropischen Krümmungen im Auge hatten, wollen wir uns jetzt zu den anderen Reizbewegungen wenden. Ohne uns auf eine detaillirte Uebersicht derselben einlassen zu können, welche zu viel Raum beanspruchen würde, wollen wir in den Hauptzügen erörtern, inwiefern die in den vorhergehenden Paragraphen niedergelegten Betrachtungen einer allgemeineren Anwendung fähig sind.

Was zunächst alle die Reizkrümmungen anbetrifft, welche durch Wachstum vermittelt werden, so ist es klar, dass auf sie Alles das, was oben über die Krümmungsfähigkeit und deren Factoren gesagt worden ist, meist ohne weiteres passt¹⁾, so dass man also ohne weiteres das Wort „prosheliotropisch“ durch apheliotropisch, pros- oder apogeotropisch etc. ersetzen kann. In allen derartigen Fällen muss die Krümmungsfähigkeit aus denselben vier Factoren bestehen und der Einfluss jedes einzelnen muss derselbe sein, wie beim Prosheliotropismus. Während drei von den vier Factoren bei einem gegebenen Organ für alle „Tropismen“ die nämlichen sind, kann die Reizbarkeit durch verschiedene Reizursachen natürlich eine ungleiche sein. [Dabei muss man im Auge behalten, dass die Reizbarkeit durch verschiedene Reizursachen, also etwa die heliotropische und geotropische Reizbarkeit, und folglich auch die heliotropische und geotropische Krümmungsfähigkeit eines Organs, genau genommen nicht mit einander vergleichbar sind; sie wären nur bei Gleichheit aller äusseren Bedingungen der Krümmung vergleichbar, die Intensitäten der verschiedenen Reizursachen können aber nicht gleich

¹⁾ Eine gewisse Complication liegt bei der geotropischen Krümmung der Grasknoten vor, indem in schon ausgewachsenen Knoten das Wachstum erst durch die geotropische Reizung wieder von Neuem angeregt wird, die Reizung also eine zwiefache Wirkung hat, und der Factor Wachstumsintensität nicht, wie sonst, unabhängig von der Reizung gegeben ist. — Die Fälle hingegen, in denen die Reizbarkeit eines Organs durch ein gewisses äusseres Agens sich nach Qualität und Grad ändert, — sei es spontan mit dem Entwicklungsstadium, sei es unter dem Einfluss äusserer Factoren, — stellen für uns keine Complication dar, denn für die Krümmungsfähigkeit kommt nur die augenblicklich vorhandene Reizbarkeit in Betracht und bleibt es gleichgiltig, ob dieselbe früher eine andere war.

gemacht werden, da sie incommensurabel sind. Die Vergleichung kann sich also nur auf die bei der gegebenen Intensität des Lichts und der Schwerkraft stattfindende heliotropische und geotropische Reizung eines Organs beziehen.]

Wenn die Krümmung nicht durch Wachstum, sondern (wie in den echten Gelenken) durch elastische Längenänderung von Gewebecomplexen vermittelt wird, so kommt als Factor der Krümmungsfähigkeit, an Stelle der Wachstumsintensität, der Grad der Turgordehnung der Membranen in Betracht; die Verhältnisse liegen hier complicirter, da dieser Factor in verschiedenen Sectors des Gelenkquerschnittes verschieden sein kann, und man jedenfalls die Krümmungsfähigkeit, auch *caeteris paribus*, nicht etwa ohne Weiteres der mittleren Turgordehnung proportional setzen darf; eine nähere Betrachtung dieser Verhältnisse wäre hier aber nicht angebracht.

Wenn endlich der Reizerfolg nicht eine Krümmung, sondern eine Verkürzung ist (wie bei den Filamenten der *Cynareen*), so ist die „Krümmungsfähigkeit“ durch den allgemeineren Begriff der „Reactionsfähigkeit“ zu ersetzen, und diese wird in diesem Fall durch zwei Factoren, den Grad der Turgordehnung der Membranen und den Grad der Reizbarkeit des Protoplasmas, bestimmt, während Dicke und anatomischer Bau als Factoren in Wegfall kommen.

Jedenfalls muss der Grad der Reizbarkeit des Protoplasmas in allen Reizerscheinungen (auch in denen, deren Resultat nicht eine äusserlich erkennbare Bewegung ist) als ein Factor der Reactionsfähigkeit in Betracht kommen.

Weiter werden wir wohl bei allen Reizerscheinungen, jedenfalls aber bei denen, die durch eine äussere Reizursache veranlasst werden, ebenso wie beim Heliotropismus, Empfindlichkeit und Reizbarkeit, Empfindung und Reizung von einander zu unterscheiden haben (für den Apogeotropismus wird dies in § 80 direct bewiesen werden), und in all den Fällen, wo eine Fortpflanzung der Reizung stattfindet, müssen wir auch directe und indirecte Reizbarkeit unterscheiden. Ausser der heliotropischen Reizung sind noch folgende nachgewiesenermaassen fähig sich fortzupflanzen: die Reizung durch Berührung (Reibung), Erschütterung, Verwundung, die hydrotropische und galvanotropische Reizung, die chemische Reizung (z. B. bei *Drosera*), die paratonische (d. i. durch Wechsel der Lichtintensität bewirkte) Reizung, und endlich die ihrem Wesen nach wohl noch nicht genügend aufgeklärte, wahrscheinlich aber in die Kategorie der Wundreize gehörende Reizung, welche die sog. Darwin'sche Krümmung der Wurzeln hervorruft. Was die übrigen bekannten Reizbewegungen anbetrifft, so sind über die Möglichkeit einer Reizfortpflanzung entweder noch keine Angaben vorhanden, oder die vorliegenden Daten sind nicht beweisend¹⁾. Doch darf man es wohl für wahrscheinlich halten, dass jegliche Reizung sich fortzupflanzen vermag.

¹⁾ Ohne auf das vielfach Constatirte und allgemein Bekannte einzugehen, will ich hier nur die Literaturbelege für diejenigen der obigen Angaben mittheilen, welche sich nur auf vereinzelte (aber, ihre Richtigkeit natürlich vorausgesetzt, be-

Bezüglich des Weges der Reizfortpflanzung habe ich (§ 26) für ein in dieser Hinsicht besonders günstiges Object, nämlich für den Cotyledon von *Avena sativa*, den Beweis erbracht, dass die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung nicht in den Leitsträngen, sondern im Parenchym des Grundgewebes vor sich geht. Der gleiche Beweis (und zwar auf dem gleichen Wege) ist nur noch für einen weiteren Fall geführt worden, nämlich von Oliver (13) für die Fortpflanzung des Berührungsreizes bei den Narben von *Martynia* und *Mimulus*. In den anderen untersuchten Fällen, nämlich bei *Drosera* und *Dionaea*¹⁾, ist das Verhalten nach den vorliegenden Angaben ein etwas anderes: zwar ist festgestellt, dass die Reizung sich hier auch im Parenchym fortpflanzen kann, aber die Fortpflanzung durch die Leitstränge geschieht bedeutend leichter und schneller, so dass also sicherlich diese und nicht das Parenchym den normalen Weg der Reizfortpflanzung darstellen. Darin besteht ein Unterschied gegenüber den von Oliver und mir constatirten Fällen, wo entweder die Leitstränge als Weg der Reizfortpflanzung überhaupt nicht in Betracht kommen, oder doch wenigstens kein Grund vorliegt anzunehmen, dass dieselbe vorzugsweise in ihnen stattfindet. Gemeinsam dürfte hingegen allen diesen Fällen das sein, dass die Reizung sich im lebenden Protoplasma fortpflanzt (vgl. § 69), und dasselbe möchte ich in allen anderen Fällen von Reizfortpflanzung für wahrscheinlich halten. Eine Ausnahme bildet nur *Mimosa pudica*, bei der die Fortpflanzung der Reizung von einem Gelenk zum anderen, wie durch die zahlreichen vorliegenden Untersuchungen sicher constatirt ist, von der Lebensthätigkeit des leitenden Gewebes unabhängig ist und auf rein mechanische Weise, durch die Fortpflanzung einer hydrostatischen Druckschwankung, vermittelt sein muss. Dieser ganz vereinzelt dastehende Fall darf bei Beurtheilung anderer Fälle von Reizfortpflanzung wohl kaum als Analogon herangezogen werden; es ist vielmehr von vornherein wahrscheinlich, dass für eine so schnelle und gleichzeitig auf solche Entfernungen hin stattfindende Reizfortleitung, wie bei *Mimosa*, andere Mittel als sonst zur Verwendung gelangen.

weisende) Versuche stützen; ich bemerke dabei, dass die auf Reizfortpflanzung von der Wurzelspitze aus bezüglichen Angaben der Autoren in einem besonderen, demnächst zu publicirenden Aufsatz noch eingehender besprochen und gewürdigt werden sollen.

Der Nachweis für die Fortpflanzung der hydrotropischen Reizung wurde geliefert von Molisch (10, 25—30), der galvanotropischen von Brunnerhorst (2, 216), der paratonischen von Batalin (1, 244) an den Blättchen von *Oxalis*, deren Gelenke nach dem Autor auch dann auf Sonnenlicht reagiren, wenn dieses nur die Lamina trifft. — Behauptet, aber bisher nicht bewiesen, ist die Fortpflanzung der geotropischen Reizung (worüber Näheres ebenfalls in dem in Vorbereitung befindlichen Aufsatz über die Function der Wurzelspitze); übrigens werde ich in § 77 zeigen, dass die geotropische Reizung sich thatsächlich fortzupflanzen vermag.

1) Auf die den Weg und die Art und Weise der Reizfortpflanzung in den verschiedenen Fällen betreffende Literatur gehe ich hier nicht ein, da dies zu weit führen würde.

Wir sahen, dass die heliotropische Empfindlichkeit häufig in einem Organ ungleichmässig vertheilt ist, indem das Organ zwar in seiner ganzen Länge empfindlich ist, aber in einer bestimmten Region (in allen bekannten Fällen in einer kurzen Spitzenregion) in mehr oder weniger höherem Grade, als in seinen übrigen Theilen. Fälle einer derartigen ungleichmässigen Vertheilung der Empfindlichkeit gegenüber anderen Reizursachen sind bisher nicht bekannt; sie dürften aber wohl auch noch aufgefunden werden, und bezüglich des Geotropismus werde ich im § 77 das Vorkommen dieser Erscheinung nachweisen.

Hingegen sind bereits zwei verschiedene Fälle bekannt, welche ungefähr dem entsprechen, was wir bei den *Panicen*-Keimlingen gefunden haben, wo nämlich die Empfindlichkeit nur auf eine bestimmte Stelle eines Organs beschränkt und der übrige Theil desselben nur indirect, durch einen übermittelten Impuls reizbar ist. Bei der sog. Darwin'schen Krümmung¹⁾ ist nur die Wurzelspitze empfindlich, und bei *Drosera* (Darwin, 4, 209) ist es nur das Köpfchen und der ihm nächstgelegene Theil der Tentakeln, welche sowohl für chemische als für mechanische Reizursachen empfindlich sind. Die Analogie zwischen dem letzteren Fall und demjenigen der *Panicen*-Keimlinge geht indessen noch weiter. Ebenso wie der Cotyledo bei älteren *Panicen*-Keimlingen, wächst das Tentakelköpfchen bei *Drosera* nicht und ist folglich selber nicht krümmungsfähig. Dass wir hier die Empfindlichkeit eines nicht krümmungsfähigen Organtheils dennoch constatiren können, ist derselben Constellation von Umständen zu verdanken, wie bei den *Panicen*, nämlich dem, dass das Köpfchen die durch Empfindung der Reizursache hervorgerufene Reizung dem Untertheil des Tentakels übermittelt, welcher noch wächst und folglich auf die zugeleitete Reizung durch eine Krümmung reagiren kann.

Dass die Fähigkeit eine Reizursache zu empfinden (zu percipiren) und die Fähigkeit auf dieselbe in der dem Pflanzentheil eigenthümlichen Art zu reagiren, principiell verschiedene Dinge sind, ist eigentlich selbstverständlich und auch mehrfach (insbesondere von Pfeffer wiederholt) hervorgehoben worden; es ist folglich im Grunde genommen auch ohne Weiteres klar, dass diese beiden Fähigkeiten nicht gleichzeitig aufzuhören brauchen, ja es wäre sogar wunderbar, wenn dies der Fall wäre, da die Eigenschaften, auf denen diese zwei Fähigkeiten beruhen, von einander nicht abhängig zu sein brauchen. Wenn dies oft nicht wie erforderlich berücksichtigt wird, so liegt das wohl hauptsächlich daran, dass diese Unterscheidungen theoretisch sind, factisch hingegen die Empfindlichkeit und die Reactionsfähigkeit local zusammenfallen und folglich auch die Empfindlichkeit mit dem Verlust der Reactionsfähigkeit latent wird. Nun kennen wir aber bereits zwei sicher constatirte und sehr verschiedenartige Fälle, in denen Empfindlichkeit und

¹⁾ Wichtigste Literatur über dieselbe: Darwin (5, 109—154), Wiesner (23, 139—147), Detlefsen (6, 627—645), Wiesner (24, 225—275).

Reactionsfähigkeit local vollkommen getrennt sind¹⁾, derart, dass der eine Pflanzentheil empfindlich aber nicht reactionsfähig, der andere reactionsfähig aber nicht empfindlich ist, und nur die Reizbarkeit und die Möglichkeit der Uebertragung der Reizung von ersterem zu letzterem das gemeinsame Band zwischen ihnen bildet; das Beispiel des Cotyledo der *Panicum* zeigt überdies noch, dass ein Organ, das früher reactionsfähig war, auch nach Verlust der Reactionsfähigkeit empfindlich bleiben kann, und dasselbe ist auch noch für einige andere heliotropische Organe wahrscheinlich gemacht worden. Nachdem also die theoretische Möglichkeit eine Reihe von realen Stützen gefunden hat, wird es wohl nicht als zu kühn erscheinen, wenn ich den im vorigen Paragraphen für den Heliotropismus gezogenen Schluss verallgemeinere und sage: Wenn das Protoplasma eines Organs einmal mit der Fähigkeit ausgestattet ist, eine Reizursache zu empfinden und durch sie gereizt zu werden, so behält es diese Fähigkeit im Allgemeinen wahrscheinlich bis an sein Lebensende; möglicherweise verläuft sogar die ganze Kette der durch die Reizursache angeregten Prozesse (oder doch ein grosser Theil dieser Kette) im alten, nicht mehr reagirenden Organ genau so wie im jungen, noch reactionsfähigen Organ, mit Ausnahme nur des letzten Gliedes (oder der letzten Glieder), nämlich der Reaction. Dabei bleibt es natürlich nicht ausgeschlossen, dass in bestimmten Fällen die Empfindlichkeit und Reizbarkeit eines Organs, spontan oder unter dem Einfluss äusserer Factoren, zeitweilig oder definitiv, schon vor dem Lebensende aufgehoben werden können, so wie es ja vorkommt, dass sie ihrem Grade und ihrer Qualität nach geändert werden.

§ 76. Es ist nicht zu bezweifeln, dass die Empfindlichkeit für verschiedene Reizursachen auf verschiedenen Eigenschaften des Protoplasmas beruhen muss, so dass es also eine spezifische heliotropische, eine spezifische geotropische etc. Empfindlichkeit giebt; darüber brauche ich weiter keine Worte zu verlieren. Ganz richtig bemerkt aber Noll (12, 16), dass der Krümmungsvorgang bei den verschiedenen Reizerscheinungen der nämliche ist (natürlich kann sich das nur auf die Fälle beziehen, wo die Krümmung durch Wachsthum vermittelt wird). Ich glaube nun, dass wir noch bedeutend weiter gehen dürfen. Nicht blos der letzte Act, die Krümmung, sondern schon der zweite Act der ganzen Reizerscheinung, nämlich die Reizung, kann sehr wohl in den verschiedenen Fällen identisch sein, und es ist durchaus nicht erforderlich, eine besondere heliotropische, geotropische etc. Reizbarkeit anzunehmen. Dass bei den Reizungen, welche durch die Perception verschiedener Reizursachen veranlasst werden, die stattfindende Veränderung im Protoplasma qualitativ die gleiche sein muss, lässt sich freilich

¹⁾ Bei der Darwin'schen Krümmung ist die lokale Trennung keine vollkommene, da die empfindliche Spitze der Wurzel wohl auch reactionsfähig ist; wenigstens ist das Gegentheil nicht bewiesen worden.

nicht zeigen, aber es liegt gar kein Grund vor, das Gegentheil anzunehmen, und bei solcher Sachlage müssen wir uns natürlich an die einfachere Möglichkeit halten, solange nicht etwa begründete Zweifel an deren Richtigkeit auftauchen. Hiernach wäre also beim Heliotropismus, Geotropismus, Hydroptismus u. s. w. nur der Perceptionsact verschieden, der ganze übrige Verlauf des Vorganges aber der gleiche. Insbesondere wäre auch die sich von einem Organtheil zum anderen fortpflanzende Reizung qualitativ die gleiche, so dass wir also, wenn wir von der Fortpflanzung etwa einer heliotropischen Reizung reden, damit nur die Herkunft, nicht aber die spezifische Natur derselben characterisiren. Eine Reizung, wenn sie einmal gegeben ist, ruft ja in der That, sowohl beim Fortwirken an Ort und Stelle (bei der Nachwirkung) als auch bei ihrer Fortleitung an andere Stellen, qualitativ die nämlichen Folgen hervor, ganz unabhängig davon, durch welche Reizursache sie inducirt worden ist, — so dass es, wenigstens nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse, geradezu gezwungen erscheinen würde, derselben in verschiedenen Fällen specifisch verschiedene Natur zuzuschreiben. Es ist also im Grunde genommen nicht ein heliotropischer oder geotropischer Reiz, welcher sich fortpflanzt, sondern einfach ein Krümmungsreiz, welcher die Richtung der Krümmung und (neben anderen Factoren) den Grad derselben bestimmt. — Fraglich ist es, woran es liegt, dass ein und dieselbe Reizursache bei verschiedenen Organen verschieden gerichtete Bewegungen auslöst, z. B. einseitige Beleuchtung bald proheliotropische, bald apheliotropische, bald diabeliotropische Bewegung; es lässt sich gegenwärtig nicht sagen, ob dies durch Differenzen der Empfindlichkeit oder der Reizbarkeit, oder endlich beider bedingt ist. Auch lässt sich nicht mit Sicherheit sagen, wo die Verschiedenheit zwischen den Fällen beginnt, in denen die Krümmung einerseits durch Wachsthum, andererseits durch Aenderung der Turgordehnung vermittelt wird; als wahrscheinlich darf es aber wohl gelten, dass Empfindungsact und Reizungsact in beiden Fällen identisch sind und die Verschiedenheit erst von einem der weiteren Glieder der Kette an sich geltend macht.

Zum Schluss muss ich noch bemerken, dass die von mir in einem genau bestimmten Sinn gebrauchten Termini Empfindlichkeit und Reizbarkeit in der Literatur mehrfach in mehr oder weniger abweichender Bedeutung benutzt worden sind. Ganz besonders gilt das von dem Ausdruck „Empfindlichkeit“, welcher bisher überhaupt keine bestimmte Bedeutung hatte und nicht selten sogar von ein und demselben Autor bald in dem einen, bald in einem anderen Sinne angewandt wurde. Hierauf möchte ich, um Missverständnissen vorzubeugen, etwas näher eingehen.

Erstens finden wir zuweilen den Ausdruck „Empfindlichkeit“ in demselben Sinne, welchen ich ihm gebe, also als gleichbedeutend mit „Perceptionsfähigkeit“ angewandt, jedoch wohl nie mit der Bedeutung einer variablen Grösse, die in verschiedenen Fällen einen verschiedenen Werth haben kann. Wo Letzteres der Fall ist, wo also von der grösseren oder geringeren

Empfindlichkeit von Organen oder Organtheilen die Rede ist, ist meist dasjenige gemeint, was ich als Krümmungsfähigkeit bezeichne; sehr oft werden beide Termini geradezu als Synonyme gebraucht (von den vielen Beispielen, die hierfür angeführt werden könnten, genügt es auf die S. 157 citirte Stelle aus H. Müller zu verweisen). Um dem gegenüber meine Auffassung dieser Begriffe nochmals kurz zu charakterisiren, weise ich nur darauf hin, dass z. B. von zwei Organen das empfindlichere doch das weniger krümmungsfähige sein kann, wenn seine Dicke grösser oder seine Wachstumsintensität geringer ist, und dass selbst ein gar nicht empfindlicher Organtheil krümmungsfähig sein kann, wofern er (indirect) reizbar ist.

Endlich wird nicht selten der Ausdruck „Empfindlichkeit“ als Synonym mit „Empfindungsvermögen“, und „Sensibilität“ zur Bezeichnung dessen benutzt, wie hoch für eine bestimmte Reizerscheinung die Reizschwelle eines Organs liegt: unter einem heliotropisch sehr empfindlichen Organ wird also ein Organ verstanden, welches schon bei sehr geringer Intensität der einseitigen Beleuchtung sich merklich heliotropisch krümmt. Dieser Sinn des Ausdruckes läuft im Allgemeinen wieder auf ein Synonym meiner „Krümmungsfähigkeit“ hinaus, denn dasjenige von zwei Organen, welches sich bei gleicher Beleuchtung (wofern dieselbe unterhalb des Optimums für beide liegt) in der Zeiteinheit stärker krümmt, wird begreiflicherweise auch eine tieferliegende Reizschwelle haben müssen. Ob aber das Verhältniss der Reizschwellen das gleiche ist, wie dasjenige der Krümmungsfähigkeiten, das lässt sich nicht sagen, da wir ja nicht genau wissen, in welcher Weise die Krümmungsgrösse mit der Intensität der Reizursache sich ändert, — ganz abgesehen davon, dass in der Praxis die Krümmungsfähigkeit sich meist überhaupt nicht, und die Reizschwelle auch nur sehr annähernd ziffernmässig bestimmen lässt.

Schliesslich noch einige Worte über den Ausdruck „Reiz“, welcher bisher fast allgemein gleichzeitig in zwei wesentlich verschiedenen Bedeutungen gebraucht wird. Einerseits redet man ganz allgemein von „Fortpflanzung des Reizes“, „Induction des Reizes“ etc., wobei man offenbar einen durch die Einwirkung bestimmter Factoren in der Pflanze geschaffenen Zustand im Auge hat; andererseits aber begegnen wir ebenso allgemein, und zwar bei den nämlichen Autoren, Ausdrücken wie „äusserer Reiz“, „Perception des Reizes“, „das Licht wirkt als Reiz“ etc., wo unter dem Ausdruck „Reiz“ der wirkende Factor selbst verstanden wird. Es wäre wohl sehr erwünscht, dass diese Doppelsinnigkeit ein Ende nimmt. Das bequemste wäre es wohl, das wirkende (äussere oder innere) Agens mit dem übrigens theilweise schon eingebürgerten Ausdruck „Reizursache“ oder „Reizanlass“ zu bezeichnen und den Ausdruck „Reiz“ (oder „Reizung“) nur in der ersten der beiden oben angeführten Bedeutungen zu benutzen, wie ich es in dieser Arbeit consequent gethan habe (bezüglich der Unterscheidung, die meiner Meinung nach nothwendig zwischen Empfindung und Reizung gemacht werden muss und durch welche der Ausdruck „Reiz“ oder „Reizung“ einen noch enger definirten Sinn erhält, verweise ich auf § 69).

§ 77. Nach den Auseinandersetzungen in der ersten Hälfte des vorigen Paragraphen ist es von vornherein als sehr wahrscheinlich zu betrachten, dass auch eine durch die Schwerkraft veranlasste Reizung sich fortzupflanzen vermag. Es wäre nun offenbar von hohem Interesse, diesen Schluss experimentell zu prüfen; ein etwaiges positives Resultat würde gleichzeitig eine weitere Stütze für die Anschauung bilden, dass die heliotropische und geotropische Reizung identisch sind.

Nun trifft aber leider das, was für den Heliotropismus leicht ausführbar ist, für den Geotropismus auf grosse Schwierigkeiten: während wir die einseitige Lichtwirkung von einem beliebigen Theil eines Organs in sehr einfacher Weise, durch Verdunkelung oder allseitige Beleuchtung des betreffenden Theiles, ausschliessen können, verfügen wir über kein analoges Mittel um die einseitige Wirkung der Schwerkraft local auszuschliessen. Allenfalls war an die Benutzung von anästhesirenden Mitteln zu denken, und ich habe daher einige Vorversuche über die Wirkung von Cocainlösung gemacht (flüchtige Stoffe waren, da es sich um Erzielung streng localisirter Anästhesie handelte, ausgeschlossen); ich brauche mich aber über dieselben nicht weiter aufzuhalten, da sie lehrten, dass von der Anwendung dieses Mittels für meinen Zweck nichts zu erhoffen ist.

Wenn ich somit die Hoffnung aufgeben musste, auf directem Wege zum Ziele zu gelangen, so blieb doch noch ein indirecter Weg übrig, welcher die Möglichkeit zulies, bei bestimmten Objecten zunächst wenigstens darüber Aufschluss zu erlangen, ob die Vertheilung der geotropischen Empfindlichkeit im Organ dieselbe ist, wie die der heliotropischen Empfindlichkeit, was dann eventuell weitere Schlussfolgerungen zu ziehen gestatten könnte. Es ist das derselbe Weg, auf welchem wir in § 68 nachweisen konnten, dass die heliotropische Empfindlichkeit im Cotyledon von *Avena* und *Phalaris* ungleichmässig vertheilt und zwar in einer kurzen Spitzenregion grösser ist, als in dem weiter basalwärts gelegenen Theil; wir schlossen das, um es kurz zu wiederholen, aus der Thatsache, dass die Spitzenregion sich früher heliotropisch zu krümmen beginnt als die folgenden Zonen, obgleich sie erheblich langsamer wächst als diese. Das auf diese indirecte Weise gewonnene Resultat stimmt vollkommen mit dem Ergebniss der directen Versuche über die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit in denselben Organen überein, und diese Uebereinstimmung liefert uns eine Controle dafür, dass die von uns gezogene Schlussfolgerung zulässig und richtig ist.

Angesichts dessen sind wir berechtigt, eine solche Schlussfolgerung auch in den Fällen zu ziehen, wo eine Controle auf dem Wege des directen Experiments nicht möglich ist, z. B. also im Falle des Geotropismus. Würde es sich constatiren lassen, dass auch die geotropische Krümmung in der langsam wachsenden Gipfelregion des Cotyledon früher oder doch nicht später beginnt, als in dessen schneller wachsendem Theil, so wäre damit bewiesen, dass die erstere in höherem Grade geotropisch empfindlich ist. Dies zu constatiren ist nun allerdings nicht so ganz leicht; eine nur ca. 3 mm lange

Zone z. B. muss sich schon recht bedeutend krümmen, damit ihre Krümmung überhaupt ohne weiteres bemerklich sei; nun kann aber die Krümmung anfänglich natürlich nur schwach sein, und zu einer bedeutenden Verstärkung der Krümmung der obersten Zonen kann es nicht kommen, denn sowie einmal auch die folgenden Zonen begonnen haben sich zu krümmen, werden die ersteren passiv aufgerichtet und in eine für die geotropische Krümmung immer ungünstigere Lage gebracht, weshalb ihre Krümmung bald aufhört sich zu verstärken. Aus diesem Grunde geht der Zeitpunkt, wo die Gipfelzonen am stärksten gekrümmt sind, schnell vorüber und ist leicht zu versäumen. Wir werden uns also, gerade so wie bei den analogen heliotropischen Versuchen, selbst mit einer nur schwachen Krümmung der Gipfelregion begnügen müssen, wofern nur dieselbe unverkennbar ist.

Versuch 50. *Avena sativa*.

Nem Keimlinge, 1,5—2,2 cm hoch. Nach Markirung von 6 mm laugen Querzonen werden sie im Dunkelschrank horizontal gelegt.

Nach $\frac{3}{4}$ Stunden:

Eine merkliche, jedoch noch sehr schwache Krümmung im oberen Theil der Zone I.

Nach $1\frac{1}{4}$ Stunden:

Die Krümmung hat sich etwas verstärkt, umfasst aber nur die Zone I.

Nach $1\frac{1}{2}$ Stunden:

Jetzt erst beginnt die Krümmung sich auch auf die Zone II auszudehnen.

Nach 3 Stunden umfasste die Krümmung die ganze Länge der Keimlinge, das Krümmungsmaximum befand sich in Zone II, und die Spitze war fast vertical gerichtet.

Nach 17 Stunden wurde der Zuwachs der Zonen I und II gemessen; bei allen Keimlingen ergab sich ein mehr oder weniger bedeutender Unterschied zu Gunsten der Zone II, und die Mittelwerthe waren folgende: I 67,5 %, II 112,5 %.

Dieser Versuch, bei dem ich die gegenwärtige Fragestellung noch gar nicht im Auge hatte, hat den Mangel, dass die Länge der Zonen zu gross war. In den übrigen zwei Versuchen mit *Avena*, welche speciell zu dem gegenwärtigen Zweck angestellt wurden, waren die Zonen nur 3 mm lang. Ich lasse einen von ihnen folgen.

Versuch 51. *Avena sativa*.

Nem Keimlinge, 1,6—2,8 cm hoch, mit 3 mm laugen Zonen, werden im Dunkeln horizontal gelegt.

Nach 1 Stunde:

Schwache Krümmung, welche bei der Mehrzahl der Keimlinge nur die Zonen I und II umfasst, nur bei einigen Keimlingen auch schon eine Spur von Krümmung in Zone III; Krümmung der Zonen I und II gleich stark. Vgl. Fig. 59.

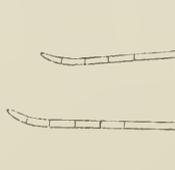


Fig. 59.

Nach 2 Stunden waren die Keimlinge schon stark gekrümmt und die Krümmung umfasste wenigstens drei Zonen.

Bei der nach 24 Stunden ausgeführten Zuwachsmessung wurde das Maximum bei allen Keimlingen in Zone III oder IV gefunden. Die Mittelwerthe für die einzelnen Zonen betragen: I 46 %, II 105 %, III 123 %, IV 123 %.

In dem dritten Versuch gelang es bei einigen Keimlingen auch dasjenige Stadium anzutreffen, in dem nur erst die Zone I gekrümmt war; vgl. die folgende Fig. 60, *a*.

Nachträglich habe ich derartige Versuche auch mit *Phalaris canariensis* wiederholt; von drei Versuchen, welche das gleiche Resultat ergaben, möge einer hier angeführt sein.

Versuch 52. *Phalaris canariensis*.

Zwei Keimlinge, 11 resp. 13 mm lang, mit 2 mm laugen Zonen, werden im Dunkeln horizontal gelegt.

Nach 40 Minuten:

Merkliche, aber noch sehr schwache Krümmung in Zone I und II.

Nach 55 Minuten:

Krümmung deutlich verstärkt; I scheint stärker gekrümmt als II; in III noch keine merkliche Krümmung.

Nach 70 Minuten:

Krümmung der Zonen I und II noch mehr verstärkt, III kaum merklich gekrümmt.

Nach 2 Stunden:

Die Krümmung ist bereits so stark, dass die Spitze nahezu vertical steht: sie umfasst vier Zonen: in IV ist sie sehr schwach, in III stärker, aber doch noch schwächer als in den beiden obersten Zonen.

Die zweimalige Zuwachsmessung ergab folgende Mittelwerthe:

Nach 5 Stunden: I 15 %, II 22 %, III 25 %, IV 27 %.

Nach 23 Stunden: I 45 %, II 60 %, III 77 %, IV 75 %.

Auch bei diesem Object wurden einige Keimlinge beobachtet, bei denen in der ersten Zeit nur die Zone I gekrümmt war.

Es ist hiernach bewiesen, dass im Cotyledo der zwei untersuchten *Gramineen* eine kurze Gipfelregion sich durch besonders starke geotropische Empfindlichkeit auszeichnet, dass also hier die geotropische Empfindlichkeit in derselben Weise ungleichmässig vertheilt ist wie die heliotropische Empfindlichkeit.

Erinnern wir uns jetzt des Verlaufes der heliotropischen Krümmung des Cotyledo (§ 11) und ziehen wir die Thatsache in Betracht, dass dieser Verlauf unter anderem durch die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit und durch die Reizfortpflanzung bestimmt wird: die directe Reizung des Untertheils des Cotyledo ruft allein nur eine geringe Krümmung hervor, und diejenige starke Krümmung des Untertheils, welche mit der Zeit zu stande kommt, wenn der Cotyledo in seiner ganzen Länge einseitig beleuchtet wird, ist eine Folge dessen, dass von der Spitze aus eine stärkere Reizung zugeleitet wird. Was nun den Geotropismus anbetrifft, so habe ich mich davon überzeugt, dass der Verlauf der Krümmung genau derselbe ist wie beim Heliotropismus (vgl. Fig. 60 auf der folgenden Seite). Halten wir damit die Thatsache zusammen, dass die geotropische Empfindlichkeit ebenfalls vorwiegend in der Spitze des Cotyledo ihren Sitz hat, so können wir nicht umhin, anzunehmen, dass auch bei der geotropischen Krümmung die stärkere Reizung

der Spitze sich von dieser aus basalwärts im Cotyledo fort-pflanzt und hierdurch die Krümmungsfähigkeit des Untertheils erhöht; denn

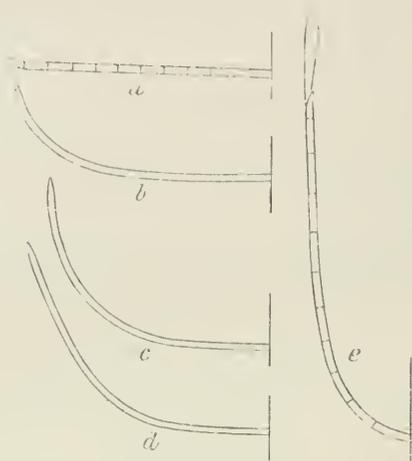


Fig. 60.

Verlauf der geotropischen Krümmung eines Keimlings von *Arena sativa*.

a nach $1\frac{1}{4}$, b nach $3\frac{1}{4}$, c nach 5, d nach $6\frac{3}{4}$, e nach 23 Stunden nach Beginn der Exposition. In c ist das Laubblatt hervorgetreten.

Auf dem Keimling waren ursprünglich 3 mm lange Querzonen markirt; dieselben sind in den Zeichnungen a und e zur Darstellung gebracht.

wäre dies nicht der Fall, wäre also der Untertheil nur auf seine geringe directe Reizbarkeit angewiesen, so müsste er entweder sich nur schwach krümmen, oder es müsste wenigstens die Verschiebung der starken Krümmung in basipetaler Richtung relativ weit langsamer erfolgen, als es thatsächlich der Fall ist; kurz, es müsste der Verlauf der Krümmung nothwendig einanderer sein, als beim Heliotropismus.

So ist also bewiesen, dass die geotropische Reizung sich fortzupflanzen vermag. Der Beweis ist freilich nur ein indirecter, aber bei dem Mangel eines directen Weges zur Lösung der Frage, ob sich die geotropische Reizung fortpflanzt oder nicht, müssen wir uns damit begnügen.

In denjenigen Fällen, wo das Maximum der geotropischen Krümmungsfähigkeit von Anfang an mit dem Maximum der Wachstumsintensität zusammenfällt, — z. B. bei den Keimstengeln der Dicotylen und wohl überhaupt bei den meisten geotropischen Organen —, können wir auf dem hier benutzten Wege keinen Anschluss über die Vertheilung der geotropischen Empfindlichkeit gewinnen, selbst wenn dieselbe thatsächlich die gleiche ist wie im Cotyledo der *Gramineen* (vgl. hierzu den Schluss des § 68); daher ist in solchen Fällen selbst ein indirecter Beweis der Fortpflanzung der geotropischen Reizung nicht möglich. Nachdem aber einmal dieser Beweis für einen bestimmten Fall erbracht ist, sind wir in Anbetracht der vollkommenen Analogie zwischen Heliotropismus und Geotropismus wohl berechtigt es für, mindestens sehr wahrscheinlich zu halten, dass die Fortpflanzung der geotropischen Reizung ebenso allgemein verbreitet ist, wie es für die Fortpflanzung der heliotropischen Reizung in dieser Arbeit nachgewiesen wurde.

X. Ueber die Wirkungen der Decapitation bei Gramineen-Keimlingen.

§ 78. Bei seinen Versuchen über die Localisation der heliotropischen Empfindlichkeit bei den Cotyledonen von *Phalaris canariensis* hat Darwin, wie schon in der Einleitung bemerkt wurde, zwei verschiedene Methoden angewandt, um den Einfluss der heliotropischen Reizung der Spitze auf die Krümmung des Untertheils auszuschliessen: erstens die Verdunkelung der Spitze, zweitens das Abschneiden derselben (5, 402). Während nun die erstere Methode einwandfrei ist, sofern sich nur genügend vollständige Verdunkelung erzielen lässt, erhebt sich gegen die Zulässigkeit der Decapitation a priori ein schwerwiegendes Bedenken: durch dieselbe wird nicht nur die Spitze des Organs entfernt und folglich ihr Einfluss auf den Untertheil eliminirt, sondern es wird überdies dem Organ eine Wunde beigebracht, und die Verwundung an sich könnte möglicherweise die Reactionsfähigkeit des übrigbleibenden Stumpfes modificiren. Darwin befürchtete auch anfänglich, dass wenigstens durch das Abschneiden einer mehrere *mm* langen Spitze die Keimlinge geschädigt werden möchten; er liess dies Bedenken aber fallen, nachdem er gefunden hatte (l. c.), dass das Abschneiden einer bis zu 5 *mm* langen Spitze die Keimlinge nicht hinderte, sich geotropisch ganz normal zu krümmen¹⁾. Aus der Thatsache, dass das Abschneiden einer 2½–4 *mm* langen Spitze die heliotropische Krümmungsfähigkeit der Keimlinge vollständig aufhob, hielt er sich also für berechtigt zu schliessen, dass nur die Spitze der Sitz der heliotropischen Empfindlichkeit ist und der ganze Untertheil sich unter dem Einfluss eines von der Spitze aus zugeleiteten Impulses heliotropisch krümmt.

Nachdem nun in Kapitel III der vorliegenden Arbeit gezeigt worden ist, dass die vollkommene Verdunkelung der Spitze die heliotropische Krümmungsfähigkeit des Untertheils der *Gramineen*-Cotyledonen nicht aufhebt, sondern nur stark vermindert, haben wir ein einfaches Mittel gewonnen zu constatiren, ob die mit der Decapitation verbundene Verwundung an sich die supponirte störende Wirkung thatsächlich hat oder nicht. Falls sie sie nicht hat, so müssen offenbar decapitirte Keimlinge sich bei einseitiger Beleuchtung gerade so verhalten wie Keimlinge, denen eine gleich lange Spitze verdunkelt wird. Gleich die ersten Versuche, von denen einer als Beispiel folgt, zeigten, dass dies entschieden nicht der Fall ist.

Versuch 53. *Phalaris canariensis*.

21 etiolirte, schon ziemlich alte Keimlinge.

a) Sieben Keimlinge unverletzt und in ganzer Länge beleuchtet.

b) Acht Keimlingen die 3–4 *mm* lange Spitze durch Aufsetzen schwarz lackirter Glaskäpchen verdunkelt.

1) Am Schluss dieses Paragraphen wird gezeigt werden, dass diese Angabe unrichtig resp. nur bedingt richtig ist.

c) Sechs Keimlingen eine 3—4 mm lange Spitze mit scharfem Rasirmesser abgesehritten.

Alle werden einer streng einseitigen Beleuchtung mit Tageslicht ausgesetzt.

Nach 1½ Stunden:

a) Alle schon ansehnlich gekrümmt, doch erst in relativ kurzer Region.

b) Die Mehrzahl ist in einer kurzen Region unter der Glaskappe schwach aber deutlich gekrümmt.

c) Alle vollständig gerade.

Nach 4 Stunden:

a) Alle in dem ca. 1½ cm langen Obertheil stark gekrümmt, die Spitze fast horizontal gerichtet.

b) Alle im oberen Theil gekrümmt, doch bedeutend schwächer als die a.

c) Drei Keimlinge vollkommen gerade, die drei übrigen kaum mit einer Spur von Krümmung.

Nach 8 Stunden:

a) Wie oben.

b) Wie oben, mit Ausnahme eines Keimlings, welcher sich in der gleichen Weise wie die a gekrümmt hat.

c) Alle Keimlinge gekrümmt, die Krümmung ist schwächer als bei den a, aber stärker als bei den b.

Am folgenden Tage, 12 Uhr Mittags:

a) Die Krümmung ist schwächer als gestern Abend, hat sich aber bedeutend basalwärts verschoben, so dass sie sich 2½—4 cm unterhalb der Spitze befindet; der geneigte Obertheil ist vollkommen geradegestreckt.

b) Die Krümmung befindet sich an derselben Stelle wie bei den a, aber die Neigung des Obertheils ist (mit Ausnahme eines Keimlings) weit geringer, als bei diesen.

c) Alle genau in derselben Weise und ebenso stark gekrümmt wie die a.

Solche Versuche, die stets im wesentlichen gleiche Resultate geben, lehren überzeugend, dass das Abschneiden der Spitze des Keimlings keineswegs der Verdunkelung derselben gleichwerthig ist: während bei Verdunkelung der Spitze die heliotropische Krümmungsfähigkeit des Untertheils nur eine bedeutende Verminderung erfährt, die aber so lange dauert als die Verdunkelung, wird durch Decapitation die heliotropische Krümmungsfähigkeit des Stumpfes vollständig aufgehoben, aber nur vorübergehend, um später wieder in vollem Masse wiederhergestellt zu werden. Es ist klar, dass dieses Resultat des Köpfens nichts mit der Eliminirung des Einflusses der Spitze zu thun hat, sondern eine Wirkung der Verwundung auf den übriggebliebenen Stumpf ist.

Diese Wirkung sui generis schien mir eine nähere Aufhellung zu verdienen. Ich stellte daher eine Reihe von Versuchen an, zu denen mir die Keimlinge von *Avena sativa*, *Phalaris canariensis* und *Setaria viridis* dienten.

In sechs Versuchen mit *Avena sativa* wurden 33 geköpfte Keimlinge (Länge der abgesehrittenen Spitze 4—7 mm) einseitig beleuchtet. Nach 2½—4½ Stunden waren sie sämmtlich vollkommen gerade geblieben, während gleichzeitig exponirte, unverletzte Vergleichskeimlinge durchgängig bereits mehr oder weniger stark und in ziemlich ausgedehnter Region lichtwärts gekrümmt waren. In diesen Versuchen war die ganze, heliotropisch

besonders empfindliche Spitzenregion (die ca. 3 mm lang ist) entfernt; doch ist dies keineswegs von Bedeutung, denn als in einigen weiteren Versuchen nur eine $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ mm lange Spitze abgeschnitten wurde, blieb ein grosser Theil der so operirten Keimlinge ebenfalls lange Zeit hindurch ganz ungekrümmt¹⁾. Hiermit ist ein weiterer Beweis dafür gegeben, dass die Aufhebung der Krümmungsfähigkeit bei Decapitation nicht durch die Eliminirung der von der Spitze ausgehenden heliotropischen Reizung bedingt wird; und die Versuche mit den anderen Objecten bestätigen dies in noch vollkommener Weise.

Von *Phalaris* gelangten 48, von *Setaria* 29 geköpfte Keimlinge zur Beobachtung; die Länge der abgeschnittenen Spitze betrug bei *Phalaris* $\frac{1}{2}$ —7 mm (meist 3—4 mm), bei *Setaria* wurde nur ein ganz kurzes Spitzchen des Cotyledo (höchstens 1 mm) abgeschnitten; letzterer war bei den benutzten Keimlingen von *Setaria* theils noch geschlossen, theils schon durchbrochen. Sämmtliche Versuchskeimlinge beider Species blieben bei einseitiger Beleuchtung nach mehreren Stunden noch völlig gerade, zu einer Zeit wo sich die zahlreichen Vergleichskeimlinge alle schon stark gekrümmt hatten (mit Ausnahme eines Vergleichskeimlings von *Setaria*, welcher sich als nicht wachsend herausstellte).

Genau dasselbe wie für den Heliotropismus hat sich weiter auch für den Geotropismus herausgestellt: während unverletzte Keimlinge, im Dunkeln horizontal gelegt, sich schnell und intensiv apogeotropisch krümmen, bleiben geköpfte Keimlinge unter den gleichen Umständen mehrere Stunden lang durchaus ungekrümmt; dies wurde für jedes der drei Objecte in mehreren Versuchen constatirt. Also wird durch die Decapitation auch die geotropische Krümmungsfähigkeit zeitweilig vollkommen aufgehoben; wenn Darwin dies für *Phalaris* läugnete, so liegt das jedenfalls daran, dass er die nur vorübergehende Wirkung des Decapitirens übersehen hat.

§ 79. Wenn wir nun fragen, welches die nächste Ursache der Aufhebung der heliotropischen und geotropischen Krümmungsfähigkeit decapitirter Keimlinge ist, so liegt es nahe, diese Ursache in einer zeitweiligen Sistirung des Wachsthumms zu suchen²⁾. Eine Reihe von Wachsthummsmessungen an

1) Einige, besonders ältere Keimlinge krümmten sich nach Abschneiden eines nur ganz kurzen Spitzchens freilich ein wenig heliotropisch; die Ursache wird in § 83 besprochen werden.

2) Eine Sistirung des Wachsthumms hält Wiesner (23, 62—65) für die Ursache der Aufhebung der heliotropischen und geotropischen Krümmungsfähigkeit in Folge Decapitation bei mehreren Dicotylen-Keimlingen, die er untersuchte. Er fand, dass bei Abschneiden einer nur ganz kurzen Spitze des Keimstengels sowohl Wachsthummsintensität als Krümmungsfähigkeit nur vermindert wurden; je länger die abgeschnittene Spitze war, desto bedeutender wurde die Verminderung beider, und erst wenn schon eine recht lange Strecke abgeschnitten wurde, erlosch sowohl das Wach-

geküpfen und intacten Keimlingen lehrte indessen, dass das Köpfen wohl eine mehr oder weniger bedeutende Verminderung der Wachstumsintensität, nicht aber eine völlige Hemmung des Wachstums zur Folge hat. Ich führe im Folgenden einige Beispiele an.

Versuch 54. *Avena sativa*.

Auf halbetiolirten, $3-4\frac{1}{2}$ cm langen Keimlingen werden $7\frac{1}{2}$ mm lange Zonen markirt; bei sechs Keimlingen wird die erste Zone abgeschnitten, neun Keimlinge bleiben unverletzt. Nach 5 Stunden wird der Gesamtzuwachs der Keimlinge gemessen (wobei natürlich bei den Vergleichskeimlingen der Zuwachs der ersten Zone von der Messung ausgeschlossen wird), und es ergeben sich folgende Mittelwerthe:

Unverletzte Keimlinge 14,1 %.
Decapitirte Keimlinge 3,5 %.

Versuch 55. *Avena sativa*.

Auf etiolirten, $1\frac{3}{4}-2\frac{1}{2}$ cm hohen Keimlingen werden $4\frac{1}{2}$ mm lange Zonen markirt.

a) Sechs Keimlinge unverletzt.

b) Sieben Keimlingen die Zone I abgeschnitten.

Die nach 17 Stunden ausgeführte Messung ergibt folgende Mittelwerthe des Zuwachses der einzelnen Zonen:

Gruppe	Z o n e n				Gesamtzuwachs der Zonen II—IV
	I	II	III	IV	
a	45 %	72 %	73 %	67 %	71 %
b	—	50 %	58 %	52 %	53 %

Solcher Versuche, wie dieser letzte, wurden ferner noch zwei mit *Avena* (Messung nach 4 resp. 16 Stunden) und einer mit *Phalaris* (Messung nach $4\frac{1}{2}$ Stunden) ausgeführt. Aus den fünf Versuchen ergibt sich Folgendes:

Die Decapitation ruft stets eine mehr oder minder bedeutende Verminderung der Wachstumsintensität hervor; die Verminderung ist am bedeutendsten in der der Wunde nächstgelegenen Zone (hier kann mitunter das Wachstum = 0 werden), und nimmt in basipetaler Richtung allmählig ab; sie ist ferner am bedeutendsten in den ersten Stunden und fällt um

thum wie auch die Krümmungsfähigkeit gänzlich. Seine Ergebnisse formulirt Wiesner so (l. c., 62): „Ihört infolge der Decapitation das Wachstum des Organs vollkommen auf, so kann sich dasselbe selbstverständlich weder heliotropisch noch geotropisch krümmen. Wird aber die Wachstumsfähigkeit des Organs durch die Verletzung bloß verringert, so vermindert sich damit proportional die heliotropische und geotropische Krümmungsfähigkeit.“

Wir werden gleich sehen, dass dies auf das Verhalten der *Gramineen*-Keimlinge entschieden nicht passt. Die Differenzen dürften vielleicht zum Theil darauf beruhen, dass Wiesner zu lange Zeit nach der Decapitation beobachtete und folglich eine vorübergehende Aufhebung der Krümmungsfähigkeit bei den noch wachsenden Keimlingen übersah; Angaben über die Beobachtungszeit macht Wiesner nicht.

so geringer aus, je später nach der Decapitation die Messung vollzogen wird; aber auch in der ersten Zeit nach der Decapitation ist das Wachstum des Keimlings nie ganz sistirt.

Auch bei *Setaria* wird durch die Decapitation das Wachstum — und zwar, was bemerkenswerth ist, dasjenige des Hypocotyls — bedeutend vermindert; in einem Versuche mit sehr schnell wachsenden Keimlingen wurde beispielsweise der folgende Gesamtzuwachs des Hypocotyls in 25 Stunden gefunden:

bei 12 unverletzten Keimlingen: 8—13 mm, Mittel 11 mm,
bei 11 decapitirten Keimlingen: 3—6 mm, Mittel 5 mm.

Um näheren Aufschluss über die Beeinflussung des Wachstums zu gewinnen, wurden ferner an Keimlingen von *Setaria* mikrometrische Messungen ausgeführt. In einem Topf wurden zwei nebeneinanderstehende, möglichst gleiche Keimlinge ausgewählt und diesen an der Hypocotylspitze ein Tuschpunkt angebracht; der Topf rotirte (zur Vermeidung heliotropischer Krümmungen) am Klinostaten um verticale Achse, und während die markirten Keimlinge durch das Gesichtsfeld des zitterfrei aufgestellten Ablesemikroskops gingen, wurde der Stand des Tuschpunktes am vertical gerichteten, unbeweglichen Mikrometer abgelesen. Die Ablesungen fanden in $\frac{1}{2}$ - resp. 1stündigen Intervallen statt. Nachdem zunächst durch einige Ablesungen die normale Wachstumsintensität beider Keimlinge bestimmt war, wurde dem einen vorsichtig ein Spitzchen des Cotyledo abgeschnitten und hierauf die Beobachtung noch einige Stunden lang fortgesetzt; der nicht geköpft Keimling sollte bloß lehren, wie gross die autonomen Schwankungen der Wachstumsintensität sind.

Drei solche Versuche zeigten übereinstimmend, dass in Folge der Decapitation die Wachstumsintensität zwar erheblich vermindert wird (auf $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{6}$ der ursprünglichen Grösse), dass aber ein Stillstand des Wachstumes zu keiner Zeit eintritt. Auf die übrigen Fragen, die ich im Auge hatte, gaben diese Versuche leider keine hinreichend präzise Antwort, theils weil die beobachteten Keimlinge alle ungewöhnlich langsam wuchsen, theils auch weil ihr Wachstum nicht gleichmässig genug war; doch liess sich immerhin soviel erkennen, dass die Wachstumsretardation nicht sofort nach dem Köpfen, sondern erst $\frac{1}{2}$ —1 Stunde später beginnt, andererseits aber auch noch nach 6 Stunden keine Zunahme der Wachstumsintensität stattfindet.

Somit ist sicher, dass die geköpften Keimlinge nicht einmal zeitweilig zu wachsen aufhören; und da ihre normale Wachstumsintensität sie befähigt, in wenigen Stunden eine sehr beträchtliche Krümmung auszuführen, so müsste selbst eine um das mehrfache verringerte Wachstumsintensität doch zur Ausführung einer mindestens merklichen Krümmung in der gleichen Zeit ausreichend sein. Die zeitweilige vollständige Aufhebung der Krümmungsfähigkeit kann also nicht eine Folge des Einflusses der Decapitation auf das Wachstum sein, sondern sie muss in einer anderen Wirkung der Decapitation ihre Ursache haben.

§ 80. Es ist in der That leicht sich zu überzeugen, dass die Wachstumsintensität geköpfter Keimlinge für eine Krümmung noch vollständig ausreichend ist. Man braucht nur die Spitze erst nach erfolgter Induction des Heliotropismus abzuschneiden.

Versuch 56. *Avena sativa*.

20 etiolirte Keimlinge, 2,5—3,5 *cm* hoch, werden $1\frac{1}{2}$ Stunden lang einseitig beleuchtet, worauf alle bereits leicht gekrümmt sind, jedoch nur in dem, höchstens die halbe Länge ausmachenden Obertheil; Neigung 10—25°, im Mittel 15°. Nun wird 10 Keimlingen (*b*) eine $4\frac{1}{2}$ *mm* lange Spitze abgeschnitten, während 10 andere (*a*) unverletzt bleiben. Alle werden dunkel gestellt.

Nach 3 Stunden:

a) Die Neigung des Obertheils (die sich anfänglich durch heliotropische Nachwirkung verstärkt hatte) hat sich jetzt unter dem Einfluss des Geotropismus schon wieder vermindert: sie beträgt im Mittel nur 20°, und die Spitzen sind sogar schon vertical aufwärts gerichtet.

b) Die Krümmung hat sich durch heliotropische Nachwirkung bedeutend verstärkt, und sie umfasst jetzt auch die untere Hälfte der Keimlinge; Neigung der Spitze 40—65°, im Mittel 49° (Zunahme um 34°!).

Nummehr werden die Keimlinge wieder einseitig beleuchtet, jedoch so, dass das Licht senkrecht auf die Ebene der vorhandenen Krümmung auffällt.

Nach $2\frac{1}{4}$ Stunden ($5\frac{1}{4}$ Stunden nach dem Köpfen):

a) Alle schon stark lichtwärts gekrümmt.

b) Keine Spur von Lichtwärtskrümmung; die Keimlinge haben vielmehr fortgefahren sich in der früheren Richtung zu krümmen, und das Krümmungsmaximum liegt jetzt schon in der Mitte ihrer Länge oder noch etwas tiefer.

Nach 4 Stunden (7 Stunden nach dem Köpfen):

a) Alle sehr stark lichtwärts gekrümmt, die Krümmung umfasst schon mehr als die Hälfte der Länge.

b) Jetzt erst macht sich auch bei den geköpften Keimlingen eine Lichtwärtskrümmung bemerklich, die aber noch sehr gering ist; die frühere Krümmung in einer zum Lichteinfall senkrechten Ebene ist dabei noch erhalten.

Man sieht, dass eine heliotropische Nachwirkungskrümmung von den geköpften Keimlingen vorzüglich ausgeführt wird. Wie man bei Beobachtung in kürzeren Zeitintervallen sehen kann, erfolgt die Nachwirkungskrümmung anfänglich langsamer als bei unverletzten Keimlingen; doch ist der Unterschied nur unbedeutend und steht in keinem Verhältniss zu der bedeutenden Differenz der Wachstumsintensität; diese auf den ersten Blick jauffallende Thatsache erklärt sich dadurch, dass bei den geköpften Keimlingen die Gegenwirkung des Geotropismus in Wegfall kommt. Weiterhin macht sich das noch in höherem Grade geltend: während bei den unverletzten Keimlingen die Wirkung der Schwerkraft auf den geneigten Obertheil dessen heliotropisches Krümmungsbestreben bald ganz überwindet und die Keimlinge sich aufzurichten beginnen, verhalten sich die geköpften Keimlinge gerade so, wie wenn der Geotropismus durch Rotation am Klinostaten eliminirt wäre; die Krümmung durch heliotropische Nachwirkung geht ihren Gang stundenlang fort und erreicht einen solchen Grad, wie er

bei unverletzten Keimlingen eben nur am Klinostaten erreicht wird. Ebenso unempfindlich, wie gegen die Schwerkraft, erweisen sich die nach heliotropischer Induction geköpften Keimlinge auch gegen neue einseitige Beleuchtung; in der zweiten Hälfte des Versuches fuhren sie 2¼ Stunden lang fort, ihre Nachwirkungskrümmung auszuführen, ganz unbekümmert um das jetzt in anderer Richtung auf sie wirkende Licht, und erst 7 Stunden nach der Decapitation, als sie bereits 4 Stunden lang der neuen einseitigen Beleuchtung ausgesetzt waren, begannen sie auf dieselbe zu reagieren¹⁾.

Diese Thatsachen scheinen mir bemerkenswerth genug, um sie noch durch ein zweites, einem anderen Object entnommenes Beispiel zu illustriren.

Versuch 57. *Setaria viridis*.

23 noch junge Keimlinge bleiben 1 Stunde einseitig beleuchtet, worauf die meisten schon eine merkliche, aber noch sehr geringe heliotropische Krümmung an der Hypocotylspitze aufweisen.

a) 12 Keimlinge bleiben unverletzt.

b) 11 Keimlingen wird ein kleines Spitzchen des Cotyledo abgeschnitten.

Darauf wird der Topf um 90° gedreht, so dass die Nachwirkungskrümmung in einer zu der Lichtrichtung senkrechten Ebene erfolgen muss.

Nach 1½ Stunden:

a) Die Keimlinge, welche anfänglich ihre ursprüngliche Krümmung durch Nachwirkung deutlich verstärkt hatten, haben jetzt bereits die Richtung ihrer Krümmung geändert und sind gerade lichtwärts geneigt; nur bei einigen ist noch eine merkliche Spur der früheren Krümmung übrig geblieben. Die Neigung beträgt bereits 30—60° (ausserordentlich schnelle Reaction!).

b) Die Krümmungsebene fällt streng mit der früheren Lichtrichtung zusammen, die Neigung beträgt ebenfalls 30—60°; also haben die Keimlinge eine sehr beträchtliche Nachwirkungskrümmung ausgeführt, reagiren aber auf die gegenwärtige Beleuchtung nicht im Geringsten.

Nach 3½ Stunden:

a) Sehr stark lichtwärts gekrümmt, Neigung 70—90°.

b) Die Neigung hat sich nicht verstärkt; die Richtung der Krümmungsebene ist intermediär zwischen der früheren und der jetzigen Lichtrichtung, jedoch der ersteren noch bedeutend näher.

Jetzt ist also bei den b die Nachwirkung der früheren Beleuchtung abgeschlossen, und die neue Beleuchtung beginnt bereits zu wirken; ihre Wirkung bleibt aber zunächst schwach, denn selbst nach 7 Stunden fällt die Krümmungsebene noch nicht ganz mit der Lichtrichtung zusammen.

¹⁾ Diese Ergebnisse zeigen schlagend, wie unzutreffend die auf unrichtig gedentete Versuche gestützte Behauptung Wiesner's ist, dass, wenn einmal in einem Organ eine heliotropische oder geotropische Induction stattgefunden hat, eine Reaction auf eine neu hinzutretende Reizursache solange nicht stattfinden kann, als die Wirkungen der ersten Induction nicht abgeschlossen sind (21, 63 ff.). Aus dem im Text besprochenen Versuch sieht man, dass sowohl eine geotropische Wirkung als auch eine neue, andersgerichtete heliotropische Wirkung sich bei den unverletzten Keimlingen schon zu einer Zeit sehr stark geltend macht, wo, wie das Verhalten der geköpften Keimlinge zeigt, die Wirkungen der ersten heliotropischen Induction noch lange nicht vorüber sind.

In demselben Topf befand sich auch eine Anzahl Keimlinge, welche bereits vor der ersten Beleuchtung geköpft worden waren; dieselben waren nach $1\frac{1}{2}$ Stunden noch völlig gerade, und nach $3\frac{1}{2}$ Stunden erst unbedeutend lichtwärts gekrümmt.

Die Folgen des Köpfens dauerten nb. in diesem Versuch kürzere Zeit als in allen übrigen Versuchen mit *Setaria*.

Im Ganzen wurden mit *Avena* sechs derartige, in den Details etwas variierte Versuche angestellt, in denen 40 unverletzte Keimlinge, 46 nach erfolgter heliotropischer Induction geköpfte Keimlinge, und (in zweien der Versuche) überdies noch eine Zahl schon vor der Induction geköpfter Keimlinge zur Beobachtung gelangten. Mit *Setaria* wurden ebenfalls mehrere solche Versuche ausgeführt, mit *Phalaris* hingegen habe ich das zu thun versäumt. Alle Keimlinge ohne Ausnahme verhielten sich so, wie in den angeführten Beispielen: durchgängig erwies sich also die Wachstumsintensität geköpfter Keimlinge als vollkommen hinreichend zur Ausführung einer sehr deutlichen, mitunter sogar recht starken Krümmung, sofern die heliotropische Induction vor der Decapitation erfolgt war; nach der Decapitation blieben aber dennoch die nämlichen Keimlinge mehrere Stunden lang unfähig, auf eine neu hinzutretende Reizursache zu reagiren.

Hiernach kann kein Zweifel mehr darüber obwalten, warum das Köpfen die heliotropische Krümmungsfähigkeit sistirt; die Ursache ist die, dass durch den Schnitt die heliotropische Empfindlichkeit des Stumpfes zeitweilig vollkommen aufgehoben wird.

Dass in gleicher Weise auch die Sistirung der geotropischen Krümmungsfähigkeit durch die Aufhebung der geotropischen Empfindlichkeit bedingt wird, geht eigentlich schon aus den mitgetheilten Versuchen zur Genüge hervor; immerhin wurden auch besondere Versuche darüber angestellt, und zwar je einer mit *Avena*, *Phalaris* und *Setaria*; einen von ihnen führe ich als Beispiel an.

Versuch 58. *Avena sativa*.

15 etiolirte, $2-4\frac{1}{2}$ cm hohe Keimlinge. Die verschieden hohen Keimlinge werden gleichmässig unter drei Gruppen vertheilt. Denen der Gruppe *c* wird eine $7\frac{1}{2}$ mm lange Spitze abgeschnitten, und darauf werden alle im Dunkelschrank horizontal gelegt.

Nach 2 Stunden sind die geköpften Keimlinge gerade, die übrigen schon deutlich gekrümmt, jedoch nur in einer Gipfelregion von nicht mehr als $7\frac{1}{2}$ mm Länge. Nun wird auch den Keimlingen der Gruppe *b* eine $7\frac{1}{2}$ mm lange Spitze abgeschnitten. Wir haben jetzt:

- a) Fünf unverletzte, schon leicht gekrümmte Keimlinge.
 - b) Fünf nach der geotropischen Induction geköpfte Keimlinge.
 - c) Fünf vor der geotropischen Induction geköpfte Keimlinge.
- Alle werden jetzt im Dunkelschrank aufrecht gestellt.

Nach $1\frac{1}{4}$ Stunden:

- a) Krümmung verstärkt und eine längere Region umfassend.
- b) Alle mit deutlicher Nachwirkungskrümmung.
- c) Vollkommen gerade geblieben.

Nach $1\frac{3}{4}$ Stunden:

Wie oben, nur die Krümmung der *a*) und *b*) stärker.

Nach $3\frac{1}{2}$ Stunden:

- a) Unter dem Einfluss der neu hinzukommenden, entgegenwirkenden geotropischen Reizung hat sich die frühere Krümmung theils bedeutend vermindert, theils ist sie schon ganz ausgeglichen.
- b) Die Nachwirkungskrümmung hat sich noch etwas verstärkt.
- c) Unverändert gerade geblieben.

Abgesehen von dem auch an sich interessanten Ergebniss, dass die Decapitation nicht bloß das Wachstum eines Organs modificiren, sondern auch dessen Empfindlichkeit gegen äussere Reizursachen aufheben kann, sind die in diesem Paragraphen constatirten Thatsachen auch von allgemeinerem Interesse. Erstens zeigen sie nochmals die gegenseitige Unabhängigkeit von Empfindlichkeit und Wachstumsfähigkeit; sie liefern neue Beispiele dafür, dass die Aufhebung der einen nicht mit der Aufhebung der anderen Hand in Hand zu gehen braucht. Zweitens bieten sie ein exquisites Beispiel für die principielle Verschiedenheit der Empfindlichkeit (Perceptionsfähigkeit) und der Reactionsfähigkeit; in § 73 und 74 haben wir (namentlich in älteren Cotyledonen der *Panicen*) Organe und Organtheile kennen gelernt, welche nachweislich heliotropisch empfindlich, aber wegen mangelnder Wachstumsfähigkeit nicht reactionsfähig sind; jetzt haben wir ein Gegenstück hierzu gefunden, nämlich Fälle, wo Organe durch einen künstlichen Eingriff zwar ihrer heliotropischen und geotropischen Empfindlichkeit beraubt werden, gleichzeitig aber (Dank der Nachwirkung) ihre Reactionsfähigkeit behalten¹⁾. Endlich liefern dieselben Thatsachen

¹⁾ In der Literatur werden, soweit mir bekannt, nur zwei analoge Fälle (Ausführung einer Nachwirkungskrümmung unter Bedingungen, welche angeblich eine Perception der Reizursache nicht zulassen) angeführt; der eine von diesen Fällen ist aber problematisch, der andere ist sicher falsch gedeutet. Der erste Fall, von Correns (3, 129—130) angeführt, betrifft die Contactreizbarkeit der Ranken von *Sicyos angulatus*. Correns fand bei seinen Untersuchungen über die Wirkung der Luftverdünnung die untere Grenze der Empfindlichkeit dieses Objects bei 22—23 *mm* Quecksilberdruck; war aber eine Ranke schon vorher gereizt worden, so krümmte sie sich, infolge Nachwirkung, noch bei einem Druck von nur 15 *mm*. Leider sind aber diese beiden Beobachtungen an verschiedenen Ranken ausgeführt worden, und daher ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass der beobachtete Unterschied nur durch das verschiedene Alter oder sonstige individuelle Differenzen der beiden Ranken bedingt war.

Den zweiten Fall finden wir bei Wortmann (25, 712—713) angegeben. Derselbe fand, dass *Helianthus*-Keimlinge, wenn sie in frisch ausgekochtes, sauerstoffreies Wasser gelegt werden, weder wachsen noch sich geotropisch krümmen; da auch nach mehrstündigem Liegen in solchem Wasser und nachherigem Uebertragen in Luft keine Nachwirkungskrümmung erfolgt, so findet offenbar unter diesen Bedingungen keine geotropische Perception statt. Lässt man aber die Keimlinge zuerst eine zeitlang in Luft horizontal liegen, bis sie sich zu krümmen beginnen, und überträgt sie dann in aufrechter Stellung in ausgekochtes Wasser, so erfolgt nach Wortmann sofort eine starke Nachwirkung, die in wenigen Minuten vollendet wird. Wäre das richtig, so würde hier das ausgekochte Wasser eine ganz ebensolche Wirkung haben

auch noch einen Beweis für die Verschiedenheit von Empfindlichkeit und Reizbarkeit, in den beiden Fällen des Geotropismus und des Heliotropismus; denn die Krümmungsfähigkeit hat die Reizbarkeit zur nothwendigen Voraussetzung, folglich muss bei den geköpften Keimlingen die Reizbarkeit fortbestehen, obgleich die Empfindlichkeit aufgehoben ist. Man kann freilich einwenden, dass die Reizung vielleicht schon vor dem Köpfen in vollem Maasse stattgefunden hat und nachher nur die weiteren Folgen zur Wirkung kommen; dagegen ist aber zu erwidern, dass eine Fortpflanzung der (heliotropischen) Reizung sicher auch nach dem Köpfen stattgefunden haben muss, denn die beobachteten Nachwirkungskrümmungen waren zum Theil viel stärker als ohne einen von der Spitze aus (resp., bei *Setaria*, vom Cotyledo aus) zugeleiteten Impuls möglich ist, und die Expositionsdauer vor der Decapitation war lange nicht ausreichend für eine Fortpflanzung des Impulses auf eine weitere Strecke; die Fortpflanzung muss also zwar vor der Decapitation begonnen, aber auch nach derselben noch sich fortgesetzt haben.

§ 81. Es wurde schon mehrfach hervorgehoben, dass die Folgen des Köpfens vorübergehend sind; es bleibt die Frage zu beantworten, wie lange sie dauern. Besondere Versuche hierüber habe ich zwar nicht angestellt, und es wäre auch nicht möglich die fragliche Zeitdauer genauer zu bestimmen, erstens wegen der grossen individuellen Differenzen, die in dieser Hinsicht bestehen, und zweitens deshalb, weil sowohl die normale Wachstumsintensität, als auch die volle heliotropische und geotropische Empfindlichkeit begreiflicherweise nicht auf einmal, sondern allmählig wiederhergestellt werden. Wie langsam die Wiederherstellung der normalen heliotropischen Krümmungsfähigkeit erfolgt, dafür kann als Beispiel eine Beobachtung an *Setaria* dienen: die geköpften Keimlinge begannen ungewöhnlich früh, nämlich nach $3\frac{1}{4}$ Stunden, sich heliotropisch zu krümmen, hatten aber selbst nach 7 Stunden noch nicht einmal diejenige Neigung erreicht, welche die unverletzten Keimlinge schon nach $1\frac{1}{2}$ Stunden aufwiesen.

Ich verfüge jedoch über sehr zahlreiche gelegentliche Beobachtungen, denn fast sämtliche Versuche dauerten so lange, bis die geköpften Keimlinge sich merklich zu krümmen begannen. Alle diese Beobachtungen lehren übereinstimmend, dass die volle Wirkung der Decapitation nur wenige

wie bei *Gramineen*-Keimlingen das Köpfen. Es ist indessen klar, dass die von Wortmann beobachtete Verstärkung der Krümmung unmöglich auf geotropischer Nachwirkung beruht haben kann. Erstens ist eine Nachwirkungskrümmung nicht möglich ohne Wachstum, und dieses wird ja, wie Wortmann angiebt, im ausgekochten Wasser ganz sistirt. Zweitens erfolgt die geotropische Nachwirkung langsam und kann beim Hypocotyl von *Helianthus* unmöglich in einigen Minuten zu einer starken Krümmung führen. Die fragliche Krümmung war also sicherlich nichts anderes als die mechanische Folge einer einseitig überwiegenden Zunahme der Turgor-
dehnung durch Wasseraufnahme.

Stunden andauert. Diese Dauer schwankte, — wenn man, wie erforderlich, die Zeit der latenten Reizung ($\frac{3}{4}$ —1 Stunde) in Abrechnung bringt, — bei *Avena* und *Phalaris* zwischen ca. 3—6 Stunden; bei *Setaria* betrug sie in einem Versuch ca. 2½ Stunden, sonst nicht weniger als 3 Stunden.

Nach dieser Zeit beginnt die allmähliche Wiederherstellung des normalen Zustandes, und nach ca. 24 Stunden (vielleicht aber auch schon früher) ist derselbe ganz oder wenigstens fast ganz wieder erreicht. In drei Versuchen mit *Avena* wurden die Wachstumsintensitäten unverletzter und geköpfter Keimlinge, einerseits unmittelbar nach der Köpfung, andererseits 24 Stunden später, mit einander verglichen; die Versuchsdauer betrug 6—8 Stunden. Die erste Messung ergab in allen Versuchen für die geköpften Keimlinge einen bedeutend geringeren mittleren Zuwachs, am folgenden Tage war aber der Unterschied ausgeglichen: in einem Versuch war der mittlere Zuwachs bei beiden Gruppen von Keimlingen gleich, im zweiten Versuch war er bei den unverletzten und im dritten Versuch bei den geköpften Keimlingen unbedeutend grösser.

Desgleichen wurde in zwei Versuchen mit *Avena* die heliotropische Krümmungsfähigkeit intacter und geköpfter Keimlinge einen Tag nach der Decapitation verglichen. In einem dieser Versuche ergab sich eine ziemlich geringe Differenz der Neigung zu Gunsten der intacten Keimlinge (Mittel aus vier intacten Keimlingen 52°, Mittel aus acht geköpften 41°), im zweiten Versuch wurde die mittlere Neigung bei beiden Gruppen von Keimlingen genau gleich (42½°) gefunden. Aehnliche Resultate wurden auch in Versuchen mit *Phalaris* und mit *Setaria* erhalten, und in der gleichen Weise wurde vermittels mehrerer Versuche auch die Wiederherstellung der geotropischen Krümmungsfähigkeit constatirt. Es bedarf kaum des Hinweises, dass mit der vollen Wiederherstellung der Krümmungsfähigkeit auch die helio- und geotropische Empfindlichkeit ihre normale Grösse wieder erreicht haben muss. Auch der Verlauf der Krümmung ist ganz normal.

Von Interesse ist die Thatsache, dass nach einem Tage bei den geköpften Keimlingen von *Avena* (die anderen Objecte wurden daraufhin nicht untersucht) nicht nur die heliotropische Empfindlichkeit überhaupt, sondern auch die charakteristische ungleiche Vertheilung derselben im Cotyledo wiederhergestellt wird; d. i. die Empfindlichkeit erweist sich im oberen Ende des Stumpfes grösser als in dessen unterem Teil, so dass, ganz so wie bei intacten Keimlingen, die Verdunkelung einer kurzen Gipfelregion eine bedeutende Verminderung der erreichbaren heliotropischen Neigung zur Folge hat. Es erfolgt also, sozusagen, eine Regeneration der physiologischen Spitze: das obere Ende des Stumpfes eines geköpften Keimlings nimmt die physiologischen Eigenschaften der normalen Spitze an; woraus hervorgeht, dass diese Eigenschaften weder an eine morphologisch bestimmte Stelle des Organs, noch an eine bestimmte Structur gebunden sind (vgl. auch § 20). — Die in Rede stehende Thatsache wurde in den zwei vor Kurzem erwähnten Versuchen mit *Avena* constatirt; in denselben war nämlich bei

einem Theil sowohl der intakten, als auch der Tags zuvor geköpften Keimlinge das obere Ende mittels Stanniolkappen verdunkelt. Ich führe einen Auszug aus einem dieser Versuche an.

Versuch 59. *Avena sativa*.

24 halbetiolirte Keimlinge, 1,7—2,5 *cm* hoch. Am 26. December Nachmittags wird 16 Keimlingen eine $4\frac{1}{2}$ *mm* lange Spitze abgeschnitten. Am 27. December werden acht geköpften und vier intacten Keimlingen Stanniolkappen aufgesetzt, welche eine $7\frac{1}{2}$ *mm* lange Spitze verdunkeln, während acht geköpfte und vier intacte Keimlinge ohne Kappen bleiben. Mittags werden alle einseitiger Beleuchtung ausgesetzt; nach 8stündiger Exposition ergeben sich folgende Mittelwerthe der heliotropischen Neigung:

Intacte Keimlinge:	Ohne Kappen	52°	, mit Kappen	30°	, Differenz	22°.
Geköpfte Keimlinge:	"	41°	, "	21°	, "	20°.

§ 82. Aus dem bisher Dargelegten geht hervor, dass die mit der Decapitation verbundene Verletzung bei den *Gramineen*-Keimlingen als eine Reizursache wirkt, welche gleichzeitig zwei verschiedene Folgen hat: eine zeitweilige starke Verminderung der Wachsthumintensität des Stumpfes, und eine ebenfalls zeitweilige vollständige Aufhebung seiner Empfindlichkeit gegen äussere Reizursachen.

Dass die Aufhebung der Empfindlichkeit eine Reizwirkung ist, liegt auf der Hand; bezüglich der Verminderung der Wachsthumintensität könnte man dies eher bezweifeln und meinen, dieselbe sei möglicherweise eine mechanische Folge des durch die Schnittwunde stattfindenden Wasserverlustes und einer hiervon abhängigen Turgorverminderung. Dem gegenüber ist aber zu bemerken, dass von einem Wassermangel bei den geköpften Keimlingen nicht die Rede sein kann, da durch den Wurzelndruck beständig Wasser in die oberirdischen Organe hineingepresst wird, welches aus der Schnittfläche im Laufe der ersten Stunden in sich beständig erneuernden Tropfen hervorquillt (ebenso wie bei den unverletzten Keimlingen aus den Wasserspalten unter der Spitze des Cotyledo). Wenigstens während der ersten Stunden nach der Decapitation, also gerade zu der Zeit wo die Wachsthumverminderung am bedeutendsten ist, ist also Wasser jedenfalls im Ueberfluss vorhanden. Da weiter eine directe Wirkung der Decapitation weder auf die osmotische Kraft des Zellsaftes, noch auf die Eigenschaften der Zellmembranen des ganzen Stumpfes denkbar ist, so bleibt nur die Möglichkeit einer Aenderung derjenigen Eigenschaften des Protoplasmas, welche die Wachsthumfähigkeit bedingen. Und da diese Eigenschaften zweifellos ganz verschieden sind von denjenigen, welche die Empfindlichkeit gegen Reizursachen bedingen, und auch in keinem causalen Zusammenhange mit ihnen stehen, so müssen wir schliessen, dass die specifische, durch den Schnitt hervorgerufene und sich von der Schnittfläche aus basalwärts fortpflanzende Reizung mehrere verschiedene und von einander unabhängige Perturbationen im Protoplasma zur Folge hat. Dafür, dass die Verminderung der Wachsthumintensität und die

Aufhebung der Empfindlichkeit zwei von einander ganz unabhängige Folgen des Schnittes sind, würde sich zum Ueberfluss noch aufzählen lassen, dass die letztere sofort eintritt, während die erstere sich (nach den am Schluss des § 79 mitgetheilten Beobachtungen an *Setaria*) erst $\frac{1}{2}$ —1 Stunde nach der Decapitation einstellt; ich halte jedoch diese Beobachtung noch nicht für genügend gesichert.

Ein besonderes Interesse beansprucht die Wirkung der Decapitation bei *Setaria*, insofern als hier die Folgen der Verletzung des Cotyledo sich auch auf das Hypocotyl erstrecken und in einer Verminderung seiner Wachstumsintensität zum Ausdruck kommen (heliotropische und vielleicht auch geotropische Empfindlichkeit geht dem Hypocotyl ohnehin ab).

§ 83. Durch das anscheinend abnorme Verhalten einiger geköpfter Keimlinge von *Avena* wurde ich veranlasst die Frage zu stellen, ob sich die Folgen der Decapitation nothwendig auf das ganze Organ, oder nur auf eine begrenzte Entfernung von der Schnittfläche aus erstrecken. Falls letzteres der Fall ist, so wäre es möglich, dass bei älteren, schon relativ hohen, aber noch in ihrer ganzen Länge wachsenden Keimlingen die Basis der wachsenden Region ausserhalb der Wirkungssphäre der Decapitation liegt und somit die ihr eigenthümliche geringe Krümmungsfähigkeit nicht (oder doch nicht ganz) einbüsst.

Wird eine mehrere *mm* lange Spitze abgeschnitten, so erstreckt sich die Wirkung allerdings fast stets auf die ganze Länge der Keimlinge. Nur in je einem Versuche mit *Avena* und *Phalaris* gelangten Ausnahmen zur Beobachtung. Acht Keimlingen von *Avena*, von sehr verschiedener (in meinen Notizen leider nicht näher präcisirter) Höhe, wurde eine 6 *mm* lange Spitze abgeschnitten; bei einseitiger Beleuchtung blieben sechs von diesen Keimlingen noch nach $4\frac{1}{2}$ Stunden gerade, zwei Keimlinge jedoch, und zwar die zwei längsten, krümmten sich merklich lichtwärts. In einem geotropischen Versuch mit *Phalaris* wurde drei Keimlingen, von 3—5 *cm* Höhe, eine 4 *mm* lange Spitze abgeschnitten; während die zwei jüngeren Keimlinge noch nach $5\frac{1}{2}$ Stunden ganz gerade waren, hatte sich der dritte, längste Keimling schon nach $1\frac{1}{2}$ Stunden merklich gekrümmt. In diesem wie auch im oben erwähnten Falle fiel es auf, dass bei den sich abnorm verhaltenden älteren Keimlingen die Krümmung sich an einer ganz ungewöhnlichen Stelle, nämlich nur in der Nähe der Basis, befand, und eben diese Thatsache führt zu der Annahme, dass bei den betreffenden Keimlingen die Aufhebung der heliotropischen und geotropischen Empfindlichkeit zwar in der gewöhnlichen Weise stattgefunden hatte, aber nur in einer Strecke von begrenzter Länge und nicht mehr in der allzu weit von der Schnittfläche entfernten Basalregion. Dies scheint mir die einzige plausible Deutung zu sein.

Wird nur eine ganz kurze ($\frac{1}{2}$ —1 *mm* lange) Spitze abgeschnitten, so erstreckt sich die Wirkung offenbar auf eine geringere Entfernung. In

einem Versuch mit *Avena* waren von vier in dieser Weise geköpften Keimlingen nach 2 $\frac{1}{2}$ stündiger einseitiger Belenchtung zwei jüngere (Höhe 2,5 cm) ganz gerade, zwei ältere (Höhe 4 cm) hingegen in der Basalregion deutlich gekrümmt; drei ebenfalls 4 cm hohe Keimlinge, denen aber eine 5 mm lange Spitze abgeschnitten war, waren ganz gerade. Die Wirkung des Abschneidens einer längeren Spitze hatte sich hier also mehr als 4 cm weit erstreckt, die Wirkung des Abschneidens einer kurzen Spitze hingegen mehr als 2 $\frac{1}{2}$ cm, aber weniger als 4 cm weit. Aehnliche Beobachtungen wurden gelegentlich auch noch in einigen anderen Versuchen mit *Avena* und *Phalaris* gemacht. Eine nähere Untersuchung dieses Gegenstandes lag nicht in meiner Absicht¹⁾.

§ 84. Es bleibt noch die Frage zu beantworten, ob jede beliebige Verwundung des Cotyledo die beschriebenen Folgen hat. Die hierauf bezüglichen Versuche (sämmtlich nur mit *Avena* gemacht) lieferten ein für mich recht unerwartetes Ergebniss.

In einem Versuche machte ich einen 1 $\frac{1}{2}$ mm tiefen medianen Längseinschnitt in die Spitze der Keimlinge; in zwei Versuchen brachte ich ihnen, einige mm unter der Spitze, einen wenigstens bis zur Mittellinie reichenden Quereinschnitt an, welcher (in Bezug auf die Lichtquelle) theils vorn, theils hinten, theils an der einen Seite des Keimlings sich befand. Beide Operationen blieben ohne merklichen Einfluss auf die heliotropische Krümmungsfähigkeit der Keimlinge, denn die operirten Keimlinge krümmten sich im Mittel ebenso schnell und ebenso stark wie die unverletzten Vergleichskeimlinge, während geköpft Keimlinge in denselben Versuchen wie gewöhnlich stundenlang ganz gerade blieben. In einem weiteren Versuch brachte ich schliesslich den Keimlingen je zwei Quereinschnitte an zwei opponirten Seiten an (theils vorn und hinten, theils an den beiden Flanken); die Ein-

1) Wahrscheinlich wächst mit der Länge der abgeschnittenen Spitze nicht nur die Entfernung, bis zu welcher sich die Wirkung der Decapitation geltend macht, sondern auch der Grad der Verminderung der Wachsthumintensität (was bei anderen Objecten Wiesner beobachtet hat, vgl. die Anm. auf S. 193). Ich habe dies nicht untersucht, schliesse aber aus einigen gelegentlichen Beobachtungen, dass bei einer gewissen Länge der abgeschnittenen Spitze auch bei den Graskeimlingen das Wachsthum ganz aufgehoben wird; in solehem Falle können die Keimlinge natürlich auch auf eine vor der Decapitation inducirte Reizung nicht reagiren (was jedoch in meinen Versuchen nur äusserst selten vorkam). Die betreffende Länge der abzuschneidenden Spitze scheint mit dem Alter der Keimlinge und insbesondere auch mit der Qualität des Aussaatmaterials stark zu variiren. So erwachsen aus den Samen von *Phalaris canariensis*, die ich in Kazan zur Verfügung hatte, Keimlinge mit auffallend kurzem Cotyledo und relativ langem Hypocotyl: bei diesen genügte öfter selbst das Abschneiden eines kurzen Spitzchens, um das Wachsthum des Cotyledo anseheinend ganz zu sistiren und die Reaction auf eine vor dem Köpfen inducirte Reizung unmöglich zu machen, was bei meinen in Leipzig ausgeführten Versuchen nie vorkam. Dies sei ad usum derer bemerkt, welche etwa wünschen sollten meine Versuche zu wiederholen.

schnitte waren mehrere *mm* von der Spitze und 2 *mm* einer vom anderen entfernt, und jeder reichte bis über die Mittellinie des Keimlings hinaus. Sogar diese sehr eingreifende Operation blieb ohne merklichen Einfluss, oder verminderte die heliotropische Krümmungsfähigkeit der Keimlinge nur unbedeutend.

Folglich wird die Verminderung der Wachstumsintensität und die Aufhebung der heliotropischen und geotropischen Empfindlichkeit nicht durch jede beliebige Verletzung, sondern allein durch eine vollständige Continuitätstrennung zwischen Spitze und Untertheil des Cotyledo bewirkt.

Auch das Abschneiden des Cotyledo an der Basis hat nicht die gleichen Folgen wie die Decapitation. Die Wachstumsintensität abgeschnittener Cotyledonen wird freilich ebenfalls stark vermindert, und zwar in allen Zonen, doch um so mehr, je näher der Schnittfläche. Die heliotropische Krümmungsfähigkeit wird hingegen nicht aufgehoben: die abgeschnittenen Keimlinge krümmen sich in der normalen Weise, nur erheblich langsamer als unverletzte Vergleichskeimlinge. Die Verminderung der Krümmungsfähigkeit tritt in gleichem Grade auch dann ein, wenn der Cotyledo erst nach erfolgter heliotropischer Induction abgeschnitten wird; sie ist also nicht durch eine Verminderung der heliotropischen Empfindlichkeit bedingt, sondern ist nur die einfache und nothwendige Folge der verringerten Wachstumsintensität. Und auch die Verringerung der Wachstumsintensität ist in diesem Falle nicht, wie bei der Decapitation, ein Reizerfolg, sondern die mechanische Folge der unzureichenden Wasserzufuhr; jedenfalls kann sie durch diese ganz befriedigt erklärt werden, und für die Annahme einer Reizwirkung des Schnittes liegt kein Grund vor. Obgleich nämlich die abgeschnittenen Cotyledonen sofort mit der Basis in nassen Sand gesteckt wurden, so muss doch die Wasserzufuhr zu denselben bedeutend vermindert (vielleicht sogar fast ganz aufgehoben) worden sein, schon in Folge der Ausschlussung des Wurzeldruckes; thatsächlich war auch bei längerer Versuchsdauer ein beginnendes Welken der abgeschnittenen Cotyledonen erkennbar.

Wenn somit das Abschneiden des Cotyledo an der Basis nicht diejenigen Veränderungen seiner Eigenschaften hervorruft, welche durch Decapitation bewirkt werden, so darf man daraus doch nicht etwa ohne Weiteres den a priori sehr unwahrscheinlichen Schluss ziehen, dass ein querer Schnitt ganz verschiedene Wirkungen hat, je nach der Stelle des Cotyledo, an welcher er geführt wird. Viel plausibler erscheint mir die mit den Thatsachen nicht minder vereinbare Annahme, dass das Durchschneiden des Cotyledo zwar in allen Fällen die gleiche Reizung zur Folge hat, dass diese sich aber nur in basipetaler und nicht in acropetaler Richtung fortzupflanzen vermag.

§ 85. Versuche mit *Brassica Napus*. Von Dicotylenkeimlingen habe ich nur diejenigen dieser einen Species untersucht. Das Abschneiden einer 2 mm langen oder etwas längeren Hypocotylspitze hat hier einen anderen äusseren Effect als das Abschneiden der Spitze des Cotyledo bei den *Gramineen*. Nur bei einzelnen Keimlingen wird durch diese Operation die heliotropische Krümmungsfähigkeit ganz aufgehoben; meist wird sie nur in grösserem oder geringerem, gewöhnlich allerdings sehr beträchtlichem Grade vermindert. Wachstumsmessungen zeigen bei den geköpften Keimlingen eine sehr bedeutende, oft colossale Verminderung der Wachstumsintensität, welche alle Theile der wachsenden Region betrifft; ausnahmsweise, beim Abschneiden einer bis zu 4½ mm langen Spitze, fand ich sogar vollkommene Sistirung des Wachstums.

Man ist hier zunächst geneigt, die Verminderung der Krümmungsfähigkeit als einfache mechanische Folge der verminderten Wachstumsintensität zu betrachten, und die Annahme, dass die Decapitation überdies auch die heliotropische Empfindlichkeit beeinflusse, erscheint zur Erklärung des Verhaltens der Keimlinge nicht nothwendig. Aber ein genaueres Studium lehrt, dass auch hier die Dinge nicht so einfach liegen können.

Erstens zeigt sich, dass die Verminderung der Krümmungsfähigkeit der einzelnen Keimlinge der Verminderung ihrer Wachstumsintensität durchaus nicht entspricht. So fand ich z. B. in einem Versuch, dass der einzige geköpfte Keimling, welcher sich gar nicht heliotropisch krümmte, gerade den grössten Zuwachs unter allen aufwies, während einige andere Keimlinge trotz erheblich langsameren Wachstums sich deutlich gekrümmt hatten. In einem zweiten Versuche zeigte sich wiederum, dass mehrere relativ gut wachsende, geköpfte Keimlinge sich unverkennbar schwächer krümmten als andere, langsamer wachsende. Die Differenzen der Wachstumsintensität waren zum Theil so bedeutend, dass sie unmöglich auf Messungsfehlern beruhen konnten.

Zweitens krümmen sich die decapitirten Keimlinge stets in einer auffallend tiefliegenden Region, während die der Schnittfläche benachbarte, meist ca. 7 mm lange Region ganz gerade bleibt; und doch wächst diese obere Region zwar nur schwach, aber nicht schwächer, manchmal sogar stärker als die tieferliegenden, sich krümmenden Zonen. — Und drittens: findet die Decapitation erst dann statt, wenn die Keimlinge ca. 1 Stunde lang einseitig beleuchtet waren (also nach heliotropischer Induction), so krümmen sie sich zwar nicht viel stärker als vor der Induction geköpfte Keimlinge, aber sie krümmen sich in anderer Weise, nämlich in ihrer ganzen wachsenden Region, bis zur Schnittfläche hinan.

Alle diese Beobachtungen weisen darauf hin, dass die Decapitation auch bei den Keimlingen von *Brassica*, ausser der Verringerung des Wachstums und unabhängig von ihr, noch eine zweite Folge hat, nämlich die Aufhebung der heliotropischen Empfindlichkeit; doch beschränkt sich diese Folge im Allgemeinen nur auf eine ziemlich kurze Streeke in der Nähe der Schnitt-

fläche. Hiernach wäre die Wirkung der Decapitation bei *Brassica* principiell dieselbe wie bei den *Gramineen*-Keimlingen, und der Unterschied würde nur darin bestehen, dass bei ersterer die durch die Decapitation veranlasste spezifische Reizung sich von der Schnittfläche aus auf eine meist weit geringere Entfernung fortpflanzt als bei den *Gramineen*-Keimlingen. Dies scheint mir die einzige Annahme zu sein, welche die beobachteten Thatsachen befriedigend erklärt.

Das bisher Gesagte bezieht sich auf das Verhalten der *Brassica*-Keimlinge während der ersten Stunden nach der Decapitation. Weiterhin verhalten sie sich anders als die *Gramineen*-Keimlinge, ihre Krümmungsfähigkeit wird nämlich mit der Zeit nicht wiederhergestellt. Die einmal gebildete Krümmung bleibt im Laufe der Nacht unverändert, und wenn man am folgenden Tage die geköpften Keimlinge neuerdings einer einseitigen Beleuchtung aussetzt, so reagiren sie darauf nicht im Mindesten. Dies ist die Folge des definitiven Erlöschens des Wachsthum. Das nach dem Köpfen noch vorhandene geringe Wachstum dauert nämlich nur kurze Zeit an; messen wir den Zuwachs geköpfter Keimlinge zuerst nach einigen (etwa 6) Stunden und dann ein zweites Mal Tags darauf, so ergiebt sich beide Mal für alle Zonen genau die gleiche Länge. In Anbetracht dessen ist die Frage, ob auch die heliotropische Empfindlichkeit mit der Zeit nicht wiederhergestellt wird, begreiflicherweise nicht lösbar.

In gewisser Hinsicht sind also die Folgen des Köpfens bei *Brassica* tiefergreifend als bei den *Gramineen*. Und dies nimmt uns nicht Wunder, wenn wir bedenken, dass bei letzteren nur die relativ unwichtige Spitze des Cotyledo, bei *Brassica* hingegen u. A. auch der Vegetationspunkt des Stengels abgeschnitten wird. Wenn auch das Hypocotyl selber nicht mittels dieses Vegetationspunktes wächst, so ist doch nicht unmöglich dass zwischen beiden gewisse Beziehungen bestehen und dass die Gegenwart des Vegetationspunktes indirect für das Wachstum des Hypocotyls von Bedeutung ist. Es ist sehr wohl denkbar, dass das Durchschneiden des Hypocotyls an sich das Wachstum und die Empfindlichkeit desselben nur zeitweilig afficiren würde, gerade so wie bei den *Gramineen*, — dass aber die Abwesenheit des Vegetationspunktes, als secundäre Ursache, die Wiederaufnahme des Wachsthum des Hypocotyls unmöglich macht.

A priori wäre es auch denkbar, dass die Folgen des Köpfens nur in der Entfernung der Cotyledonen, und damit der Quelle plastischer Stoffe, ihren Grund haben. Ich habe mich aber überzeugt, dass dies nicht der Fall ist. Schneidet man nämlich nur die Cotyledonen mit einem Theil ihrer Stiele ohne Verletzung des Stengels ab, so bleiben Wachstum und Krümmungsfähigkeit des Hypocotyls ganz oder wenigstens fast ganz unverändert; das Hypocotyl enthält also einen für die erste Zeit ausreichenden Vorrath plastischer Stoffe. Mit der Zeit muss sich freilich ein Mangel an diesen geltend machen, und dementsprechend beginnen entweder schon am folgenden

Tage, oder mitunter erst später, Wachstum und Krümmungsfähigkeit des Hypocotyls allmählig zu erlöschen.

Welche Verbreitung die in diesem Kapitel beschriebenen Folgen der Decapitation bei oberirdischen, prosheliotropischen und apogeotropischen Organen haben mögen, bleibt unbekannt. In der Literatur finden sich nur einige Angaben über den Einfluss der Decapitation auf das Wachstum solcher Organe; so sagt Sachs (15, 329), dass bei vielen Stengeln, z. B. bei *Fritillaria imperialis*, das Abschneiden der Spitze die Wachstumsintensität bedeutend vermindert; dasselbe habe ich beim Schaft von *Brodiaea congesta* gefunden (§ 59). Ob aber diese Verminderung vorübergehend oder dauernd ist, und ob überdies auch die Empfindlichkeit gegen äussere Reizursachen durch das Köpfen geändert wird, darüber fehlen jegliche Angaben. Es ist sehr wohl möglich, dass das Decapitiren in vielen Fällen die gleichen Folgen hat, wie bei den von mir näher untersuchten Objecten, und dass dieselben nur wegen ihrer kurzen Dauer übersehen worden sind. Jedenfalls bedürfen diese Folgen einer ausgedehnteren Untersuchung, und wie mir scheint, verdienen sie eine solche auch.

Ueber die Wirkungen der Decapitation bei Wurzeln liegt eine ganze, ziemlich umfangreiche und recht confuse Literatur vor, in der jedoch die beobachteten Erscheinungen in ganz anderer, meist durch vorgefasste Meinungen bestimmter Weise gedeutet wurden, als es im vorliegenden Kapitel geschah. Es würde hier viel zu weit führen diese Literatur auch nur in gedrängter Weise zu berücksichtigen; ich gedenke aber demnächst in einem besonderen Aufsatz eine kritische Uebersicht der betreffenden Arbeiten zu geben und bei dieser Gelegenheit auch zu zeigen, wie sich die von den verschiedenen Autoren festgestellten Thatsachen im Lichte der von mir gewonnenen Erfahrungen darstellen.

XI. Zusammenfassung der wichtigeren Resultate.

Von einem einseitig beleuchteten Organtheil aus vermag sich die heliotropische Reizung zu anderen, verdunkelten oder zweiseitig beleuchteten Theilen des Organs fortzupflanzen und in diesen eine heliotropische Krümmung zu veranlassen. Dies wurde bei allen daraufhin untersuchten Objecten constatirt, nämlich bei den Cotyledonen von *Gramineen*, den Keimstengeln zahlreicher Dicotylen, bei orthotropen Blättern, Blattstielen und verschiedenartigen Stengelorganen entwickelter Pflanzen. Bei den Keimlingen der *Panicen* pflanzt sich die heliotropische Reizung sogar von einem Organ zu einem anderen (vom Cotyledo zum Hypocotyl) fort.

Die Fortpflanzung der Reizung findet durchgängig in basipetaler Richtung statt; eine Fortpflanzung in acropetaler Richtung konnte (in Versuchen mit den Keimlingen von *Avena sativa*) nicht constatirt werden.

Die Fortpflanzung geschieht ziemlich langsam: im günstigsten beobachteten Fall (im Schaft von *Brodiaea congesta*) findet sie mit einer Schnelligkeit von wenigstens 2 cm pro Stunde statt, meist aber dürfte ihre Schnelligkeit erheblich geringer sein.

Die Reizung pflanzt sich (nach Versuchen mit Cotyledonen von *Avena sativa*) im lebenden Grundparenchym fort, während die Leitstränge bei der Fortpflanzung jedenfalls keine wesentliche Rolle spielen.

Bei den Keimlingen gewisser *Panicen* ist nur der Cotyledo heliotropisch empfindlich, das Hypocotyl entbehrt der heliotropischen Empfindlichkeit vollkommen und krümmt sich heliotropisch nur unter dem Einfluss einer vom Cotyledo aus zugeleiteten Reizung.

Bei allen übrigen untersuchten Pflanzentheilen ist, entgegen der Meinung Ch. Darwin's, die ganze krümmungsfähige Region heliotropisch empfindlich.

Die heliotropische Empfindlichkeit ist aber häufig im Organ ungleichmässig vertheilt. In allen sicher bekannten derartigen Fällen ist es eine kurze (wenige mm lange) Spitzenregion des Organs, welche sich durch höhere heliotropische Empfindlichkeit auszeichnet, während der ganze übrige Theil in geringerem, oft weit geringerem Grade heliotropisch empfindlich ist. Im Falle solch ungleichmässiger Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit verstärkt die einseitige Beleuchtung der Spitze in grösserem oder geringerem Grade die heliotropische Krümmung des Untertheils, in Folge dessen, dass sich von der Spitze aus eine stärkere Reizung zum Untertheil fortpflanzt.

Bei den Organen der Keimlinge scheint die Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit meist ungleichmässig zu sein, sie ist es aber in verschiedenem Grade: es finden sich Uebergänge zwischen sehr bedeutend überwiegender Empfindlichkeit der Spitze (*Avena sativa* u. A.) und völlig gleichmässiger Vertheilung der Empfindlichkeit (*Tropaeolum minus* u. A.) — Die anfänglich ungleichmässige Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit kann in einem späteren Entwicklungsstadium des Organs in gleichmässige Vertheilung derselben übergehen (Keimstengel von *Vicia sativa*).

Auch bei Organen entwickelter Pflanzen wird sowohl gleichmässige (Blattstiel von *Tropaeolum minus*), als auch ungleichmässige (Stengel von *Dahlia variabilis*) Vertheilung der heliotropischen Empfindlichkeit angetroffen.

Die heliotropische Empfindlichkeit (Perceptionsfähigkeit) ist nicht identisch mit der heliotropischen Reizbarkeit; vielmehr lässt sich an bestimmten Beispielen zeigen, dass die Empfindung (Perception) der einseitigen Beleuchtung und die hierdurch veranlasste Reizung zwei verschiedene Vorgänge sein müssen, Empfindlichkeit und Reizbarkeit auf zwei verschiedenen Eigenschaften des Protoplasmas beruhen müssen.

Die Reizung kann die Folge einer an Ort und Stelle stattgefundenen Empfindung sein (directe Reizung), sie kann aber auch zugeleitet sein (indirecte Reizung); demgemäss unterscheide ich directe und indirecte Reizbarkeit, von denen nur die erstere von der Empfindlichkeit des betreffenden Organtheils abhängig ist. Beide Reizungen können sich eventuell bis zu einer gewissen Grenze summiren, sie können sich aber auch von einander subtrahiren, wenn man sie durch geeignete Versuchsanstellung einander entgegenwirken lässt.

Die heliotropische Krümmungsfähigkeit ist von vier Factoren abhängig, nämlich von dem anatomischen Bau, der Dicke, der Wachstumsintensität und der heliotropischen Reizbarkeit des betreffenden Organs oder Organtheils; den letzteren beiden ist sie direct, der Dicke umgekehrt proportional. Dasselbe gilt auch für die übrigen, durch Wachstum vermittelten und mit einer Krümmung abschliessenden Reizerscheinungen. Ganz allgemein muss die Reactionsfähigkeit neben anderen Factoren auch von dem Grade der Reizbarkeit eines Pflanzentheils durch die betreffende Reizursache abhängig sein.

Von der Empfindlichkeit des Pflanzentheils ist hingegen die Krümmungsfähigkeit nicht nothwendig abhängig: es kann selbst ein heliotropisch garnicht empfindlicher Pflanzentheil doch heliotropisch krümmungsfähig sein, wofern er heliotropisch reizbar ist und von einem anderen Pflanzentheil aus eine Reizung zugeleitet bekommt (Hypocotyl der *Panicen*). Nur im Beginn des Processes, solange die Reizfortpflanzung noch nicht zur Geltung kommt, ist die Krümmungsfähigkeit durch die Empfindlichkeit bedingt und ihr proportional.

In Anbetracht dessen, dass auch die Reizbarkeit (resp. Empfindlichkeit) einen Factor der Krümmungsfähigkeit bildet, braucht das Maximum der Krümmungsfähigkeit nicht nothwendig mit dem Maximum der Wachstumsintensität zusammenzufallen. Bei ungleichmässiger Vertheilung der Empfindlichkeit im Organ kann eventuell eine langsamer wachsende Zone sich früher zu krümmen beginnen als die Zone des maximalen Wachstums, — ein Fall, der im Cotyledo der *Gramineen* bei der heliotropischen Krümmung thatsächlich realisirt ist. In solchen Fällen kann umgekehrt aus der Reihenfolge der Krümmung der Zonen eines Organs unter Berücksichtigung ihrer Wachstumsintensität auf die Vertheilung der Empfindlichkeit im Organ geschlossen werden.

Auf dem bezeichneten Wege konnte bewiesen werden, dass im Cotyledo der *Gramineen* auch die geotropische Empfindlichkeit in derselben Weise ungleichmässig vertheilt ist wie die heliotropische; hieraus konnte weiter der Schluss abgeleitet werden, dass auch eine Fortpflanzung der geotropischen Reizung statthaben muss.

Die heliotropische Krümmungsfähigkeit erlischt (wofern die Krümmung durch Wachsthum vermittelt wird) mit der Wachstumsfähigkeit; die heliotropische Empfindlichkeit und Reizbarkeit sind hingegen von der Wachstumsfähigkeit völlig unabhängig und dauern in einem Pflanzentheil auch dann fort, wenn dieser mit dem Abschluss seines Wachstums die Krümmungsfähigkeit vollkommen eingebüsst hat. Dies wurde für den Cotyledo mehrerer *Paniceen* streng bewiesen und für eine Anzahl verschiedenartiger anderer Pflanzentheile sehr wahrscheinlich gemacht. Ganz allgemein dürfte die Perceptionsfähigkeit von den zur Ausführung der Reaction dienenden Mitteln unabhängig sein und somit auch nach Verlust der Reactionsfähigkeit erhalten bleiben, vielleicht bis an's Lebensende des Pflanzentheils.

Die krümmungsfähige Region fällt wenigstens bei den prosheliotropischen Organen, genau mit der in Streckung befindlichen Region zusammen (entgegen der Behauptung Wiesner's).

Das Wiesner'sche „Zugwachsthum“ existirt nicht.

Aus einer Anzahl zerstreuter Beobachtungen an verschiedenen Objecten ergibt sich, dass (wofern nicht Differenzen der heliotropischen Empfindlichkeit in Betracht kommen) der Grad der schliesslich erreichten heliotropischen Krümmung unabhängig davon ist, ein wie grosser Theil eines Organs einseitig beleuchtet wird (natürlich innerhalb gewisser Grenzen). Es ist das ein Analogon zu der von Wiesner constatirten Thatsache, dass intermittirende Beleuchtung denselben heliotropischen Effect hat wie eine gleich starke continuirliche Beleuchtung.

Die Decapitation des Cotyledo der *Gramineen* hat zwei von einander unabhängige Wirkungen: eine mehr oder weniger starke Verminderung der Wachstumsintensität des Stumpfes, und eine vollkommene Aufhebung seiner heliotropischen und geotropischen Empfindlichkeit; beide Wirkungen sind indess vorübergehend, sie bleiben nur einige Stunden lang voll in Geltung

Diese Wirkungen sind nicht eine Folge der Entfernung der Spitze, sondern sie sind die Folge des Schnittes an sich, und zwar nur einer vollständigen Querdurchschneidung des Cotyledo, nicht einer beliebigen Verwundung desselben. Die Durchschneidung ruft eine Reizung hervor, welche sich in basipetaler Richtung fortpflanzt, meist auf den ganzen Cotyledo, und bei den *Paniceen* (*Setaria viridis*) sogar auf das Hypocotyl.

Erfolgt die Decapitation erst nach heliotropischer resp. geotropischer Induction, so führt der Stumpf eine Nachwirkungskrümmung aus, ohne gleichzeitig auf neu hinzutretende Reizursachen zu reagiren.

Bei dem untersuchten Vertreter der Dicotylen (*Brassica Napus*) hat die Decapitation zwar äusserlich etwas andere, im Princip jedoch wahrscheinlich übereinstimmende Folgen.