

# Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

**Dr. M. Reess** und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 16 Mark  
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**XIII. Band.**

1. April 1893.

**Nr. 6.**

**Inhalt:** Keller, Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie (2. Stück). — Luciani, Vorstufen des Lebens. — Emery, Zirpende und springende Ameisen. — Brehm's Tierleben, Die Insekten, Taußendfüßer und Spinnen. — Zacharias, Eingekapselte Saugwürmer am Herzen einer Maräne. — Berichtigung.

Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie.

Von Dr. Robert Keller in Winterthur.

(Zweites Stück).

Jumelle's physiologische Untersuchungen über die Flechten haben in hervorragendem Maße den Gaswechsel zum Gegenstande. Wir fügen sie deshalb Aubert's analogen Untersuchungen über die Fettpflanzen an.

Die Flechte ist, wie heute wohl die überwiegende Zahl der Botaniker anerkennt, nicht ein Individuum, sondern eine Assoziation zweier Pflanzen, eines Pilzes und einer Alge. Die Symbiose, die sie eingegangen, ist für beide Teile sehr wohlthätig. Die Algen nehmen in der Flechte eine Entwicklung an, welche sie in isoliertem Zustande nur selten gewinnen, während umgekehrt die Hyphen unter dem Einflusse ihres Socius aufs kräftigste sich entfalten, üppig vegetieren.

Fehlt dieser Gesellschaft die morphologische Individualität, so kann man sie doch als eine physiologische auffassen, also auch ihr Leben den gleichen physiologischen Versuchen und Untersuchungen unterziehen wie das anderer pflanzlicher Individuen.

Welcher Art ist der Gasaustausch zwischen Flechte und Atmosphäre?

Die beiden Elemente der Flechte verhalten sich bekanntlich in Bezug auf den Gasaustausch mit der Luft durchaus verschieden. Die chlorophyllfreien Pilzfäden atmen. Am Lichte wie im Dunkeln nehmen sie Sauerstoff auf und geben Kohlensäure ab. Die chlorophyllhaltigen Algen assimilieren und atmen. Wohl nehmen auch sie am Lichte wie

im Dunkeln O auf und scheiden  $\text{CO}_2$  aus. Am Lichte nehmen sie aber aus der Luft auch umgekehrt Kohlensäure auf und scheiden Sauerstoff aus. So findet also im Dunkeln ein Verlust an Kohle durch die beiden Elemente der Flechte statt; ebenso am Lichte, daneben aber doch auch ein Kohlegewinn durch die assimilatorische Thätigkeit des Chlorophylls der Algen. So wirft sich unwillkürlich die Frage auf: Uebertrifft dieser Gewinn den durch die respiratorische Thätigkeit der ganzen Alge bedingten Verlust an Kohle? Kann also mit andern Worten die Alge den der Flechte nötigen Kohlenstoff beschaffen oder ist die Flechte von der organischen Verbindung des Substrates abhängig?

Bestimmte Versuche von Bonnier und Magnin schienen den Ueberschuss der Respiration wenigstens für einzelne Flechten darzu- thun. Verf. unterzog in seinen Versuchen 17 Species mit strauchartigem, laubartigem und krustenförmigem Thallus der Beobachtung. Das Resultat war, dass alle Flechten mindestens unter gewissen Bedingungen am Lichte eine größere Assimilationsenergie als Respiationsenergie besitzen. Die Alge scheint also durch die assimilatorische Thätigkeit der Chlorophyllkörner den Bedarf an Kohlenstoff zu decken und damit die Flechte unabhängig vom Substrate zu machen.

Die Assimilationsenergie ist aber je nach den Arten sehr verschieden. Flechten mit strauch- und laubartigem Thallus assimilieren ziemlich energisch; bei Krustenflechten aber kann die Sauerstoffabgabe so gering werden, dass sie nur noch bei sehr starker Beleuchtung nachweisbar ist. Dies weist darauf hin, dass die Thätigkeit der Alge, die Kohlenstoffanhäufung, hier jedenfalls eine vielfach unterbrochene ist, weshalb denn auch die Krustenflechten durch ein äußerst langsames Wachstum ausgezeichnet sind. Eine weitere Differenz zwischen den Strauch- und Laubflechten einerseits und den Krustenflechten anderseits besteht darin, dass bei erstern das Verhältnis zwischen der assimilierten Kohlensäure und dem infolge der Assimilation ausgeschiedenen Sauerstoffe kleiner ist als bei den Krustenflechten.

Im Dunkeln wird Sauerstoff aufgenommen und Kohlensäure abgegeben. Dabei ist das Verhältnis dieser zu jenem fast stets näherungsweise 0,8. Bei den homöomeren Flechten nur ist dieses Verhältnis ungefähr 0,6.

Welchen Einfluss üben nun Trockenheit und Feuchtigkeit auf das Leben der Flechten?

Die Einleitung zur Untersuchung dieser Frage bildet die Bestimmung des Wassergehaltes der Flechte nach langer Trockenperiode. Das Verhältnis des Frischgewichtes zum Trockengewicht ist alsdann im Mittel 1:1,17. Es befinden sich in diesem wasserarmen Zustande die Flechten in einem latenten Zustand. Ihre Lebensthätigkeiten sind alsdann in ähnlicher Weise sistiert wie die ruhender Samen. Dass diesen Zustand größten Wassermangels auch die Flechten nicht

beliebig lange ertragen können, dass derselbe sie vielmehr, wenn auch sehr langsam ihrem Tode entgegenführt, geht aus der Atmung von Flechten, die lange des Wassers entbehrten, fast mit Sicherheit hervor. Eine *Ramalina farinacea* wurde während 3 Monaten im trockenen Zustande gehalten. Im Dunkeln absorbierte sie hierauf in 17 Stunden — nachdem sie vorher mit Wasser imbibiert worden — 0,149 cem Sauerstoff; ein frisches Exemplar absorbierte in der gleichen Zeit auf das gleiche Trockengewicht berechnet 5,55 cem. Am Lichte hatte erstere Versuchspflanze in 6 Stunden keine Veränderung der sie umgebenden Atmosphäre bewirkt; letztere hatte 2,610 cem CO<sub>2</sub> assimiliert.

Zu ganz analogen Ergebnissen führten die Versuche mit andern Arten. Die Lebensenergie wurde also durch das lange andauernde Austrocknen sehr geschwächt, was eben anzudeuten scheint, dass die Flechten dieses latente Leben nicht unbegrenzt lange zu ertragen vermag.

Im Zustande größter Sättigung mit Wasser ist das Verhältnis ihres Frischgewichtes zum Trockengewichte 2,8 : 1 mit den Grenzwerten von 2 (für *Pertusaria communis*) und 4,31 (für *Physcia parietina*) für ersteres. Von den Pilzen weichen also die Flechten durch den Grad ihrer Imbibitionsfähigkeit nicht unwesentlich ab; denn bei jenen ist dieser Wert oft bis 22.

Für die homöomeren gelatinösen Flechten liegen die Verhältnisse anders. Ihr Trockengewicht ist bis 35mal geringer als der Zustand höchster Sättigung mit Wasser. Dafür geht denn auch das Austrocknen nie so weit wie bei den heteromeren Flechten. Es zeigt sich das namentlich auch darin, dass sie nach der auf langanhaltendes Austrocknen erfolgten Wasseraufnahme atmen und assimilieren. So verhalten sich auch die in den Flechten lebenden Algen, wenn sie aus ihrer Assoziation isoliert werden.

Stehen nun Respiration und Assimilation in einer bestimmten Beziehung zum Wassergehalt der Flechte oder sind sie, wenn der für diese Lebensprozesse nötige Wassergehalt einmal erreicht ist, von einer Erhöhung desselben unabhängig? Die Versuche ergeben, dass die Respirationsenergie bei den wasserreichern Individuen größer ist als bei den wasserärmern. Doch findet keine gleichmäßige Zunahme statt. Ist der Wassergehalt der Flechte ein geringer, dann genügt eine schwache Zunahme desselben um zu bewirken, dass die Respirationenergie erheblich vermehrt wird. Bei *Umbilicaria pustulata* betrug z. B. der Wassergehalt auf 1 Gramm des Trockengewichtes 0,8 g. 1 g der Flechte absorbierte 1,31 cem Sauerstoff und schied 1,05 CO<sub>2</sub> aus. Eine Wasserzunahme um etwas über 50% hat eine Vermehrung der Sauerstoffabsorption um ca. 250%, eine Vermehrung der Kohlensäureabgabe um nahezu 270% zur Folge. Die Wasserzunahme um 75% führt eine Zunahme der Sauerstoffaufnahme von 300% mit sich, ebenso wird die 3fache Menge der ursprünglichen Kohlensäuremenge

ausgeatmet. Wir sehen aber aus diesen letztern Zahlen zugleich, dass wenn der Wassergehalt ein größerer ist, seine Vermehrung nicht mehr im gleichen Maße zur Steigerung der Respirationsenergie führt wie anfänglich. Ueberschreitet der Wassergehalt eine bestimmte Größe, dann wirkt er nicht mehr günstig auf die Atmung ein. An der genannten Versuchspflanze sank beim Wassergehalt 1,87 die Menge des aufgenommenen Sauerstoffes auf 3,1, die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure auf 2,64. Die Flechten verhalten sich also in dieser Beziehung gleich den Samen. Denn bei diesen entspricht das Maximum der Keimfähigkeit auch nicht der Sättigung.

Völlig analog ist der Einfluss des Wassergehaltes auf die Assimilation. Für *Physcia ciliaris* fand Verf. folgende Werte.

Wassergehalt auf 1 g trockene Flechte	Vol. der aufgenommenen CO <sub>2</sub> auf 1 g Flechte	Vol. des abge- gebenen O auf 1 g
0,93	0,288 ccm	0,432 ccm
1,26	1,706 "	2,525 "
1,56	1,913 "	2,677 "
1,98	0,553 "	0,663 "

Eine folgende Versuchsreihe gilt dem Verhalten der Flechten zu hohen Temperaturen.

Die höchste Temperatur, welche Phanerogamen während längerer Zeit zu ertragen vermögen, ist 35°. Die Temperatur von 40° kann vorübergehend ohne Schaden wirken. Ein Aufenthalt in einem Raume von 45° während 24 Stunden wirkt tödlich. Erst hört die Assimilation auf, die Atmung wird verringert, die Pflanze stirbt.

Anders verhalten sich die Flechten. Vorversuche zeigen, dass ihre Assimilation der CO<sub>2</sub> und ihre Atmung bei 35° ganz energische sind; bei 40° etwas verringert, immerhin aber sehr ergiebig. Ueber den Einfluss höherer Temperatur auf den Gaswechsel von *Ramalina fraxinea*, gibt folgende Zusammenstellung Aufschluss:

Dauer des Aufent- haltes in 45°	Gaswechsel im Dunkeln während 17 Stunden		Gaswechsel im Lichte in 8 Stunden	
	Vol. O ab- sorb. pro 1 g Flechte	Vol. CO <sub>2</sub> aus- geschieden pro 1 g	Vol. der ab- geschiedenen CO <sub>2</sub> auf 1 g	Vol. des ab- sorb. O. auf 1 g
1 Tag . . . .	3,728 ccm	3,280 ccm	1,955 ccm	2,222 ccm
2 Tage . . . .	4,236 "	3,582 "	2,288 "	2,692 "
3 Tage . . . .	1,691 "	1,437 "	2,45 "	2,987 "
4 Tage . . . .	1,353 "	1,109 "	0,958 "	1,169 "

Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass bei einem längern Aufenthalt in einem Raume von 45° zwar die Assimilation unterbrochen ist, die Respiration aber noch energisch fort dauert und zwar nicht viel geschwächt. Individuen, welche nicht in dieser hohen Temperatur sich befanden, absorbierte z. B. im Dunkeln in 17,81, 1,141 ccm Sauerstoff. Der schädliche Einfluss höherer Temperatur scheint sich also

nur auf die Assimilation, oder vielleicht besser auf die Träger dieser Funktion, auf das Chlorophyll geltend zu machen. Diese die Assimilation beeinträchtigende Wirkung hoher Temperatur machte sich in gleichem Maße geltend, ob das Versuchsobjekt wasserarm oder wasserreich war. Es verhielten sich also in dieser Beziehung die Flechten den höhern Pflanzen gleich.

Verf. geht nun noch einen Schritt weiter, indem er das Verhalten der Flechten in einer Temperatur von 50° prüft, welche nach Untersuchungen von Sachs hinreicht um eine höher organisierte Pflanze nach 10 Minuten zu töten. Es ergab sich aus einer Reihe von Versuchen, dass die Respirationsthätigkeit auch jetzt noch andauert. Ein anderes Versuchsergebnis ist das, dass sich in dieser Widerstandsfähigkeit individuelle Verschiedenheiten zeigen. Individuen einer Art konnten widerstandsfähig sein, während andere der gleichen Art erlagen. Die Wirkung noch höherer Temperaturen mag, da sie ja ein ganz besonderes Interesse darbietet, wieder an einigen Zahlen dargethan werden und zwar

1) für *Ramalina fraxinea* bei 55°

Dauer des Aufenthaltes in 55°	Gaswechsel im Dunkeln in 17 Stunden		Gaswechsel im Lichte in 7 Stunden	
	0 absorbiert von 1 g Flechte	CO <sub>2</sub> ausgeschieden von 1 g Flechte	0 absorbiert von 1 g Flechte	CO <sub>2</sub> ausgeschieden von 1 g Flechte
1 Tag . . . .	0,792 ccm	0,736 ccm	0,578 ccm	0,317 ccm
2 Tage . . . .	0,373 "	0,467 "	—	—
3 Tage . . . .	0,211 "	0,211 "	—	—
4 Tage . . . .	0,105 "	0,200 "	—	—
5 Tage . . . .	0,173 "	0,330 "	—	—
6 Tage . . . .	0,204 "	0,210 "	1,227 "	0,409 "
7 Tage . . . .	0,166 "	0,216 "	1,220 "	0,516 "
Normales Verhalten	3,923 "	2,943 "	0 ausgeschieden	CO <sub>2</sub> absorbiert
			2,257 "	1,963 "

2) für *Evernia prunastri*, welche des Rufes besonders großer Widerfähigkeit genießt.

Dauer des Aufenthaltes in 60°	Gaswechsel im Dunkeln in 17 Stunden		Gaswechsel im Lichte in 7 Stunden	
	0-Absorption pro 1 g Flechte	CO <sub>2</sub> -Abgabe pro 1 g Flechte	0-Abgabe pro 1 g Flechte	CO <sub>2</sub> -Aufnahme pro 1 g Flechte
5 Stunden . . .	5,313 ccm	4,675 ccm	1,088 ccm	1,037 ccm
6 Stunden . . .	4,290 "	3,861 "	2,036 "	2,000 "
7 Stunden . . .	4,480 "	4,032 "	—	—
9 Stunden . . .	3,216 "	2,701 "	0,423 "	0,353 "
Individuum, das der höheren Temp. nicht ausgesetzt war	3,448 "	3,103 "	1,447 "	1,405 "

Sie genießt also ihren Ruf mit Recht. Vermag doch selbst ein mehrstündiger Aufenthalt in der hohen Temperatur von  $60^{\circ}$  nicht so weit gehende Veränderungen in ihrem Protoplasma hervorzurufen, dass seine Fähigkeit zu respirieren erheblich gestört wurde. Vor allem aber sehen wir, dass auch das Chlorophyll in dieser Zeit nicht getötet wird. Wohl ist die Assimilationsenergie im allgemeinen geschwächt, doch nicht gänzlich vernichtet.

Diese außerordentliche Widerstandsfähigkeit kommt übrigens nicht nur Flechten zu. Verf. stellte fest, dass auch Moose sich ähnlich verhalten. *Orthotrichum affine* hatte z. B. nach mehrtägigem Aufenthalt in einer Atmosphäre von  $55^{\circ}$  an der Respirationsenergie nichts eingebüßt. Seine Assimilationsfähigkeit war erst nach 7 Tagen merklich vermindert, indem der normalen  $\text{CO}_2$ -Absorption von 1,817 cem pro g 0,530 cem gegenüberstehen.

Die Flechten haben unter ihren natürlichen Vegetationsverhältnissen bekanntlich sehr große Widerstandsfähigkeit gegen niedere Temperaturen. Sie sind der integrierende Bestandteil der Flora des höchsten Nordens, wie der höchsten Alpen, leben also unter Verhältnissen, wo die Temperatur bis auf  $40^{\circ}$  und  $50^{\circ}$  unter  $0^{\circ}$  sinkt. Ueber den Einfluss aber, den niedere Temperaturen auf bestimmte Lebensprozesse ausüben, wie auf die Atmung und die Assimilation, sind wir nicht unterrichtet.

Zunächst muss man sich daran erinnern, dass sie die niedern Temperaturen in der Natur in latentem Zustande überdauern, also so wasserarm sind, dass die Lebensfunktionen sozusagen vollständig sistiert sind. Die Versuche des Verf. wurden nun je mit solchen Individuen ausgeführt, welche mit Wasser imbibiert waren.

Unter  $0^{\circ}$  findet zunächst noch eine ganz erhebliche Atmung statt. So absorbierte 1 g Trockengewicht von *Physcia ciliaris* in einer Stunde bei  $-9^{\circ}$  0,129 cem Sauerstoff; in der folgenden Stunde ebenfalls bei  $-9^{\circ}$  0,050 cem; während der 2 folgenden Stunden bei  $-10^{\circ}$  0,03 cem. Während der darauf folgenden 18 Stunden stieg die Temperatur allmählich von  $-10^{\circ}$  auf  $-4^{\circ}$ . Die Sauerstoffmenge, welche in dieser Zeit absorbiert wurde, war 0,066 cem und endlich während der 4 Stunden, da die Temperatur auf  $-4^{\circ}$  blieb 0,1 cem.

Diese Zahlen lassen erkennen, dass nicht direkt die Temperatur es ist, welche die Größe der Respirationsenergie bestimmt. Sonst wäre es nicht wohl verständlich, dass die zu Anfang des Versuches bei  $-9^{\circ}$  absorbierte Sauerstoffmenge jene übertreffen würde, welche am Ende des Versuchs bei  $-4^{\circ}$  aufgenommen wurde. „Diese Unterschiede erklären sich nur, wenn man annimmt, dass die Wassermenge, die in den Geweben frei blieb, eine progressive Verminderung erfuhr. Diese Verminderung aber kann nur auf dem Gefrieren beruhen“. Die geringe Sauerstoffmenge, welche bei  $10^{\circ}$  von der Flechte absorbiert wurde, legt die Vermutung nahe, dass diese Temperatur der untern Grenze

der Wärme, innerhalb welcher die Respiration vor sich geht, nahe liegt. Bei längerem Verweilen in einer Atmosphäre von 15° fand in der That eine nachweisbare Veränderung derselben statt.

Viel unabhängiger von der Temperatur erwies sich der Vorgang der Assimilation. Selbst bei Temperaturerniedrigungen bis auf — 40° hatten wenigstens bestimmte Flechten die Fähigkeit noch zu assimilieren. *Evernia prunastri* die einige Stunden in einem Raume von — 37° bis 20° verweilte, hatte in dieser Zeit 0,67% Kohlensäure aufgenommen und 0,8% Sauerstoff ausgeschieden.

Ueber den Einfluss der Wärme auf den Atmungsprozess stellte Detmer eine Reihe von Versuchen an, deren wichtigste Resultate folgende sind. Das Temperaturoptimum für den Atmungsprozess verschiedener Pflanzen liegt bei 40° oder etwas darüber oder darunter. Die Kohlensäuremengen in Milligrammen, welche 100 g frische Pflanzen-substanz in einer Stunde bei Lichtabschluss ausscheiden, sind folgende:

Temperatur in C°	Keimlinge von <i>Lupinus</i> <i>luteus</i>	Keimlinge von <i>Triticum</i> <i>vulgare</i>	Keimlinge von <i>Vicia</i> <i>Faba</i>	Kartoffel- knollen
30	85	100,76	55,2	4,62
35	100	108,12	<b>78,72</b>	7,85
40	<b>115,9</b>	<b>109,9</b>	65,1	10,24
45	104,45	95,76	57,8	<b>12,22</b>
50	46,2	63,9	20,8	11,14
55	17,7	10,65	—	10,3
60	—	—	—	2,4

Die Versuche lehren zugleich, dass auch bei Wärmegraden, die erheblich über dem Atmungsoptimum liegen, die Atmungsenergie eine recht bedeutende ist.

Die beiden erstgenannten Versuchspflanzen benutzte Detmer um die Frage zu untersuchen, ob auch bei Temperaturen unter 0° und bei 0° die Pflanzen atmen. Das Versuchsergebnis ist folgendes.

100 g frischer Keimlinge produzierten im Dunkeln pro Stunde CO<sub>2</sub> in Milligrammen:

	Lupinenkeimlinge	Weizenkeimlinge
bei — 2° C . . . . .	5,78	7,96
bei 0° C . . . . .	7,27	10,14
bei 5° C . . . . .	13,86	18,78

Die Zahlen sind, wie auch die frühern, Mittelwerte. „Als die bei — 2° C zum Versuch verwandten Lupinenkeimlinge nachträglich bei gewöhnlicher Temperatur unter normale Vegetationsbedingungen gelangten, wuchsen sie weiter“.

Auch den Einfluss der Temperaturschwankungen auf die Pflanzenatmung untersuchte Detmer. Blieb die eingeschobene Temperaturerhöhung unter dem Optimum, dann zeigte sich kein Einfluss,

d. h. die in gegebener Zeit bei bestimmter Temperatur vor der Temperaturerhöhung ausgeschiedene Kohlensäuremenge, war auch nach derselben wieder zu konstatieren. Sobald aber die eingeschaltete Temperaturerhöhung des Optimum überstieg, zeigte sich ein nachteiliger Einfluss. „4 Tage alte Keimlinge gaben z. B. in einem Versuche, auf 100 g Substanz und 1 Stunde bezogen, bei 20° 34,75 mg CO<sub>2</sub> aus. Nach 3stündigem Erwärmen der Untersuchungsobjekte auf 42°—43° C und Abkühlen auf 20° C betrug die in einer Stunde erzeugte Kohlensäuremenge nur noch 23,3 mg“.

Die Abhängigkeit der intramolekularen Atmung von der Temperatur wurde zur Bestimmung des Optimums untersucht. Für *Triticum vulgare* liegt dasselbe bei 40°. Die Kohlensäureproduktion in Milligrammen von 100 g Keimpflanzen pro Stunde beträgt bei der intramolekularen Atmung 52,39, also wenig unter der Hälfte des Optimums bei normaler Atmung. Gleich der normalen Atmung ist auch die intramolekulare bei 0° schon eine recht energische, 5,4 mg.

Wird die Temperatur über das Optimum erhöht, dann ist die Abnahme der Kohlensäureproduktion bei der intramolekularen Atmung viel energischer als bei der normalen. Während diese bei 45° 90% der Kohlensäuremenge des Optimums produziert, erzeugt jene nur mehr 50% und während bei 50° die normale noch 60% der größten Menge ausscheidet, ist sie bei der intramolekularen auf 20% gesunken.

### III. Lichtwirkung auf den Pflanzenkörper.

Im Anschlusse an die Darlegungen über die Respiration und Assimilation mögen die Skizzierungen über die beiden oben zitierten physiologisch-anatomischen Untersuchungen folgen. In seiner Studie über den Blattbau der Alpenpflanzen und dessen biologische Bedeutung sucht Wagner festzustellen, „ob Verschiedenheiten zwischen Exemplaren derselben Species bei hohem und tiefem Standorte vorhanden seien und ob sich Merkmale finden ließen, welche den Blättern der Alpenpflanzen ganz allgemein gegenüber denen der Niederungen ein besonderes Gepräge verleihen“.

In erster Linie konstatiert Verf. einen Einfluss des alpinen Standortes auf das Assimilationssystem, indem bei der größten Zahl der von ihm untersuchten Pflanzen das Palissadengewebe in den höhern Regionen stärker ausgebildet war, sei es, dass die einzelnen Palissadenzellen verlängert waren, sei es, dass eine Vermehrung der Palissadenlagen erfolgte. Dieser Einfluss auf die Palissadenbildung führt denn auch nicht selten zur Ausbildung der Isolateralität bei Arten, die in der Ebene die Uebereinstimmung im Bau der Ober- und Unterseite nicht zeigen. Beim Wundklee, welcher bekanntlich eine sehr bedeutende vertikale Verbreitung besitzt, ist an den Blättern, die Pflanzen tiefer Lage entstammen, das Palissadengewebe der Oberseite entschieden stärker entwickelt, als das der Unterseite. Auf dieser namentlich



gegen die Mitte treten häufiger polyedrische Zellen auf. An den Blättern der Individuen hoher Standorte sind im allgemeinen die Pallissadengewebe beiderseits fast gleich entwickelt. Die einzige Art, bei welcher Verf. an den Individuen höherer Lage eine Abnahme des Pallissadengewebes fand, war *Vaccinium Vitis Idaea*, während die nahe Verwandte *V. uliginosum* sich typisch verhielt. Wagner bemerkt, dass die Individuen der erstern Art (2200 m hoch war ihr Standort) „ein mehr zwerghaftes Aussehen“ zeigten.

Auch die Entwicklung des Durchlüftungssystemes wird vom sonigen alpinen Standorte sehr wesentlich beeinflusst, so zunächst die Verteilung der Spaltöffnungen. Nur ca. 15% der untersuchten Arten hatten auf der Blattoberseite keine Spaltöffnungen; bei 20% war die Unterseite die bevorzugte, bei 25% zeigten beide Seiten etwa die gleiche Zahl und bei ca. 40% erschien die Oberseite als die bevorzugte. Ich stelle hier aus der längern Reihe der Untersuchungen des Verf. einige besonders prägnante Beispiele zusammen:

Arten	Spaltöffnungen pro 1 mm <sup>2</sup> Blattfläche	
	oben	unten
<i>Saxifraga moschata</i> . . . . .	190	0
<i>Trifolium alpinum</i> . . . . .	401	14
<i>Arenaria abietina</i> . . . . .	68	68
<i>Gentiana verna</i> . . . . .	54	65
<i>Vaccinium Myrtillus</i> . . . . .	10	218

Was die Ausbildung der Lufträume im Innern des Blattes betrifft, so lässt sich zeigen, dass dieselbe im allgemeinen gefördert ist, dass ferner die lockere Struktur in bestimmter Abhängigkeit zur Verteilung der Spaltöffnungen steht. Denn Verf. beobachtete, dass da, wo die Spaltöffnungen an der Oberseite besonders häufig sind, das Palissadengewebe gelockert erscheint, während bei den Arten mit oberseits spaltöffnungsfreier Fläche auch in den Höhen ein dicht gefülltes Palissadengewebe vorkommt.

Bonnier und Leist, welche früher ebenfalls den Einfluss des alpinen Standortes auf die Anatomie des Blattes bestimmten, gaben an, „dass die Epidermis der alpinen Blätter eine höhere Verstärkung der Außenwand und Cuticula erfahre“. Verf. konstatiert an seinen Versuchspflanzen, dass auffallende Verstärkungen der Außenwand, vor allem starke Cuticularisierung, die auf den xerophilen Charakter der alpinen Pflanzen hinweisen würden, im allgemeinen nicht zu beachten sind. Es ist also der Blattbau auf einen besondern Transpirationsschutz nicht eingerichtet.

Das positive Ergebnis dieser Studie ist dahin zusammenzufassen, dass sich im Blattbau der alpinen Gewächse eine unverkennbare Tendenz zur Anpassung an eine gesteigerte Assimilationsthätigkeit offenbart. Das Licht ist eine der Ursachen der Entwicklung des Palissadengewebes, indem von ihm ein Impuls zu einer vollkommenen Entwick-

lung des Assimilationsgewebes ausgeht. Die Richtung seiner Entwicklung wird durch die erblichen Dispositionen einerseits und andererseits durch die Plastizität der Pflanze bestimmt.

„Es wird sich nun fragen, ob wirklich in der Höhe die Insolation eine so weit gesteigerte ist, dass man ihr einen merkbaren Einfluss auf die Blattstruktur zuschreiben darf.“

Die Sonnenstrahlung ist in der That auf den Bergen eine viel intensivere als im Thale. Nach Violle ist sie auf dem Mont Blanc um 26% größer als im Niveau von Paris. Während bis zur Ebene 25—30% der Sonnenstrahlen absorbiert werden, beträgt die Absorption am Gipfel des Mont Blanc nur 6%.

„Sprechend ist auch die Zunahme der Unterschiede zwischen der Temperatur in der Sonne und im Schatten mit der Seehöhe. Relative Messungen von Frankland ergaben unter anderen folgende Daten:

Ort	Seehöhe in Metern Sonnenhöhe 60°	Thermometer in	
		Schatten	Sonne
Whitby . . . . .	20	32,2	37,8
Pontresina . . . . .	1800	26,5	44,0
Bernina . . . . .	2330	19,1	46,4
Diavolezza . . . . .	2980	6,0	59,5

Während also in der Ebene der Temperaturunterschied 5,6° betrug, war derselbe in der Höhe von ca. 3000 m auf 53,5° angewachsen. Die Intensitätszunahme der Sonnenstrahlung ist also eine ganz bedeutende“.

Meteorologische Beobachtungen ergeben allerdings nun weiter, dass dieser größeren Intensität des Sonnenscheines dessen kürzere Dauer gegenüber steht.

Im weitern weist Verfasser darauf hin, dass für die Wirkung des Sonnenlichtes auf das Assimilationsgewebe alpiner Pflanzen auch der Umstand in Frage kommt, dass die absorbierende Wirkung des Wasserdampfes nicht für alle Strahlen des Spektrums die gleiche ist. Es werden die weniger brechbaren Strahlen, also gerade diejenigen, welche assimilatorisch besonders wirksam sind, stärker absorbiert, als die andern. „Wenn wir beachten, dass mit der Seehöhe der absolute Feuchtigkeitsgehalt der Luft rasch abnimmt, dass die höhern Luftschichten einen viel geringern Gehalt an Wasserdampf aufweisen, so ergibt sich daraus ganz logisch die Konsequenz, dass in der Höhe auch eine geringere Absorption der weniger brechbaren Strahlen statt hat und dass daher in hohen Regionen nicht nur wegen der überhaupt größeren Mengen, sondern speziell auch wegen des größeren Reichtums an assimilatorisch anregenden Strahlen, das Licht auf die Assimilationsenergie fördernd einwirkt“.

Eine gesteigerte Ausbildung des Assimilationsapparates wird aber aus doppeltem Grunde für die alpinen Pflanzen von größtem Vorteile, ja geradezu eine Lebensfrage für sie sein. Die Vegetationszeit ist für

die alpinen Pflanzen sehr verkürzt. In der hellen Zeit müssen sich hier die für die Erhaltung der Individuen wie der Art nötigen Vorgänge abspielen. Dazu kommt nun aber, dass der  $\text{CO}_2$ -Gehalt der auf den Alpen stark verdünnten Luft dem Gewichte nach ein geringerer ist als in der Ebene. Eine bessere Ausnützung der Luft wird bei vollkommener entwickeltem Assimilationsapparat möglich werden. —

Géneau de Lamarlière sucht auf experimentellem Wege den Einfluss der Beschattung und Belichtung auf die Entwicklung der Blätter festzustellen.

Wie wird die Struktur des Blattes von diesen beiden Momenten beeinflusst? An der Sonne wird das Blatt stets dicker als im Schatten. In erster Linie erfährt die Epidermis wenigstens der obren Seite eine Dickenzunahme z. B. bei *Berberis vulgaris* von  $15 \mu$  auf  $25 \mu$ . Wo eine einzige Palissadenzellschicht unter der Epidermis sich befindet, pflegt dieselbe durch die Längenzunahme der einzelnen Zellen dicker zu werden. In sehr erheblicher Weise zeigt sich dieser Einfluss z. B. bei *Taxus baccata*. Während die Blätter der Schattenpflanze ein  $135 \mu$  dickes Palissadengewebe haben, ist es an Sonnenpflanzen zu  $215 \mu$  herangewachsen. Vor allem aber wirkt die Sonne dahin, dass sich in vielen Fällen entweder eine 2. Palissadenzellschicht entwickelt, oder ein dichtes Zellgewebe entsteht, welche beide den Schattenpflanzen fehlen. Es kann die hierdurch erzielte Dickenzunahme des Blattes  $50\%$  bis fast  $100\%$  der Dicke des Schattenblattes betragen. Die Epidermis der Unterseite erfährt sehr häufig keine, in anderen Fällen nur eine geringe Zunahme.

Verf. verglich bei einer Reihe von Pflanzen das Verhältnis des Trockengewichtes zum Frischgewichte der an der Sonne und im Schatten entwickelten Blätter. In allen untersuchten Fällen war das Verhältnis  $\frac{Ps}{Pf}$  für die Sonnenblätter größer als für die Schattenblätter.

Dort schwankt es zwischen 0,2 (für *Hieracium Pilosella*) bis 0,47 (für *Fagus silvatica*), hier zwischen 0,10 (für *H. Pilosella*) bis 0,37 (für *F. silvatica*). Auch auf gleiche Flächen berechnet macht sich dieser Unterschied zu Gunsten der an der Sonne entwickelten Blätter geltend.

Wie verhalten sich nun die Sonnen- und Schattenblätter in ihren Leistungen zu einander? Für die Eiche fand Verf. z. B. folgende Werte: Die Kohlensäureabgabe in Kubikzentimeter betrug für ein Sonnenblatt 0,007, für Schattenblätter in der gleichen Zeit 0,002, für die Weide 0,017 und 0,0054. Analog sind die Unterschiede der Sauerstoffabsorption, nämlich für die Eiche an Sonnenblättern 0,008 cem; für die Schattenblätter 0,003 cem. Es ist also die Atmungsenergie der an der Sonne entwickelten Blätter auf gleiche Oberfläche berechnet viel größer als für die Schattenblätter.

Dass der gleiche Satz auch für die Assimilation seine Giltigkeit haben wird, ist nach dem Bau des Blattes a priori anzunehmen. Für

die Eiche ist die Differenz z. B. folgende: An der Sonne entwickelte Zweige zersetzten 0,159 cem auf 0,073 der Schattenzweige.

Auf mannigfaltigen Wegen bestimmte Verf. die Transpirationsenergie von Sonnenblättern und Blättern, die sich im Schatten entwickelten, unter gleichen Bedingungen. In allen Fällen war sie bei erstern größer als bei letztern.

Oltmann's Untersuchungen über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen befassen sich in erster Linie mit *Volvox*, einer Algenart, der ein feines Unterscheidungsvermögen für verschiedene Helligkeitsgrade innewohnt. Werden die Individuen in Apparaten gehalten, in welchen verschiedene Helligkeitsgrade herrschen, dann beobachtet man, dass die Individuen sowohl aus den hellsten Partien, als auch aus den dunkelsten auswandern, um aus beiden sich einer Zone bestimmter Helligkeit zuzuwenden. Diese ist je als die optimale zu bezeichnen. Sie führen also photometrische Bewegungen aus, d. h. Bewegungen, die durch Licht verschiedener Intensitäten ausgelöst werden. Ihre „Lichtstimmung“, d. h. „derjenige Zustand der Zellen, welcher sie zwingt, in einem gegebenen Momente ein bestimmtes Optimum zu erstreben“, ändert teils nach den Entwicklungsstufen, teils nach äußern Einflüssen. Die mit mehr oder weniger reifen Oosporen versehenen *Volvox*-Individuen pflegen dunklere Stellen aufzusuchen als die mit jungen Oogonien resp. Parthenogonidien. In einem vierkantigen Glasgefäße, das direktem Sonnenlichte ausgesetzt war, sind die *Volvox*-Kolonien annähernd gleichmäßig verteilt und nur langsame Bewegungen gegen die Stellen hin bemerkbar, in welchen durch Spiegelung an den Wänden die Helligkeit vergrößert wird. Wird nun durch einen Tuschplattenkasten die Beleuchtung in bestimmter Weise modifiziert, dann beginnt, fast momentan, die Sonderung der Individuen. Die Parthenogonidien führenden sammeln sich in der hellsten Ecke eine Wolke bildend an. Die weiblichen dagegen, vor allem jene, deren Eier befruchtet sind, bewegen sich mehr in die dunkeln Teile des Apparates, wo sie sich in Vertikalreihen ordnen.

Die Lichtstimmung hängt aber auch von der vorgängigen Beleuchtung ab. Eine längere Verdunklung setzt die Lichtstimmung herab, bewirkt also, dass die Individuen ihr Optimum in dunkleren Stellen finden als sonst. Es verhalten sich also die *Volvox*-Individuen gleich den Schwärmsporen der Algen, von denen Strasburger angibt, dass sie ebenfalls höher gestimmt sind, wenn die Kulturen längere Zeit starker Beleuchtung ausgesetzt waren. Verf. glaubt auch auf eine tägliche Periode der Lichtstimmung schließen zu dürfen, so zwar, „dass die Lichtstimmung bis zum Vormittage oder Mittage steigt, um von dort wieder etwas zu sinken“. Die Lichtstimmung ist nicht nur bei den geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Individuen verschieden, sondern ändert sich auch in verschiedenem Sinne. Während z. B. am frühen Morgen eine scharfe Trennung zwischen beiderlei Individuen-

formen bestand, wanderten die weiblichen Individuen in den Vormittagsstunden in die helleren Teile des Apparates, ihre Lichtstimmung steigerte sich also, am Nachmittag wurde sie wieder herabgestimmt. Die Folge war die scharfe Sonderung.

In den Bewegungen kann man aber niemals eine Beziehung der Bewegungs- und Axenrichtung zu dem einfallenden Strahle erkennen. Das richtende ist also nicht der Gang der Lichtstrahlen, sondern ihre Stärke. Die Richtungsbewegung wird ausgelöst durch die vom Beleuchtungsoptimum abweichende Lichtintensität. Demnach wird ihre Energie in direktem Verhältnis zur Differenz zwischen dem Optimum und der bestehenden Beleuchtung stehen. Je mehr sich das Individuum dem Optimum nähert, um so geringer wird ihre Energie. Ist dieses erreicht, dann hört die Richtungsbewegung auf. Die Bewegung selbst dauert aber fort. Sie kann sogar innerhalb der Zone der Optimumhelligkeit sehr energisch sein. Auch im Dunkeln tritt ein indifferenter Zustand ein. Die Bewegung, welche auch jetzt nicht völlig sistiert war, ist träge. Es bilden also diese Nachtbewegungen eine Analogie zu Schlafbewegungen höherer Pflanzen. Wie diese nicht plötzlich und erst bei völliger Dunkelheit auftreten, sondern beginnen, sobald die Lichtstärke unter ein bestimmtes Maß gesunken ist, so entstehen auch diese Nachtbewegungen von *Volvox* nicht erst bei völliger Dunkelheit, sondern bei Lichtschwächung.

Versuche, die mit *Spirogyra* angestellt wurden, zeigten ebenfalls photometrische Bewegungen dieser Pflanze. In den zahlreiche Lichtabstufungen zeigenden Tuschprismenapparaten wandern sie aus den hellern und dunkleren Teilen, ordnen sich parallel zu dem Einfallstrahl zu einem vertikalen Büschel mit ihrer Spitze pendelnde Bewegungen ausführend, die wahrscheinlich durch Wachstumsdifferenzen bedingt waren. Am Morgen standen die Büschel in hellern, am Mittag in dunkleren Teilen, um gegen Abend wieder in die hellern zu wandern.

Von andern Autoren wird der richtende Einfluss des Lichtes auf den sich bewegenden Organismus besonders betont. So bezeichnet Strasburger die Organismen als phototaktische, welche durch das Licht eine Richtung ihrer Längsaxe und damit zusammenhängend eine Bewegung erfahren. Oltmann sieht in der Phototaxie die Form, „unter welcher die Photometrie zuweilen aber keineswegs immer in Erscheinung tritt“. So bezeichnet er denn als phototaktische Bewegung alle jene photometrischen, bei welchen die Organismen die ihrer Lichtstimmung entsprechenden Helligkeitsgrade erreichen, resp. zu erreichen suchen durch Ortsveränderung des ganzen Körpers. Die Richtung der Längsaxe sieht er als etwas nebensächliches an. „Im Allgemeinen wird die Pflanze sich direkt mit dem Vorderende auf das Optimum hinrichten“.

Eine besondere Form phototaktischer Bewegungen, die Plagiophototaxie, kommt den bilateralgebauten Chloroplasten zu. In den

Zellen eines *Mesocarpus* beobachtet man, dass die Chlorophyllplatten bei sehr großer Lichtintensität Profilstellung einnehmen. Die Stellung bleibt so lange erhalten, bis eine gewisse untere Grenze der Lichtintensität erreicht ist. Dann stellen sich die Platten schräg, so dass der Winkel zur Profilstellung mit abnehmender Helligkeit immer größer wird. Schließlich tritt die Flachstellung ein und sie bleibt noch bei Abnahme der Lichtintensität erhalten. Es haben also diese durch die Zellwände an freier Beweglichkeit gehemmten Zelleninhaltskörper auch die Fähigkeit auf bestimmte Lichtreize hin sich zu bewegen, eine Reaktion, die Verfasser als Plagiophototaxie bezeichnet.

Dem Optimum der orthophototaktischen Organismen entspricht die Schrägstellung der Chloroplasten. Denn innerhalb dieses Optimums ist er im Stande genau das Lichtquantum aufzufangen, welches er vermöge seiner Lichtstimmung wünscht.

Auch die heliotropischen Erscheinungen sind nichts anderes als photometrische. Es sind also Bewegungen, welche darauf abzielen eine bestimmte Helligkeit, die optimale, zu erreichen. Während in den frühern Fällen die Beweglichkeit der Organismen dieses Optimum erreichen ließ, so führt jetzt bei der mangelnden Ortsbewegung die Lichtstärke nur Krümmung herbei. Das Organ sucht sich der Art in die Lichtregion des Optimums hineinzubiegen. Die pflanzlichen Organe oder die Pflanzen, denen die freie Beweglichkeit fehlt, sind also phototrop.

An *Vaucheria*-Fäden beobachtete Verf., dass die Sprosse an einer Stelle mittlerer Helligkeit völlig vertikal stehen. Sie erscheinen also gegen die Lichtwirkung indifferent; sie befinden sich in der Zone ihres Optimums. Von beiden Seiten her, der hellern wie der dunklern neigen sich die Sprosse gegen dieses Optimum hin. Je weiter die Sprosse vom Indifferenzpunkt entfernt stehn, um so schärfer ist die Krümmung. Wie also ein freibewegliches *Volvox*-Individuum im Apparate mit abgestufter Beleuchtung nach einer seiner Lichtstimmung zusagenden Stelle aus dem ihm zu dunkeln oder zu hellen Stelle sich hinbewegt, so streben die Sprosse auch danach durch Krümmung nach der der Lichtstimmung entsprechenden Lichtintensität zu gelangen. Auch *Phycomyces nitens* erwies sich je nach den gebotenen Helligkeitsgraden bald positiv, bald negativ heliotropisch.

Doch nicht nur in der Ebene der einfallenden Strahlen geht die Krümmung vor sich. Lässt man einen Strahlenbündel auf die Fruchtträger fallen, dann treten Krümmungen ein, doch weder gegen die einfallenden Lichtstrahlen, noch von ihnen weg, sondern nach den dunkeln Seiten, rechts und links. Sie finden also hier in dem Raume schwächerer Lichtintensität die ihrer Lichtstimmung entsprechenden Helligkeit.

Dieselbe Phototropie ist der Heliotropismus der Sprosse von Phanerogamen. Da sie häufig in direktem Sonnenlichte wachsen, ist

ihre Lichtstimmung im allgemeinen eine sehr hohe. Deshalb suchen sie im allgemeinen durch Krümmung gegen das einfallende Licht die ihrer Lichtstimmung zusagende höhere Helligkeit zu erreichen. Ist diese aber eine hinreichende, dann zeigt sich auch der der Art zugeschriebene positive Heliotropismus nicht. „Keimpflanzen von *Tropaeolum majus* wurden in einen innen geschwärzten Kasten mit ca. 3 cm breitem Schlitz dicht an diesen gestellt und an einem sehr klaren Tage den Strahlen der Sonne ausgesetzt. Durch Drehung des Kastens wurde wieder dafür gesorgt, dass immer annähernd die gleiche Stellung zur Sonne eingehalten wurde. Trotz stundenlanger Besonnung blieb der Spross genau vertikal stehen; positive Krümmungen traten aber nach ganz kurzer Zeit ein, wenn die Pflanze in irgend ein Zimmer ans Fenster gestellt wurde“. Wurden Lepidiensämlinge in das von einem Planspiegel reflektierte Licht gebracht, das durch eine bikonvexe Linse konzentriert wurde; dann zeigte sich, dass die dem Brennpunkte nächsten Pflänzchen, die sich also in der Richtung größerer Helligkeit befanden, negativ gekrümmt waren, die weiter abliegenden in einer Region geringerer Helligkeit wachsenden vertikal aufgerichtet waren und die noch weiter abliegenden in Zonen geringerer Helligkeit befindlichen, positive Krümmung zeigten. Es gibt also für diese Phanerogamen ein Optimum der Lichtintensität, einen Helligkeitsgrad, in welchem trotz einseitiger Beleuchtung keine heliotropischen Bewegungen zustande kommen, in welcher die Pflanze indifferent gegen die Lichtwirkung ist. Es ist das Optimum, die der Lichtstimmung der betreffenden Individuen am ehesten zusagende Helligkeit; denn sowohl aus Lagen stärkerer, als geringerer Helligkeit streben die Pflanzen diese Region durch Krümmung zu erreichen.

Als Plagiophototropie bezeichnet Verf. die Eigenschaft dorsiventraler Organe eine besondere Lage zum Lichte einzunehmen, indem sie demselben eine ganz bestimmte Seite zuzukehren, welche außerdem einen für jede Intensität des Lichtes bestimmten Winkel mit den einfallenden Strahlen bildet. Im Gegensatze zu den radiärgebauten Organen sind die dorsiventralen innerhalb gewisser Grenzen von dem Gange der Strahlen abhängig. Richtung und Intensität der Sonnenstrahlen bestimmen also die Stellung des Blattes. Ein Helligkeitsgrad, welcher bei ihnen eine Indifferenz gegen das Licht erzeugt, kann bei den dorsiventralen Organen im Gegensatz zu den radiären nicht bestimmt werden.

Eine mechanische Erklärung für die beiden Formen der photometrischen Bewegung, der phototaktischen und phototropischen gibt Verf. nicht. Dagegen wirft er die Frage auf, ob die betreffenden Stellungen und Bewegungen nur der Ausdruck der Lichtempfindlichkeit sind, oder durch Kombination mehrerer Kräfte entstehen.

Vorab ist, nachdem Engelmann gezeigt hat, wie z. B. die Diatomeen in ihrer Bewegung vom Sauerstoffgehalte des Wassers sehr

abhängig sind, daran zu denken, ob die als photometrische Bewegungen bezeichneten Ortsveränderungen nicht eher als chemotaktische Lokomotionen zu benennen sind. Ohne auf bestimmte Experimente fußen zu können, glaubt Verf. diesen chemischen Einfluss nicht annehmen zu dürfen. Geotaxie, der Einfluss der Schwere auf diese Bewegungen, dürfte wenigstens in einzelnen Fällen, z. B. bei der vertikalen Stellung der Spirogyren-Fäden, auf die Bewegung einwirken. An orthophototropen Organen beobachtet man, dass, „je mehr die Energie der phototropischen Krümmung wächst, um so mehr der Geotropismus in den Hintergrund tritt. Er wird völlig überwunden, gleichsam latent. Nur bei geringer Energie der Phototropie macht er sich zum mindesten in einer Verzögerung der Richtungsbewegung bemerkbar“. Die plagiophototropischen Bewegungen sind rein der Ausdruck einer spezifischen Lichtempfindlichkeit dorsiventraler Gebilde.

Den photometrischen Bewegungen ist eine große Analogie zu den chemotaktischen, namentlich zu den tonotaktischen und im weiteren auch zum Thermotropismus nicht abzusprechen. Erstere werden durch den Konzentrationsgrad einer Salzlösung bedingt, die je nach ihrer Stärke anziehend oder abstoßend wirkt oder auch indifferent lässt, wie andererseits bei gewissen Temperaturen Plasmodien keine Bewegungen ausführen, bei höheren Wärmegraden negative, bei niedrigeren positive Richtungsbewegungen ausführen. Alle diese Reizerseheinungen haben ihren letzten Grund im Empfindungsvermögen des Protoplasmas. Die Reaktion erfolgt, wenn dieses Intensitätsunterschiede wahrnimmt. Das tierische Empfindungsvermögen findet also im pflanzlichen Empfindungsvermögen sein Analogon.

Die Untersuchung von Rothert über die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes berührt eine Frage, die Darwin in seinem Werke über das Bewegungsvermögen der Pflanze im folgenden Sinne beantwortete: Die heliotropische Empfindlichkeit ist auf eine Spitzenregion von begrenzter Länge beschränkt. Die Spitzenregion überträgt den empfangenen Reiz auf den direkt nicht empfindlichen Unterteil und veranlasst durch diese Uebertragung die heliotropische Krümmung desselben. Zu dieser Theorie der Fortpflanzung des heliotropischen Reizes führte folgende Beobachtung. Wird bei gewissen Keimlingen von Gräsern und Dicotyledonen die obere Hälfte oder auch nur eine mehrere Millimeter lange Spitzenregion verdunkelt, dann unterbleiben die heliotropischen Krümmungen, auch wenn der Unterteil lange Zeit hindurch einseitig beleuchtet wird. Die Fortpflanzung eines heliotropischen Reizes wurde von andern Forschern, so namentlich von Wiesner, in Abrede gestellt.

In seiner vorläufigen Mitteilung über diese offene Frage kommt Rothert zu folgenden Ergebnissen. Als Versuchsobjekte dienten die scheidenförmigen Kotyledonen von Gramineen, namentlich *Avena sativa* und *Phalaris canariensis*, die durch starke heliotropische Krümmungs-



fähigkeit ausgezeichnet sind. Bei der einseitigen Beleuchtung beginnt die heliotropische Krümmung an der äußersten Spitze und schreitet dann allmählich nach unten fort, während der obere Teil sich in immer längerer Ausdehnung gerade streckt. Schließlich ist nur an der Basis die Krümmung eine starke, der übrige Teil ist gerade vorgestreckt, meist nur wenig von der Richtung des einfallenden Lichtes abweichend, also  $60^{\circ}$ — $90^{\circ}$  geneigt. Wird nun die Spitze auf mehrere Millimeter Länge verdunkelt, dann krümmt sich der beleuchtete Teil heliotropisch; die Bewegung pflanzt sich auch in analoger Weise wie bei voller Beleuchtung über den nun beleuchteten Teil fort, aber die Krümmung erfolgt viel langsamer, bleibt ziemlich flach, so dass die definitive Neigung nur  $10^{\circ}$ — $55^{\circ}$  beträgt. Ein abweichendes Verhalten zeigten bei *Avena*-Keimlingen nur 4% der vollbeleuchteten und nur 3% der an der Spitze verdunkelten Individuen.

Die Versuche ergeben also, dass der Unterteil der Kotyledonen direkt heliotropisch empfindlich ist, dass aber diese Empfindlichkeit verhältnismäßig schwach ist. Die starkempfindliche Spitzenregion pflanzt die starke heliotropische Reizung gegen die Basis fort und veranlasst den Unterteil des Kotyledons zu stärkerer Krümmung, als wie sie durch die eigene heliotropische Empfindlichkeit veranlasst würde.

Die heliotropische Empfindlichkeit nimmt nicht allmählich von der Spitze nach der Basis ab. Sie ist über den ganzen Unterteil des Kotyledons gleich stark, d. h. ob zum Beispiel nur der untere Drittel oder  $\frac{5}{6}$  seiner Länge einseitig beleuchtet werden, die heliotropische Neigung bleibt dieselbe. Die Gipfelregion bevorzugter Empfindlichkeit hat etwa eine Länge von 3 mm. Innerhalb dieses Gebietes scheint namentlich der oberste Teil etwa über 1 mm hin eine besonders gesteigerte Empfindlichkeit zu besitzen.

Diese Spitzenregion ist nun auch durch besonders langsames Wachstum ausgezeichnet. Wachstum und Empfindlichkeit, die zwar beide Einfluss auf die Krümmungsfähigkeit haben, sind also von einander völlig unabhängig. Es zeigt sich dies auch am übrigen Teil des Kotyledons. Teilt man den Kotyledon in 1,5 mm lange Zonen ein, dann findet man, dass von der dritten Zone an eine rapide Steigerung des Wachstums erfolgt bis zum Maximum, welches in der 5. oder 6. Zone liegt, von hier an gegen die Basis wieder eine allmähliche Abnahme. „Ist ein Organ in seiner ganzen Länge gleichmäßig empfindlich, so wird seine Krümmungsfähigkeit in derjenigen Querzone am größten sein müssen, welche am schnellsten wächst; diese Zone wird sich also, wenn das Organ gereizt wird, am frühesten krümmen. Ist umgekehrt die Wachstumsintensität in der ganzen Länge des Organes die gleiche, so wird sich diejenige Zone derselben am frühesten krümmen, welche am empfindlichsten ist. Sehen wir aber, dass eine bestimmte Zone sich früher krümmt, als die übrigen, obgleich sie langsamer wächst als diese, so müssen wir schließen, dass dieser Zone

eine bedeutend größere Empfindlichkeit zukommt. Wir könnten also schon aus der Thatsache, dass eine 3 mm lange Spitzenregion der Kotyledonen, trotz bedeutend geringerer Wachstumsintensität, sich früher heliotropisch zu krümmen beginnt als die tiefern Zonen, den vollkommen zwingenden Schluss ziehen, dass diese Region heliotropisch viel empfindlicher sein muss als der Unterteil des Kotyledon — selbst wenn wir nicht bereits auf experimentellem Wege zu diesem Resultate gekommen wären“.

Dass wirklich eine Fortleitung des heliotropischen Reizes von der empfindlichen Spitze aus basalwärts statt hat, ergibt auch folgender Versuch. Der Unterteil des Kotyledons wird verdunkelt, die Spitze einseitig beleuchtet. In den meisten Fällen erstreckte sich die Krümmung ebenso weit nach unten, wie bei den vollbeleuchteten Vergleichskeimlingen. Inbezug auf den Grad der Krümmung blieben die teilweise verdunkelten Keimlinge oft nur wenig hinter den vollbeleuchteten zurück.

Für diese Fortleitung spricht vielleicht in entschiedenster Weise folgende Beobachtung. Wurden Kotyledonen durch zwei Lampen einseitig beleuchtet und zwar so, dass die Spitze nur von rechts, der Unterteil von links beleuchtet wurde, dann nahm der Kotyledon eine S-förmige Krümmung an. Doch bald machte sich die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes der Spitze geltend, welche den Unterteil in entgegengesetzter Richtung zu krümmen bestrebt war und nach einigen Stunden auch wirklich von der ihm direkt beleuchtenden linken Lampe hinweggekrümmt hatte.

Doch nicht nur der Spitze, auch tieferliegenden Teilen des Kotyledons wohnt trotz der geringeren Empfindlichkeit die Fähigkeit inne gegen die Basis hin einen heliotropischen Reiz fortzuleiten. Gegen die Spitze zu wurde er aber nicht geleitet.

Das Leitungsgewebe für den heliotropischen Reiz ist das parenchymatische Gewebe.

Während zahlreiche andere Gräserkeimlinge sich völlig analog verhielten, zeigten andere, wie z. B. Paniceen, gewisse Eigentümlichkeiten. Bei ihnen findet die heliotropische Krümmung des hypokotylen Teiles ausschließlich unter dem Einflusse eines zugeleiteten Reizes statt. Der Kotyledon und zwar vor allem wieder die Spitze nimmt den Reiz auf und leitet ihn fort. Eine Verdunklung der Spitze und einseitige Beleuchtung des hypokotylen Gliedes löst keine heliotropische Krümmung aus.

An Paniceen-Keimlingen konstatierte Verf., „dass die Krümmungsfähigkeit der Keimlinge, mithin auch die heliotropische Empfindlichkeit der Kotyledonen, das Wachstum der letzteren um wenigstens 1—3 Tage überdauern kann; die Krümmungsfähigkeit hält so lange an, als das Hypokotyl wächst, welches die Krümmung auszuführen hat; von dem Wachstum des Kotyledons ist sie völlig unabhängig“.

Wachstum und heliotropische Empfindlichkeit fallen also nicht zusammen. Bemerkenswert ist hierbei ferner die scharfe lokale Trennung der Perzeptionsfähigkeit und der Reaktionsfähigkeit“. „Der Kotedon ist direkt empfindlich, aber nicht krümmungsfähig, das Hypokotyl ist krümmungsfähig, obgleich nicht direkt empfindlich“.

Bei den Dikotyledonen zeigt sich eine gewisse Mannigfaltigkeit des Verhaltens. Gewisse wie z. B. *Brassica Napus* sind in allen Stücken *Avena sativa* gleich. Bei andern, z. B. der Kornrade (*Agrostemma Githago*) ist der Unterschied in der heliotropischen Empfindlichkeit zwischen Spitze und Unterteil nicht bedeutend; wie auch die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes viel weniger intensiv ist. Sie erstreckt sich nicht über so große Entfernungen wie bei *Avena*.

Dass heliotropische Krümmungsfähigkeit und Fortpflanzung des heliotropischen Reizes nicht in notwendiger Beziehung zu einander stehn, zeigt *Vicia sativa*. Trotz großer Krümmungsfähigkeit ist die Fortpflanzungsfähigkeit gering.

Noch bei andern blieb es ganz zweifelhaft (z. B. *Coriandrum sativum*), ob die Empfindlichkeit der Spitze größer war als die Empfindlichkeit tieferer Teile. Eine Fortpflanzung des heliotropischen Reizes zeigen aber auch sie.

Auch an Organen die nicht Keimlingen angehören, wie z. B. jungen Sämlingsblättern von *Allium Cepa*, Blattstielen von *Tropaeolum minus*, jungen Stengeln von *Vicia sativa* etc. ließ sich die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes nachweisen, oft über viele Zentimeter hin. Auch hier konnte konstatiert werden (an *Galium purpureum*), dass ein nicht mehr wachsendes Organ für einen heliotropischen Reiz empfindlich ist (oder sein kann).

Fehlt auch eine lokal gesteigerte heliotropische Empfindlichkeit in vielen Fällen ganz sicher; in andern scheint der Spitze größere Empfindlichkeit innezuwohnen (Stengel von *Dahlia variabilis*).

(3. Stück folgt.)

## Vorstufen des Lebens.

Von Prof. Luigi Luciani in Florenz<sup>1)</sup>.

So oft ich durch die Pflichten meines Lehramts mit der Darlegung irgend eines Teils der Physiologie zu beginnen habe, fühle ich, fast instinktiv, das Bedürfnis ihr einen kurzen Zeitabschnitt innerlicher Sammlung vorausgehen zu lassen, der dazu dient mir im Geiste einen deutlichen Ueberblick über das Gesamtbild, sozusagen das Panorama, jenes Teils der Wissenschaft vom Leben zu verschaffen, den zu erforschen ich mir im Verein mit meinen jungen Freunden und Schülern vorgesetzt habe. Ein solches Bedürfnis hat sich auch in diesem Jahr

1) Antrittsrede, gehalten in der großen Aula des Istituto di studi superiori zu Florenz am 1. Dezember 1892.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Keller Robert

Artikel/Article: [Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie.  
161-179](#)