

Über den Einfluß des Lichtes auf einige Wasserpflanzen.

Von

Betty Schloss-Weill, Frankfurt a. M.

Mit 22 Abbildungen im Text.

Die Wasserpflanzen weisen im Vergleich mit den Landpflanzen verschiedene Eigentümlichkeiten auf, die zum größten Teil darauf zurück zu führen sind, daß sie sich an ein anderes Medium angepaßt haben. Viele Botaniker haben sich mit den Wasserpflanzen beschäftigt, so daß im Laufe der Zeit eine ziemlich große Literatur über diese Pflanzen entstanden ist. Besonders hervorzuheben sind die Werke von Schenck¹⁾ und Glück²⁾, weil sie sich in zusammenfassender Weise eingehend mit der Morphologie, Anatomie und Biologie dieser Gewächse befassen. Über die Reizphysiologie der Wasserpflanzen gibt es nur wenige Abhandlungen; die erste ist die Arbeit von Prof. M. Möbius³⁾: „Über einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen,“ die mir die Anregung zu meinen Untersuchungen gab. Da die hierin geschilderten Versuche nur kurze Zeit über angestellt worden waren und dadurch Manches nicht berücksichtigt werden konnte, so schien es wünschenswert, die Erscheinungen aufs Neue zu beobachten und die Versuche zu ergänzen.

Die Arbeit von Möbius zerfällt in 2 Teile. Der erste Teil behandelt den Einfluß des Lichtes auf das Längenwachstum der Sprosse einiger Wasserpflanzen und die damit verbundenen Bewegungserscheinungen, während sich der zweite Teil mit dem Einfluß des Lichtes auf die Wurzelbildung bei *Elodea canadensis* befaßt. Da sich bei meinen Untersuchungen von *Elodea* nichts wesentlich Neues zeigte und nur das bereits Gefundene bestätigt werden konnte, so wird sich meine Arbeit auf die von Möbius im ersten Teile behandelte Erscheinung beschränken.

¹⁾ Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886; Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Cassel 1886.

²⁾ Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena, I. 1905, II. 1906, III. 1911.

³⁾ Möbius, M., Biolog. Zentralbl. Bd. XV. 1895.

Das zu diesen Untersuchungen benutzte Material habe ich teils selbst im Freien gesammelt, teils dem hiesigen botanischen Garten entnommen oder aus einer hiesigen Wasserpflanzenhandlung bezogen.

Da ich den größten Teil der Untersuchungen mit dem rauhen Hornblatt (*Ceratophyllum demersum* L.) ausführte, so beschäftigt sich meine Arbeit hauptsächlich mit dieser Pflanze. Ich habe ihr Verhalten im Dunkeln beobachtet, den Einfluß äußerer Faktoren auf dieses Verhalten geprüft, die Erscheinungen zu erklären gesucht und einen Vergleich mit anderen Wasserpflanzen gezogen.

I. Verhalten von *Ceratophyllum* in der Dunkelheit.

Hält man abgeschnittene, im Wasser aufrecht schwimmende Sprosse von *Ceratophyllum demersum* im Dunkeln, so haben sie nach einigen Tagen ein ganz verändertes Aussehen.

1. Die Internodien haben sich so gestreckt, daß der ganze Sproß 3—4 mal so lang ist als zuvor.



Fig. 1. *Ceratophyllum*, 8 Tage am Licht, 7,1 cm lang; 1 cm Zuwachs.

Fig. 2. *Ceratophyllum*, 8 Tage im Dunkeln, 12,7 cm lang; 5,2 cm Zuwachs.

2. Die Blätter, die im gewöhnlichen Zustande hyponastisch nach oben gerichtet sind, haben sich in einem weiten Bogen epinastisch nach unten umgeschlagen, so daß die Hauptteile der Blätter dem Stengel parallel stehen, während die Spitzen etwas nach außen zeigen. Bei dieser Erscheinung behält die Pflanze ihre grüne Farbe bei, auch wenn sie lange Zeit in der Dunkelheit bleibt. Die am Licht stehenden Kontrollexemplare haben in

derselben Zeit keinen oder nur einen sehr geringen Zuwachs und keine andere Veränderung erfahren.

Das verschiedene Aussehen der *Ceratophyllum*-Sprosse am Licht und im Dunkeln stellen Figur 1 und Figur 2 dar, wobei aber Figur 2 fast auf die Hälfte verkleinert ist.

Tabelle I.

Datum	Länge des ganzen Sprosses	
	Im Dunkeln	Am Licht
11. Januar 1915	7,0 cm	7,0 cm
12. "	7,1 "	7,0 "
13. "	7,2 "	7,0 "
14. "	7,4 "	7,0 "
15. "	7,6 "	7,0 "
16. "	8,8 "	7,0 "
17. "	10,0 "	7,0 "
18. "	11,4 "	7,1 "
19. "	12,2 "	7,1 "
20. "	13,1 "	7,1 "
21. "	13,8 "	7,1 "
22. "	14,0 "	7,1 "
23. "	14,0 "	7,1 "
24. "	14,1 "	7,1 "
25. "	14,2 "	7,1 "
26. "	14,2 "	7,1 "
27. "	14,2 "	7,1 "
28. "	14,2 "	7,1 "
29. "	14,2 "	7,1 "
30. "	14,2 "	7,1 "
31. "	14,2 "	7,1 "
1. Februar 1915	14,3 "	7,1 "
2. "	14,4 "	7,2 "
3. "	14,6 "	7,2 "
4. "	15,2 "	7,2 "
5. "	15,6 "	7,2 "
6. "	15,7 "	7,2 "
7. "	15,9 "	7,2 "
8. "	16,1 "	7,2 "
9. "	16,2 "	7,2 "
10. "	16,7 "	7,2 "
11. "	18,7 "	7,2 "
12. "	20,3 "	7,2 "
13. "	22,4 "	7,2 "
14. "	23,2 "	7,2 "
15. "	24,1 "	7,2 "
16. "	24,9 "	7,2 "
17. "	25,1 "	7,2 "
18. "	25,1 "	7,2 "
19. "	25,3 "	7,2 "
20. "	25,3 "	7,2 "
21. "	25,3 "	7,2 "
22. "	25,3 "	7,2 "
	Zuwachs 18,3 cm	Zuwachs 0,2 cm

Wenn wir dieses Verhalten in der Dunkelheit genauer untersuchen wollen, so müssen wir die zwei Einzelercheinungen getrennt

behandeln, und zwar wollen wir uns zunächst mit der Verlängerung der Hauptsprosse beschäftigen. Die Streckung im Dunkeln ist immer so stark, daß die einzelnen Blattkreise weit auseinander rücken, wodurch die einzelnen Internodien deutlich sichtbar werden. Für gewöhnlich sind diese gar nicht zu sehen, da sie von den dicht aufeinander liegenden Blättern verdeckt werden. Das typische Verhalten der *Ceratophyllum*-Sprosse¹⁾ will ich an Hand eines der vielen Beispiele eingehend schildern.

Von zwei *Ceratophyllum*-Sprossen von 7 cm Länge wurde der eine an ein Nordfenster, der andere in einen Dunkelschrank in einem ungeheizten Zimmer im Monat Januar gestellt. Ihr Wachstum während 42 Tagen zeigt Tabelle I.

Tabelle II:

Datum	Länge des ganzen Sprosses	
	Am Licht (früher dunkel)	Im Dunkeln (früher hell)
22. Februar 1915	25,3 cm	7,2 cm
23. "	25,3 "	7,4 "
24. "	25,3 "	8,6 "
25. "	25,3 "	9,2 "
26. "	25,3 "	10,0 "
27. "	25,3 "	10,2 "
28. "	25,3 "	10,6 "
1. März 1915	25,3 "	11,0 "
2. "	25,3 "	11,0 "
3. "	25,3 "	11,0 "
4. "	25,3 "	11,2 "
5. "	25,3 "	11,4 "
6. "	auseinander gefallen	11,4 "
7. "		11,6 "
8. "		11,6 "
9. "		11,7 "
10. "		11,7 "
11. "		11,7 "
12. "		11,8 "
16. "		11,9 "
22. "		12,2 "
28. "		12,6 "
31. "		13,0 "
	Zuwachs 0,0 cm	Zuwachs 5,8 cm

Aus dieser Tabelle ist zu ersehen, daß das Dunkelexemplar in den 42 Tagen von 7,0 auf 25,3 cm gewachsen ist. Es hat also einen Zuwachs von 18,3 cm erfahren, d. h. es hat sich 261% oder auf das 3–4 fache gestreckt. Dagegen ist das Lichtexemplar in derselben Zeit um 0,2 cm gewachsen, es hat sich also nur um rund 3% gestreckt. Diese Zahlen zeigen den großen Unter-

¹⁾ Jeder Versuch wurde mehrere Mal wiederholt, und es wurden immer verschiedene Exemplare zu gleicher Zeit beobachtet. Die Tabellen geben nur besonders charakteristische Versuche an, die aber nicht vereinzelt dastehen.

schied zwischen dem Wachstum im Dunkeln und im Hellen. Dieser ist aber auch schon nach einiger Zeit zu beobachten, so zeigt Figur 3 die beiden Sprosse nach 10 Tagen, nämlich am 21. Januar. Sproß A ist 13,8 cm lang, also fast doppelt so groß als ursprünglich, während Sproß B sich erst um 0,1 cm gestreckt hat und nur 7,1 cm lang ist.

Um zu sehen, ob der Sproß, der die 42 Tage im Dunkel-schrank gestanden hatte, auch am Licht sein Wachstum fortsetzt,



B

A

Fig. 3. Dieselben Sprosse wie auf Fig. I und II nach 10 Tagen; A ist im Dunkeln 14,3 cm lang geworden, B ist noch 7,1 cm lang.

wurde dieser an ein Nordfenster gebracht. Die Pflanze, die vorher im Hellen gestanden hatte, wurde dagegen ins Dunkle gesetzt. Es ergab sich, daß der Sproß am Licht nicht mehr weiter wuchs; leider konnte das Exemplar nur 11 Tage beobachtet werden, weil es dann auseinanderfiel. Die Pflanze, die früher im Hellen gestanden hatte, fing im Dunkeln gleich zu wachsen an und streckte sich von 7,2 auf 13,0 cm innerhalb 36 Tagen. Ihr Wachstum ist aus Tabelle II genau zu ersehen.

Ein noch stärkeres Wachstum zeigt folgendes Beispiel: ein Sproß, der 4,3 cm lang war, erreichte eine Länge von 37,7 cm, nachdem er 50 Tage im Dunkelschrank gestanden hatte. Seinen täglichen Zuwachs gibt folgende Tabelle an.

Tabelle III.

Datum	Länge des ganzen Sprosses im Dunkeln
29. Januar 1915	4,3 cm
30. "	4,7 "
31. "	5,0 "
1. Februar 1915	5,3 "
2. "	6,5 "
3. "	7,0 "
4. "	7,6 "
5. "	8,0 "
6. "	8,6 "
7. "	9,0 "
8. "	9,4 "
9. "	9,8 "
10. "	10,5 "
11. "	11,3 "
12. "	12,2 "
13. "	13,9 "
14. "	15,0 "
15. "	16,0 "
16. "	16,6 "
17. "	17,8 "
18. "	19,6 "
19. "	21,4 "
20. "	23,6 "
21. "	25,9 "
22. "	27,7 "
23. "	29,8 "
24. "	30,9 "
25. "	31,9 "
26. "	33,0 "
27. "	33,7 "
28. "	34,2 "
1. März 1915	34,9 "
2. "	35,5 "
3. "	36,0 "
4. "	36,0 "
5. "	37,0 "
6. "	37,0 "
7. "	37,0 "
8. "	37,0 "
9. "	37,2 "
10. "	37,2 "
11. "	37,4 "
12. "	37,5 "
13. "	37,5 "
14. "	37,5 "
15. "	37,5 "
16. "	37,7 "
17. "	37,7 "
18. "	37,7 "
	Zuwachs 33,4 cm

Dieser Sproß hat also einen Zuwachs von 33,4 cm erfahren, d. h. er hat sich um 777% oder fast das achtfache verlängert.

Die Erscheinung, daß im Dunkeln ein stärkeres Längenwachstum eintritt als am Licht, ist im allgemeinen nichts Merkwürdiges. Denn es ist bekannt, daß das Licht einen verzögernden Einfluß auf das Längenwachstum der Pflanzen ausübt. Bei *Ceratophyllum* liegen jedoch andere Verhältnisse vor, als bei den im Boden wurzelnden und an der Luft wachsenden Pflanzen. Bei den letztgenannten Gewächsen sind es nämlich nur die unter der Endknospe neugebildeten Internodien, die sich in der Dunkelheit in abnormer Weise strecken unter der als Etiolation bekannten Erscheinung. Bei *Ceratophyllum* hingegen wachsen alle vorhandenen Internodien, und zwar verlängern sich die älteren am meisten in der Dunkelheit. Dies veranschaulicht folgende genaue Messung.

Von 2 Sprossen von 5,2 cm Länge wurde der eine im Dunkeln gehalten, während der andere in der gleichen Zeit an einem Nordfenster stand. Nach 40 Tagen zeigte das Hellexemplar einen ganz kleinen Zuwachs, der, wie die genauen Messungen ergaben, durch ein Wachstum an der Endknospe hervorgerufen worden war. Das Dunkelexemplar hatte sich dagegen um 19,3 cm gestreckt. Folgende Tabelle gibt die genauen Maße an, woraus sich deutlich ersehen läßt, welche Internodien das Hauptwachstum verursachten. Ich glaube, daß der besseren Übersicht wegen die Angabe der Anfangs- und Endmaße genügen.

Tabelle IV.

Internodien ¹⁾	Länge der Internodien		
	10. März 1915	19. April 1915	Gesamtzuwachs
14.	0,8 cm	1,0 cm	0,2 cm
13.	0,1 "	0,8 "	0,7 "
12.	0,2 "	1,4 "	1,2 "
11.	0,3 "	1,8 "	1,5 "
10.	0,4 "	2,1 "	1,7 "
9.	0,4 "	2,3 "	1,9 "
8.	0,4 "	2,3 "	1,9 "
7.	0,4 "	2,2 "	1,8 "
6.	0,5 "	2,3 "	1,8 "
5.	0,4 "	2,3 "	1,9 "
4.	0,4 "	2,4 "	2,0 "
3.	0,4 "	2,0 "	1,6 "
2.	0,4 "	1,5 "	1,1 "
1.	0,1 "	0,1 "	0,0 "
Länge des Sprosses:	5,2 cm	24,5 cm	19,3 cm

Hieraus ist klar ersichtlich, daß die älteren Internodien den größten Zuwachs erfahren. Die Größe der Streckung nimmt von dem

¹⁾ Die Bezeichnung der Internodien erfolgte nach einer Zählung vom basalen Ende des Sprosses an, und unter dem 14. Internodium verstehe ich die ganze Endknospe.

unteren Ende an gerechnet immer mehr ab, wenn man von den untersten Gliedern absieht. Während die jungen Internodien einen Zuwachs von 0,2; 0,7; 1,2 cm zeigen, haben sich die älteren in derselben Zeit um 1,8; 1,9; 2,0 cm gestreckt. Der Zuwachs nimmt nicht ganz regelmäßig ab; es kommen, wie die Tabelle zeigt, kleine Unregelmäßigkeiten vor.

Der Zuwachs, den die einzelnen Glieder erfahren, wird durch Streckung der einzelnen Zellen des ganzen Internodiums hervorgerufen, was Längsschnitte durch den Stengel deutlich zeigen. Die

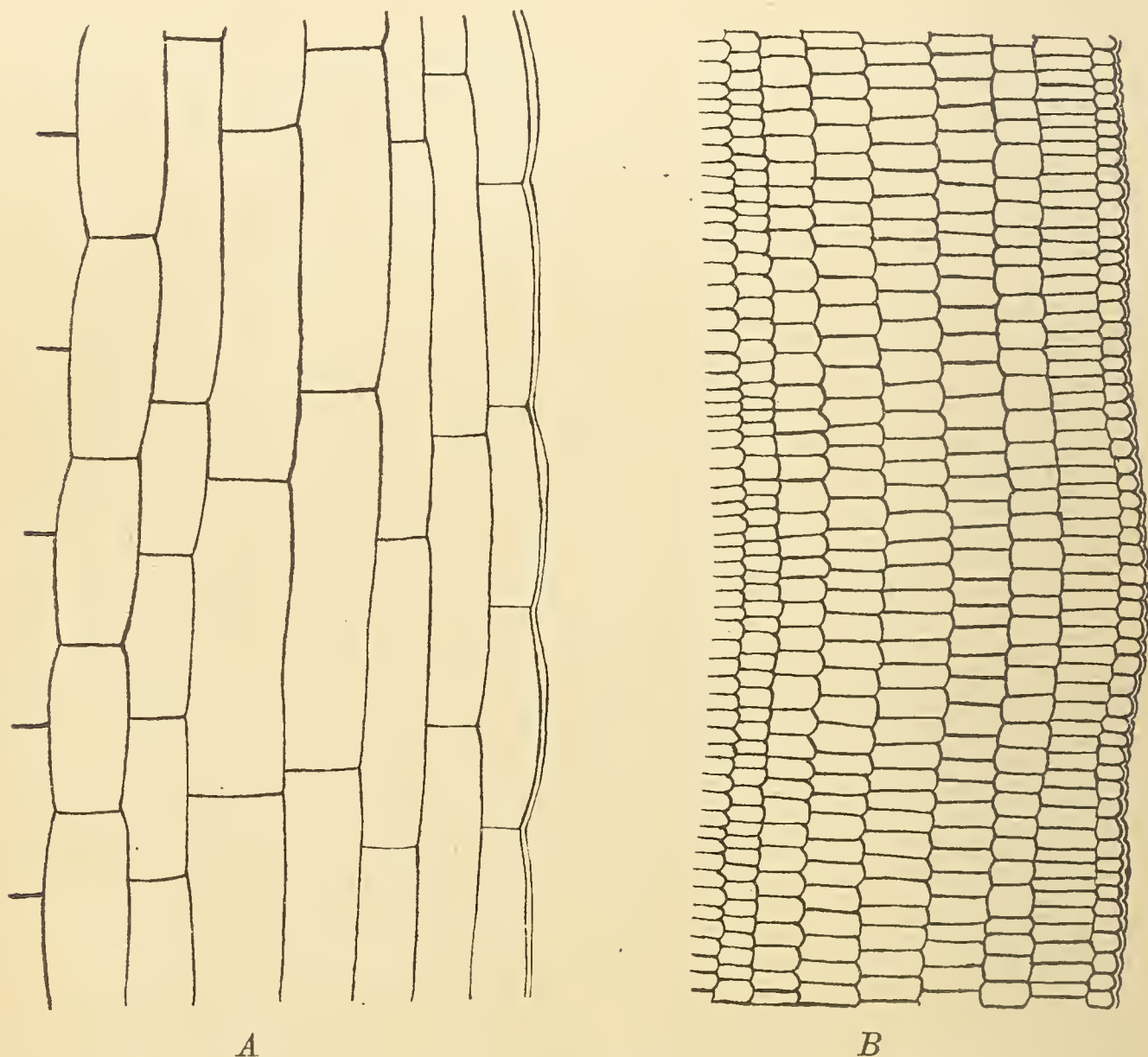


Fig. 4 u. 5. Längsschnitte durch den Stengel *A* eines im Dunkeln, *B* eines am Licht gehaltenen *Ceratophyllum*-Sprosses. 90fach vergrößert.

Figuren 4 und 5 stellen Stücke von Längsschnitten dar und zwar *A* von einer im Dunkeln, *B* von einer am Licht gehaltenen Pflanze.

Die Zellen bei *B* sind zum Teil quadratisch, die meisten aber sind breiter als lang, und zwar sind einige 2—3 mal so breit als lang. Sie haben eine Länge von 17,1 — 25,7 μ , bei einer Breite von 34,2—77,1 μ . Die Zellen bei *A* sind 2,5—5 mal so lang als breit, denn sie haben sich auf 128,3—256,5 μ gestreckt, während sie die Breite von 51,3 μ beibehalten haben. Das ist ein Beweis dafür, daß unter dem Einfluß der Dunkelheit die einzelnen Zellen eine bedeutende Streckung erfahren haben, wodurch die enorme Verlängerung der Internodien hervorgerufen

wurde. Nur durch dieses ungeheuer starke Wachstum der Zellen ist es möglich, daß die Sprosse im Dunkeln sich so stark verlängert haben.

Tabelle V.

Datum	Verhalten der Blätter.				
	Im Dunkeln			Am Licht	
11. Januar 1915	Bl. nach oben ganz geschl.			Bl. nach oben ganz geschl.	
12. "	"	"	"	"	"
13. "	"	wagrecht	geöffnet	"	"
14. "	"	"	"	"	"
15. "	"	"	"	"	"
16. "	"	etwas	umgeschlagen	"	"
17. "	"	"	"	"	"
18. "	"	ganz	umgeschlagen	"	"
19. "	"	"	"	"	"
20. "	"	"	"	"	"
21. "	"	"	"	"	"
22. "	"	"	"	"	"
23. "	"	etwas	nach oben	"	"
24. "	"	noch etwas	mehr nach oben	"	"
25. "	"	"	"	"	"
26. "	"	"	"	"	"
27. "	"	"	"	"	"
28. "	"	fast	wagrecht	"	"
29. "	"	"	"	"	"
30. "	"	"	"	"	"
31. "	"	"	"	"	"
1. Februar 1915	"	"	"	"	"
2. "	"	"	"	"	"
3. "	"	"	"	"	"
4. "	"	"	"	"	"
5. "	"	"	"	"	"
6. "	"	"	"	"	"
7. "	"	"	"	"	"
8. "	"	ganz	nach unten umgeschl.	"	"
9. "	"	"	"	"	"
10. "	"	"	"	"	"
11. "	"	"	"	"	"
12. "	"	"	"	"	"
13. "	"	"	"	"	"
14. "	"	"	"	"	"
15. "	"	"	"	"	"
16. "	"	"	"	"	"
17. "	"	"	"	"	"
18. "	"	"	"	"	"
19. "	"	"	"	"	"
20. "	"	"	"	"	"
21. "	"	"	"	"	"
22. "	"	"	"	"	"

Dieses Strecken der Zellen erfolgt in den ganzen Internodien gleichmäßig, was auch äußerlich zu erkennen ist, da der Stengel überall gleich dick ist und im Dunkeln eine gleichmäßige Färbung erhalten hat; auch waren Tuschestriche, die im Abstand von

1 mm angebracht worden waren, nach der Streckung noch gleich weit von einander entfernt. Diese Tatsache ist nicht ohne weiteres anzunehmen, denn es könnte auch nur am basalen Teile der einzelnen Internodien ein Wachstum stattfinden, wie es bei Landpflanzen häufig auftritt. Die Glieder der Sprosse, die am Licht gewachsen sind, sehen bräunlich-grün aus, während die der verdunkelten Sprosse eine hellere Färbung angenommen haben. Da ihre Zellen sich so sehr gestreckt haben, so ist nun das vorhandene Chlorophyll auf ein größeres Stück verteilt, aber nicht vermehrt worden, und dadurch sehen die Internodien heller aus. Im Stengel der Sprosse, die im Hellen stehen, ist in zahlreichen Zellen Anthocyan eingelagert, was die bräunliche Färbung hervorruft; im Dunkeln ist dieses verschwunden.

Die andere merkwürdige Erscheinung bei *Ceratophyllum* ist das Umschlagen seiner Blätter in der Dunkelheit. Im normalen Zustande, am Licht, stehen die Blätter nach oben, so daß ihre Unterseite nach außen gekehrt ist. Sie legen sich so dicht aneinander, daß man von einer Stellung sprechen kann, wie sie von den zu einer Endknospe zusammenschließenden obersten Blättern einer Landpflanze gebildet wird. Hält man die Sprosse einige Zeit im Dunkeln, so sieht man bald, daß die unteren Blätter mehr und mehr auseinander rücken, bis sie allmählich wagrecht gegen den Stengel zu stehen kommen. Dann bewegen sie sich noch weiter und sind in kurzer Zeit so weit gebogen, daß sie nach unten umschlagen, indem ihre Oberseite nach außen gerichtet ist. Die Bewegung geht weiter, bis der Hauptteil der Blätter dem Stengel parallel steht, und die Spitzen zeigen dann etwas nach außen. Während dieser Zeit haben sich die oberen Blätter auch bewegt, und diese schlagen auch nach einander der Reihe nach um. Bald haben alle Blätter, bis auf die unausgebildeten in der Endknospe, diese Bewegung ausgeführt, so daß der ganze Sproß so aussieht, wie es Figur 2 darstellt.

Eine genaue Angabe, in welcher Zeit diese einzelnen Bewegungen erfolgen, ergibt sich aus Tabelle V. Es ist hier derselbe Sproß benutzt, der die Tabelle für die Streckung des Hauptsprosses (S. 3) geliefert hat.

Diese Dunkelpflanze hat nach 2 Tagen ihre Blätter geöffnet und nach 6 Tagen ganz zurückgeschlagen¹⁾. Dann traten im Laufe der nächsten Tage einige kleine Schwankungen ein, auf die ich weiter unten näher eingehen werde. Im großen und ganzen blieben aber die Blätter vom 8. Tage an, während 36 Tagen, ganz umgeschlagen. Die Blätter der Hellpflanze führten gar keine Bewegungen aus, sie blieben die ganzen Tage über nach der Spitze zu ganz geschlossen, wie zu einem Schopfe gehäuft.

Wie ich schon früher erwähnte, wurden die 2 Exemplare noch weiter beobachtet, und zwar wurde das aus dem Dunkelschrank an ein Nordfenster gestellt, und das andere kam ins Dunkle. Ihr Verhalten zeigt folgende Tabelle.

¹⁾ Diese Stellung zeigt Figur 2 auf S. 2.

Tabelle VI.

Datum	Verhalten der Blätter.	
	Am Licht (früher dunkel)	Im Dunkeln (früher hell)
22. Februar 1915	Bl. ganz umgeschlagen (Hell gestellt)	Bl. nach der Spitze geschl. (Dunkel gestellt)
23. "	" " "	" wagrecht
24. "	" " "	" ganz umgeschlagen
25. "	" " "	" " (Hell gest.)
26. "	" " "	" wagrecht
27. "	" offener	" "
28. "	" "	" nach oben
1. März 1915	" "	" " (vors Fenster dunkel gestellt)
2. "	" "	" "
3. "	" beinahe wagrecht	" nach oben
4. "	" wagrecht	" " "
5. "	" auseinander gefallen	" " "
6. "	" "	" " "
7. "	" "	" " "
8. "	" "	" " "
9. "	" "	" " "
10. "	" "	" " "
11. "	" "	" " "
12. "	" "	" " "
16. "	" "	" " "
22. "	" "	" " "
28. "	" "	" " "
31. "	" "	" " "

Der Sproß, der am Licht in 42 Tagen keinerlei Bewegung der Blätter ausgeführt hatte, bewegte sie in der Dunkelheit schon gleich, und nach 2 Tagen waren alle Blätter umgeschlagen, wie es Figur 6 zeigt. Zur Veranschaulichung ist Figur 1 dazu gestellt.

Hierauf wurde die Pflanze wieder ins Helle gebracht, und, nachdem sie einen Tag am Licht zugebracht hatte, standen ihre Blätter alle wagrecht vom Stengel ab. Nach weiteren zwei Tagen waren die Blätter nach der Spitze zu gerichtet wie ursprünglich, nur folgten die einzelnen Blattkreise nicht mehr so dicht aufeinander. In diesem Zustand wurde der Sproß vor das Fenster gestellt und verdunkelt. Hier blieb er einen Monat, und während der ganzen Zeit trat keinerlei Veränderung mehr ein¹⁾. Die Pflanze, die zuvor dunkel stand, stellte im Licht allmählich ihre Blätter wagrecht. Sie konnte nicht länger beobachtet werden, weil sie auseinanderfiel. Andere Versuche ergaben, daß die Sprosse fähig sind, am Licht wieder ihre alte Blattstellung zu erlangen, sie brauchen hierzu mehr Zeit, als zum umgekehrten Vorgang. Weitere Versuche zeigten, daß man die Pflanzen beliebig oft aus der Dunkelheit ins Licht und umgekehrt bringen kann, und daß

¹⁾ Auf dieses Verhalten werde ich später noch ausführlich eingehen, wenn ich auf den Einfluß der Temperatur zu sprechen komme.

dabei jedesmal die entsprechende Reaktion in ungefähr gleicher Zeit eintritt.

Tabelle VII.

Datum	Verhalten der Blätter in der Dunkelheit.
29. Januar 1915	Blatt nach der Spitze geschlossen
30. "	" offen
31. "	" wagrecht
1. Februar 1915	" ganz umgeschlagen
2. "	" " "
3. "	" " "
4. "	" " "
5. "	" " "
6. "	" " "
7. "	" " "
8. "	" " "
9. "	" " "
10. "	" " "
11. "	" " "
12. "	" " "
13. "	" " "
14. "	" " "
15. "	" " "
16. "	" " "
17. "	" etwas nach oben gebogen
18. "	" " " "
19. "	" beinahe wagrecht
20. "	" " "
21. "	" " "
22. "	" " "
23. "	" " "
24. "	" " "
25. "	" " "
26. "	" " "
27. "	" " "
28. "	" " "
1. März 1915	" wieder ganz umgeschlagen
2. "	" " " "
3. "	" " " "
4. "	" " " "
5. "	" " " "
6. "	" " " "
7. "	" " " "
8. "	" " " "
9. "	" " " "
10. "	" " " "
11. "	" " " "
12. "	" " " "
13. "	" " " "
14. "	" " " "
15. "	" " " "
16. "	" " " "
17. "	" " " "
18. "	" " " "

Die beiden Tabellen V und VI lehren, daß eine Pflanze, die längere Zeit im Dunkeln wächst, nicht gleich nach dem Umschlagen der Blätter ruhig bleibt, sondern noch einige Bewegungen

ausführt, die als Nachwirkungen aufzufassen sind. Dies zeigt noch deutlicher Tabelle VII, die der Tabelle III (S. 6) analog ist und daher die Blattstellung für denselben Sproß im Dunkeln angibt.

Die längere Beobachtung vieler solcher Dunkelexemplare ergab, daß diese Nachwirkungen periodisch verlaufen. In der Zeit, in welcher ich das meiste Material darüber gesammelt hatte, es war im Monat Februar, brauchten die Pflanzen 3 Tage, um ihre Blätter im Dunkeln ganz umzuschlagen. Nach weiteren 3—4 Tagen



Fig. 6. *Ceratophyllum*sproß von Fig. 1, der erst 42 Tage am Licht gestanden hat, hat nach 2 Tagen im Dunkeln seine Blätter umgeschlagen.



Fig. 6*. *Ceratophyllum*, 8 Tage am Licht 7,1 cm lang; 1 cm Zuwachs.

waren die Blätter dann nicht mehr ganz zurückgeschlagen, sondern sie waren nach oben etwas vom Stengel weg gehoben, wie es Figur 7 zeigt.

Dieses Heben wurde im Laufe der nächsten Tage noch stärker, bis die Blätter nach ungefähr 6 Tagen beinahe wagrecht vom Stengel abstanden. Dies gibt Figur 8 an.

Ganz allmählich gingen die Blätter wieder zurück, so daß sie nach 10—12 Tagen wieder ganz nach unten umgeschlagen waren.

Da die verschiedenen Versuche für diese Nachwirkungen alle zu gleicher Zeit angestellt wurden, so brauchte auf die Temperatur keine Rücksicht genommen zu werden. Zu anderen Jahreszeiten wird wohl die Anzahl der Tage der Periode eine andere sein, worauf ich noch später zu sprechen komme.



Fig. 7. *Ceratophyllum*sprosse von Fig. 1 und 2; A zeigt Nachwirkungen; nach 3 Tagen. Fig. 8. Dieselben Sprosse, Nachwirkungen von A nach 6 Tagen.

Um diese merkwürdigen Blattbewegungen besser verstehen zu können, muß man die Blätter von *Ceratophyllum* genauer untersuchen. Für gewöhnlich sieht ein altes, ausgewachsenes Blatt so aus, wie es Figur 9 andeutet.

Es ist zweimal gabelig geteilt und besitzt am basalen Ende eine Art Stiel, der sich dadurch von der Blattspreite unterscheidet,

daß er schmaler als diese und bräunlich gefärbt ist, während der obere Teil des Blattes rein dunkelgrün ist. Durch diese andere Färbung hebt er sich deutlich sowohl auf der Ober- als auch auf der Unterseite ab; von dem oberen Teil ist er durch eine scharfe Querlinie abgegrenzt. Das basale Glied ist bei einer



Fig. 9. Ausgewachsenes Ceratophyllumblatt am Licht. Größenverhältnis $\frac{2}{1}$.

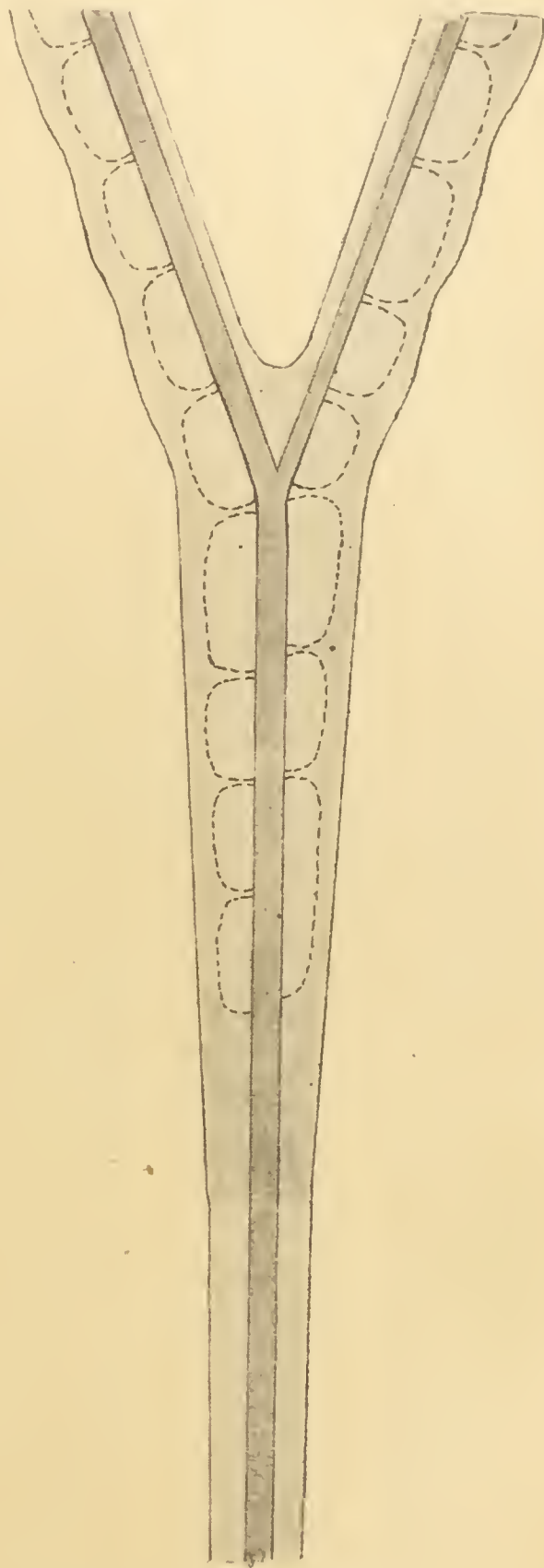


Fig. 10. Unterer Teil eines Ceratophyllumblattes bei schwacher Vergrößerung. Größenverhältnis $\frac{12}{1}$.

Gesamtblattlänge von 1,6 cm¹⁾, 0,2 cm lang und 0,1 cm breit, während der obere Teil des Blattes eine größere Breite aufweist.

¹⁾ Ich gebe hier typische Maße für die alten, ausgewachsenen Blätter an, die ich immer wieder vorfand.

Mit der Lupe oder schwacher mikroskopischer Vergrößerung gesehen, erhält man ein Bild, wie es in Figur 10 dargestellt ist, das nur die untersten $\frac{3}{4}$ des ganzen Blattes angibt.

Es zeigt sich, daß das Gefäßbündel mitten durch das Blatt geht und Lufträume zu dessen beiden Seiten im oberen Teile des Blattes liegen. Von der Gabelung an tritt das Gefäßbündel mehr an die Innenseite des Blattes und beschränkt dadurch die Lufträume auf eine Seite, nämlich auf die äußere. Im basalen Gliede

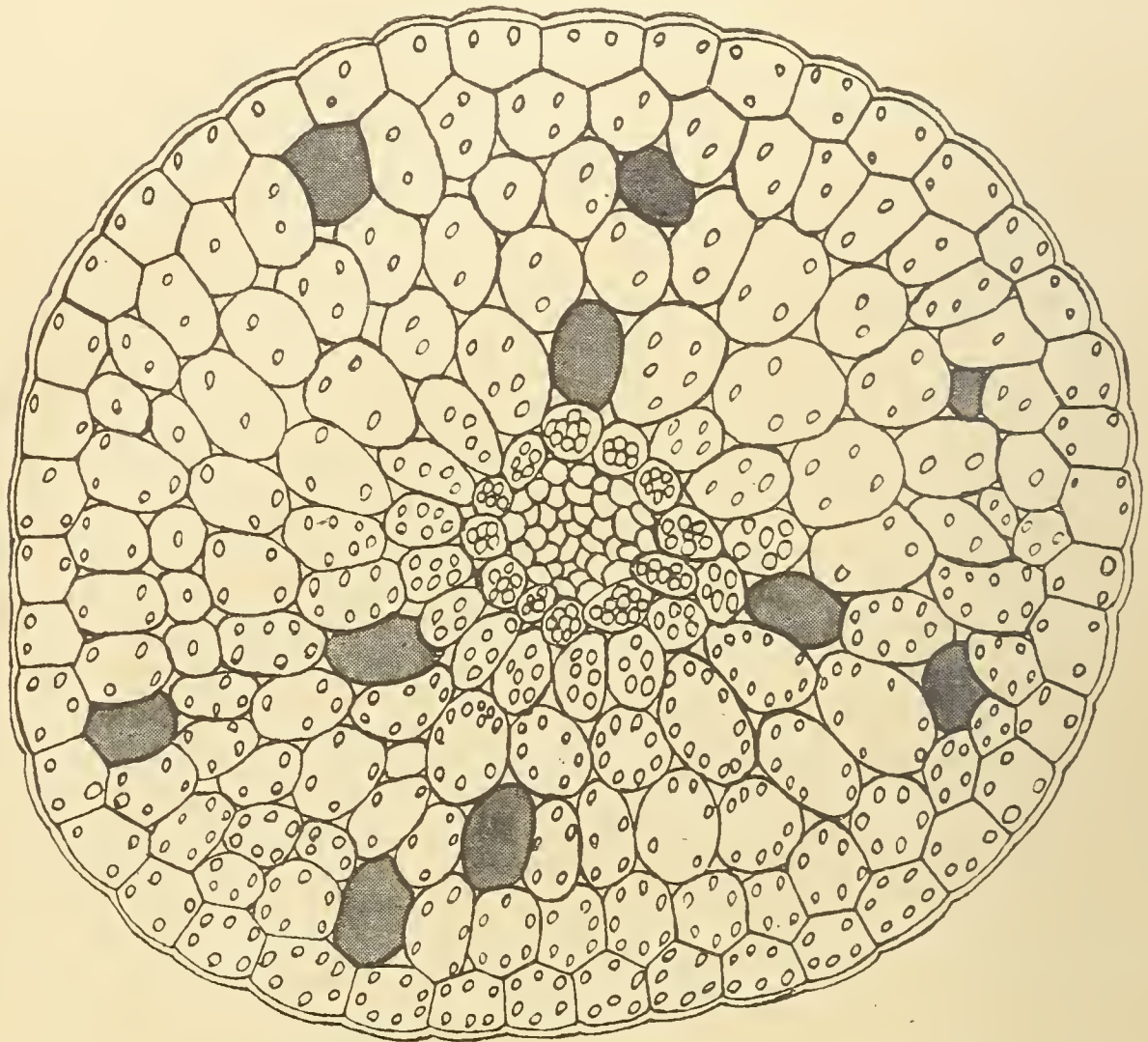


Fig. 11. Querschnitt durch das basale Glied eines Ceratophyllumblattes.

Größenverhältnis $\frac{150}{1}$.

Die schraffierten Zellen enthalten Anthocyan.

des Blattes sind dagegen gar keine Lufträume vorhanden. Der Hauptteil des Blattes ist dunkelgrün, und am meisten Chlorophyll tritt an der Trennungsstelle des eigentlichen Blattes von dem basalen Teil auf. In diesem wird die grüne Färbung durch eine starke Einlagerung von rotem Farbstoff, dem Anthocyan, so verändert, daß es äußerlich bräunlich erscheint. Außer in diesem Teile des Blattes findet sich Anthocyan noch an anderer Stelle, nämlich da, wo es sich gabelt; und zwar ist der Farbstoff hier an der Innenseite eingelagert.

Den äußeren Unterschieden des basalen Teiles vom übrigen Blatte entsprechen auch die Querschnittsbilder, die Figur 11 und Figur 12 zeigen.

An diesen Schnitten ist das Auftreten von Lufträumen und die Verteilung des Chlorophylls gut zu erkennen. Im basalen Gliede treten die meisten Chlorophyllkörner unmittelbar um das Gefäßbündel herum auf, und sie sind auf der unteren Hälfte des

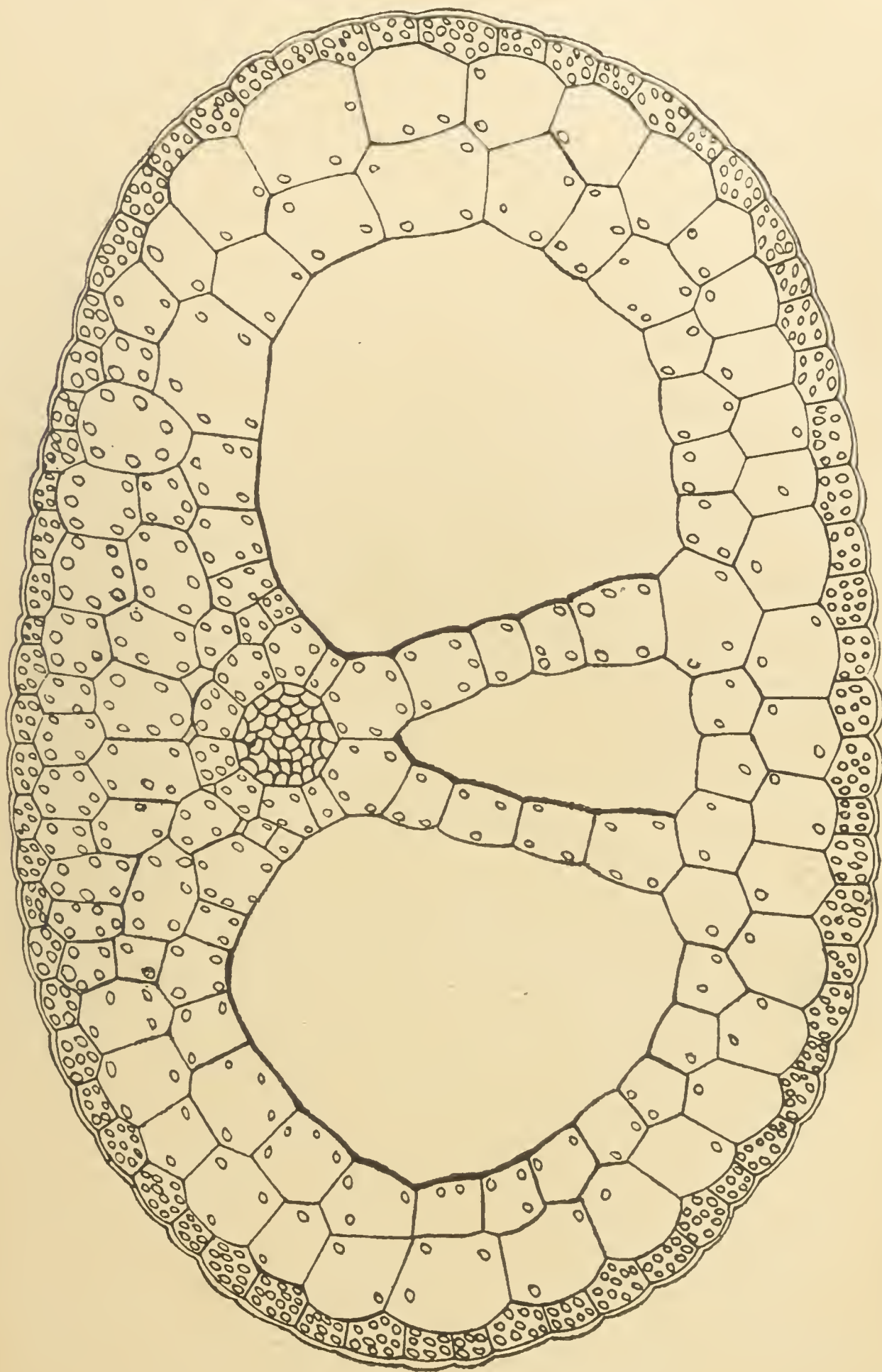


Fig. 12. Querschnitt durch den oberen Teil eines Ceratophyllumstengels. (Größenverhältnis $150/1$)

Blattes reichlicher vertreten als auf der oberen. Die Verteilung der Chloroplasten in den Zellen auf der Ober- und Unterseite stellt auch der Schnitt dar, der unmittelbar über dem basalen Teile durch das Blatt ausgeführt wurde. Nur ist hier die größte An-

sammlung von Chlorophyllkörnern in der Epidermis, wo sie die ganzen Zellen ausfüllen, während in den anderen Zellen nur einige zerstreut liegen. Im basalen Gliede treten jedoch nur wenige in den Epidermiszellen auf, und der rote Farbstoff ist regellos im Innern auf einige Zellen verteilt. Die jungen Blätter der *Ceratophyllum*-Sprosse sind etwas heller grün gefärbt und zeigen keine so deutliche Abgrenzung des basalen Teiles, weil er bei ihnen noch kein Anthocyan enthält und dadurch dieselbe Färbung wie das Blatt aufweist.

Wenn die Sprosse von *Ceratophyllum* im Dunkeln gehalten werden, so erfahren die Blätter eine Veränderung, sie sehen dann so aus, wie es Figur 13 angibt. Während sich der obere Teil des Blattes nicht verändert hat, denn er ist weder gewachsen, noch ist eine andere Färbung ein-



Fig. 13. Ausgewachsenes *Ceratophyllum*blatt im Dunkeln.
Größenverhältnis $\frac{2}{1}$.

getreten, weist das basale Glied eine Änderung auf. Es ist auch jetzt noch deutlich vom übrigen Blatt abgegrenzt, aber nicht durch seine bräunliche Farbe; es ist im Dunkeln weißlich-hellgrün geworden. Außerdem hat der basale Teil in der Dunkelheit meistens einen Zuwachs von 0,1 cm erfahren, der auch bis zu 0,3 cm steigen kann, denn genaue Messungen ergaben, daß er von 0,2 auf 0,3 cm bzw. 0,5 cm gewachsen ist. Durch mikroskopische Untersuchungen ist zu sehen, daß sich seine Zellen deutlich gestreckt haben, und zwar sind die auf der Oberseite stärker gewachsen als die auf der Unterseite, denn nur so kann das Blatt epinastisch gekrümmt werden. Der übrige Teil des Blattes hat sich dagegen garnicht verlängert. Genaue Messungen an Blättern von *Ceratophyllum*-Sprossen, von denen einige am Licht, andere in dem Dunkelschrank standen, ergaben, daß im Hellen gar kein Zuwachs der einzelnen Blätter erfolgt, während sie im Dunkeln etwas wachsen. Diese Verlängerung kommt durch die Streckung der basalen Glieder zustande. Folgende Tabelle gibt die Größe dieses Zuwachses genau an.

Tabelle VIII.

1) Blattkreis	Länge der einzelnen Blätter				Zuwachs
	26. IV. 15.	1. V.	12. V.	27. V.	in 31 Tagen
13.	1,0 cm	1,0 cm	1,0 cm	1,0 cm	0,0 cm
12.	1,2 "	1,3 "	1,4 "	1,4 "	0,2 "
11.	1,4 "	1,4 "	1,5 "	1,5 "	0,1 "
10.	1,4 "	1,5 "	1,6 "	1,6 "	0,2 "
9.	1,5 "	1,6 "	1,6 "	1,6 "	0,1 "
8.	1,6 "	1,6 "	1,7 "	1,7 "	0,1 "
7.	1,6 "	1,6 "	1,9 "	1,9 "	0,3 "
6.	1,6 "	1,7 "	1,9 "	1,9 "	0,3 "
5.	1,6 "	1,8 "	1,8 "	1,8 "	0,2 "
4.	1,6 "	1,7 "	1,7 "	1,7 "	0,1 "
3.	1,3 "	1,4 "	1,5 "	1,5 "	0,2 "
2.	1,0 "	1,2 "	1,2 "	1,2 "	0,2 "
1.	0,5 "	0,7 "	0,7 "	0,7 "	0,2 "

Der Sproß, an dem diese Messungen vorgenommen wurden war am 26. April 6,0 cm lang. Am 27. Mai hatte er eine Länge von 23,3 cm. Trotz des starken Wachstums des Sprosses wiesen die Blätter nur einen ganz geringen Zuwachs von 0,1—0,3 cm auf.

Es ergibt sich ferner, daß der rote Farbstoff im Dunkeln aus dem basalen Gliede und aus der Stelle der Gabelung des Blattes verschwunden und im übrigen Blatt regellos verteilt ist.

Das basale Glied ist deshalb wichtig, weil in ihm das eigentliche Umschlagen der Blätter stattfindet. Im Dunkeln wächst es und es tritt Epinastie ein, die das Blatt zwingt, sich nach unten, umzubiegen. Also wird die Bewegung, welche die Blätter von *Ceratophyllum* in der Dunkelheit ausführen, dadurch ermöglicht, daß die einzelnen Blätter eine Art Gelenkzone besitzen, in der sie sich bewegen können. Diese Gelenkbildung ist an ganz dünnen Längsschnitten durch einen Stengel mit Blattansatz zu ersehen; Figur 14 veranschaulicht einen solchen.

Auf dieser Zeichnung ist ein Stück Stengel mit Blattansatz eines am Licht gewachsenen *Ceratophyllum*-Sprosses dargestellt. Unter den vielen Zellen, die entweder quadratisch sind oder deren Länge größer ist als die Breite, fallen einige kleine Zellen in der Mitte besonders dadurch auf, daß sie ganz kurz aber breit gezogen sind. Sie stellen deutlich eine Verbindung von der einen Seite des Blattansatzes zur anderen dar. Sie bilden geradezu eine Art Gürtel von kleineren Zellen in der Querrichtung des Blattes, während die nächsten Zellen längsgestreckt sind und die darauffolgenden ganz in der Längsrichtung verlaufen.

Ein Längsschnitt an derselben Stelle durch einen Sproß, der im Dunkeln gewachsen ist, weist diese Gelenkzone noch deutlicher auf, was Figur 15 zeigt.

1) Die Bezeichnung der Blattkreise erfolgte nach einer Zählung vom basalen Ende des Sprosses an.

In dieser Figur fallen die kleinen Zellen noch mehr auf, weil die anderen Zellen alle stark gewachsen sind.

Zwischen dem Umschlagen der Blätter und dem Strecken der Internodien in der Dunkelheit besteht ein Zusammenhang. Das stärkste Wachstum der Sprosse zeigt sich nämlich, nachdem die Pflanzen einige Tage im Dunkeln gestanden haben, d. h. nachdem die Blätter ganz zurückgeschlagen sind. So hatte z. B. ein Sproß



Fig. 14. Längsschnitt durch einen Ceratophyllum-Stengel mit Blattansatz am Licht. Bei *gg* Gelenkzone.

täglich einen durchschnittlichen Zuwachs von 0,33 cm erfahren in der Zeit, bis die Blätter ganz zurückgeschlagen waren; dann aber wuchs er täglich um 0,95 cm. Beobachtet man noch genauer die einzelnen Phasen der Bewegung, so kann man feststellen, daß das stärkste Wachstum dann stattfindet, gerade wenn die Pflanze zum zweitenmal ihre Blätter ganz zurückschlägt, nachdem sie sich vor-

her etwas gehoben hatten. So hatte ein Exemplar in den ersten Tagen der Dunkelstellung bis zum vollständigen Umschlagen der Blätter täglich einen durchschnittlichen Zuwachs von 0,73 cm. Dann in den nächsten Tagen, während sich die oberen Blätter etwas hoben, betrug die Streckung täglich 0,87 cm. In den folgenden Tagen hoben sich die unteren Blätter auch etwas, und es

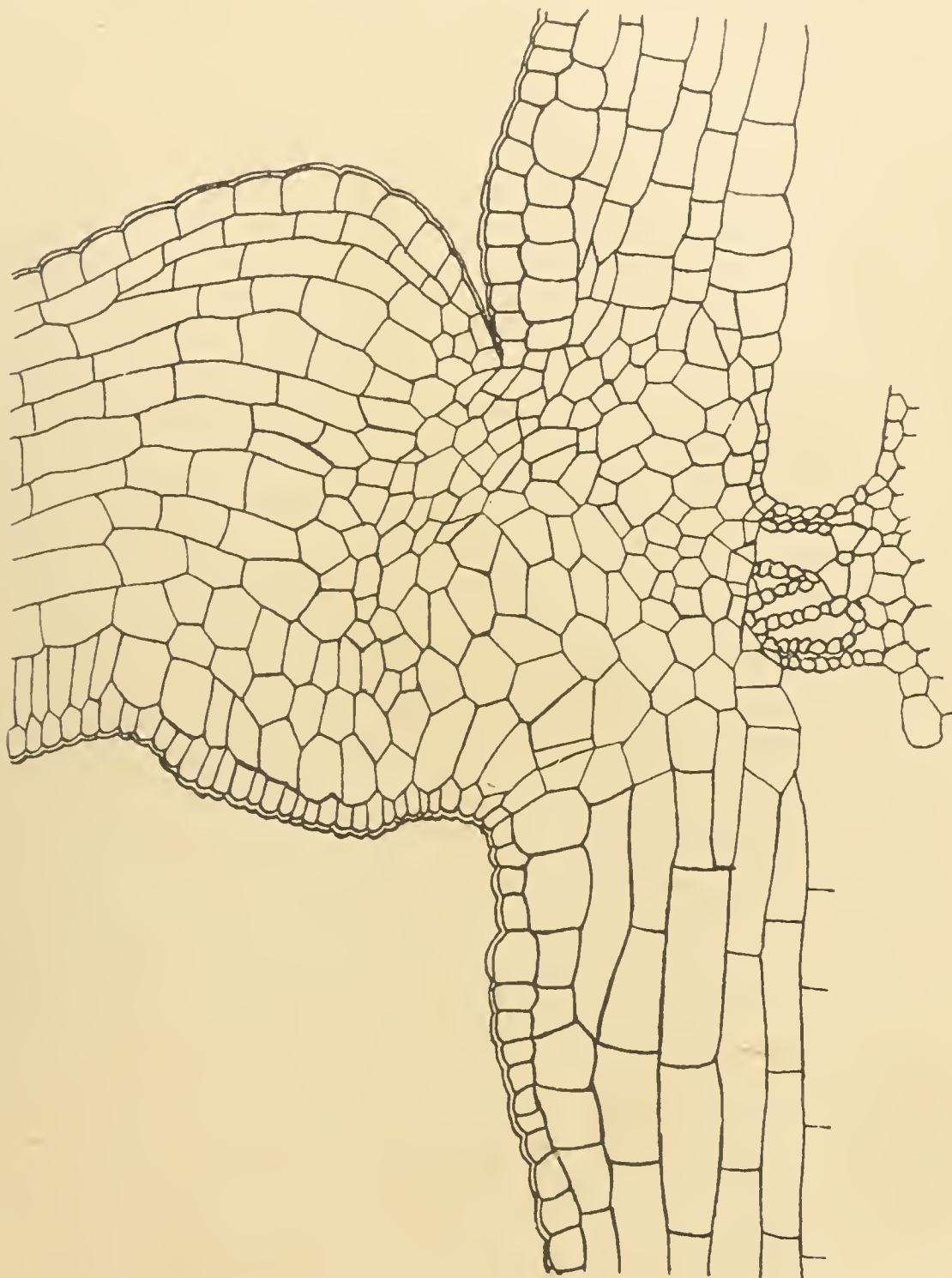


Fig. 15. Längsschnitt durch einen Ceratophyllum-Stengel mit Blattansatz im Dunkeln.

trat ein Wachstum von 1,08 cm täglich ein. Danach schlugen sich alle Blätter wieder zurück, während der Sproß täglich um 1,58 cm wuchs.

Meine Untersuchungen beschränkten sich nicht auf Haupt- sprosse von *Ceratophyllum*, sondern ich beobachtete auch Pflanzen, die neue Seitenzweige ausgebildet hatten; dabei zeigte sich Folgendes: Bei den Sprossen, die im Hellen standen, wuchsen die Seitenzweige aufrecht nach oben, meistens parallel der Haupt-

sache. Diese Richtung behielten sie in jeder Größe bei. Sie streckten sich am Licht ziemlich langsam, dagegen war das Wachstum bei den Dunklexemplaren ein sehr rasches. Noch ein anderer Gegensatz bestand zwischen den Seitenzweigen, die im Hellen, und denen, die im Dunkeln wuchsen; dieser stellte sich in der Richtung dar, welche die neuen Sprosse annahmen. Wenn die Seitenzweige einer Dunkelpflanze noch ganz klein waren, etwa einige mm bis 1 cm lang, standen sie ungefähr in einem Winkel



Fig. 16. Ceratophyllum-Sproß mit Seitenzweigen im Dunkeln nach 4 Tagen.

von 45 Grad nach oben. Dann wuchsen sie weiter und wurden dabei den Blättern, die inzwischen wagrecht vom Stengel abstanden, parallel, d. h. sie stellten sich auch wagrecht ein. Schlugen dann später die Blätter nach unten um, so bogen sich auch die Seitenzweige so, daß ihre Spitzen nach unten hingen. Diese Lage der neuen Sprosse stellt Figur 16 dar.

In dieser Stellung blieben die Seitenzweige einige Zeit, bis sie groß und vor allem kräftig genug waren, um dann die Spitzen



Fig. 17. Schema für die Stellung der Seitenzweige im Dunkeln.

nach oben zu bringen. Die ganzen Seitensprosse richteten sich dann von ihrer Basis an auf blieben endgültig der Hauptachse parallel stehen und schlugen wie diese ihre Blättchen nach unten zurück. Bei dem Umbiegen nach oben kommt es weniger auf die Größe des Seitensprosses an, sondern auf die Anzahl der ausgebildeten Internodien. Die Lage der Seitenzweige richtet sich ganz nach der Stellung der Blätter. Denn man kann beobachten, daß an Pflanzen, deren obere Blätter noch nicht zurückgeschlagen sind, sondern wagrecht vom Stengel abstehen, auch die jungen Seitensprosse eine wagrechte Richtung einnehmen. An den unteren Blättern, die umgeschlagen sind, biegen sich auch die jungen Seitensprosse an ihrer Basis um, so daß sie mit der Spitze nach unten zu stehen kommen. Dieses Verhalten gibt Figur 17¹⁾ an.

Diese Beobachtungen ergeben, daß an aufrecht stehenden Hell- und Dunkelpflanzen die neuen Seitenzweige im allgemeinen dieselbe Richtung haben wie der Hauptsproß.

II. Einfluss äußerer Faktoren auf das Verhalten von *Ceratophyllum*.

Bis jetzt habe ich nur die Versuche beschrieben, wie sie unter günstigen Verhältnissen verlaufen. Dies war aber keineswegs immer der Fall in der Zeit, während der ich mich mit diesem Gegenstande beschäftigte. Als ich im Monat November die Untersuchungen mit *Ceratophyllum* anfang, zeigte sich wochenlang an den Dunkelexemplaren gar keine Veränderung, weder ein Wachstum, noch eine Bewegung der Blätter war zu bemerken. Da aber Möbius im August 1894 Dunklerscheinungen an *Ceratophyllum* beobachtet hatte, so schloß ich, daß die Temperatur bei diesem Verhalten von großem Einfluß sei. Denn auch Möbius schreibt²⁾, daß Anfangs September die Pflanzen nicht mehr auf die Dunkelheit reagierten, und sagt: „Da gerade in den ersten Septembertagen auffallend kühles Wetter war, so ist zu vermuten, daß die Temperatur hierbei auch eine Rolle spielt.“ Da ich diese Untersuchungen fast ein Jahr durchführte, so konnte ich feststellen, in wie weit die Temperatur einen Einfluß auf die Vorgänge bei *Ceratophyllum* im Dunkeln hat. Die Ergebnisse, die ich hierbei fand, lassen sich am übersichtlichsten in einer Tabelle wiedergeben, welche das Verhalten der Pflanzen und zugleich die Temperatur angibt.

¹⁾ Ich ziehe hierbei schematische Zeichnungen den Photos vor, weil man bei den vielen Blättern nicht so deutlich das sehen kann, worauf es hauptsächlich ankommt.

²⁾ In der Seite 1 angegebenen Arbeit: Biolog. Zentralbl. Bd. XV. 1895. S. 4.

Tabelle IX.

Monat	Längen- zuwachs	Umschlagen der Blätter	Temperatur	
			Zimmer	Wasser
1) November	—	—	2) 19°	18°
Dezember	—	—	19°	18°
Januar, Anfang	—	—	22°	21°
" Ende	+	+	16°—17°	15°—16°
Februar	+	—	16°—17°	15°—16°
März	+	+	16°—17°	15°—16°
April	+	+	17°	15°—16°
Mai	+	+	17°	15°—16°
Juni, Anfang	—	—	27°	20°—22°
" Ende	+	—	20°	17°
Juli, Anfang	—	—	25°	20°
" Mitte	+	—	20°	17°

Ich begann mit den Versuchen im Monat November in einem geheizten Zimmer. Aber weder in diesem noch in dem folgenden Monate zeigte sich bei den Versuchspflanzen im Dunkeln irgend eine Veränderung, sei es ein Zuwachs oder ein Umschlagen der Blätter. Die Zimmertemperatur betrug in der Zeit durchschnittlich ungefähr 19°, die des Wassers 18°. Im Januar stieg die Zimmertemperatur auf durchschnittlich ungefähr 22°, die des Wassers auf 21°. Die dunkelstehenden *Ceratophyllum*sprosse konnten diese Wärme nicht gut vertragen, denn sie zerfielen in ihre einzelnen Internodien. An diesem Verfaulen gab ich der hohen Temperatur schuld³⁾ und setzte deshalb von Mitte Januar an meine Versuche in einem ungeheizten Zimmer fort, das nach Norden liegt. Da es ziemlich isoliert ist, und nur durch den Fußboden die Wärme des darunterliegenden, geheizten Zimmers eindringen kann, so blieb dort die Temperatur ziemlich konstant. Sie betrug in den Monaten Februar und März 16—17°, die des Wassers 15—16°. Auch in den zwei folgenden Monaten April und Mai war die Temperatur ungefähr dieselbe; denn während vom Innern des Hauses keine Heizungswärme mehr eindrang, kam von außen mehr Wärme herein. Die Temperatur blieb daher auch im April und Mai ziemlich konstant, weil fast immer trübes, regnerisches Wetter war. In diesen vier Monaten schlugen die Versuchspflanzen ihre Blätter ganz zurück, und ein sehr starkes Wachstum trat ein, es war das stärkste, das ich überhaupt beobachten konnte. Im Monat Juni war es so ungewöhnlich heiß, daß man durchschnittlich eine Temperatur von 27° verzeichnen konnte, und das Wasser war 20—22° warm. In dieser Zeit konnte ich bei *Ceratophyllum* weder Wachs-

¹⁾ Das + beziehungsweise — Zeichen bedeutet, daß das, was über der Rubrik angegeben ist, eintrat oder nicht.

²⁾ In den 3 ersten Monaten fanden die Versuche in einem anderen Raume statt, worauf ich noch zu sprechen komme.

³⁾ Auch Snell führt das Verfaulen der Wasserpflanzen auf die Wärme zurück. Snell, Karl, Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen. (Flora. 1908. S. 226.)

tum noch Blattbewegungen feststellen. Erst in der 2. Hälfte des Monats, als es kühler geworden war, so daß es im Zimmer nur noch durchschnittlich 20° und im Wasser 17° waren, zeigte sich bei den Sprossen wieder reger Zuwachs, aber ein Umschlagen der Blätter trat nicht ein. Anfangs Juli wurde es wieder wärmer, die Zimmertemperatur betrug täglich im Durchschnitt 25° , während das Wasser auf 20° erwärmt wurde. In diesen Tagen war wieder keinerlei Veränderung an den Dunkel-exemplaren zu beobachten. Mitte des Monats schlug das Wetter um, anstelle des klaren, heißen Sommerwetters trat für lange Zeit kühler Regen, so daß es im Zimmer nur 20° und im Wasser 17° warm war. Da zeigten auch die *Ceratophyllum*-Sprosse wieder starkes Wachstum, aber zum Zurückschlagen der Blätter kam es nicht.

Um den Einfluß der Temperatur auf die Dunkelerscheinungen genauer beobachten zu können, hatte ich gleichzeitig Versuchspflanzen vor einem Fenster im Freien stehen. Über ihr Verhalten in den verschiedenen Monaten gibt folgende Tabelle Aufschluß.

Tabelle X.

Monat	Längen- zuwachs	Umschlagen	Temperatur	
			Zimmer	Wasser
November	—	—	10°	5° — 0°
Dezember	—	—	5°	eingefroren
Januar	—	—	5°	"
Februar	—	—	8°	5°
März	—	—	12°	8°
April	—	—	20°	20°
Mai, Anfang	—	—	22°	20°
" Ende	+	— ¹⁾	18°	16°
Juni, Anfang	—	—	28°	26°

In den Monaten November, Dezember, Januar, Februar und März war gar keine Veränderung an den Dunkelsprossen zu verzeichnen, denn die Wassertemperatur betrug im November und Februar durchschnittlich 5° , im Dezember und Januar war sie unter 0° , denn die Pflanzen waren eingefroren, und im März war es im Durchschnitt nur 8° warm. Im Monat April und im Anfang Mai war an den Versuchspflanzen im Dunkeln auch noch keinerlei Änderung zu beobachten. Die Temperatur betrug durchschnittlich 20 — 22° und im Wasser 20° . Ende Mai sank die Temperatur auf 18° im Durchschnitt und die des Wassers auf 16° . Da zeigte sich ein reges Wachstum der Sprosse; doch nur die untersten Blätter schlugen etwas um. Anfangs Juni wuchsen die Versuchspflanzen nicht mehr, und ein Zurückschlagen der Blätter war auch nicht zu bemerken. Gegen die Mitte des Monats verfaulten alle Sprosse, so daß die Versuche eingestellt werden mußten. Hierbei gab ich wiederum der großen Wärme schuld,

¹⁾ Die untersten Blätter verfaulten etwas.

denn wir hatten im Durchschnitt im Freien 28° und im Wasser 26° zu verzeichnen.

Aus diesen Beobachtungen vor dem Fenster geht hervor, daß es Temperaturen gibt, die für die Dunklerscheinungen von *Ceratophyllum* zu hoch oder zu tief sind, denn sowohl im kalten Winter als auch in den warmen Monaten traten keine Veränderungen der Sprosse ein.

Um zu sehen, ob bei niedriger Temperatur auch bei längerer Dauer des Versuches keine Reaktion im Dunkeln eintritt, stellte ich verschiedene Exemplare in einen Eisschrank. Es zeigte sich keinerlei Veränderung, weder ein Wachstum noch ein Umschlagen der Blätter. Die Pflanzen konnten die Kälte nicht sehr lange ertragen, nach einiger Zeit zerfielen sie in ihre einzelnen Glieder. Daß dabei der Grund für das Ausbleiben der Dunklerscheinungen nicht etwa in einem besonderen Entwicklungszustand der Pflanzen zu suchen ist, der von der Zeit hervorgerufen wurde, beweist ein Kontrollversuch, der auf dem Eisschrank stattfand. Diese Dunkelpflanze wuchs in 3 Tagen von 9,3 auf 11,8 cm, d. h. sie erfuhr einen Zuwachs von 2,5 cm, und nach 2 Tagen waren sämtliche Blätter zurückgeschlagen.

Zur genaueren Beobachtung der Pflanzen in den höheren Temperaturen, brachte ich verdunkelte *Ceratophyllum*-Sprosse in ein besonders stark geheiztes Zimmer, dessen Wärme ziemlich gleichmäßig blieb. Während der Monate November und Dezember betrug die Temperatur dort durchschnittlich 29° . Es war in dieser Zeit an den Versuchsexemplaren keine Veränderung zu bemerken. In den Monaten Januar, Februar und März war es dort nur 20° warm; während dieser Zeit wuchsen die Sprosse etwas, und auch die Blätter schlugen um. Aus diesem Verhalten ergibt sich folgende Tabelle.

Tabelle XI.

Monat	Längen- zuwachs	Umschlagen	Temperatur	
			Zimmer	Wasser
November	—	—	29°	
Dezember	—	—	29°	
Januar	+	—	20°	
Februar	+	+	20°	18°
März	+	+	20°	18°

Um das Verhalten bei noch höheren Temperaturen kennen zu lernen, brachte ich Sprosse von *Ceratophyllum* in einen Wärmeschrank, der auf 37° geheizt wurde. Die Pflanzen konnten diese Wärme nicht gut ertragen, sie fielen jedesmal nach 7—14 Tagen ganz auseinander, ohne daß zuvor eine Veränderung an ihnen eingetreten war.

Aus den oben besprochenen Versuchen über die zu den Dunklerscheinungen erforderliche Temperatur läßt sich folgende Gesamttabelle aufstellen.

Tabelle XII.

Wassertemperatur	Längenzuwachs	Umschlagen der Blätter
0°	—	— fallen auseinander
5°	—	— " "
8°	—	— " "
15°	+	+
16°	+	+
17°	+	+ (—) ¹⁾
18°	+	+ (—)
20°	—	—
22°	—	—
26°	—	— fallen auseinander
37°	—	— " "

Hieraus ist zu sehen, daß die Reaktionsfähigkeit nicht gleichzeitig mit der Temperatur steigt, und daß es für sie eine obere und untere Grenze gibt.

Tabelle XII zeigt, daß die Pflanzen bei 17° und 18° bald ihre Blätter umschlagen oder auch nicht. Im Monat November trat bei dieser Temperatur keine Veränderung ein, während im Februar lebhaftere Dunkelerscheinungen bei 17° hervorgerufen wurden. Bei diesem verschiedenen Verhalten in den einzelnen Monaten handelt es sich wahrscheinlich um einen besonderen Entwicklungszustand der Pflanzen; denn die Temperatur kann hier nicht von solcher Bedeutung sein, weil sie zu anderen Zeiten gerade günstig für diese Reaktion war. Nur in den 3 Monaten November, Dezember und Januar kommt diese andere Konstitution der Sprosse in Betracht, denn in allen anderen Monaten, in denen nach Tabelle 10 keine Dunkelerscheinungen beobachtet wurden, findet man sie auf Tabelle 9 angegeben. Daß die Temperatur nicht allein ausschlaggebend in dieser Zeit ist, läßt sich daraus erkennen, daß in anderen Monaten bei derselben Temperatur im Dunkeln Veränderungen an den Sprossen vor sich gehen. Es dürfte hier eine Art Winterruheperiode von *Ceratophyllum* in Betracht kommen. Aus diesem Umstand läßt sich auch erklären, warum die Sprosse, die ich im Winter im Freien fand, die doch unter der Eisdecke wenig Licht erhalten konnten, trotzdem ohne nachträgliche Streckung der Internodien waren und ihre Blätter nach der Spitze zu fest aneinandergeschlossen hatten. Dagegen waren im Sommer die an verschiedenen Stellen im Freien gesammelten *Ceratophyllum*-Sprosse stark gestreckt und ihre Blätter nach unten zurückgeschlagen.

Auf eine andere Tatsache möchte ich noch hinweisen, bei der sowohl die Temperatur, als auch die Konstitution der Pflanzen, die durch die Jahreszeiten bedingt ist, von Einfluß ist. Das Umschlagen der Blätter bei *Ceratophyllum* tritt nämlich in den verschiedenen Jahreszeiten verschieden schnell ein. Ende Januar

¹⁾ Das werde ich in Folgendem eingehend besprechen.

brauchte ein Dunkelsproß 7—8 Tage, bis alle seine Blätter ganz zurückgeschlagen waren. Ende Februar genügten 4 Tage, um dieselbe Bewegung auszuführen, und Mitte März wurden nur noch 3 Tage dazu gebraucht. Ende April schlugen die Sprosse schon in einem Tage ihre sämtlichen Blätter um, d. h. bis auf die un- ausgebildeten Blätter, die ja niemals mit zurückgeschlagen werden. Da die Temperatur ziemlich konstant blieb in diesen Monaten, was ich schon an anderer Stelle hervorhob, so spielt hierbei auch der Zustand, indem sich die Pflanze jeweils befindet, eine große Rolle. So ist es natürlich, daß die Pflanze im Januar am längsten Zeit braucht, um ihre Blätter im Dunkeln umzuschlagen, weil sie in dieser Zeit noch am wenigsten die Fähigkeit besitzt, auf die Dunkelheit zu reagieren. Im März dagegen, zur Frühlingszeit, wo die junge Pflanzenwelt bei uns auszutreiben beginnt, da befindet sich auch *Ceratophyllum* in lebhafterer Reaktionsfähigkeit, und die Blattbewegungen gehen rascher vor sich. Ende April braucht es zum Umschlagen der Blätter dann das Minimum an Zeit, nämlich 1 Tag.

Nachdem ich so das Verhalten von *Ceratophyllum* im Dunkelschrank längere Zeit beobachtet hatte, drängte sich mir die Frage auf, ob diese Erscheinungen etwa auch eintreten, wenn die Pflanzen nicht absolut dunkel stehen, deshalb brachte ich sie in verschiedene Lichtintensitäten. Um die Untersuchungen, die mir hierüber Aufschluß gaben, schildern zu können, muß ich erst die Versuchsanordnung genauer angeben.

In einem nach Norden gelegenen Zimmer war eine zu diesen Versuchen günstige Treppe vorhanden, die blind gegen die Decke führte, so daß von oben kein Licht eindringen konnte. Sie war 50 cm vom Fenster entfernt und jede Stufe hatte von der nächsten 25 cm Abstand. Vor diese Treppe und auf ihre einzelnen Stufen, es waren im ganzen 16, stellte ich je einige, möglichst gleichwertige *Ceratophyllum*sprosse, deren Blätter nach der Spitze zu fest aufeinander lagen. Ferner ist noch hinzuzufügen, daß die Treppe schräg bis zur Decke geht und das Fenster vom Fußboden nur bis ungefähr 1,50 m hoch reicht. Dadurch trifft das Licht nur bis zu dieser Höhe direkt auf die Versuchspflanzen auf, das ist etwa bis zur 6. Stufe der Treppe. Von da an nimmt das Licht nach den höheren Stufen zu rascher ab.

Über das Resultat dieser Versuche gibt Tabelle XIII Aufschluß.

Das Resultat des Versuches ist folgendes: Die Sprosse auf der ersten Stufe schlagen in 30 Tagen überhaupt nicht um, und die Blätter bleiben gerade so dicht zusammengeschlossen wie zu Anfang. Auf der 2. Stufe treten die Blätter auseinander, auf der 3. Stufe noch mehr und auf der 4. Stufe stehen sie beinahe wagrecht vom Stengel ab, während sie auf der 5. Stufe bis zu einer wagrechten Stellung gelangen. Auf der Stufe 6, die 2 m vom Fenster entfernt ist, sieht man zuerst ein deutliches Umschlagen der Blätter nach 30 Tagen, doch sind sie dem Stengel noch nicht parallel gerichtet. Dies erfolgt erst auf der 7. Stufe und zwar

nach 30 Tagen. Auf jeder der folgenden Stufen findet das gänzliche Zurückschlagen der Blätter in kürzerer Zeit statt. So braucht die Pflanze auf Stufe 8 nur 7 Tage, bis sie anfängt die Blätter umzuschlagen, und in 20 Tagen sind sie ganz zurückgeschlagen. Auf Stufe 9 dauert es nur noch 6 bez. 14 Tage, auf Stufe 10 5 bez. 10 Tage, auf Stufe 11 3 bez. 6 Tage, auf Stufe 12 1 bez. 2 Tage und auf Stufe 13 sind in einem Tage die Blätter schon ganz umgeschlagen, ebenso auf der 14. und 15. Stufe. So läßt sich

Tabelle XIII.

Stufe	Entfern. v. Fenster	Länge zu Anfang	Länge zu Ende	Gesamt- zuwachs	Zuwachs täglich	Verhalten der Blätter
1.	75 cm	7,3 cm	8,1 cm	0,8 cm	0,027 cm	Nach 30 Tag. Bl. geschl.
2.	100 "	6,0 "	8,0 "	2,0 "	0,066 "	" 16 " " offen
3.	125 "	7,2 "	10,3 "	3,1 "	0,103 "	" 10 " " offener
4.	150 "	7,2 "	11,5 "	4,3 "	0,143 "	" 10 " " b.wag.
5.	175 "	7,1 "	12,3 "	5,2 "	0,173 "	" 16 " " wagr.
6.	200 "	7,4 "	13,5 "	6,1 "	0,203 "	¹⁾ " 30 " " e.umg.
7.	225 "	6,6 "	14,0 "	7,4 "	0,236 "	" 9 " " " "
						nach 30 Tagen ganz
8.	250 "	5,3 "	14,0 "	8,7 "	0,290 "	Nach 7 Tag. Bl. e. umg. nach 20 Tagen ganz
9.	300 "	10,3 "	21,8 "	11,5 "	0,383 "	Nach 6 Tag. Bl. e. umg. nach 14 Tagen ganz
10.	300 "	8,9 "	23,0 "	14,1 "	0,470 "	Nach 5 Tag. Bl. e. umg. nach 10 Tagen ganz
11.	325 "	11,0 "	30,3 "	19,3 "	0,642 "	Nach 3 Tag. Bl. e. umg. nach 6 Tagen ganz
12.	350 "	5,5 "	25,9 "	20,4 "	0,678 "	Nach 1 Tag. Bl. e. umg. nach 2 Tagen ganz
13.	375 "	5,3 "	30,3 "	25,0 "	0,833 "	Nach 1 Tag. Bl. g. umg.
14.	400 "	4,5 "	32,8 "	28,3 "	0,943 "	" 1 " " " "
15.	425 "	4,3 "	41,2 "	36,9 "	1,228 "	" 1 " " " "

wohl sagen, daß die Zeit, die zum Umschlagen der Blätter nötig ist, umgekehrt proportional der Entfernung vom Fenster ist oder proportional der Lichtmenge, die der Pflanze zu Gebote steht. Bei dem Wachstum der Sprosse ist das Verhalten ein anderes. Aus dieser Tabelle ist ebenfalls deutlich zu sehen, daß die Streckung der Internodien zunimmt, je dunkler die Pflanzen stehen, und zwar ist sie umgekehrt proportional der Lichtmenge. Denn während auf Stufe 1 ein Gesamtwuchs von 0,8 cm an erfolgte, wurde er auf jeder der folgenden Stufen größer, bis er auf Stufe 15 36,9 cm erreichte, das ist ein täglicher Zuwachs von 1,228 cm.

¹⁾ Bei dieser Versuchsreihe schlugen die Pflanzen erst nach 30 Tagen ihre Blätter etwas um, während ich es bei anderen Exemplaren schon nach 7—10 Tagen auf dieser Stufe beobachtete. Denn das Verhalten hängt sehr vom Wetter ab, d. h. es ist stark davon beeinflusst, ob der Himmel trüb oder klar ist. Dadurch werden auch auf den folgenden Stufen bei den einzelnen Versuchsreihen Abweichungen hervorgerufen in Bezug auf die Anzahl der Tage, die zum Umschlagen nötig sind.

Um zu sehen, ob die Pflanzen von den untersten Stufen überhaupt noch für Dunkelheit reaktionsfähig sind, wurden sie nach den 30 Tagen in den Dunkelschrank gebracht, sie verhielten sich wie es folgende Tabelle angibt.

Tabelle XIV.

Stufe	Hell	Verhalten der Blätter	Dunkel	Verhalten der Blätter	Länge zu Anfang	Länge zu Ende	Gesamtzuwachs
1.	30 Tag.	Bl. ganz geschl.	6 Tage	alle Bl. umg.	8,1 cm	9,0 cm	0,9 cm
2.	30 "	" offen	6 "	" " ganz umgeschl.	8,0 "	13,0 "	5,0 "

Auch hier kann wiederum von einer Verminderung der Reaktionsfähigkeit nicht die Rede sein, denn der Sproß, der in 30 Tagen am Licht nur 2 cm gewachsen ist, hat sich im Dunkeln in 6 Tagen um 5,0 cm gestreckt und hat in der Zeit seine Blätter ganz umgeschlagen.

Alle Versuche, die ich auf dieser Treppe anstellte, ergaben dasselbe Resultat, und ferner war denjenigen von ihnen, die ich im Monat April—Mai stehen hatte, gemeinsam, daß auf Stufe 6 das erste Zurückschlagen der Blätter stattfand. Daraus zog ich den Schluß, daß die Beleuchtungsverhältnisse auf der 6. Stufe gerade derart waren, daß ein Umschlagen möglich war. Die Lichtmenge, die den Pflanzen auf dieser Stufe zu Gebote stand, war der Schwellenwert der Reaktion. Nun handelte es sich darum, die Lichtintensität dieser Schwelle durch Messung festzustellen; die Methode dazu hat uns Wiesner¹⁾ und Figdor²⁾ angegeben. Wie diese benutzte ich photographisches Papier, indem ich den von Bunsen und Roscoe³⁾ ermittelten, innerhalb sehr weiter Grenzen geltenden Satz ins Auge faßte, daß gleichen Färbungen von photographischem Papier gleiche Produkte aus Lichtintensitäten und Zeiten entsprechen.

Bevor ich die Versuche selbst schildere, muß ich bemerken, daß es mir nicht möglich war, ein absolutes Maß für die Lichtintensität anzugeben, die gerade nötig war, das Umschlagen der Blätter hervorzurufen. Ich konnte es nur zu einer relativen Bestimmung der Lichtmenge bringen.

An einem Tage, an dem ungefähr gleichmäßige Beleuchtung den ganzen Tag über herrschte⁴⁾, und an dem noch die Versuche

¹⁾ Wiesner, J., Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien. Naturw.-math. Klasse. Abt. I. Bd. 102. 1893.)

Wiesner J., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

²⁾ Figdor, Wilh., Heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. (Sitzber. der Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Naturw.-math. Klasse. Bd. 102. 1893.)

³⁾ Bunsen und Roscoe, Photochemische Untersuchungen. (Poggendorfs Ann. d. Physik u. Chemie. Bd. 117. 1862. S. 529.)

⁴⁾ Ich muß hinzufügen, daß die Treppenversuche während ihrer ganzen Dauer von gleichmäßigen Beleuchtungsverhältnissen begünstigt waren; denn es war immer dasselbe trübe Wetter, da der Himmel dauernd bewölkt war.

auf der Treppe anstanden, brauchte ich Streifen photographischen Papiers¹⁾ auf Stufe 6. Nach 7 Stunden erreichte das Papier dieselbe Schwärzung, die es bei 15 cm seitlichem Abstand vom Mittelpunkte einer 32 kerzigen Osramglühbirne nach $9\frac{1}{4}$ Stunden annahm. Die Lichtstärke hat auf der 6. Stufe recht abgenommen, denn ein Streifen photographischen Papiers am geschlossenen

Tabelle XV.

Stufe		3. VI. 1915	9. VI. 1915
1.	Stengel	hellgrün	hellgrün
	Blätter	dunkelgrün. 10 Stück 6—9 cm lang, 5—6 cm breit	dunkelgrün. 12 Stück 7—9 cm lang, 5—7 cm breit
5.	Stengel	heller grün	heller grün
	Blätter	Nerven heller. 9 Stück 4—6 cm lang, 3—3,5 cm breit	Nerven heller. 11 Stück 5—6 cm lang; 3—3,5 cm breit
6.	Stengel	weiß-grün	weiß-grün
	Blätter	hellgrün. 8 Stück 3—4 cm lang, 3—3,5 cm breit	hellgrün. 9 Stück 4—4,5 cm lang, 3—3,5 cm breit
11.	Stengel	weiß	weiß
	Blätter	ganz hellgrün. 5 Stück 3—5 cm lang, 2—3 cm breit	ganz hellgrün. 6 Stück 3,5—5 cm lang, 2—3 cm breit
16.	Stengel	weiß	weiß
	Blätter	gelblich-hellgrün. 4 Stück 2,5—3,5 cm lg., 2—2,5 cm breit	gelblich-hellgrün. 5 Stück 2,5—4 cm lang, 2—2,5 cm breit

Nordfenster desselben Raumes brauchte nur $1\frac{1}{2}$ Stunde, um dieselbe Schwärze zu erlangen wie auf Stufe 6 in 7 Stunden.

Ich möchte noch darauf hinweisen, daß, während im Frühjahr auf der 6. Stufe das erste Umschlagen der Blätter erfolgte, es im Sommer erst auf höheren Stufen beobachtet werden kann. Das ist natürlich, denn die Intensität des Lichtes ist im Sommer größer, und infolgedessen muß die Entfernung vom Fenster auch größer werden, damit die Pflanze ihre Blätter umschlägt; nur dann kann die Lichtmenge dieselbe bleiben. Ich habe das Zurück-

¹⁾ Auf Anraten des Herrn Prof. Seddig, dem ich an dieser Stelle für freundlich erteilten Rat danke, nahm ich zu allen diesen Versuchen weißes Celloidinpapier von Kurz.

schlagen der Blätter in verschiedenen Zeiten beobachtet, habe die entsprechenden Versuche mit photographischem Papier angestellt und habe herausgefunden, daß die Lichtintensitäten annähernd dieselben bleiben, bei denen die Sprosse ihre Blätter umschlagen. Findet das nach einiger Zeit z. B. auf Stufe 7 anstatt auf der sechsten statt, so zeigt es sich, daß in diesen Tagen ein Stück lichtempfindliches Papier auf der 7. Stufe ebenso viel Zeit zur Schwärzung benötigt als vorher auf Stufe 6. Da sich mehreremal ergab, daß die Pflanzen eine ganz bestimmte Lichtmenge erfordern, um gerade ihre Blätter umzuschlagen, so halte ich es für berechtigt, von einem „Schwellenwert“ der Lichtintensität in bezug auf diese Erscheinung zu reden. Das wesentlich Neue, das die



Fig. 18. *Vicia faba* auf Stufe 1 und 5 nach 14 Tagen.

ganzen Treppenversuche angeben, ist, daß die Dunkelerscheinungen von *Ceratophyllum* keine absolute Dunkelheit erfordern, sondern auch schon bei stark verminderter Lichtintensität auftreten.

Um noch eine Kontrolle und einen Vergleich mit einer physiologischen, von der Lichtmenge abhängigen Erscheinung zu haben, bestellte ich jede Stufe der Treppe mit Keimlingen von *Vicia faba*. Aus dem Verhalten der Keimlinge sieht man deutlich, daß das Licht auf den verschiedenen Stufen gleichmäßig abnimmt, wie es Tabelle XV angibt. Ich glaube, daß es genügt, wenn ich die Maße für einige Versuchspflanzen auf einigen verschiedenen Stufen herausgreife und auch hierbei wiederum eine nur beschränkte Anzahl von Tagen auswähle.

Je dunkler also die einzelnen Keimpflanzen standen, um so mehr wuchs ihr Stengel; gleichzeitig änderte er seine Farbe, je nach der Lichtmenge, die ihm zu Gebote stand. So blieb der Stengel der auf der 1. Stufe stehenden Pflanze während der Dauer des Versuches hellgrün, auf Stufe 5 wurde er heller grün, auf der 6. Stufe weißlichgrün und von Stufe 11 an weiß. Die Pflanzen boten von Stufe 5 an, also fast in den gleichen Beleuchtungsverhältnissen, in denen *Ceratophyllum* seine Blätter umschlägt, das typische Bild des Etiolements. Die verschiedenartige Entwicklung dieser Pflanzen auf den verschiedenen Stufen zeigt Fig. 18, die junge Pflanzen von *Vicia faba* auf Stufe 1 und 5 darstellt. Der Stengel vergeilte nicht nur allmählich, sondern die Entwicklung der Blätter nahm auch immer mehr ab. Auf Stufe 1 wurden 12 Blätter angelegt, auf Stufe 5 nur 11, auf Stufe 6 nur 9, auf Stufe 11 nur 6 und auf Stufe 16 nur 5 Stück. Außerdem waren sie auch verschieden ausgebildet. Während die auf der 1. Stufe dunkelgrün blieben und eine Länge von 6—9 cm und eine Breite von 5—6 cm erreicht hatten, so daß man fast von gleicher Ausdehnung in Länge und Breite sprechen konnte, zeigten die höheren Stufen eine deutliche Reduktion des Wachstums in die Breite, was ja für Etiolementserscheinungen charakteristisch ist. Auf der letzten Stufe dagegen waren die Blätter beinahe doppelt so lang als breit geworden. Auch während der Versuchsdauer streckten sich nur die Blätter auf den untersten Stufen in die Breite, die anderen überhaupt nicht, während sie alle in die Länge wuchsen. Über ihre Färbung ist noch etwas hinzuzufügen. Auf der 1. Stufe blieben sie dunkelgrün, auf der 5. Stufe waren die Nerven heller grün, das übrige Blatt dagegen dunkelgrün, auf der 6. Stufe waren die ganzen Blätter hellgrün, auf der 11. Stufe noch heller grün und auf der 16. Stufe gelblich-hellgrün.

Die ganzen Versuche zeigten, daß *Vicia faba* wie auch die anderen Landpflanzen auf die verminderte Lichtintensität mit zunehmenden Etiolementserscheinungen reagieren, die bei *Ceratophyllum* Strecken der Internodien und Umschlagen der Blätter hervorruft.

Da die Versuche auf dieser Treppe ergaben, daß nicht absolute Dunkelheit, sondern nur eine bestimmte Lichtverminderung nötig ist, um die Dunkelerscheinungen an *Ceratophyllum* hervorzurufen, so vermutete ich, daß vielleicht auch schon eine teilweise Verdunklung der einzelnen Sprosse dieselben Vorgänge bewirken könnten. Inwiefern sich meine Annahme bestätigte, werde ich im Folgenden darlegen.

An einem Südfenster stellte ich einen viereckigen Kasten auf, der nur auf eine bestimmte Stelle Licht fallen läßt, wie er zu heliotropischen Untersuchungen gebraucht wird. Dieser Kasten war aus schwarzer Pappe, an deren einer Seite ein rechteckiger Spalt von 3×5 cm angebracht war. Diesen richtete ich nach dem Fenster zu, so daß nur durch diese kleine Öffnung Licht in den Kasten dringen konnte. Da hinein brachte ich einen Sproß von *Ceratophyllum*, der 5,9 cm lang war und dessen Blätter dicht an-

einander gepreßt waren. Ich stellte ihn so auf, daß nur seine Spitze vom einfallenden Licht getroffen wurde, und daß er 30 cm vom Fenster entfernt war. Ich erhielt recht interessante Ergebnisse, wie sie von Tabelle 16 angegeben werden.

Tabelle XVI.

Datum	Sproßlänge	Verhalten der Blätter
27. IV.	5,9 cm	Blätter fest aufeinander geschlossen.
28. IV.	6,0 „	alle „ wagrecht
29. IV.	6,0 „	vordere „ nach oben, hintere Bl. nach unten umgeschl.
30. IV.	6,4 „	„ „ „ „ 2 „ „ „ „ „ „ 2 unterste Bl. ganz umgeschl.
1. V.	6,6 „	„ „ „ „ „ „ „ „ „ „
2. V.	7,4 „	„ „ „ „ „ „ „ „ „ „
3. V.	8,8 „	„ „ „ „ „ „ „ „ „ „
4. V.	10,3 „	„ „ „ „ „ „ „ „ „ „
5. V.	11,5 „	„ „ „ „ „ „ „ „ „ „

Die Pflanze ist in 8 Tagen beinahe doppelt so lang geworden. Nach einem Tage kamen ihre Blätter alle wagrecht zu stehen, am nächsten Tage gingen die vorderen Blätter nach oben zurück, während sich die hinteren Blätter nach unten umschlagen. Nach einem weiteren Tage schlugen sich die 2 untersten Blätter hinten ganz zurück, und so blieben sie dann einige Zeit unverändert. Also auf der Vorderseite des Sprosses behielten die Blätter ihre Hellstellung bei, weil durch den kleinen Spalt noch viel Licht eindringen konnte, besonders bei hellem Sommerwetter, wie es gerade damals war. Auf der Rückseite des Sprosses dagegen treten die Blätter in Dunkelstellung, weil sie da nur einer sehr geringen Beleuchtung ausgesetzt sind. Etwas anders verhielt sich ein größeres Exemplar, das schon anfangs über die Spalthöhe des Kastens hinausreichte. Es war ein 10,9 cm langer Sproß, dessen Blätter auch dicht aufeinander lagen. Sein Verhalten zeigt folgende Tabelle.

Tabelle XVII.

Datum	Sproßlänge	Verhalten der Blätter
8. IV.	10,9 cm	Blätter fest aufeinander geschlossen
9. IV.	14,0 „	unterste „ umgeschlagen
10. IV.	17,1 „	3 „ „ ganz „ 3 folgende etwas
11. IV.	18,8 „	alle „ „ „

Dieser Sproß wurde bei trübem Wetter beobachtet; er wuchs stark, so daß er in 3 Tagen einen Zuwachs von 7,9 cm erfahren hatte. Schon nach einem Tage schlugen seine untersten Blätter um, am nächsten Tage waren die 3 untersten ganz zurückgeschlagen und die 3 folgenden etwas, und nach 3 Tagen waren alle Blätter vollständig nach unten gebogen.

Für das Verhalten von *Ceratophyllum* in diesem Kasten läßt sich kein bestimmtes Schema angeben, denn es ist verschieden. Es hängt ab 1.) von der Größe der Pflanze, denn in der Höhe des Spaltes wird sie stärker beleuchtet als darunter oder darüber, 2.) von der Lichtintensität im allgemeinen, die je nach dem Wetter verschieden ist.

Dieselben Versuche führte ich auch in einem viereckigen, schwarzen Blechkasten aus, der in der einen Wand, die ganz herauszuschieben war, eine runde Öffnung von 2,5 cm Durchmesser hatte. Diesen Kasten stellte ich wiederum so, daß das Loch nach dem Fenster zu kam, und beschickte ihn mit *Ceratophyllum*-Sprossen, die ungefähr 30 cm Abstand vom Fenster hatten. Das Licht, das eindringen konnte, war so gering, daß die Pflanzen ihre Blätter alle ganz zurückschlügen und auch ein beträchtliches Stück wachsen konnten. Später richtete ich die Versuche so ein, daß ich die vordere Wand aus dem Kasten herausschob, so daß durch eine quadratische Fläche von 22 cm Seitenlänge Licht einfallen konnte, während die Sprosse in derselben Entfernung vom Fenster blieben. Die neuen Pflanzen, die nun in den Kasten gebracht wurden, konnten ihre Blätter nicht mehr umschlagen, weil sie zu stark beleuchtet wurden. In 4 Tagen hatten sie nur einen Zuwachs von 1,7 cm, und die Blätter kamen nur beinahe wagrecht gegen den Stengel zu stehen.

Ungefähr dasselbe ergaben auch Versuche, bei denen in die Gläser mit den Versuchspflanzen nur von oben Licht einfallen konnte, da sie seitlich ganz von einer schwarzen Papphülle umgeben waren. Bei einem derartigen Versuche, bei dem die Gefäße an einem Südfenster standen, blieben die Sprosse vom 2.—15. Juni stehen. Die Beleuchtung von oben wirkte nur wie eine sehr geringe Verminderung der Lichtintensität, denn die Pflanzen hatten sich in den 13 Tagen nur um 3 cm gestreckt, und die Blätter änderten ihre Lage nur ganz wenig, indem sich die einzelnen Blattkreise nicht mehr so dicht aneinander schlossen. Dasselbe Ergebnis hatten Versuche, bei denen die Sprosse nur von unten beleuchtet wurden. Die Gläser waren oben und an den Seiten mit schwarzer Pappe umhüllt, standen auf einem Dreifuß, ein darunter liegender Spiegel ließ das Licht von unten einfallen. Sprosse von 6,1 cm Länge wurden vom 17.—26. Juni so aufgestellt, und sie erfuhren in den 9 Tagen nur einen Zuwachs von 1,4 cm. Die Blätter änderten ihre Stellung kaum, sie kamen nur etwas flacher zu stehen. Nur bei einer Versuchspflanze war zu beobachten, daß ein neuer Seitenzweig stärker wuchs und seine kleinen Blättchen nach unten umschlug. Diese Erscheinung ist dadurch zu erklären, daß im allgemeinen die jungen Seitenzweige, wenn sie stark gewachsen sind, stärker empfindlich sind für den Reiz, den Lichtverminderung auf sie ausübt. So fand ich z. B., daß auf Stufe 5, wo noch gar kein Zurückschlagen der Blätter des Hauptsprosses zu bemerken war, einigemal die Blättchen des stark gestreckten Seitenzweiges schon etwas umgeschlagen waren, während die Blätter der alten Pflanze nur wagrecht vom Stengel abstanden.

Aus den oben geschilderten Versuchen lassen sich folgende Resultate zusammenfassen: Über das Verhalten im sogenannten heliotropischen Kasten kann nichts Allgemeines gefolgert werden, da die Pflanze ihre Blätter darin umschlagen kann oder auch nicht, wie das gerade durch ihre Größe oder durch die Beleuchtungsverhältnisse bedingt wird. In dem geschlossenen Blechkasten schlagen die Blätter bei der von mir angenommenen Entfernung vom Fenster alle zurück, während von einem Umschlagen garnicht die Rede sein kann, wenn die vordere Wand entfernt wird. Werden alle Seiten eines Gefäßes von dunkler Pappe umhüllt, so daß nur von einer Richtung, entweder von oben oder von unten, Licht zu den darin befindlichen Sprossen gelangen kann, so verhalten sie sich genau so, wie wenn sie sonst im Hellen stehen.

Den Einfluß der verschiedenen Lichtintensitäten auf *Ceratophyllum* habe ich festgestellt, und ich versuchte nun nachzuweisen, ob die Lichtqualitäten diese Pflanze auch beeinflussen, d. h. ob verschiedenfarbiges Licht verschieden wirkt. Ich benutzte zu meinen Untersuchungen doppelwandige Glasglocken von 25 cm Höhe. Die eine war mit Kupferoxydamoniak, die andere mit doppelchromsaurem Kali gefüllt. Zur Kontrolle der Versuche bediente ich mich noch einer dritten mit Wasser gefüllten Glasglocke. Diese Glocken wurden an einem Südfenster aufgestellt und mit aufrechten *Ceratophyllum*-Sprossen beschickt.

Das verschiedene Verhalten der Pflanzen in dem verschiedenfarbigen Licht zeigt am übersichtlichsten eine kleine Tabelle wie die folgende.

Tabelle XVIII.

Datum	Weiß		Blau	
	Sproßlänge	Verhalten der Blätter	Sproßlänge	Verhalten der Blätter
1. VI. 15.	5,3 cm	Bl. n. ob. dicht aufeinan.	5,0 cm	Bl. n. ob. dicht aufeinan.
2. VI.	5,5 „	„ „ „ „ „	5,2 „	„ „ „ „ „
4. VI.	5,5 „	„ „ „ „ „	5,4 „	„ „ „ „ „
7. VI.	5,5 „	„ „ „ „ „	5,5 „	„ „ „ „ „
8. VI.	5,5 „	„ „ „ „ „	5,5 „	„ „ „ „ „
12. VI.	5,5 „	„ „ „ „ „	5,7 „	„ „ „ „ „
0,2 cm		Gesamtzuw. tgl. 0,018 cm	0,7 cm	Gesamtzuw. tgl. 0,068 cm

Datum	Gelb	
	Sproßlänge	Verhalten der Blätter
1. VI. 15.	7,2 cm	Blätter nach oben dicht aufeinander
2. VI.	7,4 „	„ weiter auseinander
4. VI.	8,6 „	„ „ „
7. VI.	9,5 „	„ „ „
8. VI.	9,6 „	„ „ „
12. VI.	14,5 „	„ „ „
7,3 cm		Gesamtzuwachs tgl. 0,663 cm.

Aus dieser Tabelle ist zu ersehen, daß zwischen dem Verhalten im blauen und gelben Licht ein großer Unterschied besteht, daß er aber zwischen dem weißen und blauen Licht nur recht gering ist. Das ist auch nicht anders zu erwarten, denn es ist bekannt, daß die Wirkung des blauen Lichtes auf das Pflanzenwachstum sehr ähnlich der des gewöhnlichen Tageslichts ist. Unter der blauen Glocke war der Sproß in 11 Tagen 0,7 cm gewachsen, also durchschnittlich täglich 0,068 cm, während der Sproß im gelben Licht in derselben Zeit einen Zuwachs von 7,3 cm erfahren hatte, das ist im Durchschnitt täglich 0,663 cm. Im blauen Lichte blieben die Blätter wie zu Anfang dicht aufeinander liegen, gerade so wie auch unter der weißen Glocke. Im gelben Lichte dagegen rückten die Blattkreise auseinander durch das Wachstum des Stengels, so daß die Blätter nach einem Tage schon mehr auseinander wichen. Während die Landpflanzen im gelben Lichte etiolieren, tritt bei *Ceratophyllum* die analoge Erscheinung ein, es streckt sich stark. Aber zum Umschlagen der Blätter ist es bei allen diesen Versuchen nicht gekommen, da sie im Monat Juni stattfanden, in dem ja *Ceratophyllum* auch sonst keine Blattbewegungen ausführte, wie ich es S. 29—30 angegeben habe. Es war mir leider nicht möglich, diese Versuche im Winter anzustellen; dabei würde man vielleicht finden; daß die Sprosse im gelben Licht ihre Blätter umschlagen, da dies ja eine ähnliche Wirkung wie die Dunkelheit auf Landpflanzen hat. Aber auch für *Ceratophyllum* ist diese Folgerung erlaubt, denn aus den bisher ausgeführten Versuchen geht hervor, daß die Strahlen von verschiedener Wellenlänge auch bei dieser Pflanze verschiedene Wirksamkeit haben.

Um einigermaßen über das Verhältnis der Lichtintensitäten in den verschiedenfarbigen Glocken orientiert zu sein, nahm ich auch hier Versuche mit photographischem Papier zu Hilfe. Am 9. Juni erhielt ein Streifen dieses Papiere nach 40 Min. Belichtung in der blauen Glocke dieselbe Schwärzung wie nach 20 Min. unter der weißen Glocke. Unter der gelben Glocke trat dieselbe Schwärzung wie unter der weißen erst nach 6 Std. 25 Min. ein.

Es bleibt nur noch übrig festzustellen, in wieweit das Medium in dem sich die Pflanzen befinden, auf die Dunkelreaktion von *Ceratophyllum* einen Einfluß ausübt. Alle Versuche, die ich in den vorangegangenen Kapiteln geschildert habe, wurden in stehendem Leitungswasser ausgeführt, das nach 8—10 Tagen, je nach der Jahreszeit, gewechselt oder ergänzt wurde. Ich pflegte dies im allgemeinen nicht regelmäßig zu tun, sondern gewöhnlich, wenn die Sprosse ein Stück gewachsen waren und ihnen dadurch die Gläser zu klein wurden, brachte ich sie in größere, die ganz oder zum Teil mit frischem Leitungswasser gefüllt waren.

Bei einigen Versuchsexemplaren wechselte ich täglich das Wasser, doch zeigte sich bei ihnen keinerlei Unterschied gegenüber den Pflanzen, die tagelang im selben Wasser gestanden hatten. So hatte Mitte März ein Sproß von 5,2 cm Länge nach 3 Tagen im Dunkeln einen Zuwachs von 1,6 cm erreicht, während das Wasser täglich erneuert wurde; in dieser Zeit hatte er all seine

Blätter ganz zurückgeschlagen. Die Pflanze am Licht war dagegen in derselben Zeit nur um 0,2 cm gewachsen und hatte ihre Blattstellung nicht verändert; auch hierbei wechselte ich das Wasser jeden Tag.

Das Verhalten der Sprosse in fließendem Leitungswasser versuchte ich auch festzustellen. Im Monat Juli brachte ich Versuchspflanzen in der Dunkelkammer unter fließendes Wasser, doch konnte ich zu keinem Ergebnis gelangen, weil an allen Sprossen nach je 2—4 Tagen sämtliche Blätter abfielen, während sie nur ganz wenig wuchsen. Ob diese Erscheinung nur durch das Fließen des Wassers oder auch durch eine innere Konstitution der Pflanze im heißen Sommer eintrat, konnte ich nicht ergründen, da das jeweilige Kontrollexemplar in stehendem Wasser auch in derselben Zeit seine Blätter abwarf. Allerdings trat dabei ein Wachstum auf und auch ein Umschlagen der Blätter, wenn diese nicht schon vorher abgefallen waren.

Ferner ist noch zu untersuchen, in wiefern die Zusammensetzung des Wassers von Bedeutung für die Dunkelerscheinungen bei *Ceratophyllum* ist. Um dies beurteilen zu können, brachte ich Versuchspflanzen in destilliertes Wasser. Es ergab sich, daß die Sprosse darin gerade so auf die Dunkelheit reagierten wie in gewöhnlichem Leitungswasser; denn sie streckten sich und schlugen ihre Blätter zurück und zwar in derselben Zeit wie bei anderen Versuchen.

Es bleibt nun noch die Frage offen, ob die Dunkelreaktionen durch andere Zusammensetzungen des Wassers begünstigt oder gehemmt werden können. Ich denke hierbei zunächst an Lösungen von Metallsalzen, von denen Goebel¹⁾ angibt, daß sie in geringen Mengen „stimulierend“ wirken (so z. B. Aluminiumnitrat, -sulfat, Kobaltnitrat, -sulfat, Kupfersulfat u. s. w.) und in geringen Mengen eine charakteristische Reizwirkung ausüben können. Ich halte es für sehr interessant zu ergründen, ob Lösungen von diesen Salzen die Dunkelerscheinungen von *Ceratophyllum* beeinflussen, und ich werde mir vorbehalten, später Untersuchungen darüber anzustellen.

Noch einen anderen äußeren Faktor prüfte ich auf seinen Einfluß gegenüber dem Verhalten von *Ceratophyllum* im Dunkeln. Das war die Elektrizität, die neuerdings so vielfach auch bei botanischen Problemen angewandt wird. Ich brachte Versuchspflanzen in Wasser, durch das ich einen elektrischen Strom schickte, indem ich in dem Glasgefäß die Sprosse zwischen eine Zink- und eine Kupferplatte stellte, die durch einen Kupferdraht miteinander verbunden waren. Auch bei dieser Versuchsanordnung war dasselbe Verhalten wie bei gewöhnlichen Versuchen zu bemerken. Denn die Sprosse im Dunkelschrank wuchsen gerade so und schlugen in derselben Zeit wie sonst ihre Blätter zurück. Stellte man dieselben Sprosse nachher in gewöhnliches Leitungswasser ohne

¹⁾ Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908. S. 24.

elektrischen Strom, so traten auch wiederum die bekannten Dunkelerscheinungen ein; dies ist ein Zeichen dafür, daß die Pflanzen durch Elektrizität keinerlei Veränderung erfahren haben.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die bis jetzt untersuchte verschiedene Zusammensetzung des Wassers keinerlei Bedeutung für die Dunkelreaktion von *Ceratophyllum* hat. Außerdem konnte ich bis jetzt nachweisen, daß die Dunkelerscheinungen durch gewisse andere Umstände beeinflußt werden, nämlich durch die Temperatur, den Entwicklungszustand der Pflanzen, die Lichtintensität und die Lichtqualität.

III. Erklärung des Verhaltens von *Ceratophyllum*.

Außer diesen Einflüssen ist die jeweilige Lage der Pflanzen von großer Wichtigkeit für ihr Verhalten im Dunkeln, wie sich aus Versuchen ergeben hat, die angestellt wurden, um zu prüfen, ob auch geotropische Erscheinungen bei diesen Vorgängen mitwirken. Zur Orientierung wurden Versuche mit invers und horizontal aufgestellten Sprossen ausgeführt. Zunächst brachte ich Sprosse dieser Pflanze in eine inverse Stellung, wobei die Spitze unten, die Basis oben zu stehen kam¹⁾. Ich ordnete die Versuche folgendermaßen an: Bei 2 gleich großen *Ceratophyllum*-Sprossen, deren Blätter nach der Spitze zu fest aufeinander lagen, wurde an das obere Ende eine Glasperle²⁾, an das untere Ende ein Kork durch einen Faden befestigt. Das eine Glasgefäß wurde sodann an ein Nordfenster, das andere in den Dunkelschrank gestellt. Es zeigte sich nach einigen Tagen bei dem Lichtexemplar keine Veränderung, bei dem Dunkel Exemplar hoben sich dagegen die ältesten Blätter, bis sie beinahe wagrecht vom Stengel abstanden, während die mittleren und jüngsten Blätter in normaler Stellung blieben. Außerdem war ein Unterschied im Wachstum des Stengels zu bemerken. Die Pflanze am Licht war kaum etwas größer geworden, die im Dunkeln war aber um viele Zentimeter gewachsen. Das Wachstum eines solchen inversen Sprosses zeigt deutlich Tabelle XIX, bei der ich der Übersicht halber es nicht für nötig halte, alle Tagesmessungen anzugeben.

Die Pflanze hat einen großen Zuwachs erfahren, und zwar ist er 30,7 cm in 40 Tagen; aber sie ist doch nicht so stark gewachsen wie in der aufrechten Stellung. Denn sie ist täglich durchschnittlich 0,73 cm gewachsen, während ich bei aufrechten Sprossen einen täglichen Zuwachs bis zu 1,58 cm beobachten konnte. Das Hauptwachstum trat erst ein, nachdem die Pflanze schon längere Zeit dunkel gestanden hatte. Die älteren Blätter

¹⁾ Zu diesen wie auch zu den folgenden Versuchen wurden immer nebenher Kontrollversuche mit aufrecht stehenden Sprossen gemacht, damit eine gute Reaktionsfähigkeit des Materials und die sonstigen zum Umschlagen der Blätter nötigen äußeren Bedingungen erwiesen waren.

²⁾ Ich befestigte bei allen inversen Versuchen unten an die Pflanzen eine Glasperle, damit sie in den Glaszylindern nicht oben aufschwimmen oder gar das Ende aus dem Wasser strecken konnten. Auf manchen Abbildungen sind diese Perlen oder deren Fäden auch zu sehen.

haben ihre Stellung auch dreimal geändert, indem sie sich so einstellten, daß sie ungefähr einen rechten Winkel mit der Hauptachse bildeten, dann in ihre ursprüngliche Lage zurückkehrten, um dann von neuem wieder wagrecht vom Stengel abzustehen. Diese Stellungsänderung haben wir schon bei den aufrechten Dunkelsprossen beobachtet, allerdings handelte es sich dort um fast alle Blätter, nur die allerjüngsten waren nicht mit inbegriffen, hier bewegten sich dagegen nur die ältesten Blätter.

Vertauscht man bei diesen zwei Versuchspflanzen die Standorte, d. h. bringt man das Lichtexemplar in den Dunkelschrank und umgekehrt, so sieht man, daß bei dem Sproß am Fenster keine Veränderung eintritt, während bei der dunkelgestellten Pflanze sich allmählich die Blätter der ältesten Quirle heben, um sich dann genau so zu bewegen, wie ich es eben beschrieben habe. Es

Tabelle XIX.

Datum	Gesamtlänge	Verhalten der Blätter
24. III. 15.	9,8 cm	Blätter ganz geschlossen
25. III.	10,0 „	ältere „ wagrecht
26. III.	10,3 „	„ „ „
29. III.	10,6 „	„ „ wieder mehr geschlossen
31. III.	10,7 „	„ „ „ ganz „
19. IV.	19,5 „	„ „ beinahe wagrecht
23. IV.	28,5 „	„ „ „ „
24. IV.	29,6 „	„ „ wagrecht
26. IV.	30,5 „	„ „ „
28. IV.	32,0 „	„ „ „
1. V.	35,5 „	„ „ „
3. V.	38,5 „	„ „ „
5. V.	40,5 „	„ „ „

bleibt nur noch zu erwähnen übrig, daß der Sproß, der nun am Licht steht, sein Wachstum rasch einstellt, während der im Dunkeln zu wachsen beginnt. Bei diesen Versuchen mit invers gestellten Sprossen in der Dunkelheit kommen also die Blätter in der Hauptsache auch so zu stehen, daß ihre Spitzen nach unten, d. h. nach der Erde zu gerichtet sind; diese Richtung nehmen sie ja auch bei aufrechten Sprossen an.

Auch bei folgenden Versuchen ist dasselbe Verhalten wie bei den aufrechten Pflanzen zu beobachten. Ein inverser Sproß von 9 cm Länge wurde 12 Tage im Dunkeln gehalten, wobei er sich auf 12,2 cm streckte. Danach wurde er aufrecht gestellt, aber auch dabei noch im Dunkelschrank gelassen. Nach 2 Tagen war er 14,5 cm lang, und alle seine Blätter standen wagrecht vom Stengel ab. Nach weiteren 6 Tagen waren alle Blätter ganz umgeschlagen, und der Sproß war auf 21,0 cm herangewachsen. Das Wachstum war in der aufrechten Stellung größer, aber die Pflanze brauchte mehr Zeit, um ihre Blätter zurückzuschlagen, als wenn sie gleich aufrecht ins Dunkle gekommen wäre. Der entsprechende Versuch an einem aufrechten Dunkelsproß, der später invers ge-

stellt wurde, zeigte ein analoges Verhalten. Diese Versuche ergaben außer dem verschiedenen Wachstum keinen großen Unterschied zwischen dem Dunkel- und dem Lichtexemplar, stärker war der Gegensatz im Verhalten der Sprosse in wagrechter Lage.

Die Versuche wurden dadurch ermöglicht, daß ich an die Spitze und das Ende der Sprosse je eine schwere Glasperle und an die Mitte einen Kork befestigte, wodurch die Pflanzen gezwungen wurden, in der Mitte der breiten Standgefäße wagrecht zu schwimmen. Von zwei derartig aufgestellten Versuchspflanzen wurde die eine an ein Nordfenster, die andere in den Dunkelschrank gebracht. Bei der ersteren bildeten bald nach Beginn des Versuches die Blätter auf der oberen Seite des Sprosses einen viel kleineren Winkel mit der Hauptachse als die Blätter auf der unteren Seite. Mit der Zeit aber richteten sich die Blätter auf der oberen Seite

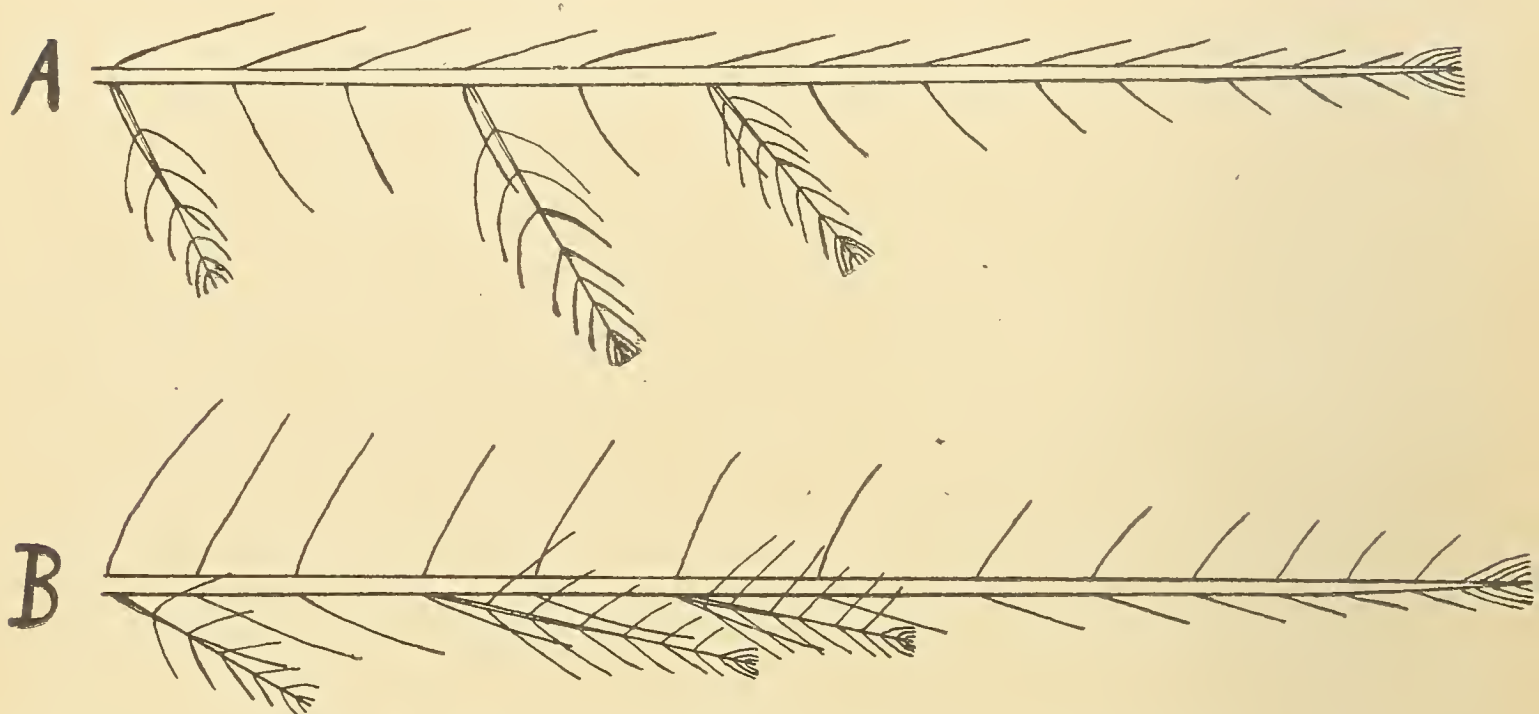


Fig. 19. Wagrechte *Ceratophyllum*-Sprosse am Licht.
A bald nach Beginn des Versuches, B nach 8 Tagen.

auf, und nach 8 Tagen hatten sie sich so weit erhoben, daß der Winkel, den sie mit der Achse bildeten, größer war als der, den die unteren Blätter gegen die Achse einnahmen. Das Verhalten des Sprosses bald nach Beginn des Versuches und nach 8 Tagen zeigt Figur 19.

Das Lichtexemplar war in den 8 Tagen um 0,2 cm gewachsen, nämlich von 6,7 auf 6,9 cm. Der Sproß im Dunkeln streckte sich in 11 Tagen um 6,6 cm. Anfangs standen seine Blätter in gleichen Winkeln zu beiden Seiten von der Hauptachse ab, und zwar war der Winkel ein recht kleiner, denn die Blätter lagen ziemlich fest an dem Stengel an. Schon nach einem Tage hatten sich die Blätter alle vom Stengel weg gehoben, so daß sie einen größeren Winkel mit der Achse bildeten, und nach einem weiteren Tage hatten sich die Blätter der unteren Seite noch mehr vom Stengel entfernt als die der oberen. Nach 4 Tagen sah der Sproß so aus, wie es Figur 20 angibt.

Die unteren Blätter bildeten einen rechten Winkel mit der Hauptachse und neigten die Spitzen etwas zurück, so daß man sie fast „etwas umgeschlagene“ Blätter nennen konnte. Außerdem war noch bemerkenswert, daß die Endknospe das Bestreben hatte, immer senkrecht nach unten zu wachsen. Bei allen Pflanzen, die zu diesen Versuchen dienten, stand die Spitze jeden Morgen nach unten, obwohl ich am Tage zuvor den Sproß so gestellt hatte, daß die Endknospe senkrecht nach oben zu stehen kam.

Nicht nur die Blätter allein ändern ihre Lage zur Hauptachse, sondern auch die Seitenzweige führen Bewegungen aus, wie ich es für die aufrechten Pflanzen schon dargelegt habe (S. 21—26). Bei den eben geschilderten Versuchen mit wagrechten Sprossen

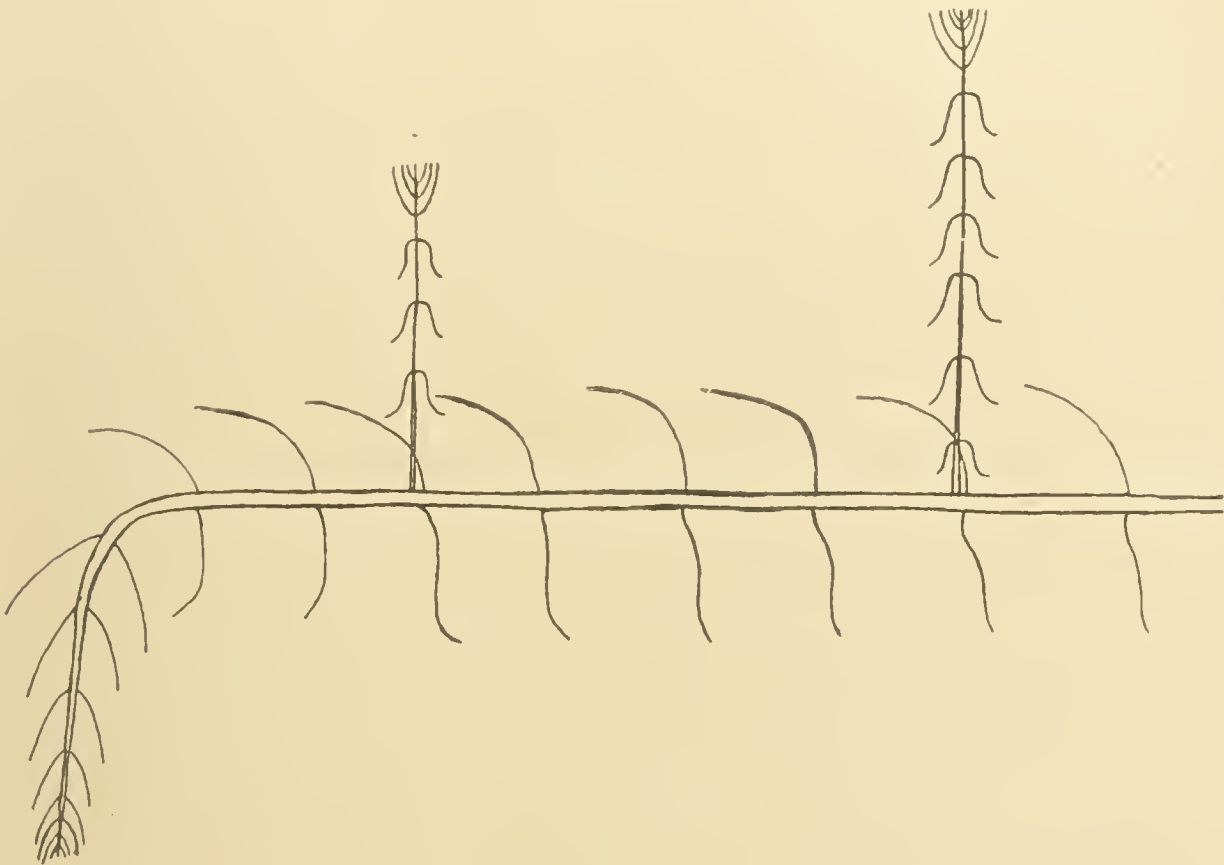


Fig. 20.¹⁾ Wagrechter Ceratophyllum-Sproß im Dunkeln nach 10 Tagen.

am Licht sieht man aus Figur 19, daß die 3 Seitenzweige, die anfangs schräg nach unten gerichtet waren, sich erhoben haben und dann fast parallel dem Stengel zu stehen kommen. In dieser Lage verharrten sie während der weiteren Versuchsdauer. Anders verhalten sich die Seitensprosse bei wagerechten Dunkel-exemplaren. Hier kann man beobachten, daß die Seitenzweige, die ursprünglich wie die am Licht schräg nach unten gerichtet waren und ungefähr einen Winkel von 60—70 Grad mit dem oberen Teil des Stengels bildeten, sich im Laufe des Versuches rasch (rascher als wie bei den am Licht stehenden Pflanzen) an den Stengel anlegen. Dann biegen sie sich noch weiter, bis sie

¹⁾ Auf Figur 20 sind die Seitenzweige der Einfachheit halber auf der Stengeloberseite angegeben. Die Abbildung gilt aber auch dann, wenn die Seitenszweige sich ursprünglich auf der Stengelunterseite befinden, denn sie biegen sich, bis sie senkrecht nach oben zu stehen kommen.

ein regelrechtes Knie mit der Hauptachse bilden und somit senkrecht nach oben gerichtet sind, was auf Abbildung 20 deutlich zu sehen ist. In dieser Lage bleibt der junge Seitensproß nun stehen und wächst sehr schnell in die Höhe, während seine Blätter sich nach unten zurückschlagen. So hat ein Sproß, der in 7 Tagen auf 10,0 cm heranwuchs und dann sein Wachstum einstellte, in 13 Tagen einen Seitensproß von 25,5 cm Länge senkrecht in die Höhe getrieben. Diese Aufrichtung ist wohl einem negativen Geotropismus zuzuschreiben, der diese Lage der Seitensprosse im Dunkeln bedingt. Warum dieser aber bei den belichteten Exemplaren nicht so stark zum Ausdruck kommt, ist schwer zu erklären, da von einem negativen Heliotropismus sonst keine Anzeichen vorhanden sind.

Bei invers stehenden Pflanzen verhalten sich die neuen Triebe etwas anders. Bei inversen Sprossen am Licht wachsen die Seitensprosse in derselben Lage wie bei aufrechten Pflanzen, sie stehen der Hauptachse gleichgerichtet, also in diesem Falle nach unten zu. Bei inversen Sprossen im Dunkeln wachsen die neuen Seitensprosse zuerst auch in derselben Richtung wie die Mutterpflanze. Bald aber biegen sie sich zu einer wagrechten Lage, um dann die Spitze nach oben zu strecken. So wachsen die Seitenzweige weiter, und zwar ziemlich rasch, in entgegengesetzter Richtung wie die alte Pflanze, und dabei schlagen sie ihre Blätter nach unten zurück. Dies zeigt Figur 21, die einen invers gestellten Sproß mit 3 jungen Seitensprossen darstellt. Auch hier scheint der negative Geotropismus zu veranlassen, daß die Seitenzweige in der Dunkelheit ihre Stellung ändern und senkrecht in die Höhe wachsen.

Bringt man eine solche Pflanze, deren neuer Seitensproß senkrecht in die Höhe gewachsen ist und seine Blätter umgeschlagen hat, ans Licht, so kann man nach einiger Zeit sehen, daß der Seitenzweig eine wagrechte Stellung einnimmt, und daß auch seine Blätter senkrecht vom Stengel abstehen. Allmählich sinkt er immer mehr und mehr hinunter, bis er ungefähr wieder parallel der Hauptachse und zwar wie diese mit der Spitze nach unten gerichtet ist. Auch die Blätter des jungen Sprosses bewegen sich dabei und stellen sich nach seiner Spitze zu ein. Ich führte auch noch einen weiteren ähnlichen Versuch aus: Eine invers aufgestellte Pflanze mit 2 Seitensprossen brachte ich in den Dunkelschrank. Hier blieb der Hauptsproß fast unverändert, die Seitenzweige streckten sich nach oben und schlugen ihre Blätter um. Dann stellte ich die Pflanze aufrecht und ließ sie weiter im Dunkeln. Es zeigte sich nach einigen Tagen, daß die Seitensprosse von 6 auf 8,5 cm herangewachsen waren und sich an der Basis so gebogen hatten, daß sie nun wieder nach oben in die Höhe standen, also parallel der Hauptachse gerichtet waren. So hatten die Seitenzweige eine Biegung von ungefähr 180° ausgeführt, und ihre Blätter waren dabei umgeschlagen geblieben. Aus diesem Verhalten der Seitensprosse ist wiederum zu schliessen, daß es

wahrscheinlich der negative Geotropismus ist, der die Seitenzweige beeinflußt.

Wenn ich nun die hier geschilderten Versuche und ihre Ergebnisse mit den früher von Möbius beschriebenen vergleiche, ergeben sich gewisse Unterschiede sowohl in den Resultaten als auch in den aus diesen gezogenen Folgerungen. Meine Beobachtungen an den Hauptsprossen von *Cerathophyllum* stimmen alle mit den von Möbius mitgeteilten überein, während die an Seiten-



Fig. 21. Inverser Ceratophyllum-Sproß mit 4 Seitenzweigen im Dunkeln nach 12 Tagen.

sprossen etwas anders verlaufen sind. Daß ich hierbei zu anderen Resultaten kam, ist dadurch zu erklären, daß Möbius die Untersuchungen meistens nicht lange genug fortsetzte. Außerdem ist wahrscheinlich die Verschiedenheit dieser Feststellungen dadurch bedingt, daß die Versuche zu verschiedenen Zeiten stattgefunden haben; denn, wie ich oben gezeigt habe, reagiert die Versuchspflanze in den verschiedenen Jahreszeiten nicht gleichartig. So schreibt Möbius S. 41: „Mangel an Material und die Ungunst

der fortgeschrittenen Jahreszeit veranlaßt mich, die Fortsetzung meiner Untersuchungen an Wasserpflanzen auf eine geeignetere Zeit zu verschieben.“ Der Hauptunterschied in den 2 verschiedenen Beobachtungen liegt in dem Verhalten der jungen Seitensprosse an verdunkelten, aufrechten *Ceratophyllum*-Sprossen. So berichtet Möbius S. 4: „Nach mehrtägiger Verdunkelung sind an dem aufwärts stehenden Sproß dessen Blätter und Seitenzweige nach unten gebogen. Die Seitenzweige beschreiben in ihrem basalen Teil einen kurzen nach unten offenen Bogen und ihre Spitze ist nach unten gerichtet.“ Diese Erscheinung konnte ich auch bemerken, doch war es nur ein Übergangsstadium, denn nach kurzer Zeit standen die Seitensprosse nach oben und schlugen ihre Blätter nach unten zurück. Das Verhalten der inversen Dunkelsprosse stimmte bei den Untersuchungen von Möbius und meinen überein, denn bei allen Versuchen stellten sich die Seitensprosse nach oben ein, und ihre Blätter wurden umgeschlagen. Doch bei inversen Hellpflanzen konnte ich keine Veränderung an der Lage der Seitenzweige beobachten, während nach Möbius die meisten wagrecht zu stehen kamen. Auch an horizontal schwimmenden Hauptsprossen im Dunkeln war zu bemerken, daß sich die Seitensprosse nach oben streckten und ihre Blätter alle zurückschlugen, wie ich es S. 42—43 geschildert habe.

Es ergibt sich hieraus für das Verhalten von *Ceratophyllum* im Dunkeln folgende Zusammenfassung:

1) Bei aufrechter Stellung des Hauptsprosses werden die Blätter nach unten umgeschlagen, und die Seitensprosse stehen nach oben, d. h. nach der Endknospe zu und schlagen auch alle ihre Blätter zurück.

2) Bei inverser Stellung des Hauptsprosses wird die Lage der Blätter nicht wesentlich verändert. Die Seitensprosse kommen auch nach oben zu stehen und schlagen ihre Blätter zurück.

3) Bei horizontaler Stellung des Hauptsprosses erfahren die Blätter nur eine geringe Veränderung. Die Seitensprosse stellen sich senkrecht zur Mutterachse ein, so daß sie nach oben gerichtet sind. Ihre Blätter werden zurückgeschlagen.

Diese merkwürdige Erscheinung im Dunkeln, das Aufrichten der Seitensprosse in jeder Lage des Hauptsprosses wird wahrscheinlich der Wirkung des negativen Geotropismus zuzuschreiben sein. Wenn Möbius das nicht annehmen konnte, so ist es auf die anderen Resultate seiner Untersuchungen zurückzuführen. Er gibt S. 8 eine andere Auslegung; nämlich: „daß die Hauptachse die Richtung ihrer Blätter und Seitenzweige und diese letztere wieder die ihrer Blätter beeinflusst.“ Diese Erklärung ist jedoch für meine Ergebnisse nicht zutreffend, wie es besonders aus folgenden Versuchen hervorgeht.

Von einem *Ceratophyllum*-Sproß, der einen Seitenzweig trug, wurde der Gipfel so weit abgeschnitten, daß über dem Ansatz des neuen Sprosses nur noch ein Knoten stehen blieb. Dieser Sproß wurde in inverser Stellung in die Dunkelheit gebracht. Auch dieser Seitenzweig richtete sich auf, und er stand nach einem Tage

mit seiner Spitze senkrecht nach oben, während seine Blätter umgeschlagen wurden. Von einem anderen Sproß mit einem Seitenzweig wurde der untere Teil so abgeschnitten, daß gerade noch die Ansatzstelle des Seitensprosses am Hauptstengel blieb. Auch dieser Sproß wurde invers in den Dunkelschrank gestellt. Nach 3 Tagen war er von 12 auf 15 cm gewachsen, der Seitenzweig hatte sich nach oben aufgerichtet und seine Blätter waren nach unten umgeschlagen. — Die Seitensprosse wurden auch hierbei wiederum beidemale nach oben eingestellt, was vermutlich der negative Geotropismus bewirkt hat.

Alle bisher angestellten Versuche zeigen, daß *Ceratophyllum* bei Lichtentziehung gegenüber den hauptsächlich in Betracht gezogenen Landpflanzen Abweichungen aufweist. Diese betreffen zunächst die Streckung der Internodien im Dunkeln. Das in der Dunkelheit so stark erfolgende Wachstum der einzelnen Glieder und somit der ganzen Sprosse kann den Etiolementserscheinungen der Landpflanzen angereicht werden. Es besteht jedoch ein ganz wesentlicher Unterschied zwischen dem Verhalten von *Ceratophyllum* und dem der Landpflanzen, der schon an anderer Stelle hervorgehoben wurde. Während bei *Ceratophyllum* eine nachträgliche Streckung der ausgebildeten Stengelteile erfolgt, findet bei etiolierten Landpflanzen ein abnormes Längenwachstum der austreibenden Glieder statt. Ferner verlieren die Sprosse von *Ceratophyllum*, wenn sie noch so lange Zeit unter günstigen Bedingungen im Dunkeln verbleiben, ihre Blätter und ihre grüne Farbe nicht, hingegen werfen die anderen Pflanzen bei längerem Aufenthalte in der Dunkelheit ihre Blätter ab und werden gelb. Sie unterscheiden sich aber nicht nur in dem Verhalten der schon vorhandenen Teile, sondern auch in dem der unter Lichtabschluß neu ausgebildeten; bei *Ceratophyllum* erhalten die im Dunkeln entwickelten Blätter dieselbe Form wie die am Licht, während die Landpflanzen etiolieren, d. h. ihre Blätter verkümmern. Die jungen Seitentriebe verhalten sich gerade wie die Hauptsprosse in ihrem Gegensatz zu den Landpflanzen. Bei den letzteren sind die in der Dunkelheit gewachsenen und auch die erst ausgetriebenen Seitensprosse gelb bis weiß gefärbt, bei *Ceratophyllum* sind die im Dunkeln gewachsenen neuen Triebe grün. Auch die Seitensprosse, die erst in der Dunkelheit ausgetrieben haben, sind meistens grün, nur ganz vereinzelt fand ich welche, die von hellrosa oder gelber Farbe waren. Diese verschiedene Färbung kommt dadurch zustande, daß die Anlage der ersteren schon weiter vorgeschritten war als die der letzteren, als die Pflanzen in den Dunkelschrank gebracht wurden. Dieser Gegensatz zwischen *Ceratophyllum* und den Landpflanzen besteht nicht nur bei Gewächshauskulturen dieser Wasserpflanze, sondern auch unter natürlichen Bedingungen im Freien. So fand ich am Boden der Gewässer langgestreckte Formen, deren Stengel manchmal 1,50—2 m lang waren, aber immer waren die Sprosse grün; nur die allerältesten Stengelglieder sahen öfters bräunlich aus, diese Färbung wurde aber von äußerlich anhaftendem Schlamm hervorgerufen. Ich fand

teils *Ceratophyllum*-Exemplare, deren Internodien stark gestreckt waren, teils andere mit nur kleinen Stengelgliedern. So ließ die Gestalt der Pflanzen Rückschlüsse auf ihren Standort zu. Die Internodien der am Licht gewachsenen Sprosse waren gewöhnlich 1,5—2 cm lang, während die Stengelglieder der an dunkleren Stellen gefundenen Pflanzen eine Länge von 3—5,5 cm aufwiesen. Ich konnte sogar feststellen, daß ein Glied eines Seitensprosses, den ich gerade aus einem Weiher gezogen hatte, 8,5 cm lang und dunkelgrün war.

Aber nicht nur die starke Streckung der Internodien kommt im Freien bei *Ceratophyllum* vor, sondern auch das Umschlagen der Blätter, das verschieden stark auftritt, da es von der jeweiligen Beleuchtung abhängig ist. Auch diese zweite Dunkelterscheinung will ich mit anderen durch Verdunkelung hervorgerufenen Bewegungen vergleichen und zu erklären versuchen. Es besteht kein Zweifel, daß hier eine Reizwirkung vorliegt, denn aus den Erscheinungen der Schlafbewegungen ist bekannt, daß die Dunkelheit als Reiz auf die Pflanzen wirkt. Aber diese Reizbewegung bei *Ceratophyllum* ist von so eigentümlicher Natur, daß sie in keine der Gruppen unterzubringen ist, in welche die paratonischen Bewegungen der Pflanzen eingeteilt werden. Diese zerfallen nämlich in die Tropismen und die Nastieen; die erstgenannten Bewegungen kommen bei dieser Dunkelterscheinung überhaupt nicht in Betracht, weil die Richtung des Reizes nicht in einer ganz bestimmten Beziehung zur Richtung der Bewegung steht. Von den Krümmungsbewegungen können nur die nyctinastischen Bewegungen in Frage kommen. Aber auch unter diese Gruppe können die Dunkelterscheinungen von *Ceratophyllum* nicht gerechnet werden, weil *Ceratophyllum* nicht jeden Abend die Blätter zurückschlägt. Wenn auch oben eine gewisse Periodizität festgestellt wurde, so ist es doch eine andere wie bei den Nyctinastieen, denn bei den bis jetzt bekannten schlafenden Pflanzen tritt diese bei jedem Wechsel von Hell und Dunkel, also normalerweise jeden Abend auf, während bei *Ceratophyllum* nur eine Periodizität in der Dunkelheit beobachtet wurde. Die Reizerscheinungen an *Ceratophyllum* gehören daher nicht zu den eigentlichen Nyctinastieen, aber nicht nur deshalb, weil sie in der Zeitdauer, in der diese Bewegungen erfolgen, mit diesen nicht übereinstimmen, sondern auch, weil die Art der Bewegung eine andere ist. Bei den Nyctinastieen der Blätter unterscheidet man nämlich Nutations- und Variationsbewegungen, deren Vorkommen getrennt ist. Bei den ersteren findet die Bewegung infolge von Wachstum, bei den anderen durch Turgoränderungen statt, wobei sie mittels Gelenken ausgeführt wird. Turgorbewegungen in Abhängigkeit vom Tageswechsel zeigen von bekannteren Pflanzen besonders schön die Bohnen, Mimosen und Sauerklee-Arten¹⁾. Wachstumsbewegungen

¹⁾ Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig, 1875.

Pfeffer, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Leipzig, 1907. Abhandlungen der königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, mathem.-naturwiss. Klasse. Bd. XXX.

findet man bei den Balsaminen und Amaranthus-Arten. Außer den periodischen Bewegungen der Laubblätter sind auch solche der Blütenblätter bekannt. Auch diese finden durch ungleiches Wachstum der Innen- und Außenseite am Grunde der Blütenblätter statt. Bei diesen Blatt- oder Blütenbewegungen kommt ein Wachstum vor ohne Ausbildung eines besonderen Gelenkes. Bei *Ceratophyllum* dagegen ist die wachsende Zone als eine Art Gelenk ausgebildet, so daß zwei Erscheinungen zusammen vorkommen, denn die Gelenkzone wächst deutlich. Dadurch unterscheiden sich die Blattbewegungen bei *Ceratophyllum* von den anderen bis jetzt bekannten Krümmungserscheinungen und können in keine dieser Gruppen gebracht werden. Sie schließen sich am nächsten den Nyctinastien an, denn auch sie weisen Nachwirkungen auf, wie ich sie S. 13 angegeben habe. Das Umschlagen der Blätter von *Ceratophyllum* stellt eine neue Art von Bewegung dar. Auf diese Blattbewegungen bei *Ceratophyllum* übt der Geotropismus keinen Einfluß aus, wohl aber beeinflusst er die Lage der Seitenzweige. Dabei ist merkwürdig, daß die Dunkelheit seine Wirkung offenbar begünstigt; denn es sind sonst eigentlich nur Erscheinungen bekannt, bei denen das Licht den Geotropismus beeinflusst, wie es Stahl¹⁾ für *Adoxa* gezeigt hat. Was die Blätter betrifft, so scheint bei ihren Bewegungen kein positiver Geotropismus in Betracht zu kommen, wie ja auch bis jetzt die Wirkung des positiven Geotropismus nur bei den Blättern einer Pflanze nachgewiesen wurde und zwar von Frank an Callitriche²⁾. Dagegen übt die Lage der Hauptachse einen gewissen Einfluß auf die von der Dunkelheit hervorgerufene Stellungsänderung der Blätter aus, den wir noch nicht genauer definieren können.

Da für verschiedene lichtempfindliche Blätter die Reizbarkeit nur im oberen Teile liegt, so habe ich zu beobachten versucht, wie es sich damit bei *Ceratophyllum* verhält. Zu diesem Zwecke wurden Versuche mit Blättern gemacht, die nicht mehr aus allen Teilen bestanden. Zunächst schnitt ich von 2 Sprossen, deren Blätter 2 cm lang waren, 0,3 cm ab, so daß sie noch eine Länge von 1,7 cm hatten. Am 13. Juli stellte ich einen dieser Sprosse ans Licht, den anderen in den Dunkelschrank. Folgende kleine Tabelle gibt ihr Verhalten an.

Tabelle XX.

Datum	Im Dunkeln		Am Licht	
	Gesamtlänge	Verhalten der Blätter	Gesamtlänge	Verhalten der Blätter
13. VII.	7,3 cm	alle Blätter nach oben	6,7 cm	alle Blätter nach oben
14. VII.	8,3 "	" „ umgeschlagen	6,8 "	" „ " "
15. VII.	9,0 "	" „ ganz umgeschl.	6,8 "	" „ " "
	1,7 cm Zuwachs		0,1 cm Zuwachs	

¹⁾ Stahl, Ernst, Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. (Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 2. 1884. S. 383.)

²⁾ Frank, A. B., Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzenteile. (Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. Herausgeg. von Cohn. Bd. I. 1875. Heft 2, S. 82.)

Der Sproß im Dunkeln hat sich in 2 Tagen um 1,7 cm gestreckt und seine Blätter ganz zurückgeschlagen, während der andere keinerlei Veränderung außer einem ganz geringen Zuwachs, nämlich 0,1 cm, aufwies. Letzteren Sproß brachte ich am 15. Juli in Dunkelheit, wo er nach 5 Tagen alle seine Blätter umgeschlagen hatte und einen Zuwachs von 2,7 cm erfahren hatte, denn er war am 20. Juli 9,5 cm lang. Zur selben Zeit beobachtete ich 2 Sprosse, deren Blätter ursprünglich eine Länge von 2 cm hatten, die aber zur Hälfte abgeschnitten worden waren. Auch hier zeigte der Dunkelsproß ein Wachstum, denn er streckte sich um 1,8 cm in 2 Tagen und seine Blätter wurden zurückgeschlagen, wie es die folgende Tabelle zeigt.

Tabelle XXI.

Datum	Im Dunkeln		Am Licht	
	Gesamtlänge	Verhalten der Blätter	Gesamtlänge	Verhalten der Blätter
13. VII.	6,5 cm	alle Blätter nach oben	6,5 cm	alle Blätter nach oben
14. VII.	7,5 „	„ „ umgeschlagen	6,7 „	„ „ „ „
15. VII.	8,3 „	„ „ ganz „	6,7 „	„ „ „ „
	1,8 cm Zuwachs		0,2 cm Zuwachs	

Nachdem der eine Sproß aus dem Lichte ins Dunkel gebracht worden war, erreichte er in 5 Tagen eine Streckung auf 11,8 cm, und seine Blätter waren alle zurückgeschlagen. Gleichzeitig hatte ich an 2 Sprossen die Blätter so gestutzt, daß von 2 cm Länge nur noch ungefähr 0,3 cm übrig blieben. So kam es, daß an manchen Stellen nur das basale Glied, an anderen noch ein Stückchen mehr vom Blatte am Stengel stehen geblieben war. Der Sproß am Licht wuchs in 7 Tagen von 6,5 cm auf 7,0 cm, während seine Blattreste unverändert blieben. Der Sproß im Dunkeln dagegen hat in derselben Zeit einen Zuwachs von 4,5 cm erfahren, denn er streckte sich von 7,5 auf 12,0 cm. Es zeigte sich ferner, daß diejenigen Blattreste, die nur aus dem basalen Gliede bestanden, keine Bewegung ausgeführt hatten; diejenigen, welche den untersten Abschnitt des eigentlichen Blattes noch besaßen, waren jedoch alle nach unten gekrümmt. Diese Versuche geben die Funktion des basalen und des übrigen Teiles der Blätter an. Das basale Glied führt die Bewegung aus, und der andere Teil des Blattes ist die treibende Kraft. Daher kann ein basales Glied allein keine Bewegung ausführen, denn es fehlt ihm die Veranlassung dazu. Es ist hier wie bei anderen Reizerscheinungen ein den Reiz perzipierendes und ein reagierendes Organ zu unterscheiden; also kann auch bei *Ceratophyllum* von einer Reizleitung gesprochen werden¹⁾.

¹⁾ Außer diesen besprochenen Bewegungserscheinungen von *Ceratophyllum* gibt Darwin in seinem Buche: „Das Bewegungsvermögen der Pflanzen“. (Über-

IV. Vergleich mit anderen Wasserpflanzen.

Der Lichtmangel, der bei *Ceratophyllum* so große Veränderungen hervorruft, übt nicht bei allen Wasserpflanzen denselben Einfluß aus. Meine Untersuchungen ergaben, daß es einige Pflanzen gibt, die sich wie *Ceratophyllum* verhalten, während andere nur Ähnlichkeiten in ihrem Verhalten aufweisen, und wieder andere auf die Dunkelheit ganz anders oder garnicht reagieren.

Zunächst hielt ich mich an solche Wasserpflanzen, die dem *Ceratophyllum* im Habitus am meisten ähnlich sind, an die verschiedenen *Myriophyllum*-Arten.

1) *Myriophyllum spicatum*.

Ich ordnete die Versuche mit dieser Pflanze gerade so an, wie ich es früher für *Ceratophyllum* angegeben habe. Die Beobachtungen hierbei ergaben, daß die Dunkelheit auf sie ebenso wirkt, wie auf *Ceratophyllum*, d. h. die Sprosse erfahren im Dunkeln einen bedeutenden Zuwachs der alten Internodien und schlagen ihre Blätter nach unten um. Sie besitzen auch eine deutlich erkennbare Gelenkzone, und ein Längsschnitt durch die Ansatzstelle eines Blattes sieht gerade so aus wie die entsprechende Stelle bei *Ceratophyllum*, die ich in Figur 14 abgebildet habe. Zwei Sprosse von 9,6 cm wurden am 8. Juli aufrecht aufgestellt. Am 12. Juli war das Lichtexemplar 13,7 cm lang, während die Dunkelpflanze auf 17,1 cm herangewachsen war und ihre Blätter zurückgeschlagen hatte. Die Tatsache, daß auch der Sproß am Licht ein stärkeres Wachstum zeigte, als wie ich bei den entsprechenden *Ceratophyllum*-Sprossen fand, ist dadurch zu erklären, daß dieser Sproß in Blüte stand. Denn in diesem Zustande weisen die *Myriophyllum*-Stengel stärkeres Wachstum auf, weil sie bestrebt sind, ihre Blüten aus dem Wasser zu erheben. Die Größe des Zuwachses und die Zeitdauer, die zum Umschlagen der Blätter nötig ist, ist verschieden, wie ich es auch für *Ceratophyllum* angab, weil sie von äußeren Faktoren abhängig sind.

2) *Myriophyllum proserpinacoides*.

Die Pflanze weist in der Dunkelheit dieselben Erscheinungen auf wie *Ceratophyllum*, sowohl wenn sie ganz unter Wasser gehalten wird, als auch wenn ihr oberer Teil aus dem Wasser hervorragt. Gewöhnlich werden die unteren Blätter im Laufe des Versuches gelb und fallen dann ab, während die oberen Blätter ganz grün bleiben und für Lichtmangel sehr empfindlich sind; sie haben auch eine ausgebildete

setzt von J. V. Carus, 2. Aufl. Stuttgart 1899) eine Bewegung des Stengels dieser Wasserpflanze an, wie es auch vor ihm schon Rodier getan hat (Sur les mouvements spontanés et réguliers d' une plante aquatique submergée, le *Ceratophyllum demersum* in Comptes rendues von Paris 1877). Er berichtet folgendes: „Die Bewegungen sind auf die jungen Internodien beschränkt und werden je weiter am Stamm hinab immer geringer; sie sind wegen ihrer Amplitude merkwürdig. Rodier, spricht davon daß „die Zweige um ihre Wachstumsachsen eine Torsionsbewegung ausführten“. Die Stämme von *Ceratophyllum* circumnutieren, und zwar in der Form von schmalen Ellipsen, von denen jede in ungefähr 26 Stunden vollendet wird“.

Gelenkzone. Ein Sproß von 24,6 cm Länge wurde am 16. Juni an ein Nordfenster gestellt und war am 19. Juni schon 31 cm lang; diese Pflanze wächst auch am Licht sehr stark. In derselben Zeit aber hatte sich ein Sproß im Dunkelschrank von 23,6 cm auf 36,6 cm gestreckt und seine Blätter zurückgeschlagen. Figur 22 zeigt einen Teil der Sprosse nach 8 Tagen am Licht und im Dunkeln.

Die im Wasser lebenden Exemplare dieser Art unterscheiden sich von den außerhalb des Wassers lebenden Sprossen durch andere Blätter und durch die Rhizoiden, wie sie von Glück¹⁾ eingehend geschildert worden sind. Bei den Sprossen, die einige Zeit am Licht stehen, bilden die Stengel, Blätter und Wurzeln roten Farbstoff, Anthocyan. Die Pflanze ist für alle Art Reize sehr empfindlich; sie ist stark positiv heliotropisch und zeigt schöne Schlafbewegungen, wie sie ausführlich von Stahl²⁾, Goebel³⁾ und Wächter⁴⁾ beschrieben wurden. Es läßt sich beobachten, daß die obersten Blätter, die bei Tage vom Stengel wagrecht abstehen, gegen Abend sich nach oben schließen, bis sie sich mit Eintritt der Dunkelheit ganz aneinander gelegt haben und ein festes Köpfchen bilden.

3) *Hippuris vulgaris*.

Das ist eine mit *Myriophyllum* verwandte Pflanze, die oft mit ihrem unteren Teile im Wasser wächst, obwohl sie keine eigentliche Wasserpflanze ist. Sie reagiert auf die Dunkelheit ähnlich wie *Ceratophyllum*. Ein im Wasser gehaltenes Dunkelexemplar streckte sich sehr stark und bewegte auch seine Blätter etwas nach unten, doch konnte es zu einem richtigen Zurückschlagen nicht kommen. Die Pflanze besitzt kein richtiges Gelenk, die Gelenkzone ist reduziert. Auf einem Längsschnitt durch einen Blattansatz ist ein Gürtel kleinerer Zellen deutlich erkennbar, aber sie verlaufen nicht einheitlich in der Querrichtung des Blattes, und ein Einschnitt auf der einen Seite des Blattansatzes fehlt gänzlich. Von 2 Versuchssprossen von 16,0 cm Länge, die am 30. Juni aufgestellt wurden, hatte sich das Dunkelexemplar bis zum 7. Juli auf 27,2 cm verlängert, während der Sproß am Licht auf 19,3 cm herangewachsen war. Die Pflanze im Dunkelschrank färbte sich gelb, und ihr Wachstum beruhte nicht auf nachträglicher Streckung der alten Internodien, sondern auf Ausbildung von neuen Stengelgliedern, so daß es sich bei dieser Pflanze um eine echte Etiollementserscheinung handelt.

Andere Pflanzen, deren Verhalten im Dunkeln eine teilweise Ähnlichkeit mit den bei *Ceratophyllum* festgestellten Erscheinungen hat, sind die *Elodea*-Arten. Durch ihr Strecken der alten Inter-

¹⁾ siehe Anm. ²⁾ Seite 1.

²⁾ Stahl, Ernst, Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. (Botan. Zeitg. 1897. S. 85, 86, 89.)

³⁾ Goebel, Karl, Einleitung in die experimentale Morphologie der Pflanzen. 1908. S. 41.

⁴⁾ Wächter, W., Beobachtungen über die Bewegungen der Blätter von *Myriophyllum pros.* (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 46. 1909. S. 418 u. folg.)

nodien bei Lichtabschluß sind sie *Ceratophyllum* ähnlich, aber ein Umschlagen der Blätter findet bei ihnen nicht statt, und sie weisen keinerlei Gelenk auf. Die nachträgliche Streckung der alten Stengelglieder ist bei diesen Pflanzen nicht so auffallend wie bei *Ceratophyllum*, weil sie sich auf eine größere Anzahl kleinerer Abschnitte verteilt.



A

B

Fig. 22. Sprosse von *Myriophyllum proserpinacoides* nach 8 Tagen.

A im Dunkeln, B am Licht.

4) *Elodea canadensis*.

Am 16. Juni wurden 2 Sprosse zum Versuche aufgestellt. Der Sproß am Licht hat sich in 10 Tagen nur um 1,5 cm gestreckt, während der im Dunkeln in derselben Zeit einen Zuwachs von 4,0 cm erfahren hat; von einer Bewegung der Blätter war nichts zu beobachten. Ich möchte noch bemerken, daß bei der Pflanze am Fenster eine Verlängerung dadurch zustande kam,

daß ein Spitzenwachstum am Licht erfolgte. Das war besonders groß, da die Pflanzen stark positiv heliotropisch sind; denn die Sprosse im Hellen zeigten immer eine deutliche Krümmung nach dem Fenster zu.

5) *Elodea densa*.

Vom 15. Juni bis 1. Juli wurden Sprosse dieser Pflanze beobachtet, es ergab sich dabei für das Lichtexemplar von 17,0 cm Länge ein Zuwachs von 2,3 cm und für den gleich langen Dunkel sproß einer von 8 cm, d. h. er hat sich beinahe um seine halbe Länge vergrößert; aber seine Blätter bewegten sich nicht.

6) *Elodea crispa*.

Zur selben Zeit wie *Elodea densa* wurden Sprosse dieser Pflanze beobachtet. Es konnte festgestellt werden, daß der Sproß im Hellen von 22,6 auf 29,3 cm gewachsen war, und daß die Dunkel pflanze sich von 22,6 auf 35,5 cm gestreckt hatte, ohne daß ihre Blätter eine Bewegung ausführten. Auch bei dieser Pflanze beruht das Wachstum im Dunkeln wie bei den zuvor besprochenen *Elodea*-Arten auf einer Streckung der alten Internodien, was hier deutlich an der Lage der gekräuselten Blätter sichtbar ist. Während sie zu Anfang des Versuches ganz dicht aneinander gedrängt waren, sind sie zu Ende desselben weit auseinander gerückt.

Die anderen Wasserpflanzen, die mir noch zu Gebote standen, weisen alle wie die *Elodea*-Arten keine Gelenkzone auf, und es fehlt ihnen im Dunkeln jede Blattbewegung. Sie reagieren teils auf die Dunkelheit überhaupt nicht, oder sie weisen Etiolementserscheinungen auf. Es ist bei den meisten fast kein Unterschied zwischen dem Dunkel- und dem Lichtexemplar zu beobachten. Beim genauen Messen zeigt es sich, daß die Pflanzen, die im Dunkel schrank standen, etwas stärker gewachsen sind als die am Fenster stehenden. Diese Verlängerung im Dunkeln beruht aber auf Spitzenwachstum, d. h. es wurden neue Internodien ausgebildet, und die alten wuchsen nicht mehr weiter. Von gleichen oder auch nur ähnlichen Dunkelerscheinungen wie bei *Ceratophyllum* kann also bei den folgenden Wasserpflanzen nicht die Rede sein, wie ich es an den einzelnen Beispielen zeigen werde. Es wurde von den folgenden Versuchspflanzen immer ein Sproß im Dunkeln und einer am Licht beobachtet.

Bei den zunächst genannten Pflanzen wurde nur Spitzenwachstum im Dunkeln bemerkt, ohne daß eine weitere Veränderung hinzutrat, so daß die Sprosse grün gefärbt blieben.

7) *Cabomba caroliniana*.

Es wurden Sprosse, die nur Wasserblätter entwickelt hatten, vom 15. Juni bis 1. Juli untersucht. Die Pflanze am Licht erfuhr in dieser Zeit gar keinen Zuwachs, während die Pflanze im Dunkeln von 16,0 auf 17 cm gewachsen war. Die Blätter standen fast alle so, daß ihre Fläche eine horizontale Ebene bildete; im Dunkeln war keine Änderung in ihrer Stellung zu bemerken.

8) *Callitriche verna*.

In derselben Zeit wie *Cabomba* beobachtete ich Sprosse dieser Pflanze. Es ergab sich für die 9,0 cm lange Pflanze am Fenster ein Zuwachs von 0,3 cm, für das Dunkelexemplar von 10,3 cm Länge eine Streckung von 2,3 cm. An *Callitriche* sind Untersuchungen von Frank¹⁾ gemacht worden, deren Ergebnis ich kurz angeben will, weil es von Interesse ist, sie mit dem von mir erwähnten Verhalten zu vergleichen. Frank brachte submers gehaltene und normal entwickelte Exemplare von *Callitriche* in dauernde Dunkelheit. Es zeigte sich, daß nach über einer Woche die Blätter keine andere Stellung einnahmen. Es wird nicht erwähnt, ob ein Zuwachs des Stengels eintrat. Durch die Dunkelheit wurde keine Änderung in der Lage der Blätter hervorgerufen, aber durch Trockenheit wurde eine solche bewirkt, und zwar in einer Weise, die äußerlich der bei *Ceratophyllum* durch Verdunklung hervorgerufenen ganz ähnlich zu sein scheint. Die Blätter schlugen sich infolge der Trockenheit nach unten um. Diese Erscheinung führte Frank auf den positiven Geotropismus zurück, und er schilderte sie folgendermaßen: „Wenn der Wasserspiegel so weit sinkt, daß die aufstrebenden Endstücke der Stengel von *Callitriche* frei in die Luft stehen, so bleiben die Blätter nicht in der bisherigen nahezu horizontalen Lage, sondern richten sich meist in sehr auffälliger Weise steil abwärts. Die Krümmung erfolgt vorwiegend an der Basis des Blattes, und zwar derart, daß die morphologische Oberseite konvex wird. Das Blatt legt sich also rückwärts dem Stengel an, wenn dieser ungefähr senkrecht steht.“ Frank's weitere Beobachtungen an schiefen oder horizontal wachsenden Stengeln von *Callitriche*, deren Blätter sich auch senkrecht zurückschlagen, sollen zeigen, daß es der positive Geotropismus ist, der diese Stellungsänderung der Blätter hervorruft. Daher hat diese Erscheinung nur eine äußere Ähnlichkeit mit der bei *Ceratophyllum*, aber eine wirkliche Übereinstimmung ist nicht vorhanden. Frank sah in dem Zurückschlagen der Blätter unter den angeführten Umständen ein Schutzmittel gegen das Austrocknen.

9) *Heteranthera zosterifolia*.

Vom 10. Dez. bis 4. Januar wurde ein Versuch mit dieser Pflanze angestellt. Es ergab sich, daß der Sproß im Hellen nur um 0,2 cm gewachsen war; er verlängerte sich nämlich von 8,7 auf 8,9 cm. Der Dunkelsproß dagegen hatte einen Zuwachs von 0,6 cm erfahren, denn er hatte am Schluß des Versuches eine Länge von 8,6 cm; seine Blätter hatten keinerlei Änderung in ihrer Stellung aufzuweisen.

10) *Hottonia palustris*.

Vom 22. Januar bis 8. Februar wurden 2 Sprosse beobachtet. Sowohl am Licht als auch in der Dunkelheit trat eine Verlängerung ein, die aber bei der Pflanze im Dunkeln größer war; so verlängerte sich z. B. ein Sproß am Licht von 8,8 auf 11,0

¹⁾ siehe S. 49, Anm. 2)

cm, im Dunkeln von 7,0 auf 12,0 cm, wobei keinerlei Blattbewegung stattfand.

11) *Ludwigia alternifolia*.

Zwei Sprosse, die zur selben Zeit wie *Hottonia* untersucht wurden, zeigten nur einen kleinen Unterschied in ihrem Verhalten. Während die 8,8 cm lange Pflanze am Fenster nur um 0,2 cm wuchs, erfuhr die im Dunkelschrank einen Zuwachs von 1,3 cm, denn sie hatte sich von 8,3 auf 9,6 cm verlängert, während die Blätter ihre Stellung nicht änderten.

Die nun folgenden Wasserpflanzen zeigen noch weitere Etiollementserscheinungen, denn, außerdem daß im Dunkeln ein stärkeres Wachstum auftritt, verlieren sie ihre grüne Farbe und werden gelblich bis weiß.

12) *Bacopa spec.*

Von *Bacopa*-Sprossen, die vom 15. Juni bis 1. Juli zum Versuche aufgestellt waren, war an dem Hellexemplar keinerlei Veränderung zu bemerken, während das Dunkelexemplar von 14,0 auf 14,3 cm wuchs und seine Blätter und der Stengel gelb gefärbt wurden. Eine Bewegung der Blätter war nicht zu beobachten.

13) *Isnardia palustris*.

Vom 12. Jan. bis 8. Februar wurden 2 Sprosse untersucht, ohne daß nach Ablauf dieser Zeit ein anderer Unterschied in dem Verhalten am Licht und im Dunkeln zu beobachten war, als daß der Dunkelsproß etwas stärker gewachsen und gelb war.

14) *Mentha aquatica*.

Dies ist eigentlich keine Wasserpflanze, aber sie kann unter Wasser sehr gut leben. Es wurde ein Versuch mit dieser Pflanze gleichzeitig mit *Isnardia* angestellt. Der Sproß im Hellen wuchs von 12,4 auf 13,8 cm, der im Dunkelschrank von 13,4 auf 28,6 cm. Das bedeutet einen Zuwachs von 15,2 cm, d. h. die Pflanze hat sich um mehr als ihre Länge vergrößert. Die jungen Blätter und der neu gebildete Stengel waren fast weiß, während die alten Blätter braun wurden. Die Stellung der Blätter blieb im Dunkeln unverändert.

15) *Ranunculus divaricatus*.

Am 15. Juni wurde mit 2 Sprossen von 12,0 cm Länge ein Versuch angestellt. An Licht wuchs der eine Sproß bis zum 1. Juli auf 13,0 cm, der andere im Dunkeln in derselben Zeit auf 14,0 cm. In der Dunkelheit wurden die Stengelglieder fast weiß; sie wurden wieder grün, nachdem die Pflanze einen Tag im Hellen gestanden hatte. Die Blätter stehen bei diesen Pflanzen an ihrem natürlichen Standort so, daß die Blattzipfel eine der Wasserfläche parallele Ebene bilden. Bei dem Sprossen im Glaszylinder war keine bestimmte Einstellung der Blätter festzustellen. Manche standen horizontal, andere waren etwas mehr nach oben oder unten geneigt. Aber von einer Blattbewegung war nichts zu bemerken.

16) *Utricularia vulgaris*.

Sprosse von dieser Pflanze zeigten von 19.—24. Juli im Hellen ein Wachstum von 10 auf 11,5 cm, im Dunkeln von 10

auf 13,6 cm. Das Dunkelexemplar verlor seine grüne Farbe, indem es gelblich-weiß wurde; eine Änderung in der Blattstellung trat nicht ein. Mit dem verhältnismäßig starken Wachstum am Licht ist positiver Heliotropismus auch verbunden, denn die Pflanze krümmte sich immer nach dem Fenster zu.

Eine der Versuchspflanzen reagierte überhaupt nicht auf die Dunkelheit, das war *Hydrilla verticillata*.

17) *Hydrilla verticillata*.

Vom 12. Januar bis 8. Februar wurden Versuche angestellt. Nach diesen 27 Tagen war aber keinerlei Änderung in ihrem Äußern eingetreten und bei keinem Sproß war ein Zuwachs zu beobachten.

Eine kurze Zusammenfassung der untersuchten Wasserpflanzen ergibt folgendes Resultat: Die verschiedenen *Myriophyllum*-Arten reagieren auf Dunkelheit gerade so wie *Ceratophyllum*, sie haben eine gut ausgebildete Gelenkzone und zeigen daher im Dunkeln dieselben Erscheinungen. An sie schließt sich *Hippuris vulgaris* an, das sich ähnlich wie *Ceratophyllum* verhält. Da es ein reduziertes Gelenk besitzt, schlägt es im Dunkeln seine Blätter etwas zurück, aber Blätter und Stengel werden etioliert. Eine deutliche Streckung der alten Internodien im Dunkeln zeigen die *Elodea*-Arten, doch tritt bei ihnen keine Blattbewegung ein, denn sie weisen keinerlei Gelenkzone auf. Die anderen verschiedenen Wasserpflanzen haben mit *Elodea* gemeinsam, daß sie kein Gelenk besitzen und dadurch ihre Blätter in der Dunkelheit nicht bewegen können, sie unterscheiden sich von den vorigen aber dadurch, daß keine Streckung der alten Internodien stattfindet. Bei den meisten tritt zwar im Dunkeln ein stärkeres Wachstum als am Licht ein, aber dies beruht auf einem Spitzenwachstum, das bei einigen Wasserpflanzen noch mit dem Etiolieren der Blätter und Stengel verbunden ist. Nur bei einer Versuchspflanze war keine Reaktion auf die Dunkelheit festzustellen.

Diese angeführten Wasserpflanzen können daher folgendermaßen gruppiert werden:

- I. Wasserpflanzen mit Streckung und Umschlagen der Blätter im Dunkeln, mit Gelenken: *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum* und *Myriophyllum proserpinacoides*.
- II. Wasserpflanzen mit unvollkommenem Umschlagen der Blätter im Dunkeln, mit reduzierten Gelenken: *Hippuris vulgaris*.
- III. Wasserpflanzen mit Streckung im Dunkeln, aber ohne Umschlagen der Blätter, ohne Gelenke: *Elodea*-Arten.
- IV. Wasserpflanzen ohne Streckung und ohne Gelenke, also auch ohne Umschlagen der Blätter im Dunkeln zerfallen in:
 - a) Wasserpflanzen mit Spitzenwachstum: *Cabomba caroliniana*, *Callitriche verna*, *Heteranthera zosterifolia*, *Hottonia palustris* und *Ludwigia alternifolia*;

b) Wasserpflanzen mit Spitzenwachstum und Etiollement: *Bacopa spec.*, *Isnardia palustris*, *Mentha aquatica*, *Ranunculus divaricatus* und *Utricularia vulgaris*.

c) Wasserpflanzen ohne Dunkelreaktion: *Hydrilla verticillata*.

Aus diesen Beobachtungen folgt, daß die untersuchten Wasserpflanzen nur dann ihre Blätter im Dunkeln bewegen können, wenn sie eine Art Gelenk besitzen.

Keine andere der beobachteten Wasserpflanzen zeigt so ausgesprochene Dunkelerscheinungen wie *Ceratophyllum*, und darum hat es eine eingehende Untersuchung verdient.

Literatur.

- Beyrer, H., Beobachtungen über das Etiollement der Wasserpflanzen. XIV. (Jahresber. d. k. k. Staatsoberrealgymnas. in Tetschen a. Elbe. 1913.)
- Bunsen u. Roscoe, Photochemische Untersuchungen. (Poggendorfs Ann. d. Physik u. Chemie. Bd. 117.)
- Darwin, Charles, The power of movement on plants. 1880. Übersetzt von Carus. Stuttgart 1899.
- Dehérain, P. P., Sur la respiration des plantes aquatiques á l'obscurité. (Ann. des scienc. nat. Botanique. Sér. 5. T. IX. 1868.)
- Figdor, W., Heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-Naturw. Klasse. Abt. I. 1893.)
- Fischer, A., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. (Botan. Zeitung. 1890.)
- Frank, A. B., Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzenteile. (Beitr. z. Biologie d. Pflanzen. Herausg. von Cohn. Bd. I. 1875.)
- Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. Bd. II. Teil 2. Marburg 1893.
- Goebel, K., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
- Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena. Bd. I. 1905, Bd. II. 1906, Bd. III. 1911.
- Haberlandt, G., Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905.
- Hansgirg, A., Beiträge zur Kenntnis über die Verbreitung der Reizbewegungen und nyctinastischen Variationsbewegungen der Laubblätter. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. VIII. 1890.)
- Phytodynamische Untersuchungen 1896. (Siehe Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. Bd. I. 1889.)
- Zur Biologie der Laubblätter. (Ibid. 1900.)
- Phyllobiologie. Leipzig 1903.
- Jost, L., Beiträge zur Kenntnis der nyctitropischen Bewegungen. (Jahrb. für wiss. Botan. 1898.)
- Klerker, J., Untersuchungen über den anatomischen Bau und die Entwicklung von *Ceratophyllum*. (Botan. Centralbl. Bd. XXI.)
- Ludwig, F., *Ceratophyllum demersum* L., eine zweite *Elodea*. (Irmischia. Korrespondenzblatt. Bd. I. 1881.)
- Mayr, F., Hydropoten an Wasser- und Sumpfpflanzen. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. XXXII. 1915.)

- Möbius, M., Über einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen. (Biolog. Zentralbl. Bd. XV. 1895.)
- Noll, F., Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. (Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. III. 1888.)
- Oltmanns, F., Über die photometrischen Bewegungen d. Pflanzen. (Flora. 1892.)
- Pfeffer, W., Die periodischen Bewegungen der Blattoorgane. Leipzig 1875.
— Die Reizbarkeit der Pflanzen. (Verh. d. Ges. deutsch. Naturforsch. u. Ärzte. 1893. Bd. I.)
— Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattoorgane. (Abhandl. d. königl. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. Bd. XXX. Leipzig 1907.)
— Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen. (Biolog. Zentralbl. Bd. XXVII. 1908.)
— Der Einfluß von mechanischer Hemmung und Belastung auf die Schlafbewegungen. (Abhandl. d. königl. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XXXII. 1911.)
- Pringsheim, E., Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.
- Rodier, Sur les mouvements spontanés et réguliers d'une plante aquatique submergée, le *Ceratophyllum demersum*. (Compt. rend. de Paris. 1877.)
- Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
— Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. (Bibliotheca botanica. Bd. I. Cassel 1886.)
- Schleiden, M. I., Beiträge zur Kenntnis der Ceratophylleen. (Beitr. z. Botanik. 1844.) Leipzig 1888.
— Nachträge zur Kenntnis der Ceratophylleen. (Linnaea. Bd. XII. 1838.)
- Snell, K., Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen. (Flora. 1908.)
- Stahl, E., Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. (Botan. Zeitung. 1897.)
- Strasburger, E., Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* u. phylogenetische Erörterungen. (Jahrb. für wiss. Bot. 1902.)
- Tiegheim, Ph. van, Note sur la respiration des plantes aquatiques. (Ann. d. scienc. nat. Botanique. Série 5. T. XI. 1868.)
- Wächter, W., Beobachtungen über die Bewegungen der Blätter von *Myriophyllum proserpinacoïdes*. (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XLVI. 1909.)
- Wiesner, J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. (Denkschr. der kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. 39. 1879. u. Bd. 43. 1883.)
— Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.
— Untersuchungen über den Einfluß der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. (Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. 101. 1892.)
— Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. (Ibid. Bd. 102. 1893. u. Bd. 104. 1895.)
- Wolkoff, A. von, Einige Untersuchungen über die Wirkung des Lichtes von verschiedener Intensität auf die Ausscheidung der Gase durch Wasserpflanzen. (Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. V. 1866—67.)
- Wortmann, J., Zur Kenntnis der Reizbewegungen. (Botan. Zeitung. 1887.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [BH_35_1](#)

Autor(en)/Author(s): Schloss-Weill Betty

Artikel/Article: [Über den Einfluß des Lichtes auf einige Wasserpflanzen 1-59](#)