56. E. Stahl: Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane.

Eingegangen am 19. October 1884.

Bei den meisten Versuchen, die zum Zweck der Ergründung der geotropischen Eigenschaften von Pflanzentheilen angestellt werden, hält man die Pflanzen unter sorgfältigem Lichtabschluss, um die durch die Schwerkraft bedingten Krümmungen nicht durch die Lichtwirkungen getrübt zu sehen. Man geht hierbei stillschweigend von der Annahme aus, dass das Licht, abgesehen von dem richtenden Einfluss, welchen es auf heliotropische Organe ausübt, den Geotropismus an und für sich nicht beeinflusse. Die einzigen in entgegengesetztem Sinn lautenden Angaben, die mir bekannt geworden sind, finden sich in dem Aufsätze von Karl Richter: Untersuchungen über den Einfluss der Beleuchtung auf das Eindringen der Keimwurzeln in den Boden.¹⁾ Nach Richter beeinflusst das Licht das Eindringen der Wurzeln insofern, „als es durch Schaffung von Wärme das Wachstum überhaupt und damit die geotropische Abwärtskrümmung begünstigt“. Die Versuchsbedingungen, unter welchen diese Beobachtungen ausgeführt wurden, sind jedoch derart, dass sie zu der daraus gezogenen Schlussfolgerung keineswegs berechtigen. Ich brauche hier auf eine eingehendere Discussion der Richter'schen Angaben um so weniger einzugehen, als weiter unten gezeigt werden soll, dass durch das Licht der Geotropismus der Nebenwurzeln verstärkt wird, trotzdem durch dasselbe Agens das Längenwachstum eine Verlangsamung erleidet.

Eine Beeinflussung der Qualität des Geotropismus durch Beleuchtung lässt sich mit Leichtigkeit an gewissen Rhizomen, sowie an den Nebenwurzeln erster Ordnung zahlreicher, vielleicht aller Pflanzen, nachweisen.

Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus der Rhizome.

Unsere Kenntniss der Eigenschaften unterirdisch kriechender Rhizome ist durch Elfving's Untersuchungen²⁾ ganz wesentlich gefördert worden. Derselbe zeigte, dass dergleichen Gebilde, trotz ihres radiären

1) Mitgetheilt von Wiesner in den Sitzungsber. der K. K. Akad. der Wiss. zu Wien am 19. Juni 1879.

2) F. Elfving, Ueber einige horizontal wachsende Rhizome. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. 2. Bd.

Baues, unter dem alleinigen Einfluss der Schwerkraft eine horizontale oder nahezu horizontale Lage einnehmen. Speziell nachgewiesen wurde dies für einige Monocotyledonen: *Heleocharis palustris*, *Sparganium ramosum* und *Scirpus maritimus*; es unterliegt aber keinem Zweifel, dass die erwähnten Eigenschaften eine weite Verbreitung zeigen. Wenn nun die Wachstumsrichtung solcher Rhizome sich auf geotropische Eigenschaften zurückführen lässt, so bleibt es einstweilen unerklärt wie diese Gebilde, die entweder als oberirdische Axelsprosse angelegt werden oder aus Keimlingen hervorgehen, die an der Erdoberfläche sich entwickeln, schliesslich unter dieselbe gelangen; warum ferner, selbst an steilen Abhängen, die Rhizome nicht aus dem Boden hervortreten? Schon diese Erwägungen liessen in mir die Vermuthung einer Aenderung der geotropischen Eigenschaften aufkommen. Diese Vermuthung wurde auch bald durch die Untersuchung bestätigt.

Als Ausgangspunkt für meine Beobachtungen benutzte ich *Adoxa moschatellina*.

Adoxa moschatellina.

Die unterirdischen Ausläufer dieser Pflanze liefern ausgezeichnete Versuchsobjecte, da sie sehr gut in verschiedenen Medien gedeihen und den ganzen Sommer über leicht zu erhalten sind.

Die schuppenförmigen Niederblätter sitzen mit breiter Basis in zwei Längszeilen den elfenbeinweissen Rhizomen auf. Die beiden Blattreihen sind an der horizontal hinkriechenden Axe meist — jedoch nicht Ausnahmslos — den Längsseiten derselben parallel inserirt. Im völlig ausgebildeten Zustande zeigen die Blattschuppen eine convexe Unter- und eine rinnenförmig ausgehöhlte Oberseite; die Spitze der Schuppen ist etwas rückwärts gekrümmt. An der Spitze des Rhizoms sind die nach einwärts geschlagenen zweizeilig angeordneten Blätter kapuzenförmig über die jüngeren Blätter geschlagen, wobei der scharf hervortretende Rücken des zunächst zur Enfaltung kommenden Niederblattes die Sprossspitze einnimmt, welche in Folge dessen die Gestalt eines Keiles aufweist.

Um die Vertheilung des Längenwachstums an den Rhizomen festzustellen verfuhr ich in der von Sachs²⁾ für die Wurzeln angegebenen Methode, mit den für die Rhizome gebotenen Modificationen. Je nach der Stärke der Rhizome und der Energie des Wachstums ergaben sich ganz beträchtliche individuelle Verschiedenheiten, so dass ich es unterlassen kann, die Resultate einzelner Versuche mitzutheilen. An manchen Exemplaren sind die 6–7 mm. unterhalb der Spitze liegenden Theile noch in Streckung begriffen, während an anderen schon in einer

1) cf. Sachs. Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. *ibid.*

2) Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln.

Entfernung von 4 mm. das Längenwachstum aufhört. Die Zone des maximalen Zuwachses liegt, im Gegensatz zu dem für die oberirdischen Stengel bekannten Verhalten, hier, und wohl ganz allgemein bei den Rhizomen, in kurzer Entfernung von der Spitze des Organs, das sich in dieser Beziehung den Wurzeln analog verhält.

Durch die in acropetaler Reihenfolge stattfindende Streckung der Internodien wird die ihrerseits sehr langsam wachsende Endknospe in der Erde vorwärts geschoben, welcher Process durch die keilförmige Gestalt der Sprossspitze ganz wesentlich erleichtert wird.

Die jungen Internodien strecken sich anfangs in ihrer ganzen Länge. Bald jedoch hört das Wachstum in den basalen Theilen auf, um nur noch in den apicalen fortzudauern. Da die Internodien unter Umständen eine Länge von mehreren Centimetern erreichen, so wachsen die oberen Theile noch lange fort nachdem die unteren schon lange in den Dauerzustand übergegangen sind. Noch bevor dieser Zeitpunkt eingetreten ist schlägt sich das die Sprossspitze beschützende Blatt zurück und das nächstjüngere Internodium beginnt seine Streckung.

Einfluss der Schwerkraft auf die Wachstumsrichtung beleuchteter Rhizome.

Es ist schon seit langer Zeit bekannt, dass die Stengel von *Adoxa* in gewissen Entwicklungsstadien die Eigenthümlichkeit zeigen abwärts zu wachsen und in den Boden einzudringen. In neuerer Zeit hat Goebel¹⁾ das Verhalten der in den Boden eindringenden Ausläufer genauer beschrieben und nachgewiesen, dass das häufig unter einem Winkel von 45° stattfindende Abwärtswachstum, wie bei den von Elfving untersuchten horizontal wachsenden Rhizomen, auf einer spezifisch geotropischen Empfindlichkeit der Ausläufer beruht.

Wie schon Goebel hervorgehoben hat, ist das Verhalten der Rhizome nicht bei allen Exemplaren dasselbe. Namentlich machen sich Differenzen geltend zwischen verschieden starken Rhizomen. Starke Ausläufer, wie man dieselben im April oder Anfangs Mai noch in starker Längsstreckung begriffen findet, wachsen bei verticaler Aufwärtsrichtung unter Bildung eines weiten Bogens schliesslich schief abwärts unter einem Winkel von etwa 45 Graden, während schwächere Ausläufer, die sich aus der Axel der Niederblätter an aufrecht in Erde gesteckten Rhizomen entwickeln, ziemlich genau senkrecht abwärts wachsen. Wenn die Spitzen derselben nur selten genau vertical abwärts gerichtet sind, so ist dies den, schon von Goebel erwähnten, unausgesetzt stattfindenden Nutationen, durch welche die Spitze bald nach dieser bald nach jener Seite gewendet wird, zuzuschreiben.

1) Botan. Zeitg. 1880. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. p. 790.

Da bei diesen zarten Rhizomen die Krümmungen viel rascher eintreten als bei den starken und dieselben ausserdem den ganzen Sommer durch leicht zu erhalten sind, so habe ich sie auch vorzugsweise bei meinen Versuchen angewendet. Die im Freien eingesammelten Rhizome wurden mit der Spitze senkrecht aufwärts in mit feuchter Gartenerde angefüllte würfelförmige Thonnäpfe gesteckt und dem Zutritt des Lichtes ausgesetzt. Schon nach wenigen Tagen wuchsen die Endknospen, wie auch einzelne Axelknospen zu fadenförmigen Ausläufen aus, die mehr oder minder genau senkrecht abwärts wuchsen. Durch Umlegen der Thonnäpfe auf die eine oder die andere Seite konnte die Lage der Rhizome zum Horizonte ohne weitere Störung beliebig geändert werden.

Werden die Rhizome in wagerechte Stellung gebracht, so tritt schon nach wenigen Stunden eine Krümmung ein, in Folge deren die Spitzen nach unten gerichtet werden. Die Geschwindigkeit, mit welcher die Abwärtskrümmung vollzogen wird, ist individuell sehr verschieden: einzelne Exemplare eilen anderen, die im Uebrigen ganz gleichen äusseren Bedingungen ausgesetzt sind, bedeutend voraus.

Am raschesten erfolgt die Abwärtskrümmung, wenn die Rhizome in eine genau horizontale Lage gebracht werden. Vertical aufwärts gerichtete brauchen immer mehr als die doppelte Zeit, bis sie wieder ihre Spitze nach unten kehren. Oft bleiben solche Ausläufer Stunden lang ohne auch nur einen Beginn einer Krümmung zu zeigen, während dicht daneben horizontal gelegte schon lange die geotropische Krümmung ausgeführt haben. Ich unterlasse es hier einzelne Versuche zu beschreiben, da dieselben, bei den grossen individuellen Schwankungen, keinen weiteren Werth beanspruchen können. Das Angeführte genügt doch, zu zeigen, dass diese Ausläufer bei verschiedener Lage zum Horizont sich in dieser Beziehung ähnlich wie die Wurzeln verhalten.

Den Verlauf der Krümmung habe ich in seinen Einzelheiten nicht genauer festzustellen versucht.

Die Ebene, in welcher dieselbe erfolgt, zeigt keine bestimmte Beziehungen zu der Symmetrieebene der Ausläufer. Bei den unterirdisch hinkriechenden Rhizomen bilden die wechselständigen Niederblätter gewöhnlich zwei seitliche Längsreihen, während Ober- und Unterseite der Ausläufer blattfrei sind.

In Anbetracht dieser Anordnung der Theile konnte man die Vermuthung hegen, dass die Abwärtskrümmung vielleicht nur in der Symmetrieebene stattfände.

Um diesen Punkt zu erledigen wurde ein horizontal gelegter Ausläufer auf der nach oben gekehrten Längslinie mit einer Reihe von Tuschestrichen versehen. Nach einigen Stunden war eine Abwärtskrümmung in der die Tuschmarken einnehmenden Ebene erfolgt; die Tuschstriche befanden sich auf der convex gewordenen Seite.

Wurde nunmehr das Rhizom dergestalt orientirt, dass die vorherige Krümmungsebene horizontal lag, wobei die Tuschemarken auf eine Seite zu liegen kamen, so erfolgte ohne Spur von Torsion, einfach Abwärtskrümmung des Rhizoms.

Verschiedene andere Versuche ergaben das übereinstimmende Resultat, dass die Abwärtskrümmung in beliebigen Längsschnitten der Ausläufer erfolgen kann. Es ist also keine Dorsiventralität im Sachsschen Sinne vorhanden.

Die geschilderte Abwärtskrümmung der Ausläufer von *Adoxa* ist einzig und allein dem Einfluss der Schwerkraft zuzuschreiben. Von anderen Faktoren, deren Betheiligung man vermuthen könnte, wird zunächst an eine Wirkung des Lichtes oder an Feuchtigkeitsdifferenzen zu denken sein. Die Thatsache, dass die Erscheinung ebensowohl eintritt bei Versuchsobjecten, die ganz unter Wasser getaucht sind, als bei solchen, die mit ihrer Basis in feuchter Erde stecken, lehrt uns, dass, wenn auch positiver Hydrotropismus vorhanden sein sollte, die Abwärtskrümmung auch ohne dessen Mitwirkung zu Stande kommt. Dem richtenden Einfluss des Lichts, der sich ja sonst auf die meisten Pflanzenorgane in so auffallender Weise geltend macht, sind die Ausläufer von *Adoxa* nicht unterworfen.

Werden zahlreiche, neben einander aufrecht in feuchte Erde gesteckte Rhizome einseitig beleuchtet, so erfolgt die Abwärtskrümmung der Spitzen bald nach dieser, bald nach jener Seite, ohne bestimmte Beziehungen zum Lichteinfall erkennen zu lassen. Rhizome, die bei einseitiger Lichtzufuhr auf dem Klinostaten einer langsamen Rotation um eine horizontale Axe ausgesetzt waren, führten bei Ausschluss der geotropischen Krümmungen lebhaft Nutationen aus, die sich aber von dem Lichteinfall vollständig unabhängig erwiesen.

Wenn aber das Licht keine heliotropischen Krümmungen bedingt, so ist es doch von massgebender Bedeutung bei dem Eindringen der Rhizome in den Boden, da es die geotropischen Eigenschaften derselben in durchgreifender Weise modifizirt.

Verhalten der Ausläufer bei Lichtabschluss.

Untersucht man im Frühjahr den Boden in der Nähe blühender *Adoxa*pflanzen, so sieht man zahlreiche elfenbeinweisse Ausläufer horizontal das Erdreich durchziehen. Werden die Enden der Ausläufer nach oben gerichtet, so wird bald wieder durch Krümmung die wagerechte Wachstumsrichtung erreicht. Viel langsamer tritt diese letztere ein, wenn die Rhizomenden senkrecht nach unten gerichtet werden.

Ganz dieselben Resultate erhält man mit von der Mutterpflanze abgetrennten Ausläufern. Werden dieselben mit ihrer Basis in feuchte Torfziegel gesteckt, so dass ihre Spitze senkrecht aufwärts gerichtet ist, so findet man nach einigen Tagen an allen Exemplaren die Enden

horizontal. Werden die Torfziegel derart orientirt, dass die senkrecht abwärts schauende Spitze sich ungehindert in einem dunstgesättigten Raum bewegen kann, so dauert es oft längere Zeit, ehe die Aufwärtskrümmung zur horizontalen Lage eintritt; auch machen sich hier oft grosse individuelle Unterschiede bemerkbar. Bei einer Temperatur von 24—25° hatten in einem Versuche mehrere Pflanzen schon nach 16 Stunden wieder ihre horizontale Lage eingenommen, während bei anderen dasselbe Resultat erst nach mehreren Tagen erreicht wurde. Ist die horizontale Lage eingetreten, so verändern sich die Ausläufer, wenigstens bis in den Sommer hinein, nicht weiter. Durch die Abtrennung der Ausläufer von ihrer Mutterpflanze erleiden also dieselben keine Störung in ihren geotropischen Eigenschaften, ein Umstand, der dieselben zu ganz besonders geeigneten Versuchsobjecten macht, im Gegensatze zu den unterirdischen Ausläufern vieler anderen Pflanzen, die nach der Abtrennung sich zu aufrechten Sprossen umbilden.

Verhalten der Ausläufer bei abwechselnder Beleuchtung und Verdunkelung.

Aus den mitgetheilten Befunden, dass die Ausläufer im Dunkeln horizontal, bei Lichtzutritt vertikal oder schief abwärts wachsen, kann man schon den Schluss ziehen, dass die Verschiedenheit im Verhalten auf eine Lichtwirkung zurückzuführen ist. In der That hat man es in der Hand, durch Aenderung der Bedingungen die Ausläufer bald positiv geotropisch, bald diageotropisch zu machen.

Bei Lichtabschluss horizontal gewachsene Rhizome verändern, an's Licht gebracht, in kurzer Frist ihre Wachstumsrichtung. In der heissen Sommerzeit genügen schon wenige Stunden, um eine vollständige Abwärtskrümmung herbeizuführen. Diese letztere ist, wie schon erwähnt worden, von der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen unabhängig. Besonders deutlich ging dies aus einem Versuche hervor, bei welchem horizontal gewachsene Ausläufer, die mit einem dunkeln Recipienten bedeckt waren, nur von unten vermittelt eines Spiegels vom Lichte getroffen wurden. Auch hier liess die Abwärtskrümmung nicht lange auf sich warten.

Sind einmal in einem Rhizom durch den Einfluss des Lichtes die geotropischen Eigenschaften derart umgestaltet, dass es statt horizontal, senkrecht oder schief abwärts wächst, so geht bei Lichtentziehung diese Eigenschaft nicht gleich wieder verloren. Werden solche Ausläufer mit ihrer Spitze horizontal oder senkrecht aufwärts orientirt, so treten Krümmungen ein, in Folge deren die Spitzen wieder senkrecht oder schief abwärts gekehrt werden. Erst nach länger andauernder Verdunkelung — in einem Falle (bei 25°) nach etwa 36 Stunden — wurden die Ausläufer durch entsprechende Krümmungen wieder in die horizontale Lage gebracht. Es tritt also bei einem Ausläufer, welcher durch anhaltende Beleuchtung erst positiv geotropisch geworden ist, nach be-

liebigen Richtungsänderungen immer zuerst Abwärtskrümmung ein und erst nach längerer Zeit wird durch Aufwärtskrümmung das Ende wieder in wagerechte Lage gebracht. Durch abermaligen Lichtzutritt wird in wenigen Stunden wieder die Abwärtsrichtung erzielt u. s. f. Die Aenderung der geotropischen Eigenschaften kann an einem und demselben Ausläufer durch den Wechsel von Licht und Dunkelheit beliebig oft herbeigeführt werden.¹⁾

Das Licht braucht nur kurze Zeit einzuwirken, um die Abwärtskrümmung herbeizuführen, während schon eine längere Lichtentziehung nothwendig ist, um dessen Einwirkung wieder aufzuheben.

Unter normalen Verhältnissen, das heisst bei unterirdischem Wachsthum, sind die Ausläufer diageotropisch. Unter dem Einfluss des Lichtes erleidet das Protoplasma derartige innere Veränderungen, dass seine Reaction gegenüber dem richtenden Einfluss der Schwerkraft eine gänzliche Umgestaltung erleidet. Selbst nach Entziehung des Lichtes macht sich dessen Nachwirkung geltend, um erst nach einiger Zeit wieder aufzuhören. Oberirdisch angelegte Ausläufer werden daher durch die allmähliche Lichtentziehung in ihrem Abwärtswachsen nicht gestört und dringen ziemlich tief in die Erdoberfläche ein, ehe sie die lothrechte Wachstumsrichtung mit der wagerechten vertauschen.

Einfluss des Lichtes auf die Dauer des Längenwachsthums der Ausläufer.

Schon frühzeitig im Sommer stellen die Ausläufer der *Adoxa* ihr Längenwachsthum ein, während zugleich die Blattschuppen und Internodien beträchtlich an Dicke zunehmen und sich mit Reservestoffen füllen. Werden im Laufe des Sommers oder Herbstes solche Gebilde aus dem Boden entnommen und aufrecht in feuchten Sand oder Gartenerde gesteckt, so fängt bei Lichtzutritt die Endknospe, wie auch die Axelknospen der Niederblätter an, sich zu fadenförmigen Ausläufern zu strecken, die abwärts wachsen und so lange sich verlängern, bis sie sich mit ihrem Ende mehr oder weniger tief unter die Erdoberfläche eing bohrt haben. Hier wird zunächst durch Krümmung das Ende in wagerechte Lage gebracht, das Längenwachsthum stellt sich ein und der eingedrungene Theil schwillt zu dem bekannten Zwiebelknöllchen an. Die Länge der fadenförmigen Senker schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen und ist bedingt durch die Entfernung zwischen der Ursprungsstelle der Senker und der Erdoberfläche, denn die Verlängerung dauert so lange fort, bis das ganze noch im Wachsthum begriffene Ende unter der Erde verborgen ist. Ich habe durch geeignete

1) Es ist von vornherein zu erwarten, dass die Aenderung des Geotropismus nicht erst bei völliger Lichtentziehung, sondern schon bei sehr schwacher Beleuchtung, eintreten wird. Diese Thatsache habe ich mehrfach constatirt, ohne jedoch diesen Punkt weiter zu verfolgen.

Vorrichtungen Senker von einer Länge von mehreren Centimetern erhalten, während dieselben nur eine sehr geringe Länge erreichen, wenn die abgeschnittenen Rhizome oder Rhizomstücke einfach auf feuchte Erde hingelegt werden. Selbst aus ganz kleinen Fragmenten mit einem einzigen Niederblatt entwickeln sich Senker, die an ihrem Ende zu kleinen Reservestoffbehältern anschwellen.

In dem Maasse, als die Ausbildung der zu den Zwiebelknöllchen anschwellenden Ausläuferspitzen vorwärts schreitet, sieht man die älteren oberirdischen Theile sich ihres Inhaltes allmählig entleeren und schliesslich absterben und verfaulen, so dass nach einiger Zeit von den dem Lichte zugänglichen Theilen nur noch die vertrockneten, unscheinbaren Reste übrig bleiben.

Nachdem einmal festgestellt worden war, dass die verschiedene Wachstumsrichtung der Rhizome auf das Licht als massgebenden äusseren Factor zurückzuführen sei, stellte ich mir die Frage, durch welche äusseren Einflüsse die Anschwellung der eingedrungenen Rhizomen bedingt wird, ob nämlich dieses veränderte Wachstum auf dem Lichtmangel oder vielleicht auf der Berührung mit den Bodenpartikelchen beruhe. Zur Entscheidung dieser Frage dienten folgende Versuche. In feuchter Erde steckende Ausläufer, welche bereits lange, abwärts wachsende Triebe gebildet hatten, wurden sammt den Näpfchen, in welchen sie staken, auf einen in der Mitte durchlöcherten Teller gebracht, die ganze, mit einer Glasglocke bedeckte Cultur auf ein gläsernes Gefäss gestellt, in welches ich das Licht je nach Bedürfniss eindringen liess oder demselben durch Umhüllung des Glases mit schwarzem Papier den Eintritt verwehrte. Die Oeffnung der Tellermitte wurde mit einer doppelten Lage von dunkelgrauem, stets feucht gehaltenem Fliesspapier bedeckt und die Rhizome derart um die Oeffnung des Tellers disponirt, dass die Enden in Folge ihres Abwärtswachstums bald auf das über der Telleröffnung ausgespannte befeuchtete Papier stossen mussten. In der That trafen die Ausläufer bald auf die Papierfläche. Einige bohrten sich selbständig hindurch, anderen wurde der Weg durch Nachhilfe mit einer Nadel geebnet. Die Länge der in den dunkeln Raum eingedrungenen Rhizomstücke zeigte sehr starke individuelle Schwankungen, von einigen wenigen selbst bis zu etwa zwei Centimetern. Die nicht unbeträchtliche Länge einzelner Exemplare ist dem Umstand zuzuschreiben, dass die Spitzen, ehe sie die doppelte Fliesspapierlage zu durchbohren vermochten, mit einer gewissen Kraft darauf drückten und dann, beim Nachgeben des Papiers, in Folge der elastischen Spannung mit ihrer Spitze ziemlich tief in den Dunkelraum hineinschnellten. Ausserdem haben wir ja gefunden, dass vorher beleuchtete Rhizome selbst nach mehrstündiger Verdunkelung in Folge der Nachwirkung der Beleuchtung sich immer noch positiv geotropisch verhalten. Nach längerer Zeit tritt endlich auch hier die diageotropische

Krümmung ein und das Längenwachstum tritt zu Gunsten des Dickenwachstums zurück: die Internodien bleiben kurz und schwellen mit den Blättern zu den Zwiebelknöllchen an. Ganz dieselben Erscheinungen, welche unter normalen Verhältnissen an den in den Boden eingedrungenen Ausläufern eintreten, lassen sich also unabhängig von der Contactwirkung der Bodenpartikelchen, durch blosse Verdunkelung herbeiführen, ein sicherer Beweis dafür, dass der verschiedene Wachstumsmodus einzig und allein auf die Gegenwart oder Abwesenheit des Lichtes begründet ist. Wird dem Lichte wieder der Zutritt zu den Zwiebelknöllchen gestattet, so verlängert sich die Achse auf's Neue, um unter Bildung langgestreckter Internodien senkrecht oder schief abwärts zu wachsen. Durch abermalige Lichtentziehung wird immer erst diageotropische Krümmung und bald darauf die Anschwellung der Axen und Blätter bedingt. In den Ausläufern von *Adoxa* haben wir also ein Organ, welches durch Lichtzutritt zu erneutem Längenwachstum angespornt wird, ein interessantes Gegenstück zu dem von Sachs¹⁾ erwähnten Verhalten der 2—3 untersten Internodien der Kartoffelknollentriebe, deren Wachstum in ganz auffallender Weise durch das Licht verhindert wird.

Circaea lutetiana.

Diese Pflanze stimmt in vieler Beziehung mit *Adoxa moschatellina* überein. Werden im Sommer kräftige Exemplare aus dem Boden gehoben, und mit ihren unterirdischen Organen in eine Nährlösung untergetaucht, so wachsen die Ausläufer weiter schief abwärts um unter Umständen eine ganz beträchtliche Länge zu erreichen. Werden die Ausläufer in eine von ihrer ursprünglichen Richtung abweichende Stellung gebracht, so führen sie, wie Goebel²⁾ zeigte, energische geotropische Krümmungen aus, bis sie wiederum annähernd unter einem Winkel von 45° abwärts wachsen. Verschiedene Versuche zeigten mir dass die Abwärtskrümmung in verschiedenen Medianebenen erfolgen kann; die Ausläufer sind also, wie wir es schon für *Adoxa* gefunden haben, nicht dorsiventral.

Der schiefe Wuchs der Ausläufer, die ich nie wie bei *Adoxa* senkrecht abwärts wachsen sah, ist auch hier durch den Einfluss der Lichtes bedingt, denn stellt man die Cultur in's dunkle so tritt nach einiger Zeit eine Aufwärtskrümmung ein, durch welche die Spitze in wagerechte Stellung gebracht wird. Abermaliger Lichtzutritt macht sich schon frühzeitig in der Abwärts-Krümmung geltend. Auch bei dieser Pflanze können durch wiederholten Wechsel von Licht und Dunkelheit entgegengesetzt verlaufende Krümmungen hervorgerufen werden.

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. p. 650.

2) l. c. p. 794.

Versuche, die Ende Dezember 1882 ausgeführt wurden, zeigten, dass ein schon ziemlich intensives Licht nothwendig ist um das Abwärtswachstum hervorzurufen. Ein Glas in welchem eine Anzahl Ausläufer sich befanden, stand im geheizten Zimmer an einem der Mittags-sonne zugänglichen Fenster. An hellen Wintertagen, wenn die Ausläufer direct von der Sonne beschienen wurden, wuchsen sie unter Winkeln von 45° schief abwärts. Nach zwei bis drei trüben Tagen waren dagegen schon viele Ausläuferenden in horizontaler Richtung gewachsen, während jede auch nur kürzere Besonnung schon bald die Abwärtsbewegung hervorrief.

Trientalis europaea.

Die Ausläufer einer Pflanze, welche in Nährlösung hinter Glas gezogen worden waren, wuchsen bei Lichtzutritt schief oder beinahe senkrecht abwärts. Nun wurde der Glascylinder in eine schwarze Pappröhre gesteckt, der Zutritt des Lichtes von oben zu den Ausläufern durch ein um die Stengelbasen gewickeltes schwarzes Tuch abgehalten. Schon nach wenigen Tagen waren die Enden aller Ausläufer horizontal gerichtet, in welcher Richtung sie dann fortwuchsen. Erneuter Lichtzutritt rief bald wieder Abwärtskrümmung hervor.

Die erwähnten Pflanzen, namentlich *Adoxa* und *Circaea* lieferten uns in ihren Ausläufern ausgezeichnete Versuchsobjecte, da die Wachstumsweise durch die Abtrennung von der Mutterpflanze nicht wesentlich beeinflusst wird. Ich bezweifle nun nicht, dass die bei ihnen so leicht nachweisbare Beeinflussung des Geotropismus durch Beleuchtung eine bei Rhizomen allgemein verbreitete Erscheinung ist, obwohl die Feststellung des Thatbestandes bei vielen Pflanzen auf Schwierigkeiten stossen dürfte. Wie schon lange bekannt ist werden ja viele horizontal hinkriechende Rhizome schon durch geringe Eingriffe in den Vegetationsprozess der Mutterpflanze derart beeinflusst, dass ihr Wachstum durchgreifende Veränderungen erfährt. Nicht selten werden dadurch horizontal hinkriechende Ausläufer zu aufrechtem Wuchse veranlasst, eine Erscheinung, die bei zahlreichen Rhizomen durch Lostrennung von der Mutterpflanze herbeigeführt wird. Horizontal gewachsene Ausläufer von *Asperula odorata*, welche, mit der Basis in Sand gesteckt, dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt worden waren, liessen Stengel und Niederblätter ergrünen. Die Sprossspitze wuchs senkrecht aufwärts weiter und erzeugte einige grüne Laubblattquirle. *Cerastium arvense* zeigte ein ähnliches Verhalten, wie auch *Epilobium hirsutum*, dessen starke Ausläufer rasch ergrüntem und an ihrer aufrechten Spitze auf die Niederblätter bald grössere, den Laubblättern ähnlichere grüne Blätter folgen liessen.

Einfluss der Beleuchtung auf den Geotropismus der Seitenwurzeln.

Die beim Studium der Rhizome gewonnenen Resultate machten es mir sehr wahrscheinlich, dass Beleuchtung auch auf die Wachstumsrichtung der Nebenwurzeln nicht ohne Einfluss sein müsse. Diese Vermuthung wurde denn auch bald durch verschiedene Beobachtungen bestätigt. Zu meinen Versuchen benutzte ich die bekannten Sachs'schen mit lockerer Gartenerde angefüllten Recipienten mit schwach geneigten Glaswänden. Von den zahlreichen Versuchen mögen hier nur einige wenige mitgetheilt werden.

Phaseolus multiflorus.

Eine Keimpflanze von *Phaseolus multiflorus* hatte aus ihrer der Glaswand angeschmiegeten Hauptwurzel eine Reihe von Seitenwurzeln entwickelt, welche unter Winkeln von 85—90° — also beinahe rechtwinkelig — von der Hauptwurzel abwuchsen. Am 8. Juli wurde die bisher dunkel gehaltene Pflanze in's helle Zimmer gebracht, so dass auch die Wurzeln vom diffusen Tageslicht getroffen wurden. Nach 24 Stunden war eine merkliche Aenderung der Neigung der Seitenwurzeln zur Verticalen eingetreten und zwar war in allen Fällen eine Verringerung der Grenzwinkel¹⁾ zu constatiren. Zwei Wurzeln, deren Grenzwinkel im Dunkeln 85° betrug, verringerten denselben, die eine auf 70°, die andere auf 50°. Eine andere Seitenwurzel, welche genau senkrecht von der Hauptwurzel ausgewachsen war, krümmte sich unter dem Einfluss der Beleuchtung schief abwärts. Die nach der Krümmung ausgebildete Wurzelstrecke machte mit der Verticalen einen Winkel von nur noch 50°.

In dem beschriebenen Versuch waren die Grenzwinkeländerungen relativ gering ausgefallen. Meist sind dieselben viel beträchtlicher, wie man aus der Durchsicht der kleinen folgenden Tabelle wird sehen können. Die Angaben sind aus verschiedenen Versuchen zusammengestellt. Die Seitenwurzeln hatten sich sämmtlich in gleichmässig durchfeuchteter Erde entwickelt.

Nebenwurzeln von *Phaseolus multiflorus*.

	Grenzwinkel im Dunkeln	Grenzwinkel bei diffuser Beleuchtung	Differenz
1 . . .	130°	25°	105
2 . . .	80	15	65
3 . . .	80	20	60
4 . . .	90	35	55
5 . . .	90	40	50
6 . . .	65	15	50
7 . . .	75	35	40
8 . . .	75	45	30
9 . . .	40	10	30

1) Mit dem Ausdruck Grenzwinkel bezeichnet Sachs den Winkel, welchen die Seitenwurzeln, unter dem richtenden Einfluss der Schwerkraft, mit der vertical abwärts wachsenden Hauptwurzel bilden.

Die stärkste 105° betragende Winkeländerung finden wir bei Wurzel 1, die aus dem hypocotylen Gliede sich entwickelt hatte unter Bildung eines sehr grossen Winkels mit der Wachstumsrichtung der Hauptwurzel. Ueberhaupt sehen wir, dass die Winkeländerungen am beträchtlichsten ausfallen bei denjenigen Nebenwurzeln erster Ordnung, deren Wachstumsrichtung am stärksten von der Verticalen abweicht. Dies gilt jedoch nur für die Nebenwurzeln erster Ordnung. Bei denjenigen zweiter Ordnung konnte ich, in Uebereinstimmung mit Sachs, (l. c.) unter den erwähnten Culturbedingungen geotropische Krümmungen überhaupt nicht wahrnehmen. Im Dunkeln wuchsen dieselben ungefähr senkrecht von ihrer Mutterwurzel ab und wurden auch durch Beleuchtung nicht aus ihrer Wachstumsrichtung gebracht.

Vicia Faba.

Eine Keimpflanze, welche unter ähnlichen Bedingungen wie die Bohnenkeimlinge aus der abwärts wachsenden Hauptwurzel eine Reihe von Nebenwurzeln entwickelt hatte, wurde aus dem Dunkelkasten herausgenommen und in einen hellen Raum gestellt, in welchem die der Glaswand angeschmiegteten Nebenwurzeln vom diffusen Tageslicht getroffen wurden. Hierbei ergaben sich bei vier beliebig herausgegriffenen Wurzeln folgende Winkeländerungen:

Wurzel	Grenzwinkel im Dunkeln	Grenzwinkel bei diffuser Beleuchtung	Differenz
1 . . .	70°	45°	25
2 . . .	80	35	45
3 . . .	60	25	35
4 . . .	60	25	35

Nachdem die Nebenwurzeln in der angegebenen Richtung eine Zeit lang fortgewachsen waren, wurde der ganze, tagüber dem Lichte ausgesetzte, Apparat um 180° gedreht, so dass die Spitze der Hauptwurzel zenithwärts, diejenigen der Nebenwurzeln schief aufwärts gerichtet waren. Nach 24 Stunden hatten sich die Nebenwurzeln 3 und 4 so weit nach abwärts gekrümmt, dass ihr Grenzwinkel wieder je 25° betrug. Die Wurzeln 1 und 2 waren bei ihrer Krümmung auf andere Seitenwurzeln gestossen und dadurch in ihrem Wachstum gestört worden.

Bei wiederholtem Umkehrversuche wiederholten sich dieselben Erscheinungen. Wurden die Wurzeln dunkel gehalten, so traten die von Sachs¹⁾ beschriebenen Erscheinungen ein. Die in den auf einander folgenden Zuständen erreichten Grenzwinkel waren für jede Wurzel beinahe dieselben. Hierbei konnte auch die Angabe von Sachs bestätigt werden, wonach der Grenzwinkel einer Nebenwurzel nach einer Krümmung etwas grösser wird als er zuvor war.

1) l. c. p. 627.

Wurden dagegen die Versuche nicht mehr im Dunkeln, sondern bei Lichtzutritt ausgeführt, so zeigte sich ganz regelmässig die Verminderung der Grenzwinkel und zwar sowohl an denjenigen Wurzeln, welche soeben durch Drehung des Apparates um 180° schief nach oben gerichtet waren als an denjenigen, welche im Dunkeln unter den ihnen eigenen Grenzwinkeln schief abwärts gewachsen waren. Hierbei ist es ganz gleichgültig ob die morphologische Oberseite oder die Unterseite der Nebenwurzeln nach oben bezw. nach unten gekehrt ist. Es ergibt sich hieraus, dass die erwähnten Krümmungen nicht in die Kategorie der photoepinastischen Erscheinungen zu zählen sind.

Zea Mais.

Die aus der Basis der Keimstengel hervorstehenden Wurzeln, welche bald horizontal bald schief aufwärts von dem Mutterorgan abgehen, werden durch das Licht in ähnlicher Weise in ihrer Wachstumsrichtung beeinflusst als die der bereits besprochenen Pflanzen. Ueberall tritt bei Beleuchtung Verminderung der Grenzwinkel ein.

Grenzwinkel im Dunkeln	Grenzwinkel nach der Beleuchtung
45°	20°
50	25
90	50
110	70
110	60

Salix alba.

An ins Wasser gesteckten Zweigen hatten sich oberhalb der Schnittfläche zahlreiche Wurzeln entwickelt, die ungefähr rechtwinkelig von dem Mutterorgan ausstrahlten. Nachdem die Wurzeln im Dunkeln bereits eine gewisse Länge erreicht hatten, ohne sich abwärts zu krümmen, wurde der sie enthaltende Recipient ans diffuse Tageslicht gestellt. Schon nach wenigen Stunden waren an allen Wurzeln beträchtliche Abwärtskrümmungen wahrzunehmen. Dasselbe Verhalten konnte auch für die aus den Rhizomen hervorgewachsenen Wurzeln von *Hydrocotyle bonariensis* festgestellt werden.

Da eine ganz analoge Beeinflussung der Wachstumsrichtung der Seitenwurzeln durch das Licht noch bei verschiedenen anderen Pflanzen beobachtet werden konnte, so ist nicht zu bezweifeln, dass diese Erscheinung eine sehr verbreitete, wenn nicht ganz allgemeine ist.

Den oben gemachten Ausführungen gegenüber könnte man vielleicht die Einwendung machen, dass die Grenzwinkeländerungen nicht auf den Einfluss der Beleuchtung, sondern auf die mit derselben verknüpfte Temperaturerhöhung zurückzuführen seien.

Von äusseren Einflüssen, welche die Grösse des Grenzwinkels beeinflussen können, erwähnt Sachs¹⁾ die Feuchtigkeit der Erde und die Höhe der Temperatur. „Gelegentliche Wahrnehmungen, die ich erst künftig experimentell prüfen werde, legen mir die Annahme nahe, dass Nebenwurzeln, welche bei einer relativ niedrigen Temperatur unter einem bestimmten Grenzwinkel schief abwärts gewachsen sind, durch erhebliche Steigerung der Temperatur dazu veranlasst werden könnten, von Neuen steiler abwärts zu biegen und dann unter kleinerem Grenzwinkel weiter zu wachsen.“ Eigene Versuche ergaben mir durchaus ähnliche Resultate. Um diese Beeinflussung der Wachstumsrichtung durch die Temperatur zu vermeiden, operirte ich bei den früher beschriebenen Versuchen bei möglichst constanter Temperatur; ausserdem wurde festgestellt, dass die durch Beleuchtung bedingte Verringerung der Grenzwinkel auch dann noch hervortritt, wenn die im Dunkeln bei höherer Temperatur cultivirten Pflanzen an einen beleuchteten Ort von bedeutend niedrigerer Temperatur gebracht werden.

Eine *Fabapflanze* hatte im Dunkeln bei einer Temperatur von 30° ihre energisch wachsenden Nebenwurzeln beinahe rechtwinkelig zur Hauptwurzel entwickelt. Um 11 Uhr Vormittags wurde der Versuchsapparat in ein nach Norden gelegenes Zimmer gestellt, dessen Temperatur sich den ganzen Tag über nur wenig von 22° entfernte. Schon nach drei Stunden war an allen Nebenwurzeln, trotz des geringen Längenzuwachses eine scharfe Abwärtskrümmung eingetreten.

Versuche mit *Phaseolus multiflorus* ergaben analoge Resultate. Eine Keimpflanze war im Dunkeln bei einer Temperatur von 30° zur Keimung gekommen, also bei einer Temperatur, die für das Wachstum der Wurzeln sehr günstig ist, da das Optimum für das Wachstum der Bohne nach Sachs ungefähr bei 33° C. liegt. Nachdem die Wachstumsrichtung der der Glaswand angeschmiegenen Wurzeln durch auf der Glaswand angebrachte Zinnoberstriche markirt worden war, wurde die Pflanze an das Nordfenster eines Zimmers gestellt, dessen Temperatur täglich sich nur wenig von 20° entfernte. Obwohl nun die Erde um die Wurzeln sich allmählich abkühlte, traten sehr auffallende Grenzwinkelverringeringen ein. Der Grenzwinkel einer Wurzel z. B. verringerte sich von 60 auf 10°, ein anderer von 90 auf 40°.

Es macht sich aber der Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus der Nebenwurzeln nicht allein darin geltend, dass es die Grenzwinkel verringert, sondern es beschleunigt auch das Einleiten der geotropischen Krümmungen. Wird ein hinter Glaswand entwickeltes Wurzelsystem einer Bohnenpflanze durch Drehung des Apparates in seiner Lage zum Horizont verändert, so werden die den neuen Verhältnissen entsprechenden

1) Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. p. 623.

Grenzwinkel der Nebenwurzeln ganz allmählich unter Bildung sehr seichter Bogen erreicht. Werden dergleichen Wurzeln dem Lichte ausgesetzt, so macht sich schon innerhalb kurzer Frist scharfe Abwärtskrümmung bemerkbar. Trotzdem das Licht das Längenwachsthum der Nebenwurzeln in sehr bemerklicher Weise retardirt, treten die geotropischen Krümmungen viel rascher hervor, so dass also hier Wachstumsintensität und geotropische Kraft, der herrschenden Annahme entgegen, einander nicht proportional sind.

57. C. Steinbrinck: Ueber ein Bauprincip der aufspringenden Trockenfrüchte.

Bemerkungen zu den „Recherches sur la déhiscence des fruits à pericarpe sec“ von Leclerc du Sablon.

Eingegangen am 23. October 1884.

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse Schwendener in seinem klassischen Werke: „Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monokotylen“ niedergelegt hat, beschränken sich, wie der Verfasser in der dritten Schlussbemerkung dieser Abhandlung hervorhebt, auf diejenigen Fälle, in denen die „mechanischen“ Zellen eine statische Bedeutung, d. h. die Aufgabe zu erfüllen haben, gegenüber den Angriffen äusserer, z. B. biegender, ziehender, zerrender, Kräfte die Integrität und die natürliche Lage der Pflanzenorgane zu wahren.

Bekanntlich ist aber in anderen Fällen den mechanischen Zellen die entgegengesetzte Aufgabe zugetheilt, durch ihr Zusammenwirken innere Spannkkräfte zu erzeugen, welche den Zusammenhang der Gewebe zu lösen und die getrennten Organtheile aus ihrer ursprünglichen Lage zu entfernen haben. Wie die Natur, nach Schwendeners Entdeckungen, den statischen Forderungen in rationellster Weise gerecht wird, so verfährt sie auch bei der Lösung der zweiten, dynamischen, Aufgabe mit grosser Oekonomie; sie erzielt ihre Lösung in vielen Fällen mit den denkbar einfachsten und sparsamsten Mitteln. Bezüglich derjenigen Pflanzenorgane wenigstens, in welchen die dynamisch-wirksamen Zellen die mächtigste Ausbildung erreichen, hinsichtlich der aufspringenden Trockenfrüchte nämlich, ist der Beweis hierfür schon vor längerer Zeit erbracht worden. Mit Rücksicht auf die nachfolgende

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Stahl Ernst [Christian]

Artikel/Article: [Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. 383-397](#)