

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—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XIV. Band.

15. April 1894.

Nr. 8.

Inhalt: **Keller**, Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie und -biologie (Fortsetzung). — **Imhof**, Fauna hochgelegener Seen. — **Imhof**, Ueber das Vorkommen von Fischen in den Alpenseen der Schweiz. — **Zacharias**, Aus der biologischen Süßwasserstation am Gullsee in Minnesota. — **Pietet**, De l'emploi méthodique des basses températures en biologie. — Neunzehnte Versammlung des Deutschen Vereins für öffentliche Gesundheitspflege zu Magdeburg.

Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie und
-biologie.

Von **Dr. Robert Keller**.

(Fortsetzung.)

IV. Reizbarkeit der Pflanzen.

- W. Pfeffer, Untersuchungen von Dr. Miyoshi betr. die chemotropischen Bewegungen von Pilzfäden. Berichte der math.-physik. Klasse der kgl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften, S. 1—6.
- J. Wiesner, Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Math.-naturw. Kl., Bd. CI, Abt. I, S. 657—705, 1892.
- Derselbe, Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien. Math.-phys. Kl., Bd. CII, Abt. I, S. 291—350, 1893.
- H. Vöchting, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXV, S. 1—60, 1893.

11) Freibewegliche Organismen vermögen durch chemische Reize Richtungsbewegungen auszuführen. Dass diese Eigenschaft auch Pflanzen zukommt, denen die freie Ortsbewegung fehlt, zeigen Versuche von Dr. Miyoshi mit *Mucor mucedo*, *Mucor stolonifer*, *Phycomyces nitens*, *Penicillium glaucum*, *Aspergillus niger*, *Saprolegnia ferax*.

Blätter, z. B. von *Tradescantia*, wurden mit der zu prüfenden Lösung injiziert und, nachdem sie gut abgespült waren, auf der Spaltöffnungen führenden Oberhaut mit Pilzsporen besät. Uebte die injizierte

Flüssigkeit einen chemotropischen Reiz aus, dann drangen die sich entwickelnden auf der Oberhaut fortkriechenden Pilzfäden in die Spaltöffnungen ein, und zwar je in jene, in welchen und unter welchen die Reizstoffe in relativ höchster Konzentration geboten wurden. In andern Fällen erfolgte die Aussaat der Pilzsporen auf ein dünnes Collodiumhäutchen, welches durch Nadelstiche mit feinen Löchern versehen war. Dasselbe wurde mit der einen Seite mit der zu prüfenden Flüssigkeit oder auch mit Gelatine, die diese Stoffe enthielt, in Berührung gebracht.

Die Versuche ergaben, dass für die einzelne Art nicht ein einzelner Körper, sondern sehr verschiedene chemische Stoffe reizend wirken; dass ferner die verschiedenen Arten dem gleichen Stoff gegenüber gleich oder verschieden reagieren.

Neutrale Salze der Phosphorsäure und des Ammoniums erwiesen sich als besonders gute Reizstoffe, während z. B. KNO_3 , NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, ferner KCl , NaCl , CaCl_2 keine Anlockung bewirkten, Stoffe, welche für Bakterien starke chemische Reize auslösen. Pepton, Asparagin und auch Traubenzucker vermögen ebenfalls chemisch zu reizen. Die hierzu nötige Stoffmenge ist natürlich nach der Natur des Stoffes und des Pilzes sehr verschieden. Während z. B. *Mucor* Traubenzucker gegenüber so empfindlich ist, dass eine deutliche Anlockung schon bei 0,01% zu beobachten ist, übt eine 0,1proz. Lösung des Körpers auf *Saprolegnia* einen kaum wahrnehmbaren Reiz aus. Erhöhung der Konzentration steigert die Reizwirkung. Lösungen von 2—10% wirken auf *Mucor* am stärksten. Lässt man nun die Konzentrationen noch größer werden, dann werden die chemotropischen Bewegungen wieder schwächer. Eine 50proz. Traubenzuckerlösung wirkt nicht mehr oder abstoßend; der Chemotropismus wird negativ. Zurückstoßende Wirkungen können auch solche Stoffe haben, durch welche eine merkliche Anziehung nicht zu erzielen war, so KNO_3 , NaCl , aber auch freie Säuren oder Laugen, Alkohol.

Zur Ablenkung ist der Kontakt mit einer festen Unterlage nicht nötig. Auch dann tritt Chemotropismus ein, wenn zu den in homogener Gelatine eingebetteten Pilzfäden von einer Seite das Reizmittel durch Diffusion herantritt.

Voraussichtlich spielen auch beim Eindringen parasitischer Pilze ins Innere lebender Organismen chemische Reize eine wichtige Rolle. „Die in Rücksicht auf diese interessante biologische Frage begonnenen Untersuchungen ergaben u. a., dass die Hyphen von *Botrytis Bassiana* und *tenella*, diesen Parasiten der Seidenraupe, resp. des Maikäfers, in ähnlicher Weise durch chemische Reize ablenkbar sind und dass sie ferner Cellulosehäute durchbohren, aber nur dann, wenn unterhalb derselben ein anlockendes chemisches Reizmittel befindlich ist“. —

12) Wie die Lage und Form pflanzlicher Organe mit der Richtung, welche dieselben an der Pflanze einnehmen, in ursächlichem Zusammen-

hang steht, so sind jene auch ursächliche Momente für die Gestalt der Organe. Hat man jene ersteren Beziehungen, die zu orthotropen (Hauptstamm der Bäume) oder plagiotropen (Blätter) Organen führen, nach dem Vorgange von Sachs „Anisotropie“ genannt, so können wir die letztere Wechselbeziehung mit Wiesner als „Anisomorphie“ bezeichnen. Man versteht also unter letzterer „jene Grundeigentümlichkeit der lebenden Pflanzensubstanz, der zufolge die verschiedenen Organe der Pflanze, je nach ihrer Lage zum Horizonte oder zur Abstammungsaxe die Fähigkeit haben, verschiedene typische Formen anzunehmen“. Bei den Erscheinungsgebieten der Anisotropie und Anisomorphie liegen zwar die gleichen ursächlichen Momente zu Grunde; die schließlichen Effekte derselben sind aber verschieden.

Die Blätter einer grundständigen Blattrosette haben eine hemiorthotrope Lage, d. h. eine auf der Blattfläche senkrechte, durch den Mittelnerv gehende Ebene steht auf dem Horizonte senkrecht. Andererseits besitzen sie eine symmetrische Gestalt. Zwischen beiden ist ein kausaler Zusammenhang anzunehmen, und zwar aus folgenden Gründen. „Alle im Sinne der Vertikalen thätigen Kräfte, in erster Linie die Schwerkraft, und alle in diesem Sinne wirksamen Einflüsse, wie Beleuchtung und Erwärmung, endlich alle in diesem Sinne thätigen physikalischen Vorgänge, wie Wärmeausstrahlung, Verdunstung, Benetzung mit Wasser durch atmosphärische Niederschläge, beeinflussen die beiden Hälften jedes Blattes in gleicher Weise, und es ist wohl von vornherein der Gedanke kaum abzuweisen, dass dieses gesamte, nicht nur in der Ontogenese, sondern auch in der Phylogenese erhalten bleibende Verhältnis zur Symmetrie des Blattes führen muss“.

Das analoge Abhängigkeitsverhältnis zwischen Lage und Gestalt kommt auch in anderen Fällen zum Ausdruck. Das Fiederblatt ist in der Regel hemiorthotrop. Sein Endblättchen ist symmetrisch. Sein Endblättchen muss aber bei hemiorthotropischer Lage des Blattes selbst hemiorthotrop liegen, während die Seitenblättchen klinotrop sind, d. h. die auf der Blattfläche senkrechte, durch den Mittelnerv gehende Ebene steht auf dem Horizonte schief. Die Seitenblättchen aber sind in der Regel durch asymmetrische Form ausgezeichnet. Es gibt aber auch Fiederblätter (wie z. B. von *Robinia*), deren Blättchen — End- und Seitenblättchen — symmetrisch sind. Den Grund hiervon dürfte nach Wiesner der Umstand sein, „dass dieselben periodische Bewegungen durchmachen, in welchen sie lange Zeit in vertikal aufwärts gerichteter Lage zubringen. In dieser Zeit kann aber eine Bevorzugung einer Blatthälfte nicht eintreten. Die ungleiche in der Zwischenzeit stattfindende Beeinflussung der Blatthälften ist wohl nur zu kurz, um eine nachweisliche Bevorzugung einer derselben zu ermöglichen“. Dass die hemiorthotrope Lage die symmetrische Gestalt nicht bloß erhält,

sondern geradezu hervorruft ist, daraus zu schließen, dass das fertige Organ eine weitaus prägnanter erscheinende symmetrische Gestalt besitzt, als der Anlage zukam.

Klinotropisch gelagerte Blätter sind gewöhnlich asymmetrisch, sog. „Schiefblätter“. Ein bekanntes Beispiel ist das Ulmenblatt. Der Spross, als Ganzes betrachtet, ist hemiorthotrop, die seitlichen Blätter klinotrop, insofern wenigstens der Spross nicht horizontal liegt. Das Endblatt aber, welches ähnlich dem Endblättchen eines gegliederten Blattes hemiorthotrope Lage hat, zeigt in verschiedener Weise die Tendenz zur symmetrischen Ausbildung, trotzdem es „entwicklungsgeschichtlich mit den seitlichen, asymmetrisch gewordenen Blättern übereinstimmt (indem bei früherem Abschluss des Sprosses jedes der Seitenblätter hätte zum Endblatt des Sprosses werden können)“. Es ist also seine Gestalt zweifellos durch die Lage bestimmt. Für *Fagus* kann direkt nachgewiesen werden, dass das symmetrische Endblatt aus einer asymmetrischen Anlage unter dem Einfluss der hemiorthotropen Lage hervorging.

Geneigte Sprossachsen sind, wie durch viele Beobachtungen erwiesen ist, durch ungleiches Dickenwachstum ausgezeichnet. Die Förderung des Dickenwachstums ist nicht immer gleichseitig. Ist die Oberseite die stärker entwickelte, dann wird die Erscheinung als Epitrophie, im umgekehrten Falle dagegen als Hypotrophie bezeichnet. Ist nun auch die Beweisführung, dass ein wichtiger Faktor, der die Ungleichheit des Dickenwachstums bedingt, die Lage ist, noch nicht durchgeführt, so scheinen mir doch eine Reihe von Erfahrungen der Mitteilung wert, da sie unsere bisherigen Vorstellungen teils korrigieren, teils präzisieren.

Aus vielen Untersuchungen ergibt sich, dass die geneigten Stämme der Coniferen unter normalen Verhältnissen einen hypotrophen Holzkörper besitzen. Es scheint, dass zwischen dem ungleichen Dickenwachstum geneigter Sprosse und der sog. Anisophyllie, der Ungleichblättrigkeit in Folge der Lage, eine gewisse Korrelation besteht. An Laubhölzern mit schwacher oder mangelnder Anisophyllie beobachtete Wiesner, dass die geneigten Sprosse anfänglich isotroph sind; später werden sie epitroph, um schließlich oft sehr stark hypotroph zu werden. Sind sie durch Anisophyllie ausgezeichnet, dann sind sie anfänglich hypotroph, darauf epitroph und schließlich wieder hypotroph. Indem Wiesner selbst auf die Schwierigkeiten hinweist, die einer Erklärung dieser Beobachtungen sich entgegenstellen, betont er, „dass die unmittelbar durch die Lage gegen den Horizont gegebenen Verhältnisse der ungleichen Wirkung der Schwerkraft, der Beleuchtung, der Feuchtigkeit etc. die betreffenden Erscheinungen noch nicht vollständig zu erklären vermögen, sondern auch die Beziehungen des betreffenden Sprosses zu seiner Abstammungsaxe zu erwägen sind. Es geht dies

schon aus den bis jetzt angestellten Experimentaluntersuchungen hervor, denen zufolge eine Umkehrung des Sprosses keine vollständige Umkehrung des einseitigen Dickenwachstums bewirkt. Beachtet man den Einsatz eines geneigten Sprosses in die Abstammungsaxe, so erkennt man sofort, dass die Kontinuität der Rinde an der Außenseite, d. i. an der von dem Hauptstamm abgewendeten Seite des Seitensprosses (bei geneigten Sprossen ist dieselbe die Unterseite) keine Unterbrechung erfährt, während an der Innenseite des Seitensprosses die Rinde in der Richtung von oben nach unten abgebrochen erscheint. Dies muss bewirken, dass die plastischen Stoffe nicht in gleichem Maße der Ober- und Unterseite der Sprossaxe zugeführt werden“.

Die Lage übt ferner einen bestimmten Einfluss auf die Förderung der Axillarmassen. Bald sind diese epitrophisch, bald hypotrophisch.

Bezüglich der Entwicklung der Adventivknospen beobachtet man, dass sie an der Oberseite der Sprosse sich reichlicher entwickeln als an der Unterseite. Es ist diese Ungleichheit wieder als Wirkung der Lage zu bezeichnen. Als weitere Beispiele der Einwirkung der Lage auf die Gestaltung erwähnt Wiesner die Epi- und Hypotrophie sowie die Amphitrophie der Sprosse und endlich die Anisophyllie. Sie wird bedingt durch die Lage des Organes zum Horizonte. „Offenbar hat das Licht einen großen Einfluss auf das Zustandekommen der Anisophyllie. Die obern Blätter sind anderen Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt als die untern. Zu den ungleichen Wirkungen des Lichtes gehört als eine der anschaulichsten das schwache Etiolement, welchem die Blattstiele der untern Blätter unterworfen sind, welches dahin führt, die *Lamina* der untern Blätter so weit vorzuschieben, bis sie nicht mehr im Schatten der oberen Blätter gelegen sind“.

„Auch die atmosphärischen Niederschläge wirken in verschiedenem Maße auf die oberen und unteren Blätter ein. An einem und demselben Blattpaare eines geneigten Sprosses wird das Wasser, welches sich in Form von Regen und Thau angesammelt hat, von dem obern Blatte rascher ablaufen als von dem untern. Infolge dessen ist das untere Blatt längere Zeit befeuchtet als das obere, wodurch das Wachstum des letzteren eine Begünstigung erfahren wird“.

Doch nicht von der Lage zum Horizonte allein ist die Anisophyllie abhängig. Auch der Mutterspross übt einen Einfluss auf die geneigten Seitensprosse aus. Wir beobachten, dass die vom Mutterspross abgewandten Blätter größer sind als die gegenüberliegenden. Die Ursache hiervon ist wohl, wie Wiesner vermutet, darin zu suchen, dass die plastischen Stoffe nicht in gleichem Maße den beiden Teilen des Sprosses und damit den Blättern der beiden verschiedenen Lagen zugeführt werden. —

13) Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete sind bislang nur in sehr beschränktem

Umfange angestellt worden. Wenn man sich auch der Einsicht, dass unter den klimatischen Faktoren vielleicht keinem eine ähnliche Bedeutung für das Pflanzenleben zukomme, wie dem Lichte, kaum verschloss, so verfolgte man die Beziehungen zwischen Lichtstärke und physiologischen Effekten doch nicht in der Weise, dass man zu einem objektiven Maße der Lichtstärke zu kommen trachtete.

Wiesner betritt somit mit seiner ersten photometrischen Untersuchung „Orientierende Versuche über den Einfluss der sogenannten chemischen Lichtintensität auf den Gestaltungsprozess der Pflanzenorgane“ ein Gebiet, das zweifellos des Interessanten uns eine Fülle bieten wird.

Der Gestaltungsprozess der Pflanze selbst wird im wesentlichen durch die starkbrechbaren Strahlen beherrscht, während die schwachbrechbaren die Umwandlung der organischen Stoffe in der Pflanze bestimmen. Die starkbrechenden Strahlen aber sind diejenigen, die gewöhnlich als die chemischen bezeichnet werden. Nicht, dass sie allein spezifisch chemisch wirkten, aber es kommt ihnen doch diese Leistung in besonderem Maße zu.

Eine treffliche Methode zur Messung der Intensität dieser chemischen Strahlen wurde von Bunsen-Roscoe angegeben, die nun auch Wiesner bei seinen Untersuchungen benutzt. Da sie auch bei Bestimmungen des photochemischen Klimas sehr leicht angewandt werden kann, da ihr ferner voraussichtlich in der weiteren Entwicklung der Pflanzenphysiologie eine größere Bedeutung zukommen wird, geben wir sie genauer an. Aus der Intensität der Färbung eines photographischen Papiers, das der Lichtwirkung ausgesetzt wird, und aus der Zeitdauer der Einwirkung wird auf die Intensität des Lichtes geschlossen.

Das photographische Papier, das „Normalpapier“ (Rives 8 Kilopapier) wird in einer 3proz. NaCl-Lösung während 5 Minuten untergetaucht und darauf vertikal hängend getrocknet. Das lufttrockene Papier lässt man auf einer 12proz. Lösung von AgNO_3 durch 2 Minuten schwimmen und trocknet es im Dunkeln.

Das Bunsen-Roscoe'sche Normalschwarz, mit welchem die Färbung des exponierten Normalpapiers verglichen werden muss, ist ein Gemenge von 1000 Gewichtsteilen chemisch-reinen ZnO mit 1 Teil bei Luftabschluss geglähten, von einer Terpentinölflamme gelieferten Ruß.

Nach Bunsen und Roscoe entsprechen gleichen Färbungen der im Lichte sich färbenden Normalpapiere gleiche Produkte aus Lichtintensität und Zeit. Als Maßeinheit der chemischen Lichtintensität wird eine Schwärzung des Normalpapiers angenommen, welche mit der Normalschwärze übereinstimmt und im Zeitraum einer Sekunde hervorgerufen wird.

Ueber die chemische Lichtintensität an verschiedenen Pflanzenstandorten wurden nun folgende vorläufige Ergebnisse gewonnen. „Am

30. März 1893 war im Wiener Augarten die chemische Intensität des gesamten Tageslichtes um 10 Uhr 45 Min. = 0,427. Am Südostrande eines dort befindlichen dichten, noch gänzlich unbelaubten, aus hochstämmigen Bäumen zusammengesetzten Rosskastanienbestandes herrschte aber im vollen Sonnenlichte gleichzeitig bloß eine Intensität = 0,299. Im Schatten eines Rosskastanienstammes betrug die Intensität nur 0,023“.

Dass inmitten belaubter Holzgewächse die chemische Intensität besonders kleine Werte haben wird, liegt auf der Hand. Wiesner bestimmte z. B. im Schatten einer Fichte 1 m über dem Boden und 1 m von ihrer Peripherie entfernt eine chemische Intensität von nur 0,021, während dieselbe an der Sonne 0,666 betrug. Auch an andern wintergrünen Nadelbäumen war eine ähnliche Schwächung der starkbrechbaren Strahlen zu beobachten. „Dieser Umstand erklärt die Erscheinung, dass die Blattknospen der wintergrünen Coniferen in der Peripherie des Baumes gelegen sein müssen, damit die Nadeln zur normalen Entwicklung gelangen können“. Ein ganz ähnliches Verhalten zeigen auch wintergrüne Laubgewächse, wie z. B. *Buxus*. Im Innern desselben betrug die chemische Intensität des Lichtes nur 0,017 bei einer Intensität des gesamten Tageslichtes von 0,518. „Die sommergrünen Holzgewächse befinden sich also dem Lichte gegenüber in ganz andern Verhältnissen, als die immergrünen, indem die Laubknospen in einer Zeit zur Entwicklung kommen, in welcher die Blätter des Vorjahres abgefallen sind, mithin die Laubknospen auch mitten in einer noch so reich entwickelten Krone zur Entfaltung gelangen können“. Immerhin zeigt sich auch hier das Bestreben, den Knospen eine bevorzugte Lichtstellung zugeben, da auch innerhalb des laublosen Geästes eine Schwächung des chemisch-wirksamen Lichtes stattfindet. Bedeutend ist sie in einem belaubten Bestand. So betrug die chemische Intensität in einem Rosskastanienbestand an der Sonne 0,066, im Schatten 0,012, während die Intensität des gesamten Tageslichtes = 0,555 war.

Mit dem Wechsel des chemisch-wirksamen Lichtes, der durch den Wechsel der Belaubung der Holzgewächse bedingt wird, hängt die Art der krautigen und Strauchvegetation des Waldes und der Auen auf das Innigste zusammen. Dass den Buchen-, Eichen- und Fichtenwäldern u. s. f. charakteristische Begleitpflanzen zukommen, ist ein bekanntes Ergebnis der Studien über die Vegetationsformationen. Dieses wechselseitige Verhältnis zwischen Schirmbäumen und Begleitpflanzen wird zweifellos ganz wesentlich durch die in den verschiedenen Waldgattungen herrschenden chemischen Intensitäten bestimmt. Wir beobachten im Frühling z. B. in Auen, dass der größte Teil des Unterholzes schon reich beblättert ist, während die Bäume zumeist noch kahl sind. „Die lichtbedürftige Kraut- und Strauchvegetation des Waldes muss vor der Belaubung der Bäume zur Laubentwicklung ge-

langen, und nur solches Unterholz, bezw. solche Kräuter und Stauden, deren Laubentwicklung auch bei schwachem Lichte sich zu vollziehen vermag (z. B. *Cornus sanguinea*), können ihre Blattentfaltung verzögern und bis über die Zeit der Belaubung der Bäume hinauschieben“. So liegt in dem Einfluss der Intensität des chemisch wirksamen Lichtes auf die Blattentwicklung die Erklärung für die Erscheinung, dass der Laubwald eine reichere Flora krautiger und strauchiger Pflanzen birgt als der Nadelwald.

Ueber den Einfluss der chemischen Lichtintensität auf Wachstum und Gestalt der Blätter und Stengel legt Wiesner folgende Versuchsergebnisse vor.

Samen von *Vicia sativa* wurden in 3 Töpfe ausgesät. Der eine kam unter eine farblose Glasglocke. Die mittlere maximale chemische Intensität betrug 0,0156. Der andere Topf kam unter eine mit schwefelsaurem Kupferoxydammoniak gefüllte Senebier'sche Glocke. Die mittlere maximale chemische Lichtintensität betrug hier 0,0061. Der 3. Topf wurde unter einen undurchsichtigen Recipienten gebracht. Der Versuch führte zu folgenden Ergebnis:

	Durchschnittliche Länge der Pflanzen	Mittel des Internodiums	Maximallänge des gemeinschaftlichen Blattstieles	Größte Länge des Fiederblättchens	Größte Breite des Fiederblättchens
Hell . .	141 mm	23,5 mm	15 mm	11 mm	3,8 mm
Blau . .	155 „	26 „	9 „	10 „	2,8 „
Dunkel .	185 „	31 „	7 „	6 „	2,1 „

„Mit steigender Intensität des chemischen Lichtes fällt also bei *Vicia sativa* — unter gleichen Verhältnissen der Temperatur und Luftfeuchtigkeit — das Wachstum der Stengel und steigt das Wachstum der Blätter“.

In einer 2. Versuchsreihe wurde die Lichtstärke bestimmt, bei der unter natürlichen Verhältnissen das Wachstum des Würzelehens von *Viscum album* stattfindet.

Mittel der täglichen maximalen chemischen Lichtintensitäten	Zahl der keimenden Samen	Mittlere Länge des Hypocotyls von den bereits im ersten Keimstadium befindlich gewesenen Samen
0,142	42%	5,1 mm
0,024	25 „	3,2 „
0,015	5 „	2,8 „
0,0013	0 „	2 „

Während also zum Hervorbrechen des Würzelebens eine mittlere tägliche chemische Lichtintensität erforderlich ist, die nicht unter 0,015 gelegen ist, entwickeln sich die schon ausgekeimten Samen bei viel geringern Lichtintensitäten weiter. Mit der Abnahme der chemischen Lichtintensität nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit des Hypocotyls kontinuierlich ab.

Mit *Sempervivum tectorum* ausgeführte Versuche ergaben, dass die chemische Lichtintensität von sehr wesentlichem Einfluss auf die Pflanzengestalt ist. Die Versuchspflanzen waren gleichalterig; sie wurden unter gleichen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen gehalten.

Mittel der täglichen Maximalintensität:	Durchschnittliche Länge der Stengelglieder	Mittlere Breite der Blätter	Mittlere Länge	Farbe der Blätter:
0,1201	0 mm	30 mm	15 mm	tiefgrün
0,0415	1,8 "	27 "	13 "	lebhaftgrün
0,0018	2,4 "	21 "	9 "	grünlich
0,0002	3,6 "	16 "	5,5 "	blassgrünlich
0	9,5 "	15 "	4,5 "	weiß

„Aus diesen Versuchen geht hervor, dass der normale Habitus dieser auf sonnige Standorte angewiesenen Pflanze nicht erst im Finstern, sondern schon bei einer relativ hohen chemischen Lichtintensität verloren geht, wobei die Pflanze bereits den etiolierten Charakter sowohl in der Ausbildung von entwickelten Stengelgliedern, als in der Verkleinerung der Blätter zur Schau trägt“.

Steigerung der chemischen Lichtintensität führt übrigens nur innerhalb gewisser Grenzen eine stärkere Entwicklung der Blätter nach sich. Pflanzen, welche während eines Monats einer mittleren täglichen Maximalintensität von 0,305 ausgesetzt waren, entwickelten Blätter, deren durchschnittliche maximale Länge 26 mm, deren maximale Breite 13,5 mm war. Die korrespondierenden Werte betragen bei einer Pflanze, die nur der Intensität 0,152 ausgesetzt war, 31 mm und 15 mm.

Auch die Blätter von *Scolopendrium* nehmen mit steigender Lichtintensität nur bis zu einer bestimmten Grenze zu, um von hier wieder abzunehmen.

Mittlere tägliche maximale Lichtintensität	Länge des Blattstieles	Länge der Spreite	Breite der Spreite
0,247	51 mm	152 mm	20 mm
0,083	83 "	228 "	25 "
0,007	85 "	122 "	15 "
0	99 "	76 "	11 "

Eine Reihe von Versuchen führte Wiesner mit Kartoffelkeimen aus. Dieselben ergaben zunächst, dass die Steigerung der Lichtintensität hemmend auf das Längenwachstum des Stengels einwirkt und dass selbst eine chemische Lichtintensität von außerordentlicher Kleinheit (0,0008) noch hemmen kann. Die Versuche ergaben ferner einen bestimmten Einfluss der chemischen Lichtintensität auf die Adventivwurzelentwicklung, wie folgende Zahlen lehren:

Mittel der täglichen Intensitätsmaxima	Zahl der gebildeten Internodien	Zahl der wurzelbildenden Internodien	Prozentisches Verhältnis
0,184	19	10	52
0,019	23	14	61
0,002	19	12	63
0	14	11	78

Mit der Abnahme der chemischen Lichtintensität nimmt die Entwicklung der Adventivwurzeln zu.

Wie die Versuche mit den Kartoffeltrieben, so lehrten auch jene mit *Phaseolus multiflorus*, dass niedere Lichtintensitäten weit empfindlicher auf die Stengel als auf die Blätter einwirken. Die Lichtintensität 0,0009 bewirkte eine Hemmung im Längenwachstum der epikotylen Glieder von 20%; das Längenwachstum der Blattfläche wurde dagegen nur um 10% gesteigert.

Bei den Versuchen mit dem Mais zeigte sich zunächst bezüglich des Stengels das bisherige Verhalten, Steigerung der chemischen Lichtintensität bewirkte eine Verzögerung des Längenwachstums. Das gleiche konnte aber auch für die Blätter, wie nachfolgende Zusammenstellungen zeigen, nachgewiesen werden.

Das Scheidenblatt hatte im Durchschnitte folgende Längen erreicht:

0,0712	Durchschnitt des täglichen Maximums	48 mm
0,0080	" " "	51 "
0,0008	" " "	56 "
0	" " "	62 "

Unterstes Laubblatt:

Durchschnitt des täglichen Maximums der Lichtintensität	Länge der Scheide	Länge der Spreite	Breite
0,0712	70 mm	77 mm	18 mm
0,0080	99 "	80 "	16 "
0,0008	101 "	82 "	15 "
0	118 "	91 "	13 "

Nächstfolgendes Laubblatt:

0,0712	87 mm	155 mm	14 mm
0,0080	93 "	211 "	16 "
0,0008	96 "	214 "	15 "
0	115 "	238 "	17 "

Eigentümlich ist das Verhalten der Keimlinge der Fichte und Föhre, wie dasselbe aus folgender Zusammenstellung sich ergibt.

Mittlere maximale Lichtintensitäten	Durchschnittliche Länge der		Durchschnittliche Länge der	
	Hypokotyle der Fichte	Kotyledonen	Hypokotyle der Föhre	Kotyledonen
0,1370	34 mm	16 mm	40 mm	48 mm
0,0140	50 "	15 "	56 "	35 "
0,0025	58 "	17 "	60 "	28 "
0	70 "	18 "	69 "	24 "

Die Keimstengel der Fichte und Föhre zeigen das gleiche Verhalten, wie wir es bisher konstatieren konnten, die Steigerung der chemischen Lichtintensität wirkt auf das Längenwachstum hemmend. Die Kotyledonen dagegen verhalten sich verschieden. Bei der Fichte macht sich kaum ein Einfluss geltend. Ist die geringe Differenz eine Wirkung der ungleichen chemischen Lichtintensitäten, dann übt die Steigerung dieser auf das Längenwachstum der Fichtenkotyledonen einen verzögernden, auf die Föhrenkotyledonen einen beschleunigenden Einfluss aus.

„Mit diesem auffällig verschiedenen Verhalten der Kotyledonen von Fichten- und Föhrenkeimlingen im Zusammenhange steht ihr verschiedenes heliotropisches Verhalten: die Kotyledonen der Fichte sind nämlich sehr stark positiv heliotropisch, die der Föhre entweder neutral oder im starken Lichte schwach negativ heliotropisch.

Den Schluss der Wiesner'schen Untersuchungen bilden photometrische Messungen behufs Ermittlung der unteren Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit von Pflanzenorganen. Sie zeigen, dass die Lichtempfindlichkeit der Pflanzen eine ganz außerordentlich große ist, indem bei sehr reaktionsfähigen Phanerogamen selbst Millionstel der Bunsen-Roseoe'schen Einheit der Lichtintensität noch wirksam sind. —

14) Gewisse Pflanzenarten, wie z. B. die Veilchen, haben die Fähigkeit zweierlei Blüten zu erzeugen, chasmogame oder offene und kleistogame oder geschlossene. Die ersteren sind die normalen Blüten der Pflanze, die letzteren unvollständig entwickelte, insofern als ihre Hüllteile im Vergleich zu den normalen Blüten eine sehr mangelhafte Ausbildung zeigen, geschlossen bleiben, trotzdem aber gute keimfähige Samen liefern. Die Selbstbestäubung vollzieht sich in diesen kleistogamen Blüten in der Weise, dass die Pollenkörner von den Antheren aus ihren Pollenschlauch entwickeln, der die Befruchtung vollzieht.

Schon Linné stellte die Thatsache fest, dass spanische Pflanzen, die nach Upsala eingeführt wurden, wie z. B. *Cistus guttatus* und *C. salicifolius*, *Salvia verbenacea* etc. nicht mehr offene Blüten erzeugten

und gleichwohl reichliche Samen ansetzten. Er glaubte, dass ungenügende Temperaturen diese spontane Kleistogamie erzeugten und sah deshalb in ihr die Ursache jeder kleistogamen Entwicklung der Blüten. Dass diese Erklärung mindestens nicht für alle Fälle zutreffend sei, zeigte Mohl damit, dass er auf jene Fälle hinwies, in denen die Entwicklung kleistogamer Blüten nicht in die kühlere Jahreszeit, in den Frühling oder Herbst, fällt. Während z. B. eine Spiegelblume (*Specularia perfoliata*) die kronenblattlosen Blüten in der kühlern Hälfte des Sommers erzeugt, findet z. B. beim Veilchen der umgekehrte Vorgang statt. Die großen duftenden, die Insekten zum Besuch ladenden Blüten entstehen im Frühling, die geschlossenen unscheinbaren erscheinen im Sommer.

Ohne sich über die Ursachen auszusprechen, hält doch auch Darwin in dafür, dass äußere Ursachen die Vergrößerung und Verkleinerung, die Entwicklung chasmogamer und kleistogamer Blüten, einleiten, und dass der Vorgang durch natürliche Zuchtwahl so befestigt und gesteigert werde, bis schließlich vollkommen kleistogame Blüten, wie bei *Viola*, entstehen.

H. Müller, dieser hervorragende Blütenbiolog, hält dafür, dass nur in gewissen Fällen die ungünstigen äußern Bedingungen — Wasser, Temperaturerniedrigung und andere — ein Verharren der Blüten im Knospenzustande bedingen.

Den Weg, der allein zu einem sicheren Ziele führen kann, betrat H. Vöchting. Seine Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten haben in der That unsere Vorstellungen von den Ursachen der Kleistogamie aus dem Bereiche bloßer Mutmaßungen herausgerückt.

Seinen Experimenten dienten teils Pflanzen mit zygomorphen Blüten wie *Mimulus Tilingi* Rgl., *Linaria spuria* Mill., *L. Elatine* Mill., *Lamium amplexicaule*, *L. purpureum* L., *L. maculatum* L., *Ajuga reptans* L., *Lobelia Erinus* L., *Veronica Buxbaumii* Ten., *Viola odorata*, *Tropaeolum majus* L., *Impatiens parviflora* De., *Lopezia coronata* Andr., teils Arten mit aktinomorphen Blüten wie *Stellaria media* Vill., *Malva vulgaris* Fr., *Melandrium album* Grke., *Silene noctiflora* L., *Petunia violacea* Lindl.

Es kann nicht in der Aufgabe unserer Berichterstattung liegen, alle diese Fälle einlässlich zu besprechen. Es sollen nur einzelne gleichsam als Paradigmen ausführlicher behandelt werden.

Mimulus Tilingi Rgl. bespricht Verf. am einlässlichsten, da er gerade mit dieser Pflanze sehr lehrreiche Resultate erzielte. Die Blüte hat eine Ober- und Unterlippe. Diese besteht aus einem herzförmigen Mittellappen und zwei kleinern Seitenlappen. Die mittlere Länge der Blüte beträgt 27,8 mm, der mittlere Mediandurchmesser (Ende eines Zipfels der Oberlippe bis zum entsprechenden Zipfel der Unterlippe)

29,1 mm. Blütenstand je nach der Stärke der Pflanze einfach oder verzweigt; Zahl der Blüten 20—50.

In einem Zimmer, das nur in den frühen Vormittagsstunden von der Sonne direkt beleuchtet war (bis spätestens 9 Uhr), wurden in Töpfen die Pflanzen in verschiedenen Abständen vom Fenster kultiviert.

Vor dem Fenster entwickeln die Blütenstände normale Blüten; unmittelbar hinter dem Fenster treten an den länger beschatteten Exemplaren anfänglich kleinere Blüten (Längendurchmesser 23, Mediandurchmesser 23,5), später wieder normale Blüten auf. In einer Entfernung von 40 cm entstehen vorwiegend stark verkleinerte Blüten. Wohl entwickelt sich auch an der 10. Blüte, der letzten, die entsteht, die Krone noch so weit, dass sie aus dem Kelche heraustritt, aber sie ist nicht nur klein, sondern auch etwas abnorm gestaltet. — Ich gehe über zu den Beobachtungen an Individuen, die 1,5 m vom Fenster entfernt kultiviert wurden. Die Krone der 13. verlässt den Kelch nicht mehr völlig. Die folgenden Knospen gehen alle frühzeitig zu Grunde. 3 m vom Fenster entfernt beobachtete man auch Blüten, die nur den Griffel aus dem Kelche hervortreten lassen, nicht aber die Krone. „Setzt man Individuen unserer Pflanze, nachdem die Blütenstände unter normalen Verhältnissen angelegt worden, Beleuchtungen von verschiedener Intensität aus, so nimmt die Zahl der sich entfaltenden Blüten im allgemeinen proportional der Beleuchtung ab. Ebenso nimmt die Größe der Blüten ab, und zwar vermutlich in demselben Verhältnisse. Mit der Abnahme der Größe stellen sich Abnormitäten in der Gestaltung ein“.

Was nun die Formveränderung der Blüten unter dem Einfluss verschiedener Beleuchtung betrifft, so ergeben Messungen, dass in erster Linie die Verhältnisse zu Gunsten des Längendurchmessers verschoben werden, sobald die Blütengröße unter ein bestimmtes Maß sinkt. In zweiter Linie beobachtet man, dass das Verhältnis zwischen Ober- und Unterlippe sich ändert. Ist der Längendurchmesser auf etwa 10 mm gesunken, dann wird die Oberlippe relativ kleiner; sie schwindet allmählich mehr und mehr, bis sie schließlich gar nicht mehr aus dem Kelche hervortritt, während alsdann die Unterlippe noch 6—8 mm lang ist.

So zeigen also diese Versuche, wie die Blütenentwicklung in hohem Maße vom Lichte abhängig ist, wie mangelndes Licht normale Anlagen der Gestalt kleistogamer nähert.

An *Linaria spuria* geht dieser Einfluss einen Schritt weiter. Sie ist eine jener Arten, welche offene und mehr oder minder kleistogame Blüten bildet. Diese „entstehen gewöhnlich an dünnen, oft fast fadenförmigen, mit kleinen Blättern besetzten Trieben, die aus den Achseln der basalen, dicht gestellten Laubblätter der Hauptaxe neben den gewöhnlichen Sprossen entspringen“. Ihr Wachstum ist abwärts gerichtet.

Sie schmiegen sich dem Boden an oder dringen, wo er nicht hart ist, in ihn ein. Entwickeln sich die kleistogamen Blüten im Boden, dann sind sie oft bedeutend kleiner als die offenen. Die oberirdischen sind diesen gleich, oder aber sie sind gewöhnlich stärker entwickelt, gleichen den chasmogamen mit dem Unterschiede, dass sie geschlossen bleiben. „Der Schluss selbst wird dadurch hervorgebracht, dass sich die Unterlippe nicht zurückschlägt, und dass die Oeffnung, die sie bei ihrer nun kahnförmigen Gestalt auf der Oberseite besitzt, von den Zipfeln der Oberlippe bedeckt wird. Der Verschluss kann dabei mehr oder minder vollkommen sein“.

An dieser Pflanze führte die Kultur am mangelnden direkten Sonnenlichte zur Bildung verschiedener Stadien kleistogamer Blüten, beinahe geschlossener und völlig geschlossener, die anfänglich noch ziemlich groß, später erheblich kleiner waren.

Beschränkte Beleuchtung erscheint also hier als Ursache der Bildung kleistogamer Blüten. In der Natur beobachtet man denn auch, dass die kleistogamen Blüten an dieser Pflanze dann auftreten, wenn die Tage erheblich kürzer werden, d. h. also wenn die Beleuchtung beschränkter wird.

Bei *Stellaria media* „hat man es ganz in seiner Gewalt, sie durch den Grad der Beleuchtung entweder kleistogam oder chasmogam zu machen. Setzt man die Pflanzen dem Sonnenlicht oder auch nur dem hellen Tageslicht ohne direkt einfallende Sonnenstrahlen aus, so öffnen sich die Blüten, wobei Kelch und Krone kleine trichterförmige Gestalten bilden. Stellt man die Töpfe dagegen ins Zimmer, und zwar mindestens 1 m vom Fenster entfernt, so entwickeln sich die Blüten zwar regelmäßig, bleiben aber geschlossen und bestäuben sich selbst. Setzt man sie heller Beleuchtung aus, so öffnen sie sich nach kurzer Zeit“.

Dass also die Intensität der Beleuchtung bei den Pflanzen einen wesentlichen Einfluss auf die Gestaltung der Blüten hat, ist außer allem Zweifel. Es deuten die Versuche von Vöchting aber besonders auch mit aller Bestimmtheit darauf hin, dass die Beleuchtung bei der Entstehung kleistogamer Blüten eine wesentliche Rolle spielt. Mangelnde Lichtzufuhr verwandelt (unter Umständen) die normalen Blüten in kleistogame, die von jenen nur dadurch verschieden sind, dass sie geschlossen bleiben und sich selbst bestäuben. Wir können in diesem Gestaltungseinfluss den ersten Schritt zur Bildung der echten Kleistogamie sehen, die dadurch ausgezeichnet ist, dass die Gestalt der kleistogamen Blüten von jener der chasmogamen entschieden nach Größe und Form abweicht. Einen mittlern Zustand repräsentiert *Linaria spuria*.

Im 2. Teile seiner zitierten Abhandlung teilt Vöchting die Beobachtungen mit, die er über den Einfluss der Herabsetzung oder gänzlichen Unterdrückung der geschlechtlichen Thätigkeit der Pflanze auf deren vegetatives Leben bei seinen Untersuchungen machte.

Werden *Mimulus*-Pflanzen so weit vom Fenster aufgestellt, dass die sie treffende Lichtmenge zum Blühen nicht mehr hinreichend ist, dann entstehen statt der Blüten vegetative Sprosse. An ihren Scheiteln erzeugen sie Blütenstände, die gleich den primären keine Blüten zur Entwicklung bringen. Aus den Achseln der Brakteen entstehen dann wieder abwärts geneigte Sprosse.

Während also die Herabsetzung der Beleuchtung hemmend auf das geschlechtliche Leben der Pflanzen wirkte, steigerte sie das vegetative Leben. „Unsere Untersuchungen lehren uns ferner die nicht unwichtige Thatsache, dass die Axe des Blütenstandes, obwohl durch ihr ganzes Wachstum, durch die Form der Brakteen ausgezeichnet und unter normalen Verhältnissen bestimmt, nur der geschlechtlichen Vermehrung zu dienen, doch ein Organ darstellt, das zu diesem Zwecke nur erst teilweise spezifisch ausgebildet ist. Eine geringe Herabsetzung der Beleuchtung genügt, um zu veranlassen, neben den nicht zu vollendeter Entwicklung gelangenden Blüten vegetative Sprosse zu erzeugen, eine der Teratologie angehörende Thatsache, deren Ursache hier nachgewiesen wurde“.

Während in den bisher beschriebenen Versuchen den Pflanzen gestattet war, ihre Blütenstände zu bilden und die Blüten wenigstens als Anlagen hervorzubringen, kam es in einer andern Versuchsreihe zur völligen Unterdrückung der geschlechtlichen Funktionen. Das Mittel war Beschränkung des Lichtzutrittes während des ganzen Winters, Frühlings und Sommers. Die so entstehenden Pflanzen waren in allen ihren Sprossen sehr gedrungen. „Gegen Ende der Blütezeit (der normalen Pflanzen) erhielten die Pflanzen ihren Platz im Freien, wo sie der vollen Beleuchtung durch die Sonne ausgesetzt waren. Sie zeigten nunmehr keinerlei Neigung zum Blühen, sondern wuchsen ausschließlich vegetativ weiter, bildeten reichlich Seitensprosse, deren Scheitel im Herbst wie die Hauptaxen . . . rosettenartige Bildungen erzeugten“.

Während drei Jahren zeigte sich unter den oben angegebenen Bedingungen die Unterdrückung der geschlechtlichen Thätigkeit. Die Pflanzen erhielten sich durch Laubsprossbildung. —

(Schluss folgt.)

Fauna hochgelegener Seen.

Seen der Rocky-Mountains, Nord-Amerika.

Von S. A. Forbes.

Referat von Dr. **Othm. Em. Imhof.**

Eine äußerst wertvolle, zwar noch vorläufige, Publikation über die Evertibraten einer großen Zahl kleinerer und größerer, stehender

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [14](#)

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

Artikel/Article: [Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie und -biologie. 273-287](#)