

DIE
HELIOTROPISCHEN ERSCHEINUNGEN IM PFLANZENREICHE.
 EINE PHYSIOLOGISCHE MONOGRAPHIE.

VON
JULIUS WIESNER,
 CORRESPONDIRENDEM MITGLIEDE DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

I. THEIL.

(Mit 1 Holzschnitt.)

VORGELEGT IN DER SITZUNG DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN CLASSE AM 4. JULI 1878.

Vorbemerkung.

Die heliotropischen Erscheinungen waren bisher noch nicht Gegenstand eines möglichst allseitigen und einheitlichen Studiums. Die denselben gewidmeten Arbeiten beschäftigten sich fast nur mit Detailfragen. Diese Art der Behandlung widerspricht keineswegs dem Geiste unserer heutigen Forschung, und würde auch zweifellos reichliche, später leicht zu sammelnde Früchte getragen haben, wenn der Faden der Untersuchung stets dort wieder aufgenommen worden wäre, wo er von früheren Untersuchern fallen gelassen wurde. Leider lehrt aber die Geschichte des Heliotropismus, dass die Continuität der Forschung auf diesem Gebiete häufig unterbrochen wurde. Manche merkwürdige Beobachtung blieb ungeprüft, und repräsentirt so nur ein sehr zweifelhaftes Eigenthum unserer Wissenschaft, andere sind in Vergessenheit gerathen. Der gerade in den wichtigsten Fragen des Heliotropismus zu Tage tretende Mangel an strenger Methode erklärt es, wenn über Probleme, welche dem heutigen Stande der Wissenschaft gemäss völlig lösbar sind, wie z. B. über die Beziehung zwischen Lichtbrechung und Heliotropismus, die widersprechendsten Behauptungen von verschiedenen Forschern aufrecht erhalten werden. Die dem Heliotropismus gewidmeten Detailarbeiten bieten nur eine lückenhafte Literatur dar, und die Lehr- und Handbücher, welche den Schatz des gesicherten Wissens darlegen sollen, geben uns ein nur sehr mangelhaftes Bild dessen, was in diesem Theile der Pflanzenphysiologie geschaffen wurde.¹

¹ Zusammenstellungen der Literatur des Heliotropismus haben, wenn man von den gar zu lückenhaften Daten, welche bei De Candolle, Meyen, Kützing u. A. zu finden sind, absieht, gegeben: H. v. Mohl, Vegetabilische Zelle, p. 297 (1851). — Sachs, Botanische Zeitung, Bd. XXII, p. 355 (1864); Experimentelle Pflanzenphysiologie, p. 41 ffd. (1867). — Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 288 ffd. (1867). — Sachs, Lehrbuch der Botanik, 1.—4. Aufl. (1868—1874). — N. J. C. Müller, Botan. Untersuchungen, Bd. I, p. 80 ffd. (1872).

In der vorliegenden Monographie, in welcher ich den Versuch mache, die heliotropischen Erscheinungen einem möglichst allseitigen und gründlichen Studium zu unterziehen, geht der Darlegung der experimentellen Untersuchung eine ausführliche historische Darstellung der Lehre vom Heliotropismus voraus. Dieser historische Theil meiner Abhandlung wird zunächst vielfach zeigen, was von den vorhandenen Beobachtungen brauchbar, was zu verwerfen und was erneuerter Untersuchung bedürftig ist, ferner die groben Lücken, welche bei dem Stückwerke der Arbeit geblieben sind, anschaulich machen; es wird in diesem Theile auch gezeigt werden können, wie sich diese Lehre ausgebildet hat. Diese rein historische Arbeit erachte ich nicht für überflüssig, denn ich hege die Meinung, dass eine gründliche Geschichte unserer Wissenschaft auf keine andere Weise wird entstehen können, als nach Durchführung möglichst sorgfältiger historischer Bearbeitungen der wichtigeren Capitel unserer Wissenschaft. Den Mangel solcher Vorarbeiten werden die Geschichtsschreiber der Botanik wohl deutlich genug empfunden haben.

Erster Abschnitt.

Geschichte.

Das Streben der Pflanzentheile, nach bestimmten Richtungen zu wachsen, ist, wie die in der Neuzeit unternommenen Untersuchungen lehrten, von verschiedenen äusseren Ursachen abhängig, so vom Lichte, von der Schwerkraft, von mechanischen Reizen u. s. w. In vielen Fällen sehen wir, dass sich Pflanzentheile nach gewissen Richtungen krümmen, ohne dass äussere Kräfte einen sichtlichen Einfluss auf das Zustandekommen dieser Phänomene nehmen. Hier supponiren wir ererbte Fähigkeiten, welche sich in den Krümmungsercheinungen der betreffenden Organe eben so unabhängig von direct wirkenden äusseren Einflüssen kundgeben, wie etwa die specifische Form der Laubblätter hiervon unabhängig zu Stande kommt.

Wenn man nun erwägt, dass diese Wachstumsrichtungen uns fast durchwegs in Krümmungen der Pflanzentheile entgegenreten, und überhaupt der äusserliche Charakter dieser Erscheinungen, so verschieden die Ursachen der letzteren sein mögen, häufig ein ziemlich gleicher ist, so wird man es nur begreiflich finden, wenn die ersten Physiologen heliotropische, geotropische Reizkrümmungen, das was wir heute spontane Nutationen nennen etc., vielfach mit einander verwechselten, und dass es langer, mühevoller Arbeit bedurfte, bis es gelingen konnte, diese Erscheinungen nach ihren Ursachen zu unterscheiden.

Dies muss man sich wohl vor Augen halten, wenn man die Verdienste jener Männer, welche, wie Bonnet und Du Hamel, sich zuerst eingehend mit den Richtungsverhältnissen der Pflanzentheile beschäftigten, und das Zustandekommen derselben ursächlich zu erklären versuchten, richtig beurtheilen will. Auch wird man sich behufs gerechter Würdigung ihrer Arbeiten den damaligen Zustand der physiologischen Grundwissenschaften: Physik und Chemie, sowie deren Methodik stets vergegenwärtigen müssen. Endlich möchte nicht zu vergessen sein, dass wir selbst heute noch über manche derartige Verhältnisse, z. B. über gewisse Richtungsverhältnisse der Blätter, höchst mangelhaft unterrichtet sind. Was in neuerer Zeit über die Tendenz der Blätter, sich in vertical projectirende Ebenen zu stellen, behauptet wurde, kann wohl ebensowig befriedigen, als was Bonnet vor etwa 130 Jahren darüber aussagte. Ich kann desshalb dem abfälligen Urtheile, welches Sachs¹ über Bonnet ausgesprochen, nicht zustimmen; zum mindesten das Lob, welches Dodart (Sachs l. c. p. 582) gespendet wurde, muss gerechter Weise auch Bonnet zuerkannt werden. Denn wenn es Ersterem als Verdienst angerechnet wird, nach den Ursachen der Richtung von Stamm und Wurzel geforscht zu haben — worin er bekanntlich zu ganz irrthümlichen Vorstellungen gelangte und unter Anderem das Aufstreben der Stämme dem Lichte zuschrieb — so kann man gerechterweise auch dem Letzteren, der mit bewunderungswürdiger Ausdauer und vielem Scharfsinne den auch heute noch vielfach räthselhaften Ursachen der Bewegung der Blätter nachspürte, seine Anerkennung nicht versagen.

¹ Sachs, Geschichte der Botanik, 1875, p. 585.

Die augenfälligste Form des Heliotropismus, der Lichthunger, nämlich das Hinneigen einseitig beleuchteter Sprosse zum Lichte, nunmehr allgemein bekannt, ist so häufig anzutreffen und so leicht zu constatiren, dass es ganz unnütz wäre, zu untersuchen, wer diese Beobachtung zuerst anstellte. Wir finden dieser Erscheinung schon bei den ältesten Autoren Erwähnung gethan.

Es dürfte nicht überflüssig sein, zu untersuchen, auf welche Organe geknüpft die älteren Physiologen den Heliotropismus gefunden, und auf welche Art sie das Zustandekommen des Hinneigens der Pflanzentheile zum Lichte zu erklären versuchten.

Die ältesten Autoren unter den Botanikern sprechen nur von Stengeln und Stämmen als von Organen, welche sich dem Lichte zuwenden. Später wird auch der Sonnenblume (*Helianthus annuus*) Erwähnung gethan. Hales¹ war der Erste, welcher das schon den Alten bekannte,² von ihnen aber nur poetisch aufgefasste Wenden der Blumen nach der Sonne an dieser Pflanze naturwissenschaftlich erörterte. Er führt über das Wenden der Blumenköpfe von *Helianthus*, einer Erscheinung, über welche so viele sich widersprechende Angaben vorliegen, und das merkwürdigerweise bis heute noch nicht genauer experimentell untersucht wurde, Folgendes an. So lange der Gipfel der Blütenaxe von *Helianthus* noch weich ist, dreht sich der Blütenkopf am Morgen nach Osten, Mittags nach Süden und gegen Abend (6^h) ist er nach Westen gewendet; alles dies aber nur bei heiterem Himmel. Die Wendung der Blume nach der Sonne hin hat nach Hales ihren Grund in einer Verkürzung der beleuchteten Seite des die Blüthe tragenden Stengels, welche stärker als die Schattenseite verdunstet.

Eingehendere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Richtungsverhältnisse der Pflanzentheile stellte Bonnet³ an. Er erinnerte, dass das Wenden gewisser Pflanzentheile gegen das Licht den Naturforschern lange als „nutatio“ bekannt sei und zeigte, dass die Blätter das Bestreben haben, ihre Oberseiten dem Lichte zuzuwenden⁴, so dass die Unterseiten möglichst wenig beleuchtet werden. An kleinen freistehenden Pflanzen richten sich die Oberseiten der Blätter nach oben, mithin die Unterseiten nach unten; an Bäumen mit reichem, dichtem Laubwerk die ersteren nach aussen, die letzteren nach innen; an Mauern stehende Gewächse richten ihre Blätter möglichst parallel zur Mauer, ihre Unterseiten dieser zuwendend, so dass die Oberseiten auch in diesem Falle das meiste Licht bekommen. Er beobachtete an zahlreichen Pflanzen, dass junge, in Entwicklung begriffene Blätter dem Laufe der Sonne folgen, ähnlich wie Sonnenblumen oder Hyacinthenblüthen.

Bonnet kannte also den Heliotropismus von Stengeln, Blättern und blüthentragenden Axen. In Betreff der Blätter constatirte er durch Versuche, dass, so bestimmt sich Blätter dem Lichte, z. B. der Sonne, oder einer künstlichen Lichtquelle zuneigen, dieselben auch bei Abwesenheit von Licht bestimmte Lageveränderungen ausführen können. Es war ihm bekannt, dass die Mistel, je nach ihrer Stellung am Baume, ihre Blätter mit der Ober- oder mit der Unterseite dem Lichte zuwendet, sich also der Regel nicht fügt.⁵

Wichtig ist Bonnet's Beobachtung, dass im Keller ausgesäete Bohnen ihre wachsenden Stengel bei Tage dem Kellerloche, also dem Lichte zuwenden, bei Nacht sich aber etwas aufrichten. Es war ihm mithin bekannt, dass auch die Stengel bei Abwesenheit von Licht ihre Lage ändern.

¹ Statical essays, I. Vegetable statics. London 1727. (Deutsche Übersetzung. Halle 1748, p. 24.)

² S. Ratschinsky, Notice sur quelques mouvements opérés par les plantes sous l'influence de la lumière. Bulletin de la société impériale des naturalistes de Moscou, XXX (1857), p. 221 ff. Hier z. B. der Hinweis auf die Entstehung der Fabel der Clytia etc.

³ Recherches sur l'usage des feuilles. Goettingue et Leyde. 1754. (Deutsche Übersetzung von Boeckh und Gatterer. Ulm 1803.)

⁴ Theophrastos Eresios (370 v. Chr.) kannte bereits das Wenden der Blätter nach dem Lichte. In seiner Naturgeschichte der Gewächse, übersetzt und erläutert von Karl Sprengel, Altona 1822, I, 10. Cap., 2. Absatz heisst es, dass die obere Fläche aller oder doch der meisten Blätter sich gegen die Sonne kehre, und dass diese Erscheinung besonders deutlich an der Myrthe hervortrete.

⁵ L. c. p. 55.

Als Hauptursache des Wendens der Blätter sah Bonnet die Wärme der unmittelbar auf sie fallenden Sonnenstrahlen an,¹ worin er ebenso irrte, wie in seiner mechanischen Erklärung der Wendung der Organe nach dem Lichte, beziehungsweise nach oben und unten.²

Du Hamel³ bestätigt Bonnet's Beobachtungen über das Bestreben von Stengeln, Blättern und Blütenaxen, sich nach dem Lichte hin zu neigen, und bemerkt, dass es die weichen Theile stark treibender Organe sind, welche bei einseitiger Beleuchtung diese „Nutation“ zeigen. Man darf daraus ungezwungen ableiten, dass Du Hamel jene Erscheinung, die wir heute als positiven Heliotropismus bezeichnen, als an wachsende Pflanzentheile gebunden erkannte.

Die Bewegung der Blätter nach der Sonne sieht Du Hamel nicht wie Bonnet als Wirkung der Wärme, sondern als vom Lichte ausgehend an.⁴

Du Hamel unterschied bereits zwischen den heliotropischen Krümmungen der Stengel und jenen, welche wir heute als negativ geotropische bezeichnen. Er zeigte, dass die Stämme auch im Finstern aufwärts wachsen, und widerlegte so⁵ die alte Ansicht Dodart's, der zufolge das Aufwärtsstreben dieser Organe dem Lichte zuzuschreiben wäre.

Das Wenden der Blütenköpfe von *Helianthus annuus* nach der Sonne wurde auch von Du Hamel auf eine Verkürzung der der Sonne zugewendeten Gewebe der Blütenaxe zurückgeführt; er bemerkte aber ausdrücklich, dass diese Contraction von der Verdunstung unabhängig ist. Eine Widerlegung dieser letzteren, wie oben mitgeteilt wurde, von Hales aufgestellten, indess durch kein Experiment gestützten Ansicht (vergl. oben p. 3) hat eigentlich schon Bonnet gegeben, indem er zeigte, dass sich die Pflanzentheile (z. B. Blätter) auch unter Wasser der Lichtquelle zuwenden.

Du Hamel's Ansicht über das Zustandekommen des Lichtbogens kehrte in verschiedenen Formen wieder. So nahm A. v. Humboldt⁶ an, dass die Lichtbengung der Pflanzentheile durch Lichtreiz erfolgt, welcher sich an den beleuchteten Seiten der Organe durch eine Zusammenziehung der Pflanzenfasern zu erkennen gebe; und auch C. G. Rafn⁷ behauptete eine Contraction der an den Lichtseiten der Stengel gelegenen Fasern als Ursache der genannten Erscheinungen.

Auch Link spricht in seinen „Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen“⁸ vom Heliotropismus der Stengel, oder, wie er sich ausdrückt, vom „Drehen der Stämme nach dem Lichte“. Die betreffende Stelle ist aber so flüchtig geschrieben, dass hieraus die Vorstellung, welche sich Link über die Mechanik der Erscheinung machte, nicht ganz klar wird. Er sagt, dass bei diesem Drehen nach dem Lichte „unstreitig eine Krümmung geschieht, aber keine Zusammenziehung der Fasern, denn an der Lichtseite eingeschnittene Stengel krümmen sich ebenfalls, und die Bewegung wird nicht durch einzelne Fasern, sondern wie alle Bewegungen durch die vereinigte Wirkung aller Theile hervorgebracht“. Diese Stelle lehrt, dass Link den Irrthum seiner Vorgänger einsah; seine Widerlegung der älteren Ansicht ist aber eine ungenügende, weil auch an dem eingeschnittenen Stengel eine Contraction der Gewebe an der Lichtseite nicht ausgeschlossen ist. Die Stelle lässt aber weiter annehmen, dass Link bereits eine richtige Vorstellung von dem Zustandekommen der Krümmung hatte, dass nämlich an der Schattenseite der Stengel eine stärkere Längenzunahme als an

¹ L. c. p. 137.

² In historischer Beziehung erwähnenswerth ist die von Bonnet (l. c. p. 35) gemachte Bemerkung, dass man wohl das Wenden der Wurzeln nach einem feuchten Schwamme hin kenne, allein bis zur Zeit, in welche seine Untersuchungen fallen, die Ursachen der Bewegungen der Blätter unerforscht geblieben seien. Erstere Erscheinung, welcher man in neuerer Zeit den Namen Hydrotropismus gegeben hat, ist bekanntlich von Sachs (Arbeiten des botan. Institutes, Bd. I, p. 209) genauer studirt worden. Sachs führt aber die Auffindung dieser Erscheinung bloß bis auf Knight zurück.

³ Physique des arbres. Paris 1758. (Deutsch von Schöllenbach, 1764, Bd. II, p. 113—116.)

⁴ L. c. p. 120.

⁵ L. c. p. 108.

⁶ Aphorismen zur Pflanzenphysiologie in: Flora Fribergensis. Berlin 1793.

⁷ Plantephysiologie, 1796. (Deutsch von Markussen. Kopenhagen und Leipzig 1798.)

⁸ Göttingen 1808, p. 255.

der Lichtseite anzunehmen sei. Auch Liuk unterscheidet, wie Du Hamel, zwischen heliotropischen und geotropischen Bewegungen. Er drückt sich hierüber sehr kurz, aber mit grösserer Bestimmtheit als seine Vorgänger aus.¹

Alle bisherigen Untersuchungen über Heliotropismus und Geotropismus waren höchst mangelhaft wegen der Unzulänglichkeit der auf dieselben gewendeten Experimente. Nichtsdestoweniger wäre es ungerecht, die Versuche der genannten Forscher geringzuschätzen; denn gerade die Frage über die Krümmungsercheinung der Pflanzentheile bot, wie schon oben angedeutet, anserordentliche Schwierigkeiten dar.

Das Verdienst des Mannes, welcher hier den Knoten zu lösen verstand, kann deshalb nicht genug hoch angeschlagen werden. Es war Th. A. Knight, welcher durch ein einfaches Experiment die geotropischen Wachstumsrichtungen von auf andere Weise zustande gekommenen unterscheiden lehrte, und die ersteren auf ihre wahre Ursache zurückführte. Da, wie wir jetzt wissen, an oberirdischen Pflanzentheilen heliotropische und geotropische Erscheinungen gewöhnlich mit einander verknüpft auftreten, so hat Knight schon durch die Einführung seiner Rotationsversuche in die Pflanzenphysiologie sich um die Frage des Heliotropismus wenigstens indirect verdient gemacht. Ein noch grösseres und directes Verdienst erwarb er sich durch die erste Auffindung der Thatsache, dass Pflanzentheile existiren, welche das Licht fliehen; eine Erscheinung, die man jetzt als negativen Heliotropismus (Lichtscheue) bezeichnet.

Knight entdeckte den negativen Heliotropismus der Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis*.² und erklärte die Erscheinung durch die Annahme, dass das Rindengewebe durch das Licht ausgedehnt werde.

Seb. Poggioli³ war der Erste, welcher Versuche anstellte, um die Beziehung zwischen der Brechbarkeit des Lichtes und den heliotropischen Krümmungen kennen zu lernen. Er stellte Keimlinge von *Brassica* und *Raphanus* im objectiven Spectrum auf und beobachtete, dass die Cotylen sich sowohl gegen Roth als gegen Violett hin neigten, wie es die durch das Licht hervorgerufene Lage der Stengel bedingte, dass aber gegen Violett hin die Wendung rascher erfolgt als gegen Roth.⁴

Einige Jahre später machte Dutrochet⁵ eine interessante Auffindung; er fand nämlich, wie er sich ausdrückt, die Wurzel (nämlich das hypocotyle Stengelglied) von *Viscum album* mit dem Vermögen der Lichtscheue ausgerüstet. Da Dutrochet die zwölf Jahre früher gemachte Entdeckung Knight's nicht kannte, so glaubte er der Entdecker der Eigenschaft von Pflanzentheilen, das Licht zu fliehen, zu sein.⁶ Er verfolgte dieses merkwürdige Verhalten gewisser Pflanzenorgane und fand auch an den Luftwurzeln von *Pothos digitata* negativen Heliotropismus.⁷ Auch an den sich concav nach abwärts krümmenden Ästen von *Fraxinus excelsior pendula* glaubte er Lichtscheue annehmen zu können.⁸

Raspail knüpft an eine schon von Bonnet gemachte Beobachtung an, der zufolge sich die Blätter einer an einer Mauer stehenden *Juncus*-Art von dieser weg zum Lichte wenden, und gibt an, dass die Blätter aller Gramineen das Bestreben zeigen, sich dem Lichte zuzuwenden.⁹

A. P. De Candolle¹⁰ hielt den positiven Heliotropismus nur an grüne Gewächse gebunden; nach seiner Ansicht fehle er diesen nur ausnahmsweise, wofür die Mistel als Beispiel angeführt wird. Den nicht

¹ L. c. p. 247 heisst es: „Ich sah die jungen Pflanzen sich vom Lichte wegbiegen, um die Verticallinie zu erreichen.“

L. c. p. 255: „Die Richtung nach der Verticallinie ist von dem Drehen nach dem Lichte verschieden.“

² On the motions of the tendrils of plants. In Philos. transact. 1812, p. 314.

³ Opuscoli scientifici. Bologna 1817, p. 9.

⁴ Vergl. auch Dutrochet, Compt. rend. XVIII, 1844, p. 851 und 1172.

⁵ Journ. de physique. Févr. 1822.

⁶ Auch noch im Jahre 1826, in welchem Dutrochet über Lichtscheue der Pflanzen schrieb (Nouveau bulletin de la société philomatique, Mars 1826), waren ihm Knight's Entdeckungen unbekannt; erst 11 Jahre später wurde er darauf aufmerksam.

⁷ Vergl. Ann. d. sc. nat. XXIX. (1833), p. 413.

⁸ L. c. p. 427.

⁹ Mémoire sur l'anatomie comparée des Graminées. Paris 1826, I, p. 356 ff.

¹⁰ Physiologie végétale. Paris 1832. (Deutsche Übersetzung von Röper, 1835, Bd. II, p. 574.)

grünen Pflanzen (Pilze, *Cuscuta*-Arten¹ und Orobauchen werden speciell angeführt) fehle er gänzlich, ein Satz, welcher jedoch in dieser allgemeinen Fassung sich später als unrichtig herausgestellt hat. Er konnte sich bereits auf die Knight'schen Versuche über Geotropismus stützen, und unterschied, wie Dutrochet, bereits scharf zwischen heliotropischen und geotropischen Krümmungen. Nicht so glücklich war De Candolle's Übersetzer, Röper. In den Anmerkungen zu dem deutschen Texte der De Candolle'schen Physiologie, in welcher er den Autor berichtigen wollte, kommen zahlreiche Verwechslungen von geotropischen und heliotropischen Erscheinungen vor, die um so befremdender erscheinen, als einige Blätter vorher die Knight'schen und andere auf Geotropismus Bezug nehmenden Untersuchungen in eingehender Weise wiedergegeben sind. So wird z. B., um zu zeigen, dass auch nicht grüne Organe sich dem Lichte zuwenden können, auf eine von Gleditsch zuerst gemachte Beobachtung hingewiesen, der zufolge mit Knollen ausgegrabene Zeitlosen, in wagrechte oder selbst umgekehrte Lage gebracht, sich aufrichten, was doch zweifellos eine geotropische Erscheinung ist.

De Candolle sieht den positiven Heliotropismus als eine Erscheinung des Etiollements an. Dies ist insofern richtig, als etiolirte Pflanzen die Erscheinung deutlicher zeigen als normale, und als die Hinterseite zum Lichte hinneigender Stengel häufig als etiolirt anzusehen ist. Es findet sich aber Neigen zum Lichte hin auch an Stengeln, welche die Eigenthümlichkeit des Etiollements gar nicht an sich tragen, wie auch an ganz grünen und ihrer Grösse nach als völlig normal anzusehenden Blättern ausgeprägter Heliotropismus zu constatiren ist. Wenn auch die Schattenseite positiv heliotropischer Organe im Vergleiche zur Lichtseite eine Überverlängerung zeigt, so wäre es doch zu weit hergeholt, dieselbe als eine Erscheinung des Etiollements zu betrachten.

Die von Knight und Dutrochet entdeckten Fälle von negativem Heliotropismus sind von De Candolle nur wenig beachtet und nur gelegentlich erwähnt worden; in dem den heliotropischen Erscheinungen gewidmeten Capitel seines Werkes werden diese Phänomene gar nicht berührt. Eine, so viel mir bekannt, bis jetzt noch nicht wiederholte Beobachtung, welche vielleicht auf negativem Heliotropismus beruht, führt De Candolle in seinem Werke an. Er hat nämlich bemerkt, dass die jungen Sprosse (fêches) der Coniferen fast regelmässig nach Norden überhängen. Da bei vielen Phänomen des Heliotropismus die Richtung jenes Lichtes, welchem die stärkste Intensität zukommt, für die Richtung des heliotropischen Pflanzentheiles massgebend ist; so liegt die Vermuthung nahe, dass diese Sprosse durch die Mittagssonne in die Richtung nach Norden gebracht wurden. Ich komme auf diese Beobachtung unten noch zurück.

Über das Wenden der Blüthen nach der Sonne spricht sich De Candolle ausführlicher aus. Er nennt die Erscheinung „*nutation des tiges héliotropes*“. Hier handelt es sich wieder hauptsächlich um die Sonnenblume. Wie schon oben erwähnt, hat Hales die Erscheinung bereits beschrieben und zu erklären versucht. Später hat J. J. Plenck³ ihrer gedacht und angegeben, dass die Blüthen von *Helianthus annuus*, von *Reseda luteola* u. m. a. eine sonnengleiche Bewegung (*motus solsequialis*) zeigen. In eine Erklärung des Phänomens lässt sich Plenck nicht ein, sondern begnügt sich damit, die sonnengleichen Bewegungen zu den automatischen zu zählen. De Candolle fand wie seine Vorgänger, dass die Blüthenköpfe von *Helianthus* dem Laufe der Sonne folgen. Als Ursache der Erscheinung führt er, ohne sich indess auf Hales zu berufen oder Bonnet zu widerlegen, an, dass das Gewebe der Stengelspitze an der Sonnenseite ein wenig austrockne und in Folge dessen sich zusammenziehen müsse, wodurch ein Überhängen des Blüthenkopfes nach der Lichtquelle hin zu Stande komme. Unterstützt wird das Nicken des Blüthenstengels nach De Candolle noch durch das Gewicht des Blüthenkopfes, ferner dadurch, dass die Schattenseite des Stengels weicher als die Lichtseite ist, und endlich dadurch, dass der Stengel als grüner Pflanzentheil dem Lichte zustrebt. Der berühmte Autor

¹ Dass die Stengel der *Cuscuta*-Arten in der That nicht heliotropisch sind, wurde neuerdings von L. Koch (Unters. über die Entwicklung der Cuscuten, Hanstein, Botan. Abhandl. Bd. II, 1874, p. 125) gezeigt.

² L. c. p. 576. Diesen Gedanken hat De Candolle schon früher ausgesprochen (Mém. de la soc. d'Arcueil, 1809, II, P. 104).

³ Physiologie und Pathologie der Gewächse. Wien 1795, p. 56.

gibt an, dass bei der Sonnenblume die genannten, das Nicken hervorrufenden Bedingungen im höchsten Grade vereinigt sind; allein man vermisst an der betreffenden Stelle die experimentelle Begründung hierfür.¹

Röper tritt De Candolle mit einer sehr bemerkenswerthen Beobachtung entgegen, die bis jetzt nicht die gehörige Beachtung gefunden hat. Er theilt nämlich mit, dass er eine Sonnenblume mit ästigem Stengel gesehen hat, deren Blüthenköpfe zu gleicher Zeit nach allen vier Himmelsgegenden gerichtet waren. Aus der Beschreibung des Falles geht hervor, dass die betreffende Pflanze sonnigen Standort hatte.

De Candolle nennt die Pflanzen, welche ein der Sonnenblume ähnliches Verhalten zeigen, „*plantes héliotropes*“. Ausser *Helianthus annuus* führt er keine Beispiele für diese Gruppe an. Nur bemerkt er, dass die Ähren der Gräser in windstiller Luft nach Süden überhängen müssten, gewöhnlich aber doch nach einer anderen Weltgegend gewendet sind, und dann durch den herrschenden Wind in diese Lage gebracht würden; ferner, dass nach Micheli de Chateauvieux der die Doldenblüthen tragende Stengel von *Hoya carnosa* R. Br. dem Gange der Sonne folge.

Über den Heliotropismus der Blätter hat De Candolle keine eigenen Beobachtungen angestellt, und beruft sich in Bezug auf diese Erscheinung bloß auf Bonnet und Raspail.

De Candolle ist der Erste, welcher sich eingehender mit der Frage beschäftigte, in welcher Weise der positive Heliotropismus zu Stande kömmt. Die von Hales und Du Hamel gegebenen Erklärungsversuche führt der Autor nicht an, wohl aber schien es ihm nothwendig, auf einem schon von Du Hamel widerlegten Irrthum noch zurückzukommen: ob nämlich die an Fenstern oder in Treibhäusern stehenden Pflanzen, indem sie in's Freie zu kommen streben, Luft oder Licht suchen. De Candolle beruft sich hierbei auf einen Versuch von Tessier, welcher Pflanzen in einen Keller brachte, und von einer Seite durch ein verschlossenes Fenster Licht, von der anderen Seite die freie Luft aus einem dunklen Raume Zutreten liess, wobei sich natürlich herausstellte, dass die Stengel der Pflanzen nach dem Lichte strebten.

Als Ursache des Wendens der Stengel nach dem Lichte sieht De Candolle in erster Linie die assimilatorische Kraft des letzteren an. Er behauptet, dass an der Lichtseite der Stengel mehr Kohlensäure zerlegt wird, als an der Schattenseite; in Folge dessen werde die Lichtseite des Stengels rascher fest als die entgegengesetzte, die Elemente der ersteren bleiben im Längenwachstum zurück, die der letzteren werden aber länger. Nach seiner Ansicht wird das Längenwachstum der die Lichtseite der Stengel zusammensetzenden Zellen noch weiter dadurch gehemmt, dass hier die Transpiration eine grössere ist, wodurch neben stärkerem Wasserverlust eine reichlichere Ablagerung mineralischer Bestandtheile erfolge, was die Erhärtung der Gewebe begünstige und das Wachstum hemme.

Einer experimentellen Prüfung hat De Candolle diese Angaben nicht unterzogen. Dass die Production organischer Substanz in den jungen Stengeln, welche noch stark heliotropisch krümmungsfähig sind, fast gleich Null ist, bedarf heute keines Beweises mehr; das erste Argument fällt mithin schon ohne besondere experimentelle Prüfung fort. Die beiden anderen Angaben, dass der Wassergehalt an der Lichtseite ein geringerer, der Mineralgehalt ein grösserer ist, als an der Schattenseite, sind von vornherein nicht verwerflich; erstere ist erst jüngsthin von G. Kraus (s. unten), letztere niemals experimentell geprüft worden.

Trotzdem muss aber doch anerkannt werden, dass De Candolle eine richtigere Vorstellung von dem Zustandekommen des positiven Heliotropismus hatte, als seine Vorgänger, indem er die Krümmung der Stengel nach dem Lichte nicht mehr durch Zusammenziehung der Gewebe an der Lichtseite, sondern durch ein an der Schattenseite des Stengels vor sich gehendes gesteigertes Längenwachstum erklärte.

Im Übrigen wäre aus De Candolle's Werk in Betreff des Heliotropismus nur noch hervorzuheben, dass er auf einen Vorschlag André Thonin's aufmerksam macht, der dahin geht, das Sonnenlicht in der Baumnutzung nutzbar zu machen, um gekrümmte Äste zu erhalten, deren gebogenes Holz in manchen Zweigen der

¹ P. 606 ffd. An dieser Stelle wird das Hauptgewicht auf das Austrocknen des Stengels an der Sonnenseite gelegt. An einer früheren Stelle (p. 33) misst aber der Autor gerade diesem Umstand sehr wenig Werth bei, hält die Thatsache für unbewiesen und glaubt, dass diese Erscheinung in gleicher Weise, wie das Neigen der Stengel zum Lichte zu Stande komme.

Technik mit Vortheil angewendet werden könnte. Dieser Vorschlag ist aber, so viel ich erfahren konnte, nie berücksichtigt worden, und bei dem heutigen Stande der Holzindustrie dürfte er wohl keine Beachtung mehr verdienen.

H. v. Mohl¹ hat gelegentlich seiner Untersuchungen über das Winden der Schlinggewächse nachgewiesen, dass die Stämme derselben, wie dies auch bei anderen Stämmen vorkommt, dem Lichte sich zuwenden, aber in auffallend geringerem Grade.

In sehr schöner Weise legte dies Mohl an *Ipomaea purpurea* dar, indem er zeigte, dass das hypocotyle Stengelglied dieser Pflanze nicht windet, aber stark (positiv) heliotropisch ist, während die höheren Internodien bei einseitiger Beleuchtung so wenig heliotropisch sind, dass sie fast vertical nach aufwärts wachsen.² Er ist auch der Erste, welcher der wichtigen Beobachtung Knight's über den negativen Heliotropismus der Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis* Erwähnung thut, selbe besätigt, aber hinzufügt, dass zahlreiche rankende Gewächse existiren, deren Ranken diese Fähigkeit abgeht. So den Ranken von *Passiflora coerulea*, *Cobaea*, *Pisum sativum*, *Lathyrus odoratus* und *Cucurbita*, obgleich er die Stengel aller dieser Pflanzen positiv heliotropisch fand.³ In dieser Schrift zeigte er auch, dass die Pflanzentheile durch Verweilen in schwachem Lichte heliotropisch empfindlicher werden. Aber selbst wenn *Lathyrus odoratus* und *Pisum sativum* so lange im sparsamen Lichte gestanden bis die Stengel bleichsüchtig geworden, zeigten deren Ranken weder die Neigung sich dem Lichte zuzuwenden, noch es zu fliehen.

Zu den wichtigsten Arbeiten über Heliotropismus gehören unstreitig die von Dutrochet herrührenden. Der Werth derselben liegt indess mehr in den darin niedergelegten Entdeckungen als in den Interpretationen der aufgefundenen Erscheinungen.

Schon seine erste, speciell dem Heliotropismus gewidmete Publication⁴ ist von Wichtigkeit, weil der Autor darin der Eigenschaft der Pflanzentheile, das Licht zu fliehen, dieselbe Aufmerksamkeit schenkt, wie dem positiven Heliotropismus. Dutrochet ist der Erste, welcher der Entdeckung Knight's über den negativen Heliotropismus, die innerhalb eines Zeitraumes von 25 Jahren fast unberücksichtigt geblieben war, durch neue einschlägige Beobachtungen zu grösserer Bedeutung verhalf. Er bestätigt die Beobachtungen Knight's über den negativen Heliotropismus der Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis*, entdeckte das gleiche Verhalten der Ranken von *Pisum*⁵, und spricht sich ausführlicher über die den negativen Heliotropismus des hypocotylen Stengelgliedes von *Viscum album* betreffende Beobachtung aus. Letztere Auffindung wurde später mehrfach bestätigt; über die ersiere ist mir keine Beobachtung eines anderen Botanikers bekannt geworden, was um so bedauerlicher ist, als der Autor sich hier im vollen Widerspruch mit H. v. Mohl befindet. Selbstverständlich komme ich in meinen Untersuchungen hierauf zurück.

Nach Dutrochet sollen auch die hakenförmigen Krümmungen der Zweigenden von *Vitis* und *Corylus* durch negativen Heliotropismus zu Stande kommen, was insoferne unrichtig ist, als diese Krümmungen sich auch im Finstern vollziehen und ihrem Wesen nach in dieselbe Kategorie wie die sogenannte spontane Nutation der Keimstengel der Dicotylen gehören. Ich werde indess unten zeigen, inwieweit bei diesen zweifellos unabhängig vom Lichte sich vollziehenden Krümmungen negativer Heliotropismus im Spiele ist.

Dutrochet hat angegeben, dass die Stengel der Schlinggewächse sich schwachem Lichte hinneigen, hingegen vom starken Lichte sich abwenden (*Humulus Lupulus* und *Convolvulus sepium*). H. v. Mohl⁶ hat die betreffende Stelle nicht richtig wiedergegeben, indem er Dutrochet die Behauptung zuschreibt, dass die Stämme aller Schlingpflanzen sich vom Lichte abwenden, und hinzufügt, dass dies ganz unrichtig ist,

¹ Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

² L. c. p. 119.

³ L. c. p. 11.

⁴ De tendance des végétaux à se diriger vers la lumière et de leur tendance à la fuir. Mémoire pour servir à l'histoire anatomique etc. Paris 1837, p. 60—114.

⁵ Ausführlicher hierüber: Annales des sc. nat. 2 sér. tom. XX, p. 308 ff. Der Angabe Mohl's, wonach die Ranken von *Pisum* nicht heliotropisch sind, wird hier nicht gedacht.

⁶ Die vegetabilische Zelle, Braunschweig 1851, p. 298.

indem nach seinen Beobachtungen die Stengel aller kletternden und windenden Pflanzen sich zum Lichte hinziehen, ein Satz, welcher, wie unten dargethan werden wird, in seiner Allgemeinheit sich nicht bewahrheitet.

Eine Beobachtung von Dutrochet über negativen Heliotropismus erfreute sich einer ganz aussergewöhnlichen Berücksichtigung, nämlich die auf die Stengel des Ephedra bezugnehmende. Fast in allen Lehrbüchern werden die Stengel dieser Pflanze häufig als einziges Beispiel dieser Erscheinung angeführt. In neuerer Zeit wurde diese ziemlich ungenügende Beobachtung Dutrochet's¹ von einigen Beobachtern unterstützt, von Darwin² wieder in Zweifel gezogen.

Dutrochet schrieb, wie man sieht, dem negativen Heliotropismus eine ziemlich grosse Verbreitung zu; er gibt jedoch ausdrücklich an, dass die Pflanzentheile das Licht seltener fliehen, als dasselbe aufsuchen.

Bemerkenswerth ist die Beobachtung des genannten Autors, dass die Pflanzentheile nur unter der Einwirkung von directem und lebhaftem Lichte das letztere fliehen. Hingegen war es lange bekannt, dass sehr geringe Lichtintensitäten zur Hervorrufung des positiven Heliotropismus ausreichend sind.

In Bezug auf die Lage der Blätter zum Lichte bringt Dutrochet zahlreiche Beobachtungen. Er bestätigt zunächst die Angabe Bonnet's, dass die Blätter der Mistel sowohl Ober- als Unterseiten dem Lichte zuwenden, dass die Blätter jener Gramineen, deren Unterseiten dunkler gefärbt sind als die Oberseiten, sich mit den ersteren nach oben, also dem Lichte zuwenden, eine schon früher (1823) von E. Meyen³ gemachte Entdeckung; ferner, dass die Blätter von *Juniperus communis*, an welchen die Spaltöffnungen an der Oberseite auftreten, durch das Nicken der Zweigenden in umgekehrte Lage gebracht werden, also wieder mit der die Spaltöffnungen führenden Seite nach abwärts gewendet sind; endlich, dass die Röhrenblätter der *Allium*-Arten, an welchen eine morphologische Ober- und Unterseite nicht zu unterscheiden sei, sich dem Lichte gegenüber ganz indifferent verhalten.⁴ Werden Blätter, welche eine bestimmte Seite nach oben kehren, umgewendet, so erfolgt eine Zurückkrümmung des Blattes in die normale Lage, was schon Bonnet zeigte. Dutrochet erklärt aber diese Erscheinung nicht als eine heliotropische, sondern als eine spontan zu Stande kommende, deren Ursache in der Organisation der Pflanze begründet wäre.⁵

Dutrochet bringt in der genannten Abhandlung auch weitere Beobachtungen über den von ihm an Luftwurzeln am *Pothos* (s. oben p. 147) entdeckten Heliotropismus. Er hatte zur Zeit, als er diese Entdeckung machte, die Ansicht, dass die Wurzeln in der Regel keine bestimmte Lage zum Lichte einnehmen, und nur bei Chlorophyllbesitz sich dem Lichte zukehren. Zur Bekräftigung dieser seiner Ansicht diente eine an *Mirabilis jalapa* angestellte Beobachtung. Wenn die Wurzeln dieser Pflanze, welche sich gewöhnlich dem Lichte gegenüber indifferent verhalten, im Wasser cultivirt werden, so entwickelt sich in den Geweben Chlorophyll, und in diesem Falle wenden sich die Wurzeln dem Lichte zu.⁶

Das Wenden der Blüthenköpfe von *Helianthus annuus* nach der Sonne hat Dutrochet weniger gedankenlos als seine Vorgänger erklärt. Er findet nämlich, dass die Blume sich heliotropisch gegen die Sonne neigt, dass aber ihre Bewegung nach dem Laufe der Sonne durch eine Torsion des Stengels vermittelt werde.⁷ In seiner Erklärung des positiven Heliotropismus wendet sich der Autor gegen De Candolle, welcher, wie oben gezeigt wurde, an der Schattenseite sich krümmender Organe ein begünstigtes Längenwachsthum annahm. Dutrochet glaubt, dass die Lichtseiten der Stengel bei der Hervorbringung der Krümmung activ betheiligt sind, und stützt sich dabei auf folgenden, mit heliotropisch gekrümmten Stengeln an *Medicago sativa* angestellten Versuch.⁸ Wird dieser Stengel so der Länge nach getheilt, dass eine Hälfte die (concave)

¹ L. c. p. 68.

² Climbing Plants. 1875. (Deutsche Übers. von Carus, 1876, p. 142.)

³ Vergl. Röper l. c. p. 616.

⁴ L. c. p. 99—101.

⁵ L. c. p. 104.

⁶ Vergl. l. c. p. 70 und Ann. des scienc. nat. 3. sér. V, p. 65.

⁷ L. c. p. 108.

⁸ L. c. p. 72—75.

Lichtseite, die andere die (convexe) Schattenseite in sich aufnimmt, so krümmt sich die erstere noch stärker gegen das Licht hin (concav), während die letztere sich gerade streckt. Die Thatsache ist vollkommen richtig und kann namentlich leicht an den stark positiv heliotropischen epicotylen Stengelgliedern von *Phaseolus multiflorus* constatirt werden; allein sie widerspricht der De Candolle'sehen Ansicht keineswegs, sondern lehrt nur, dass die Spannungsdifferenzen in den consecutiven Gewebsschichten an der vorderen Hälfte andere als an der hinteren sind, was sich mit dem ungleichen Wachstum der Licht- und Schattenseite des Stengels völlig in Einklang bringen lässt. Selbstverständlich komme ich in meinen eigenen Untersuchungen auf diese mechanischen Verhältnisse zurück.

Merkwürdig ist es, dass De Candolle und Dutrochet gerade in einer den Heliotropismus betreffenden Annahme, die ganz und gar irrtümlich ist, übereinstimmen. Beide glaubten den positiven Heliotropismus an den Chlorophyllgehalt der betreffenden Organe gebunden. Ersterer liess sich hiebei durch die ganz unrichtige Vorstellung der Betheiligung der Assimilation bei der Lichtbeugung, letzterer durch eine Beobachtung leiten, deren Richtigkeit ganz zweifelhaft ist. Es sei erlaubt, schon hier zu erwähnen, dass nach meinen Beobachtungen die Wurzeln von *Mirabilis Jalapa* gar keinen deutlichen ausgesprochenen Heliotropismus zeigen und völlig chlorophylllos sind (offenbar liess sich Dutrochet, indem er diese Wurzeln für chlorophyllhaltig erklärte, durch angesiedelte grüne Algen täuschen) und wir heute ebensowohl grüne negativ heliotropische Organe als völlig chlorophylllose, positive Lichtbeugung zeigende Organe kennen.

Zum mindesten einseitig war Dutrochet's Behauptung, dass der Zweck des Hinneigens der Pflanzentheile zum Lichte darin besteht, die Auffindung des Lichtes behufs Chlorophyllbildung zu ermöglichen.¹

Meyen hat in seiner in vielfacher Beziehung ausgezeichneten Pflanzenphysiologie das den Heliotropismus betreffende Capitel nur sehr dürftig ausgearbeitet. Die Literatur ist daselbst sehr unvollständig gegeben. Democh enthält dieses Capitel einige gute Beobachtungen und einzelne treffende Bemerkungen. So widerlegt er an der Hand der bekannten Thatsache, dass etiolirte Kartoffeltriebe in Kellern oft in einer Länge von mehreren Klaftern dem Lichte entgegenwachsen, die oben erwähnte Behauptung De Candolle's, nach welcher der positive Heliotropismus durch einseitige an den Lichtseiten der Stengel statthabende Assimilation der Kohlensäure zu Stande käme.² Auch hat Meyen die ersten Beobachtungen über den negativen Heliotropismus echter Bodenwurzeln angestellt. Er zeigte nämlich, dass aufgerichtete Keimwurzeln von Bohnen allerdings das Bestreben haben nach abwärts zu wachsen, dass sie aber beleuchtet und im feuchten Raume gezogen, an der von der Lichtquelle abgewandten Seite sich nach abwärts krümmen.³

J. Payer⁴ hat die heliotropischen Erscheinungen an Kressekeimlingen genauer studirt. Er fand, dass die Keimstengel sich zuerst concav gegen das Licht krümmen, dann sich aber geradlinig in die Richtung gegen die Lichtquelle strecken, also zum Lichte sich hinneigen. Die Richtigkeit dieser Beobachtung lässt sich leicht constatiren. Die Erscheinung beruht offenbar darauf, dass die Differenz im Längenwachstum an der Licht- und Schattenseite des Organes relativ abnimmt; ob dies spontan, oder in Folge der Lichtwirkung oder durch negativen Geotropismus geschieht, ist von vornherein nicht zu entscheiden, und ist bis jetzt noch nicht experimentell geprüft worden.

Ferner stellt der Autor die Behauptung auf, dass die Tendenz der Stengel, sich dem Lichte zuzuwenden, desto grösser ist, je schwächer das wirkende Licht ist. Es ist selbstverständlich, dass dieser Satz nur innerhalb gewisser Grenzen richtig sein kann. Warum mit der Abnahme der Lichtintensität bis zu einem bestimmten Minimum die heliotropische Krümmungsfähigkeit zunimmt, hat Payer nicht erörtert. Die Richtig-

¹ L. c. p. 70. ff.

² Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. III, Berlin 1839, p. 586.

³ L. c. p. 583 und 588. In Mohl's oben genannter Arbeit (p. 77) ist allerdings davon die Rede, dass sich Wurzeln vom Lichte abwenden; allein bestimmte Beobachtungen hierüber führt er nicht an, so dass die Annahme, er habe beim Niederschreiben der betreffenden Stelle Dutrochet's Beobachtungen des negativen Heliotropismus der hypocotylen Axe an *Viscum album* und der Luftwurzeln von *Pothos* im Sinne gehabt, wahrscheinlich ist.

⁴ Mémoire sur la tendance des tiges vers la lumière. Compt. rend. 1842, T. XV p. 1194—1196.

keit der Thatsache vorausgesetzt, fände sie ihre einfachste Erklärung darin, dass mit der Abnahme der Lichtintensität die Beleuchtungsdifferenz an der Vorder- und Hinterseite des betreffenden Organes wächst; da nun die heliotropischen Krümmungen nur zu Stande kommen können, wenn eine solche Differenz vorhanden ist, so wird es schon von vornherein begreiflich, dass mit dem Wachsen dieser Differenz — bis zu einer bestimmten Grenze — die heliotropische Wirkung sich steigern müsste. Ich komme im experimentalen Theile meiner Arbeit auf diesen wichtigen Punkt zurück.

Payer findet, dass das Mittel, in welchem die Versuchspflanze sich befindet, keinen Einfluss auf das Zustandekommen des Heliotropismus nimmt, sondern bloß modificirend auf die Stärke des Phänomens wirkt. Keimstengel der Kresse krümmen sich auch unter Wasser, in einer Atmosphäre von Stickstoff oder Wasserstoff.¹

Diese Angabe erfordert eine neuerliche Prüfung. Denn wenn der Heliotropismus eine Wachstumserscheinung ist, so kann er sich nur in einer Atmosphäre vollziehen, welche Sauerstoff, wenn auch nur in kleiner Menge, enthält; es sei denn, dass die das Wachstum begleitende Athmung durch innere Verbrennung erfolge.

Payer fand, dass heliotropisch krümmungsfähige Pflanzentheile, von zwei Seiten beleuchtet, sich der stärkeren Lichtquelle hinneigen. Seiner Darstellung lässt sich entnehmen, dass die Pflanzen sich bei diesen Versuchen sehr empfindlich erweisen. Er meint, man könnte sie als Photometer benützen.²

In dieser kurzen Abhandlung theilt der Autor auch seine Versuche über die Beziehung zwischen der Brechbarkeit der Strahlen und dem Heliotropismus mit. Er operirte mit Kressepflänzchen, welche er sowohl im objectiven Spectrum, als hinter — vorher spectroscopisch untersuchten — farbigen Gläsern auf ihre Krümmungsfähigkeit prüfte. In beiden Fällen fand er, dass sich die Pflänzchen in Roth, Orange, Gelb und Grün wie in voller Dunkelheit verhielten, hingegen dem blauen und violetten Lichte sich zukrümmten. Das blaue Licht ist hierbei wirksamer, als das violette. Die (dunklen) chemischen Strahlen erweisen sich als wirkungslos. Er fand nämlich, dass ein Keimling, welcher durch zwei gleich starke Flammen beleuchtet wurde, deren Licht einerseits eine Wasserschicht, andererseits eine gleichdicke Terpentinölschicht passirte, sich in die Resultirende der einfallenden Strahlen stellte, wenn er gleichweit von beiden Lichtquellen postirt wurde.³

Die immerhin interessanten, von Payer gewonnenen Resultate haben Dutrochet angeregt, die Beziehung zwischen der Brechbarkeit der Strahlen und der heliotropischen Krümmungsfähigkeit der Pflanzentheile durch eigene Anschauung kennen zu lernen.⁴ Er operirte anfänglich wie seine Vorgänger mit Kressekeimlingen. Es wurden dieselben in einer kleinen dunklen Kammer der Einwirkung von hellem diffusen Tageslicht ausgesetzt, welches durch ein Glas ging, das nur rothe Strahlen durchliess. Die Keimlinge wendeten sich dem rothen Lichte nicht zu. So weit fand also Dutrochet die Beobachtungen Payer's bestätigt. Nun wurden die Versuche mit zahlreichen anderen Keimpflänzchen in derselben Weise, unter den gleichen Vegetationsbedingungen angeführt; nunmehr stellte es sich heraus, dass gewisse Keimpflanzen sich so wie Kresse verhielten, andere aber sich dem rothen Lichte hinneigten. Er beobachtete, dass in die letztere Kategorie durchwegs Pflänzchen mit sehr dünnen Keimstengeln gehören (*Trifolium agrarium*, Durchmesser des Stengels = 0.55^{mm}; *Mercurialis annua*, D. d. St. = 0.50^{mm}; *Papaver Rhoeas*, D. d. St. = 0.35^{mm}; *Sedum acre*, D. d. St. = 0.30^{mm}). Die Stengel der Keimpflanzen, welche im rothen Lichte aufrecht blieben, hatten durchgängig einen grösseren Durchmesser (ausser *Lepidium sativum* noch: *Medicago sativa*, *lupulina*, *Trifolium pratense*, *Pisum sativum*).

¹ L. c. p. 1195.

² L. c. p. 1195.

³ Vgl. die Berichte über Payer's Memoire in Compt. rend. XVI (1843), p. 986 und XVI, p. 1120, in welchem letzteren Dutrochet mit Recht das Ungenügende dieser auf die dunklen chemischen Strahlen bezugnehmenden Versuche rügt.

⁴ De l'inflexion des tiges végétales vers la lumière colorée. Ann des sc. nat. 2 sér. T. XX, p. 329—339.

Dutrochet ist geneigt, aus diesen Beobachtungen zu schliessen, dass es nicht die Brechbarkeit der Strahlen, sondern die Helligkeit (*pouvoir éclairant*) des Lichtes ist, welche für das Zustandekommen des positiven Heliotropismus massgebend ist. Dieser Ansicht zufolge käme den unsichtbaren Strahlen¹ des Spectrums das Vermögen, heliotropische Krümmungen hervorzurufen, nicht zu,¹ was der Autor indess durch keinerlei directe Experimente unterstützt.

Payer vertheidigte seinen Standpunkt.² Er findet, dass selbst die dünnstengeligsten Keimlinge in reinem rothen (durchgelassenem) Lichte aufrecht bleiben, sich hingegen einem Lichte zuneigen, welches durch rothe Gläser ging, die aber ausser Roth noch andere sichtbare Strahlen des Spectrums durchliessen. Er bemerkt ferner, dass nicht nur die Dicke des Stengels, sondern auch die Lichtdurchlässigkeit der Gewebe auf das Phänomen einen Einfluss habe, indem z. B. in einem und demselben Lichte *Medicago lupulina* mit einem Stengeldurchmesser von 0.7^{mm} sich heliotropisch erwies, während *Spergula arvensis*, deren Stengel einen Durchmesser von bloß 0.6^{mm} aufwies, aufrecht blieb.³

Die oft citirte Arbeit Zantedeschi's⁴ über Lichtfarbe und Heliotropismus, welche nach Publication der ersten Abhandlung Payer's (1843) erschien, lehrte, dass sich Balsamkeimlinge, junge Pflänzchen von *Oxalis multiflora* etc. blauem, violetter und grünem Lichte zuneigten, nicht aber dem gelben, orangen und rothen. Die Resultate haben einen geringeren Werth als die Payer's, da dieser sowohl mit farbigen Gläsern als mit Zuhilfenahme des objectiven Spectrums arbeitete, Zantedeschi aber bloß mit gefärbten, zudem nicht genügend auf ihre Lichtdurchlässigkeit geprüften Gläsern.

Kurze Zeit nach Veröffentlichung der Untersuchungen von Payer, Zantedeschi und Dutrochet erschien die bekannte Arbeit von D. P. Gardner,⁵ welcher sich mit der Beziehung zwischen der Brechbarkeit der Lichtstrahlen und der Chlorophyllbildung, der Kohlensäurezersetzung grüner Pflanzen und dem Heliotropismus, also zum Theile mit derselben Frage beschäftigt, welche die drei zuletztgenannten Forscher fast gleichzeitig fesselte.

Gardner, welcher seine Versuche jenseits des Oceans (Virginien) anstellte, hatte von den bezeichneten Arbeiten keine Kenntniss.

Zu seinen Versuchen dienten anfänglich Sämlinge von Rüben, Kohl, Senf, Buffbohnen, ältere Exemplare von *Solanum nigrum* etc.; später benützte er bloß Rübenkeimlinge, da er mit diesen die besten Resultate erlangte.

Nachdem die in einem länglichen Trog gesäten Samen etiolirte Keimlinge von 1—1 $\frac{1}{3}$ engl. Zoll Höhe geliefert hatten, wurde der Trog 1 $\frac{1}{2}$ engl. Fuss von einem Flintglasprisma entfernt aufgestellt, und der Einwirkung der Spectralfarben des Sonnenlichtes ausgesetzt. Die von den indigofarbenen Strahlen getroffenen Pflänzchen neigten sich nach vorne gegen das Prisma zu, während alle übrigen Pflänzchen gegen diese Richtung convergirten, indem sowohl die Keimlinge, welche zwischen Roth und Blau, als die, welche in Violett standen, sich schief gegen die im Indigo stehenden Pflänzchen neigten. Gardner macht die Wirkung, welche das verschieden farbige Licht auf die Keimlinge ausübte, noch weiter dadurch anschaulich, dass er die ganze Aussaat einem Ährenfelde vergleicht, dessen Halme durch zwei entgegengesetzte Winde niedergelegt, sich gegeneinander neigen.

Der genannte Forscher zieht aus seinen Beobachtungen zunächst den Schluss, dass allen leuchtenden Strahlen des Lichtes die Fähigkeit zukommt, Krümmungen von Pflanzentheilen gegen das Licht hin zu bewirken, und dass diese Eigenschaft den indigofarbenen Strahlen im höchsten Grade eigen ist. Die merk-

¹ L. c. p. 337.

² Compt. rend. XVII, p. 1085 und XVIII, p. 32—36 (1844).

³ Die weitere Polemik zwischen Dutrochet und Payer über diese Streitfrage ist interesselos, da in der betreffenden Publication sachlich nichts Neues enthalten ist. (Vgl. Compt. rend. 1844, XVIII, p. 63 und XVIII, p. 190).

⁴ Das italienische Manuscript ist datirt vom 30. Nov. 1842. Vgl. Compt. rend. XVI (1843), p. 747 und XVIII (1844), p. 849.

⁵ Bibliothèque universelle de Genève. Févr. 1844. — Friep's Notizen, Bd. XXX (1844), p. 161 ff.

würdigen Erscheinungen des Neigens der ausserhalb Indigo stehenden Pflanzen gegen die in dieser Region befindlichen, hat Gardner nicht näher erläutert. Es ist dies jenes Phänomen, welches später von Dutrochet und Guillemin als laterale Flexion bezeichnet wurde. Über einen etwaigen Einfluss der ultrarother und ultravioletten Strahlen auf den Heliotropismus hat Gardner nichts mitgeteilt.

Gardner nimmt an, dass blos den leuchtenden Strahlen und nicht den chemischen (tithonischen im Sinne Draper's; vergl. Foriep's Not. Bd. XIV, 1 und 2) und Wärmestralen heliotropische Wirkung zukommt. Er nimmt dies aber in einem Sinne, den wir heute, nachdem die Lehre von der Erhaltung der Kraft und der Wechselwirkung der Naturkräfte zur Herrschaft gelangte, nicht mehr gelten lassen dürfen. Gardner glaubte nämlich — und seine Auffassung war für die damalige Zeit erlaubt — dass bestimmten Strahlen thermische, chemische oder Leuchtkraft innewohne, die gewissermassen trennbar sind. So liess er indigoblau Strahlen durch eine in einem Glaskrog enthaltene Lösung von Eisen-Prussocyanür gehen und vermeinte auf diese Weise die chemische Kraft dieser Strahlen, und nur diese vernichtet zu haben. Da diese durch das Eisenrhodanid gegangenen Strahlen keine heliotropischen Wirkungen ausübten, und im Mondlicht, welches nach der damaligen Ansicht keine thermische Kraft besitzt,¹ schon in 1—2 Stunden heliotropische Krümmungen sich vollziehen,² so gelangte er zu dem unrichtigen, aber damals erlaubten Schlusse, dass es blos die Leuchtkraft der Strahlen ist, welche die Hinneigung der Pflanzentheile zum Lichte verursacht.

Nach Gardner's Beobachtungen hätte die Intensität des Lichtes nur einen untergeordneten Einfluss auf die Erscheinung des Heliotropismus, da durch Verstärkung des Lichtes der Heliotropismus nur wenig gesteigert werde. Die näheren Beziehungen zwischen Intensität des Lichtes und Heliotropismus hat er ebenso wenig als seine Vorgänger klargelegt.

Endlich spricht Gardner noch die Ansicht aus, dass die blaue Himmelfarbe das Aufwärtswachsen der Pflanzen begünstige, also hier der Heliotropismus den Geotropismus behufs Aufrichtung der Pflanzentheile unterstütze.

Die Beobachtungen Gardner's lassen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit annehmen, dass alle Strahlen des sichtbaren Spectrums heliotropische Wirkungen auszuüben im Stande sind; als völlig bewiesen sind diese Versuche indess nicht anzusehen, da selbe nicht im reinen, vom diffusen Lichte freien Spectrum vorgenommen wurden. Auch scheint es, als wäre reflectirtes Spectrallicht bei den Experimenten im Spiele gewesen. Ich komme im weiteren Verlaufe meiner Darstellung auf diesen Punkt noch zurück.

Zu derselben Zeit wurde noch ein anderer, den Heliotropismus betreffender Gegenstand, nämlich die Fähigkeit wachsender Wurzeln, sich dem Lichte zuzuwenden, oder von demselben abzuwenden, und zwar von Payer, Dutrochet und Durand studirt.

Dass auch den Wurzeln heliotropische Eigenschaften zukommen, konnte nach Dutrochet's Entdeckung nicht mehr zweifelhaft sein. Allein es lagen über den Heliotropismus der Wurzeln bis dahin nur sehr spärliche und theilweise höchst zweifelhafte Beobachtungen vor. Zunächst zeigte Payer,³ dass wenn man Samen von Kohl oder weissem Senf auf Baumwolle in mit Wasser gefüllten Gefässen keimen lässt, die Stengel sich dem Lichte zuwenden, während die Wurzeln das Licht fliehen. Bei diesen Pflanzen reicht diffuses Licht zur Hervorbringung der Wurzelkrümmung aus. Nicht so bei den Keimpflanzen von *Sedum Telephium*; hier ist zum Eintritte des negativen Heliotropismus der Wurzeln directes Sonnenlicht erforderlich. Aber selbst so intensives Licht ruft nicht an allen Wurzeln ein Wegkrümmen hervor; so bleiben die Wurzeln von der Kresse selbst bei dieser Beleuchtung senkrecht. Payer fand ferner, dass der Neigungswinkel, den die heliotropisch

¹ Später hat Melloni (Foriep's Notizen 1846, XXX, p. 193) gefunden, dass das Mondlicht Wärmewirkung ausübt, aber in so geringem Grade, dass sich der Effect nicht zahlenmässig bestimmen liess. In neuerer Zeit gelang es Volpicelli Marié Davy und Baille mittelst Thermomultiplicator die vom Mondlichte ausgehenden Temperaturerhöhungen in Celsiusgraden auszudrücken. Das hiebei beobachtete Maximum betrug 0.00287° C. Zeitschrift der öster. Gesellsch. für Meteorologie 1870, Nr. 17, nach Compt. rend. T. LXIX, p. 920 und 960.

² Gardner setzte voraus, dass dem Mondlicht keine photographische Wirkung zukommt; allein auch dies ist nicht richtig, wie die Mondphotographien beweisen.

³ Compt. rend. XVII (1843).

gekrümmte Wurzel mit der Verticalen bildet, stets kleiner ist als der Winkel, den in entgegengesetzter Richtung der Stamm mit der Verticalen einschliesst; es sind also die Keimstengel einer und derselben Pflanze stärker heliotropisch als die Keimwurzel. Die Wegkrümmung der Wurzeln ist ferner desto stärker, je intensiver das wirksame Licht ist.

Payer gibt an, dieselbe Beziehung zwischen Brechbarkeit des Lichtes und heliotropischer Krümmung bei den Wurzeln wie bei den Stengeln gefunden zu haben. Denn nach seinen Beobachtungen krümmen sich die Wurzeln nur in einem zwischen den Fraunhofer'schen Linien *F* und *H* gelegenen Lichte. Jener Strahl, welcher den kräftigsten Heliotropismus des Stengels hervorruft, wirkt auch auf die Krümmung der Wurzel am stärksten ein. Dieser Lichtstrahl (Schwingungszahl) ist aber für verschiedene heliotropisch krümmungsfähige Pflanzentheile ein verschiedener. Die Beleuchtung des Stengels hat auf das heliotropische Verhalten der Wurzel keinen Einfluss, so zwar, dass wenn der Stengel beleuchtet ist, die Wurzel aber nicht, letztere ihre verticale Richtung nicht verlässt.

Über Payer's Arbeit erstattete Dutrochet der Pariser Akademie der Wissenschaften einen ausführlichen Bericht,¹ welcher zahlreiche Wiederholungen der Versuche Payer's und auch neue diesbezügliche Experimente enthielt, die Dutrochet gemeinschaftlich mit Pouillet ausführte. Es wurde bestätigt gefunden, dass die Wurzeln von Kohl und weissem Senf sich vom Lichte wegwenden, und dass die Wurzeln der Kresse weder das Licht aufsuchen noch fliehen. Hingegen wird die Richtigkeit der Behauptung, dass der Stengel stets stärker als die Wurzel geneigt ist, als unrichtig erwiesen. Währt der Versuch lange an, so findet nämlich manchmal das gerade Gegenteil statt. Besonders deutlich tritt nach den Beobachtungen der genannten Forscher bei *Sinapis alba* die relativ stärkere Wegkrümmung der Wurzel auf.

Ferner wird hervorgehoben, dass allerdings im schwachen Lichte die Wurzelkrümmung durch die blauen und beiderseits benachbarten Strahlen vollzogen werde; hingegen betheiligen sich im Lichte eines sehr lichtstarken objectiven Sonnenspectrums nicht nur alle leuchtenden Strahlen, sondern auch die im Lavendelblau (Ultraviolett) und Ultraroth gelegenen Strahlen beim Zustandekommen der heliotropischen Erscheinungen. Die Lichtfarbe, welche das Maximum der heliotropischen Wirkung hervorbringt, ist nicht wie Payer angibt, nach der Pflanze veränderlich, sondern liegt stets im Violett, was nicht nur für Wurzeln, sondern auch für Stengel gilt.²

Jene eigenthümliche Neigung (laterale Flexion) der positiv heliotropischen Organe gegen die indigo-farbenen Strahlen, welche Gardner an Rübenpflänzchen auffand, und die Dutrochet und Pouillet auch bei den Keimstengeln von *Sinapis alba* constatirten, haben diese beiden Forscher auch an den negativ heliotropischen Wurzeln, aber natürlich im umgekehrten Sinne sich darstellend, aufgefunden; die Wurzeln neigten sich nämlich von Indigo zu beiden Seiten weg.

Durand³ stellte zahlreiche Versuche über das Verhalten der Wurzeln zum Lichte an. Er fand, dass die Wurzeln von *Lathyrus odoratus*, von zahlreichen Cruciferen (*Brassica*, *Isatis tinctoria*, *Myagrum sativum*, *Raphanus sativus* etc.) sich vom Lichte abwenden, hingegen die im Wasser sich entwickelnden Wurzeln von *Allium Cepa* sich dem Lichte zukehren. Obwohl er im Ganzen nach derselben Methode wie Payer arbeitete (die Glasgefässe, in welchen die Wurzeln im Wasser sich entwickeln, hatten in den Durand'sehen Versuchen eine geschwärzte Hinterwand, um durch reflectirtes Licht bedingte Störungen auszuschliessen), gelangte er bei einigen Einzelheiten zu abweichenden Resultaten; so bestreitet er das passive Verhalten der Wurzeln von *Lepidium sativum* dem Lichte gegenüber und findet sie negativ heliotropisch. Durand verwirft die dem

¹ Compt. rend. T. XVIII, 1169—1184 und Annales des sc. nat. 3. sér., T. II, p. 96—113.

² Dutrochet gibt in diesem Berichte auch eine Kritik der oben angeführten Versuche von Gardner, und fügt demselben seine mit Pouillet gemeinschaftlich ausgeführten Experimente über das Verhalten von heliotropisch-krümmungsfähigen Organen im objectiven Spectrum bei. Es scheint mir im Interesse der Darstellung geboten, diesen Theil des Berichtes erst später, nämlich bei Mittheilung der Arbeiten Guillemin's, über diesen Gegenstand zu besprechen.

³ Recherches et fuite de la lumière par les racines. Compt. rend. 1846, 23. Févr.

Zustandekommen des Heliotropismus gewidmete Theorie De Candolle's und acceptirt die im Folgenden geschilderte Dutrochet'sche, ohne aber für dieselbe neue Argumente beizubringen.

Dutrochet¹ erstattete über Durand's Arbeit einen ausführlichen Bericht, welcher, wie dies seine Art ist, zu einer auf neue Experimente sich stützenden Untersuchung über die Frage sich gestaltete. Er wiederholte den Versuch mit *Allium Cepa* mehrmals, und stets mit dem gleichen Erfolge wie Durand. *Allium sativum* verhält sich nach seiner Beobachtung in dieser Beziehung noch auffälliger als *Cepa*. Es zeigten also die Wurzeln von *Allium* ein gleiches Verhalten wie es Dutrochet schon früher bei *Mirabilis Jalapa* auffand. Der Unterschied liegt nur darin, dass die Wurzeln der letzteren nur mit ihren Enden (nur mit den „spongioles“), die *Allium*-Wurzeln aber in ihrer ganzen Länge (bis zu 5^{cm}) sich zum Lichte kehren. Ebenso wenig als Durand hat Dutrochet in den *Allium*-Wurzeln Chlorophyll angetroffen. Der Berichterstatter zieht angesichts dieser Thatsache seine frühere Behauptung (vgl. oben p. 152), dass das Hinneigen zum Lichte nur an chlorophyllhaltigen Pflanzentheilen vorkomme und biologisch mit dem Chlorophyllgehalt zusammenhänge, zurück. Dass die Wurzel namentlich kräftiger Individuen von *Mirabilis Jalapa* Chlorophyll enthalte, hält Dutrochet indess aufrecht. Nach seinen Beobachtungen verhält sich die Wurzel von *Mirabilis longiflora* genau so wie die von *Jalapa*.

Dutrochet findet, dass es nicht nur Wurzeln gibt, welche sich dem Lichte zu- oder von demselben abwenden, sondern auch solche, bei welchen die Lichtwirkung sich in mehrfachen Krümmungen und Windungen zeigt, wie dies bei *Pisum sativum* und *Ervum* der Fall sein soll. Ob indess dieses Drehen und Winden der Wurzeln ein durch das Licht hervorgerufener Process ist, wurde von ihm nicht näher geprüft und ist von späteren Physiologen nicht controlirt worden; nach seinem Dafürhalten wäre die ganze Erscheinung als eine pathologische aufzufassen.

Dutrochet nimmt in diesem Berichte auch Veranlassung, sich über die Mechanik des Heliotropismus näher auszusprechen. Er glaubt als Ursache der durch das Licht hervorgerufenen Krümmungen der Stengel und Wurzeln eine Contraction der vom Lichte getroffenen Zellen annehmen zu müssen, welche selbst wieder auf Verdunstung zurückzuführen sei. Indem er rind annimmt, dass die Stengel sich zum Lichte neigen und die Wurzeln das Licht fliehen, begründet er dieses entgegengesetzte Verhalten durch die angebliche Beobachtung, dass an Stengeln die Zellen von aussen nach innen an Grösse abnehmen, die Wurzeln aber gerade das Umgekehrte zeigen. Da nun nach seinen Beobachtungen im Wasser quellende Rindestreifen von Stengeln sich nach innen, bei der Verdunstung aber nach aussen krümmen, die correspondirenden Theile der Wurzeln aber ein durchaus entgegengesetztes Verhalten darbieten, so müsse durch die Verdunstung bei Stengeln ein Hinneigen, bei Wurzeln ein Wegwenden vom Lichte zu Stande kommen. Zur Erklärung der heliotropischen Krümmungen der Stämme macht Dutrochet die gewagte Annahme, dass der von der chlorophyllhaltenden Rinde im Sonnenlichte ausgeschiedene Sauerstoff von dem Holze in ungleicher Masse, nämlich an der Lichtseite stärker als an der Schattenseite absorbiert werde, in Folge welchen Umstandes ein relativ stärkerer Substanzverlust an der Schattenseite einträte, welcher eine concave Hinkrümmung der Stämme zum Lichte bedinge.

Wie unten mitgetheilt werden wird, hat H. v. Mohl die Haltlosigkeit der Dutrochet'schen Theorie aufgedeckt, indem er zeigte, dass die behaupteten anatomischen Thatsachen gar nicht bestehen und weiter hervorhob, dass im Wasser wachsende, vom Lichte sich wegkrümmende Wurzeln wohl kaum Wasserverluste erleiden dürften.

Die Art, wie Dutrochet seine Theorie begründet, ist für diesen Forscher höchst charakteristisch, und es zeigt sich, indem man seine Beobachtungen mit den von ihm gegebenen Interpretationen vergleicht, dass dieser reichbegabte Beobachter nur zu sehr geneigt war, Theorien zu bauen, in denen aber oft die Phantasie die Herrschaft über die Kritik gewann. Welche Mühe gibt sich Dutrochet, um es glaubwürdig zu machen, dass auch unter Wasser wachsende Wurzeln durch Transpiration Wasser zu verlieren vermögen!

¹ Annales des sc. nat. 3 sér., T. V (1846), p. 65—74.

Man sieht es hier deutlich genug, dass er lieber den Thatsachen Zwang anthat, als sich von einer fein ausgedachten Theorie trennte. Dies zeigt sich auch wieder in seinem Versuche, den positiven Heliotropismus dickberindeter Stämme zu erklären. Die Angabe, dass das Holz im Lichte mehr Sauerstoff absorbire, als im Finstern, ist auf gar kein Experiment gestützt und mithin alles haltlos, was darauf gebaut wird. Übrigens ist die aufgestellte Hypothese auch aus dem Grunde unmöglich, als das unter dem Periderm oder der Borke gelegene grüne Parenchym höchstens Spuren, wahrscheinlich aber gar keinen Sauerstoff entbindet.

Ans Dutrochet's Bericht ist noch hervorzuheben, dass er in Übereinstimmung mit Payer an der Wurzel von *Sinapis alba* in der Regel Lichtschene, seltener Lichtmüde beobachtete. Er will auch gefunden haben, dass im letzteren Falle der Rindenbau der Wurzel ein dem normalen entgegengesetzter sei, was ganz unrichtig ist, und offenbar nur seiner Theorie zu liebe behauptet wurde.

Fast zur selben Zeit, in welcher die heliotropischen Erscheinungen der Wurzeln studirt wurden, entdeckte J. Schmitz,¹ dass Triebe von *Rhizomorpha fragilis* Roth sich vom Lichte wegwenden. Es war dies die erste, die heliotropischen Erscheinungen der Pilze und der Zellkryptogamen überhaupt betreffende Beobachtung, die merkwürdigerweise bis in die jüngste Zeit unberücksichtigt blieb.² Schmitz fand, dass bei Cultur von vertical aufgestellten *Rhizomorpha*-Trieben in feuchtgehaltenem Glascylinder die wachsenden Enden sich vom Lichte wegwendeten. Versuche über das Längenwachstum der Triebe bei Tag und Nacht (stets unter Ausschluss vom Lichte) hatten gelehrt, dass keine Periodicität des Längenwachthums stattfindet, sondern dass die — unter übrigens gleichbleibenden Verhältnissen — bei Tage zu Stande gekommenen Zuwächse den in der Nacht erreichten die Wage hielten. Versuche, in welchen die *Rhizomorpha*-Triebe mehrere Tage finster gehalten wurden, ergaben stets grössere Zuwächse als solche, wo durch mehrere Tage hindurch der natürliche Lichtwechsel wirkte. Schmitz hat aus diesen Beobachtungen weiter nichts gefolgert, und auch nicht einmal angedeutet, dass dieses Phänomen mit dem negativen Heliotropismus — wenigstens scheinbar — in Widerspruch steht.

Wie mir scheint, lässt sich aus diesen Wachstumsphänomenen auch nichts ableiten. Denn offenbar befindet sich die *Rhizomorpha* bei länger andauernder Einwirkung des Lichtes in einem krankhaften Zustande. Die wachsende Spitze verliert, wie Schmitz selbst hervorhebt, ihre frische weissliche Farbe, wird gelblich oder bräunlich, und hört bald ganz zu wachsen auf.³

Die bis jetzt mitgetheilten historischen Daten lehren, dass in der Mitte der Vierziger Jahre bereits eine grosse Zahl wichtiger, den Heliotropismus betreffender Thatsachen festgestellt war. Um so befremdlicher ist es, dass die der Anatomie und Physiologie der Gewächse gewidmeten allgemeinen Werke, welche in dieser Zeit und lange darauf erschienen, und die ja berufen waren, den damaligen Stand dieser Disciplinen zu kennzeichnen, fast durchgängig so gut wie keine Notiz von den einschlägigen, bereits erworbenen Kenntnissen nahmen.

Schleiden, der in seinen Grundzügen der wissenschaftlichen Botanik als Reformator auftrat, bringt in diesem Werke, welchem die experimentelle Pflanzenphysiologie ungleich weniger als die Morphologie zu danken hat, in Betreff des Heliotropismus nichts anderes als die gelegentliche Bemerkung, dass die Keimlinge dem Lichte zuwachsen,⁴ und dass man über die Ursache der Richtungsverhältnisse der Keimpflanzen nichts wisse.⁵ An der erstgenannten Stelle wird das Hinstreben der Keimpflanzen sehr richtig auf eine ungleiche Streckung der Zellen beider Stengelseiten (der beleuchteten und der im Schatten befindlichen) zurückgeführt

¹ Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Schwämme, III Über den Bau, das Wachstum und einige besondere Lebenserscheinungen der *Rhizomorpha fragilis* Roth. Linnaea, Bd. XVII, p. 487—534.

² Sachs hat in der 4. Auflage seines Lehrbuches der Botanik (1874) und später in seiner Geschichte der Botanik (1875) wieder die Aufmerksamkeit auf diese Beobachtung gelenkt.

³ Vgl. hingegen Sachs' Geschichte der Botanik, p. 601, wo es heisst, dass der theoretische Werth der Schmitz'schen Entdeckung (dass die Rhizomorphen im Lichte zwar langsamer als im Finstern wachsen, aber dennoch negativ heliotropisch sind) völlig verkannt worden sei.

⁴ Grundzüge, 2. Aufl. (1846), p. 543.

⁵ L. c. p. 431.

und hinzugefügt, dass ähnliche „Missverhältnisse in der Ausdehnung der Organe bei Pflanzen nicht selten seien, aber im natürlichen Zustande keine auffallenden Erscheinungen hervorrufen.“

Kützing¹ erinnert in seinen Grundzügen der philosophischen Botanik (Cap. Einfluss des Lichtes auf die Pflanzen) an die an Fenstern dem Lichte entgegenwachsenden Topfpflanzen und an die in Kellern dem Lichte entgegentreibenden Kartoffeltriebe, erwähnt ferner, dass die jungen Wurzelspitzen sich vom Lichte abwenden, endlich dass nach Gardener (Gardner) und nach einem in der Botan. Zeitung (1844, p. 749) enthaltenen Commissionsberichte der Pariser Akademie die Lichtfarben verschieden auf die Krümmung zum Lichte wirken, und dass nach ersterem das blaue, nach letzterem das violette Licht die stärkste mechanische Wirkung auf das Hinstreben der Pflanzentheile zum Lichte ausübe.

Unger² erwähnt des positiven Heliotropismus der Stengel, berührt weiter die Payer-Dutrochet'sche Streitfrage über die Beziehung und Biegung der Organe zwischen Brechbarkeit der Lichtstrahlen, und reproducirt kurz den irrthümlichen Gedanken Dutrochet's, dass die vom Lichte ausgehende Krümmung der Stengel von der Lichtseite bewirkt werde.

Auch Schacht³ fertigt den Heliotropismus wie die drei eben genannten Forscher mit wenigen Zeilen durch einige flüchtige Bemerkungen ab.

Unter den Schriftstellern, welche in der bezeichneten Periode mit zusammenfassenden Werken über Anatomie und Physiologie der Gewächse auftraten, ist H. v. Mohl der Einzige, welcher die Frage des Heliotropismus und ihre Literatur kannte, und der durch die in seiner „vegetabilischen Zelle“ gegebene Darstellung dieses Gegenstandes wieder seine Meisterschaft in der Beherrschung des damals bestandenen Wissensschatzes bekundet.

In dem genannten Werke⁴ führt er wichtige Thatsachen über den positiven und negativen Heliotropismus der oberirdischen und unterirdischen Organe an, bespricht die Beziehung der Lichtfarbe zu den heliotropischen Erscheinungen nach Payer und Dutrochet (Gardner's Arbeit übersah er) und unterwirft die Anschauungen De Candolle's und Dutrochet's über die Mechanik der heliotropischen Krümmungen einer zum grossen Theile sehr eingehenden und gründlichen Kritik.

Auf Grund des oben angeführten Experimentes Dutrochet's über die Krümmungsverhältnisse halbirter heliotropischer Stengel (vgl. oben p. 151 ffd.) glaubt auch er, dass bei dem Zustandekommen der Krümmung die Lichtseite die thätige sei, und vermeinte hierin eine Widerlegung der De Candolle'schen Anschauung, derzufolge das relativ stärkere Wachstum an der Schattenseite die concave Hinneigung der Stengel zum Lichte hervorruft, zu erblicken. Der sonst so scharfsinnige Forscher vergass dabei, dass diese Anschauung der ersteren keineswegs widerspricht und dass die Spannungszustände, welche der heliotropisch gekrümmte Stengel zeigt, zum Theile nichts anders als eine Folge der stattgefundenen Krümmung ist. Ich komme im experimentellen Theile dieser Abhandlung auf diesen noch immer nicht klargelegten Gegenstand zurück.

So wenig glücklich H. v. Mohl in der eben genannten Streitfrage entschied, so klar und treffend ist seine Widerlegung der Dutrochet'schen Behauptung, dass Zusammenziehung der peripheren Zellen durch das Licht zunächst die Veranlassung der heliotropischen Krümmungen bilde, und je nach dem Verhältnisse ihrer Grösse zu der der benachbarten Zellen ein Hinneigen (der Stengel) zum Lichte oder (bei Wurzeln) ein Fliehen vor der Lichtquelle eintrete.

H. v. Mohl nahm der ganzen Behauptung die Unterlage, indem er zeigte, dass die anatomischen Thatsachen, auf die sich Dutrochet stützte: dass nämlich ein umgekehrtes Grössenverhältniss zwischen äusseren und inneren Zellen die lichtcheuen Wurzeln von den sich zum Lichte hinneigenden Stengeln unter-

¹ Bd. II, Leipzig 1852, p. 286.

² Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855, p. 424.

³ Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse, Bd. II, 1859, p. 484, 487 und 492.

⁴ Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. (Abdruck aus R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, 1851, p. 297 ffd.)

scheide, ganz unrichtig sind und seine hierauf bezugnehmenden Behauptungen sich vielfach im Widerspruche mit in anderen Arbeiten Dutrochet's ausgesprochenen Angaben befinden.¹ Mohl zeigte auch durch den Versuch, dass die abgelöst ins Wasser gebrachte Rinde der Stengel sich nach aussen krümme und nicht nach innen, wie es Dutrochet's Theorie fordert, und dass sich die losgetrennte und ins Wasser gebrachte Rinde der meisten Wurzeln allerdings umgekehrt wie die der Stengel, aber auch umgekehrt im Vergleiche zu Dutrochet's Angaben verhält. Auch die Hypothese, welche Dutrochet zur Erklärung des Heliotropismus verholzter Stämme aufstellte (vgl. oben p. 157 und 158), hat Mohl zurückgewiesen. Allein der von ihm dagegen erhobene Einwand, dass auch in einer sauerstoffreien Atmosphäre heliotropische Krümmungen eintreten können, was Payer behauptete und Mohl als richtig annahm, ist, wie ich im experimentellen Theile zeigen werde, nicht richtig. Wichtig ist Mohl's Auffindung, dass bei genügender Beleuchtung der Heliotropismus den Geotropismus völlig zu überwinden vermag, und so negativ geotropische Organe gezwungen werden können, heliotropisch nach abwärts zu wachsen.

Payer kam in seinem Werke: „*Eléments de botanique*“, welches in den Jahren 1857 und 1858 erschien, wieder auf die Frage des Heliotropismus zurück, hielt aber an seinen früher aufgestellten Behauptungen fest, dass nämlich blos die blauen, indigofarbenen und violetten Strahlen und zwar sowohl bei Wurzeln als Stengeln heliotropische Wirkungen hervorrufen, diese Organe aber in Roth, Gelb und Grün sich so wie in völliger Dunkelheit verhalten.²

Eine sehr umfassende Arbeit über die Beziehung zwischen der Brechbarkeit der Strahlen und den heliotropischen Effecten stellte Guillemin³ an. Seine Untersuchung verdient um so grössere Beachtung, als dieselbe in Bezug auf die angewendete physikalische Methode die beste ist, welche bis jetzt in der Literatur vorliegt.

Guillemin führte seine Versuche im objectiven Spectrum durch; er verwendete zur Zerlegung des Sonnenlichts nicht nur Flintglasprismen, sondern auch, um ein vollständiges Wärmespectrum zu gewinnen, Prismen aus Steinsalz, und um die chemischen Strahlen möglichst in den Versuch hineinbeziehen zu können, Quarzprismen. Die brechende Kante der Prismen hatte einen Winkel von 60°. Die Prismen waren an den inactiven Seiten geschwärzt. Die Aufstellung erfolgte im Minimum der Deviation. Durch Schirme wurde das fremde Licht abgehalten und das Spectrum in distineten Partien gegliedert.

Nach Angabe des Verfassers war diffuses Licht im Versuche vollkommen ausgeschlossen. Die herrschende Temperatur schwankte zwischen 20—25° C. Die Versuchspflanzen waren Keimpflänzchen von Kresse und weissem Senf.

Alle von Guillemin angestellten Versuche ergaben das übereinstimmende Resultat, dass die heliotropische Kraft des Sonnenlichtes vom Ultraroth bis ins Ultraviolett reicht. Also auch die dunklen Wärmestrahlen und die unsichtbaren chemischen Strahlen rufen heliotropische Krümmungen hervor, wie es Dutrochet und Pouillet angegeben; aber während in Betreff der nicht mehr sichtbaren thermischen ausdrücklich gesagt wird, dass die am äusseren Ende des Wärmespectrums gelegenen Strahlen keinen sichtbaren Effect mehr hervorrufen, wird dem ganzen unsichtbaren Theil des chemischen Spectrums heliotropische Kraft zugeschrieben.

Welche Art von Prismen auch zum Versuche genommen wurde, stets stellen sich zwei Maxima und ein Minimum der heliotropischen Krümmungen ein. Ein Maximum lag innerhalb Violett und Ultraviolett (erstes Maximum), das zweite zwischen Ultraroth und vorderem Grün (*Eb*, zweites Maximum). Nimmt man auf die Wirkung der einzelnen Prismen Rücksicht, so ergibt sich für das Steinsalzprisma: erstes Maximum im Ultraviolett, zweites zwischen Roth und Ultraroth; Quarzprisma: erstes Maximum zwischen *H* und *J*, zweites wie

¹ Vgl. auch oben p. 15.

² L. c. T. I, p. 23.

³ Production de la chlorophylle et direction des tiges sous l'influence des rayons ultra-violetts, calorifiques et lumineux du spectre solaire. Ann. des sc. nat. 4. sér. T. VII (1858), p. 154—172.

beim Steinsalzprisma; Flintglasprisma: erstes um *H*, zweites zwischen *C* und *D*; endlich Prismen aus schwerem Flintglas: erstes Maximum im Violett, zweites im vorderen Grün (*E*).

Das Minimum des heliotropischen Effectes war in allen Fällen im Blau (bei *F*) gelegen.

Perüicksichtigt man, dass das Steinsalz für die dunklen Wärmestrahlen am durchlässigsten ist, der Bergkrystall für die chemischen und das Flintglas für die Strahlen mittlerer Brechbarkeit, so ergibt sich aus den Untersuchungen von Guillemin, dass ein Maximum für die Flexion der Pflanzentheile im Ultraviolett (zwischen *H* und *J*) und ein zweites im Ultraroth und der benachbarten Region liegt. Ersteres ist fixirter als letzteres, welches je nach dem Stande der Sonne und der Reinheit des Lichtes variirt und bis *E*, ja bis *Eb* reichen kann. Je tiefer der Stand der Sonne und je mehr die Luft durch Wasserbläschen getrübt ist, desto mehr rückt das zweite Maximum in die brechbare Region vor. Monochromatisches, polarisirtes Licht wirkt bei heliotropischen Krümmungen so wie gemeines.

Der Verfasser erklärt, warum Dutrochet eine stärkere heliotropische Wirkung im Violett als Ultraviolett beobachtet, da nämlich Dutrochet vor das Prisma Linsen stellte, so wurde das Violett mehr als das Ultraviolett geschwächt. Gegen Gardner aber bemerkt er, dass er das Centrum der lateralen Flexion mit der Maximumwirkung verwechselte und deshalb das Maximum ins Indigo verlegte. Endlich wendet sich Guillemin auch gegen Payer (vgl. oben p. 13 u. 14) und erklärt seine Angabe, dass blos im Blau, Indigo und Violett Heliotropismus stattfindet, für irrthümlich, indem er ausdrücklich hervorhebt, dass er unter Anwendungen von Combinationen gefärbter Gläser im durchgelassenen monochromatischen Roth, Orange, Gelb und Grün stets heliotropische Krümmungen beobachtete.

Auch Guillemin behauptet die Existenz einer sogenannten lateralen Flexion. Wie der Entdecker dieser Erscheinung, Gardner, zuerst angab und Dutrochet bestätigte, findet auch er, dass das Centrum dieser lateralen Flexion im Indigo liege. Es erstreckt sich die Wirksamkeit des Lichtes bei Hervorrufung dieser Erscheinung über beide Grenzen des sichtbaren Spectrums hinaus.

Diese laterale Flexion scheint nicht immer aufzutreten; wenigstens lässt dies eine Stelle der Abhandlung, an welcher es heisst, dass oft trotz der Schirme die Erscheinung zu beobachten ist,¹ schliessen.

Guillemin hat im Ganzen 25 Versuche ausgeführt. Da der Verfasser das Gegentheil nicht hervorhebt, so ist anzunehmen, dass er keinerlei widersprechende Resultate erhielt.

In seiner bekannten Untersuchung über die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen hat Hofmeister² gelegentlich auch einige auf Heliotropismus bezugnehmende Beobachtungen mitgetheilt. Er bestätigt die von Dutrochet gemachte Entdeckung, dass die Stengel von Ephen sich vom Lichte abwenden, und bemerkt hinzu, dass die Sprossenden dieser Pflanzen nur in so geringem Grade das Streben zur Aufrichtung besitzen, „so dass bei Einwirkung nur irgend intensiven Lichtes die Sprossen sich horizontal vom eintallenden Lichte wegwenden.“ Hingegen bestreitet er, dass die Herabbiegung der Zweige bei der Hängeesche, wie dies Dutrochet behauptete, durch das Licht zu Stande komme. Er findet, dass die am Endtheil des Zweiges stehenden Blätter den Spross durch ihr Gewicht nach abwärts ziehen. Seine Versuche lehren, dass die am Zweigende wirkende Last auf das Zustandekommen der Erscheinung einen Einfluss ausübt, ob aber hier nicht das Licht begünstigend eingreift oder nicht auch selbstständiges stärkeres Wachstum an der Oberseite hierbei im Spiele ist, wurde von ihm nicht geprüft.

Von neuen, die Verbreitung des Heliotropismus betreffenden Beobachtungen enthält Hofmeister's Arbeit die Auffindung, dass die Wurzeln der *Cordyline vivipara* (*Hartwegia comosa* Nees.) unter Wasser gezogen, in auffallenderer Weise das Licht fliehen, als die Wurzeln der Cruciferen; ferner erklärt er die hakenförmige Krümmung der Sprossenden von *Vitis* und *Ampelopsis* als durch Licht und Schwerkraft hervorgebracht. Er sagt³ hierüber ausdrücklich: „dass diese Beugung vorwiegend durch das Licht und nur beiher durch die

¹ L. c. p. 172.

² Berichte der kön. sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften, 1860, p. 175—213.

³ L. c. p. 209.

Schwerkraft hervorgerufen wird — dies zeigt das Verhalten dieser Sprossenenden in vollkommener Dunkelheit; sie gleichen die Krümmung binnen 2—20 Stunden mehr oder weniger aus, oft bis zur völligen Anfrichtung. Dem Lichte ausgesetzt krümmen sie sich dann auf's neue.“ Diese Stelle in Hofmeister's Arbeit scheint nicht recht beachtet worden zu sein; denn es werden die genannten Krümmungen stets als spontane angesehen, ohne dass dabei die Beobachtung Hofmeister's eine Widerlegung fände. Falls Hofmeister's Beobachtung richtig ist, was weiter unten entschieden werden wird, so läge hier ein neuer Fall von negativem Heliotropismus vor.

Eine die Mechanik des Heliotropismus betreffende Stelle der Abhandlung stützt sich auf die Beobachtung, dass gerade, an den Enden mit Wachs befestigte Stücke von Stielen alter Blätter des Ephen und von *Tropaeolum majus* sich dem einfallenden Lichte in feuchtem Raume (schwach) zukrümmen. Er zieht aus dieser Beobachtung den Schluss, dass die heliotropischen Krümmungen auf durch Lichteinfluss bewirkte Veränderungen der Dehnbarkeit und Elasticität der dem Lichte zu-, beziehungsweise abgewendeten Gewebepartien beruhen. Ob an der Licht-, beziehungsweise Schattenseite der heliotropischen Organe eine Differenz im Längenwachsthum herrsche, welche als Ursache der Krümmung wirke, wie De Candolle zuerst angab, hat Hofmeister gar nicht in Betracht gezogen, wohl aber betont er, dass die Voraussetzung, als bewirke das Licht bei positiv heliotropischen Organen eine Contraction an der unmittelbar beleuchteten Stelle, eine irrthümliche sei. Hofmeister's Beobachtungen lassen die Unrichtigkeit dieser Voraussetzung allerdings annehmen; allein beweisend hierfür ist die leicht zu constatirende Thatsache, dass die heliotropischen Krümmungen stets mit einer Längenzunahme des betreffenden Organes verbunden sind.

Hofmeister ist auch der Erste, welcher die Ausdrücke positiver und negativer Heliotropismus, deren ich mich bisher schon, freilich ohne historische Berechtigung, aber aus Gründen der Zweckmässigkeit bediente, in die Wissenschaft einführte.¹ Die Zusammenfassung beider Erscheinungen unter einen gemeinsamen Begriff, die man selbst bei De Candolle noch vermisst, war allerdings schon durch Payer und Dutrochet angebahnt worden.

Sachs, welcher, wie allseits anerkannt wird, zur Wiederbelebung der experimentellen Forschung auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie wesentlich beitrug, und fast auf allen Gebieten der letzteren sich bewegte, hat sich auch mehrfach mit dem Heliotropismus beschäftigt. Im Jahre 1864 veröffentlichte er eine Arbeit² über die Beziehung des Lichtes zur Pflanze, in welcher er nach einer kurzen historischen Übersicht auch einige unsere Frage betreffende Beobachtungen mittheilt.

Er arbeitete nicht mit Spectrallicht, sondern liess das Licht zu den auf Heliotropismus zu prüfenden Pflanzen durch absorbirende Medien hindurch, welche in der angewendeten Schichtendicke bei der im Versuche herrschenden Lichtintensität spectroskopisch geprüft wurden. Als absorbirende Medien benützte Sachs zwei schon mehrfach für ähnliche Zwecke benützte Flüssigkeiten, nämlich Kupferoxydammoniak (schwefelsaures Kupferoxydammoniak), welches Daubeny,³ und saures chromsaures Kali, welches, so viel mir bekannt, zuerst Gardner für pflanzenphysiologische Zwecke benützte. Die angewendete Flüssigkeit befand sich zwischen den parallelen Wänden cylindrischer von oben abgeblendeter Glasgefässe (später verwendete er für diesen Zweck die sogenannten doppelwandigen Glasglocken) und Cuvetten mit planparallelen Glaswänden. Die orange Flüssigkeit (Kalibichromat) liess Roth, Orange, Gelb und den benachbarten Theil von Grün durch; die blaue Flüssigkeit (Kupferoxydammoniak) den Rest des sichtbaren Spectrums, also Grün bis Violett. Als Versuchspflänzchen dienten etiolirte Keimlinge von *Carthamus tinctorius* und *Sinapis alba*. Er fand eine gewisse Proportionalität zwischen der photographischen Wirkung des verwendeten Lichtes und den heliotropischen Effecten. Denn hinter der Lösung des doppelchromsauren Kali war die photographische Wirkung auf Chlorsilberpapier eine äusserst schwache, und die Stengel der Keimpflanze zeigten keinerlei Krümmung

¹ Vgl. l. c. p. 184.

² Wirkung farbigen Lichtes auf Pflanzen. Bot. Zeit. 1864, p. 353 ff.

³ Philosoph. Transact. 1836, 1, p. 146.

zum Lichte, sondern standen aufrecht wie im Finstern, während hinter Kupferoxydammoniak das photographische Papier geschwärzt wurde und innerhalb einiger Stunden die Keimstengel sich in Bogen von 60—80° gegen die Lichtquelle hin krümmten.¹

Diese Versuche haben zweifellos schon deshalb Werth, weil selbe auch im diffusen Lichte gelingen, also täglich angestellt werden können, während zu den Experimenten mit dem objectiven Spectrum directes Sonnenlicht erforderlich ist; namentlich als Demonstrationsversuche sind sie gegenwärtig ganz unentbehrlich. Allein Sachs hat aus diesen paar, jedenfalls sehr unvollkommenen Versuchen zu viel abgeleitet, wenn er ohne weitere Ausdehnung der Versuche und ohne Wiederholung der Versuche von Dutrochet und Pouillet, namentlich aber der in methodischer Beziehung viel vollkommeneren Experimente Guillemin's den Satz ausspricht, dass durch den schwächer brechbaren Theil des Sonnenspectrums keine heliotropischen Krümmungen veranlasst werden, und überhaupt in diesem Lichte das Wachstum der Internodien sich so, als ständen sie im Finstern, verhält, und dass nur die stärker brechenden Strahlen Heliotropismus und Hemmung des Längenwachstums der Stengel bedingen.²

Weitere den Heliotropismus betreffende Beobachtungen hat Sachs in seiner Experimentalphysiologie³ mitgetheilt: die Blätter von *Tropaeolum majus* sind positiv, die Internodien anfänglich positiv, später, wenn sie durch die Thätigkeit des Cambiums dicker geworden, negativ heliotropisch.⁴ Die Wurzeln von in Gläsern cultivirter *Lemna* sind positiv heliotropisch, desgleichen bei sehr intensivem Lichte die Wurzeln von *Phaseolus*, *Zea Mais*, *Cucurbita*, *Juglans regia*, *Pistia stratiotes*, *Myosotis*, *Callitriche*, *Beta vulgaris*, *Cannabis sativa* und *Quercus*.

Der Zeit nach sind an dieser Stelle die Beobachtungen über Heliotropismus einzufügen, welche Ch. Darwin in seiner berühmten Schrift über Kletterpflanzen niedergelegt hat.⁵ Darwin zieht Beobachtungen über Bewegung von Kletterpflanzen zum Lichte hin, oder in entgegengesetzter Richtung nur in so weit in den Kreis seiner Untersuchungen, als diese Orientirung zum Lichte biologisch mit der Function des Kletterns zusammenhängt. Darwin fand die Ranken von *Bignonia capreolata* und *Smilax aspera* in geringem Grade negativ heliotropisch. An Wurzelklettern, z. B. Epheu, ferner an *Ficus repens* und *barbatus* konnte kein negativer Heliotropismus constatirt werden. Die (spontanen) revolutiven Bewegungen der Ranken werden durch das Licht beeinflusst. So wurde bei den Ranken von *Ipomoea jucunda* und *Lonicera brachypoda* constatirt, dass der Weg zum Lichte hin in kürzerer Zeit als der vom Lichte weg zurückgelegt wird.

Bald hierauf hat Hofmeister⁶ ein reiches an Heliotropismus bezugnehmendes Beobachtungsmateriale veröffentlicht, und zudem die Mechanik der einschlägigen Erscheinungen von einer neuen Seite aufgefasst.

Von grosser Wichtigkeit ist seine Entdeckung des positiven Heliotropismus von nur aus einer Zellenreihe bestehenden Organen, z. B. der Stengel von *Nitella*. Er hat hieraus sofort den Satz abgeleitet, dass die Ursachen der heliotropischen Krümmungen nicht, wie Dutrochet annahm, vom Zellinhalte ausgehen, sondern in Veränderungen der Membran begründet sind. Freilich ist hiermit bloß ein Fingerzeig für die Erklärung der heliotropischen Erscheinungen vielzelliger Organe gegeben, und aus den Beobachtungen an derartigen Organen lässt sich direct ein Schluss auf alle Formen des Heliotropismus noch nicht ziehen.

Nicht minder wichtig sind Hofmeister's Angaben über den Heliotropismus der Pilze und Moose, über welchen bis dahin fast noch gar keine Beobachtungen vorlagen.⁷ Er fand, dass der einzellige Fruchtträger

¹ L. c. p. 362. Auch mit *Linum grandiflorum*, *usitatissimum*, *Brassica oleracea* und *Helianthus annuus* stellte Sachs heliotropische Versuche an, welche ein ähnliches Ergebniss lieferten.

² Vgl. auch Sachs' Lehrb. d. Botanik, 3. Aufl. (1873), p. 647.

³ Leipzig 1865, p. 40—42.

⁴ Nicht aber das hypocotyle Glied von *Tropaeolum*, wie Frank (Richtung von Pflanzentheilen, p. 3) irrtümlich angibt.

⁵ Journal of the Linnean Society, IX, 1865. Diese Abhandlung erschien bekanntlich später mit Erweiterungen unter dem Titel: Climbing plants. London 1874 selbständig. Deutsche Übersetzung des Werkes von Carus. Stuttgart 1876.

⁶ Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig, 1867, p. 288—299.

⁷ Dass die Moose theils das Licht ansuchen (oberer Theil des Fruchtstieles von *Bryum*, *Hypnum*, Blätter von *Dieracium* etc.), theils fliehen (Zweigspitzen von *Hypnum*, Blätter von Fissidenten, Fruchtstiele von *Barbula* etc.), hatte früher

von *Pilobolus*, aufrechte einreihige Hyphen von Schimmelpilzen und Stiele des Hutpilzes *Coprinus niveus* positiv heliotropisch sind, und vermuthet, dass das Anschmiegen der *Erisiphe*-Fäden an ihre Unterlage, ferner das Eindringen der Keimschläuche von Uredineen, Ustilagineen und Peronosporaeen etc. in Zellen oder Spaltöffnungen der Nährpflanzen auf negativem Heliotropismus beruhe oder durch denselben vermittelt werde. Ferner beobachtete er, dass manche beblätterte Jangermannien (*Frullania dilatata* und *Radula complanata*) ausgezeichneten und viele Laubmoose (Blätter und Stengel von *Hypnum*) deutlichen negativen Heliotropismus zeigen.

Das Anschmiegen der Farnprothallien an die Unterlage führt Hofmeister auf negativen Heliotropismus zurück, und ist der Ansicht, dass bei dieser Form des Heliotropismus die Organe erst durch das Licht zum Heliotropismus prädisponirt werden; hingegen der (meist negative, seltener z. B. bei Ephen positive) Heliotropismus der Blätter allerdings durch das Licht hervorgerufen werde, sein Zustandekommen aber auf erblich festgehaltenen Organisationseigenheiten beruhe.

Ferner gibt Hofmeister an, dass bei gewissen Organen (junge Prothallien von Polypodiaceen) eine bestimmte Gewebspartie heliotropisch krümmungsfähig ist; bei stärkerer Lichtwirkung wird diese „Kante“ negativ, bei schwacher positiv heliotropisch. Junge Internodien von *Hedera Helix* sind positiv, ältere erst negativ heliotropisch.

In Bezug auf den Zusammenhang zwischen Brechbarkeit des Lichtes und Heliotropismus führt Hofmeister folgende eigene Beobachtungen an. Er fand bei Wiederholung der Sachs'schen Versuche, dass hinter einer Lösung von doppeltchromsaurem Kali, welche bloß Roth, Orange, Gelb und einen Theil von Grün durchliess, welches Licht salpetersaures Silberoxyd nicht mehr reducirt, wohl die Keimstengeln von *Lepidium sativum*, *Sinapis alba* und *Lupinus albus* aufrecht bleiben, aber die unter gleichen Verhältnissen befindlichen Keimlinge von *Erysimum Perofskianum* sich energisch gegen das Licht krümmen. Dunkle Wärme habe auf den Heliotropismus keinen Einfluss. Die hierauf bezüglichen Versuche sind nicht beschrieben.

Hofmeister erklärt hier den positiven Heliotropismus wesentlich in derselben Weise wie De Candolle,¹ nämlich durch beschleunigtes Wachstum der Schattenseite, deren Gewebe sich gewissermassen im Etiolement befinden; nur gibt er als nähere Ursache der Krümmung zum Lichte die durch das ungleiche Wachstum hervorgerufene Gewebespannung an.

Schon Dutrochet hat darauf aufmerksam gemacht, dass im Wasser wachsende Wurzeln sich entweder ihrer ganzen Länge nach dem Lichte zu- oder von demselben abwenden; oder die heliotropische Krümmung bloß den jüngsten Theil der Wurzel (Bengungsstelle unweit dem hinteren Ende der Wurzelhaube) beherrscht. Nach Versuchen von Wolkoff² soll nun jener Fall von negativem Heliotropismus, bei welchem die ganze Wurzel sich vom Lichte wegkrümmt (z. B. bei *Hartwegia comosa*) nichts als eine besondere Form des positiven Heliotropismus sein. Bei einseitiger Beleuchtung wird die Hinterseite angeblich in Folge Lichtbrechung stärker beleuchtet, als die Vorderseite, und dem entsprechend wird das Wachstum an der von der Lichtquelle abgewendeten Seite im Wachstum retardirt. Hofmeister hat selbst eine, dieser Hypothese widersprechende Beobachtung mitgetheilt: es sind nämlich die Blütenstiele von *Linaria Cymbalaria* positiv, später (als Fruchtstiele) negativ heliotropisch, ohne dass ein merklicher Unterschied in der Diaphanität der Gewebe dabei einträte. Die Unhaltbarkeit dieser Hypothese wird im experimentellen Theile dargelegt werden.

Auf mehrere Einzelheiten der Hofmeister'schen Beobachtungen komme ich weiter unten noch zurück.

Schon im Jahre 1868 hat Frank³ einige Beobachtungen über Heliotropismus bekannt gemacht. Er fand, dass die ausläuferartigen, kriechenden Stengel der *Lysimachia Nummularia*, die Stengelspitze von *Saxifraga*

schon Wichura gefunden (Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot. II [1860], p. 103 ffd.). Sonderbarer Weise wird dieser Auf-
findungen in Hofmeister's Werk nicht gedacht, und auch sonst sind seine diesbezüglichen Beobachtungen übersehen
worden.

¹ Vgl. Hofmeister l. c. p. 290, Anmerkung.

² S. Hofmeister l. c. p. 293.

³ Beiträge zur Pflanzenphysiologie, p. 49 ffd.

longifolia und die geneigten Enden der Stengel von *Solidago villosa* vor der Blüthe negativ heliotropisch sind. Einige Jahre später hat er eine umfangreiche Arbeit veröffentlicht,¹ welche zum grossen Theile den Einfluss des Lichtes auf die Richtungsverhältnisse der Pflanzentheile behandelt. Es wird hier der Versuch gemacht, eine neue Form des Heliotropismus darzulegen, den Transversalheliotropismus, der darin bestehen soll, dass die Pflanzentheile (Blätter oder Stengel) das Bestreben zeigen, sich möglichst senkrecht auf die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen zu stellen. Es wird dies zunächst an den Sprossen von *Polygonum aviculare* erläutert.² Diese Sprosse wachsen aufrecht, wenn sie im Dunkeln vegetiren, aber horizontal, wenn sie dem Lichte ausgesetzt sind. Man möchte hier, wie bei den niederliegenden Stengeln von *Lysimachia Nummularia* negativen Heliotropismus annehmen. Allein nach Frank sind beide Fälle streng auseinanderzuhalten: während nämlich die Letztgenannte auf abschüssigem Terrain durch Licht gezwungen wird, nach abwärts zu wachsen, geht bei *Polygonum aviculare* die Wirkung des Lichtes nur so weit, dass die Stengel horizontal gestellt werden; sie wachsen horizontal weiter und erst, wenn sie sehr stark an Länge zugenommen haben, neigen sie sich in Folge ihrer Schwere nach abwärts. Die Wurzelblätter der meisten Pflanzen (z. B. von *Plantago major*, *lanceolata*, *Capsella bursa pastoris*, *Primula elatior* etc.) sind anfänglich negativ geotropisch und kommen in Folge dessen vertical aus dem Boden hervor; künstlich verfinstert bleiben sie in dieser Richtung, und erst im Lichte stellen sie sich transversal zum Lichte.³ Das Licht richtet die Blätter nach Frank häufig schief gegen den Horizont, aber in einer Ebene, welche senkrecht auf die Richtung des stärksten einfallenden Lichtes steht; eine sowohl bei Laubbäumen als Nadelhölzern häufige Erscheinung, die auch schon früher bekannt war und als eine gemeine heliotropische Erscheinung bezeichnet,⁴ von Frank aber ebenfalls als eine Form des Transversalheliotropismus aufgefasst wurde. Bei dieser angeblich durch den Transversalheliotropismus hervorgerufenen Blattlage haben die vorderen (dem Lichte zugewendeten) Blätter im Vergleiche zu den hinteren entgegengesetzte Krümmung, während die seitlichen ein intermediäres Verhalten darbieten. Die vorderen Blätter sind (gegen die Axe hin) convex, die hinteren concav,⁵ die seitlichen sind, je nachdem sie rechts oder links stehen, rechts- oder links umgewendet, wodurch alle sich einer Ebene, welche auf den einfallenden Lichtstrahlen senkrecht steht, mehr oder minder nähern. „Diese Erscheinungen entkleiden sich aber ihres wunderbaren Anstriches, wenn man den wachsenden Zellhäuten eine Eigenschaft substituirt, welche denen aller nur mit gemeinen Geotropismus und Heliotropismus ausgerüsteten Organen durchaus abgeht. . . .“⁶ Es wird angenommen, dass den Zellen transversalheliotropischer Organe eine Polarität zukomme, der zufolge die Durchleuchtungsrichtung bestimmend auf den Wachstumsprocess einwirke, so zwar, dass jeder Lichtstrahl, welcher solche Zellmembranen in der Richtung des Organes von der Basis zur Spitze durchdringt, eine von der Vorderseite nach der Hinterseite fortschreitende Abnahme des Längenwachstums hervorruft, hingegen ein Lichtstrahl, welcher in umgekehrter Richtung die Membranen durchheilt, einen gerade umgekehrten Erfolg nach sich zieht.

Die Lehre vom Transversalheliotropismus (und dem hier nicht weiter zu betrachtenden gleichfalls von Frank aufgestellten Transversalgeotropismus) hat in Hugo de Vries⁷ einen energischen Gegner gefunden. Der genannte Forscher hat vor allem das Verdienst, auf eine Reihe von Erscheinungen ungleichen Wachstums, welche an der Ober- und Unterseite nicht aufrechter Organe (Blätter und Stengel) unabhängig von Licht oder Schwerkraft zu Stande kommen, aufmerksam gemacht zu haben, also auf Krümmungsercheinungen, die für

¹ Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzentheilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig 1870.

² L. c. p. 18.

³ L. c. p. 46.

⁴ Wiesner, Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Blätter. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Bd. 58 (1868). Sep.-Abdr. p. 15—16.

⁵ Oder eben, oder relativ weniger convex als die vorderen Blätter W.

⁶ Frank l. c. p. 80.

⁷ Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile in Sachs' Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg 1871, p. 223.

heliotropische oder geotropische zu erklären, man bei ungenauer Beobachtung leicht geneigt sein könnte. Diese Erscheinungen, welche wenigstens anscheinend spontan zu Stande kommen, stimmen offenbar mit der sogenannten spontanen Nutation (Sachs) überein; de Vries hat aber für sie die an ganz andere Erscheinungen bereits vergebenen Ausdrücke Hyponastie und Epinastie, später, um sie von den letzteren zu unterscheiden, die besseren Namen: longitudinale Hyponastie (bez. long. Epin.) vorgeschlagen, Ausdrücke, die ziemlich allgemeinen Eingang gefunden haben. Diese Formen des gewissermassen in der Organisation der Stengel und Blätter begründeten ungleichen Wachstums an Ober- und Unterseite ist von Frank übersehen worden. De Vries zeigte ferner, dass die von Frank als transversalheliotropisch angesehenen Krümmungen auf Epinastie oder häufig einfach auf gewöhnlichen Heliotropismus zurückzuführen sind, wie ja auch schon von vornherein wahrscheinlich war. So unterscheidet sich z. B. der oben genannte Fall von Heliotropismus des *Polygonum aviculare* von dem, welchen *Lysimachia Nummularia* zeigt, gar nicht: in beiden Fällen findet negativer Heliotropismus statt. Der Unterschied ist ein unwesentlicher, und liegt nur in ungleicher Biegungsfähigkeit der Stengel dieser beiden Pflanzen. In manchen Fällen von Transversalheliotropismus und Transversalgeotropismus wirken nach de Vries Torsionen mit, welche in Belastungsverhältnissen der Zweige ihren Grund haben, so z. B. bei schiefen Sprossen mit decussirter Blattstellung, bei welchen die vierzeilig angeordnete Laubmasse in eine Ebene gedrängt wird. Dem oben angeführten Versuch mit den Wurzelblättern von *Plantago*, *Capsella* etc. spricht de Vries jede Beweiskraft ab, und hält durch dieselben nicht einmal den negativen Heliotropismus dieser Blätter für bewiesen, ein Punkt, auf welchen ich im experimentellen Theile dieser Abhandlung noch zurückkomme. Im Übrigen muss in Betreff der Widerlegung des Transversalheliotropismus auf das Original verwiesen werden.¹

Was nun speciell die heliotropischen Erscheinungen an bilateralsymmetrischen Pflanzentheilen anlangt, so hat de Vries ausser den schon genannten Beobachtungen noch folgende wichtigere gemacht. Versuche mit abgeschnittenen aber noch wachstumfähigen Blattstielen und Blattrippen im hellen, diffusen Lichte lehrten, dass dieselben, ob sie mit der natürlichen Vorder- oder Hinterseite dem Lichte zugekehrt wurden, entweder gar nicht oder so schwach positiv (niemals negativ) heliotropisch sind, dass dadurch die Epinastie wohl verringert aber niemals überwunden wird. Auch die Seiten der Blattstiele (*Rhus typhina*, *Ailanthus glandulosa* etc.) und Mittelrippen (*Rubus odoratus* etc.) erwiesen sich als schwach positiv heliotropisch. Auch bei Anwendung von Sonnenlicht wurden keine anderen Resultate erhalten. An schiefen oder horizontalen epinastischen Sprossen ist in der Regel gar kein Heliotropismus, selten ein schwacher positiver Heliotropismus wahrzunehmen. Nur im directen Sonnenlichte findet hier in einzelnen Fällen (*Lysimachia*, *Fragaria*) negativer Heliotropismus statt. Hyponastische Sprosse wurden auf Heliotropismus nicht untersucht.

Eine sehr ausführliche Arbeit „Über die Krümmung der Pflanzen gegen das Sonnenlicht“ hat N. J. C. Müller² im Jahre 1872 veröffentlicht.

Müller sucht zunächst einen mit allen früheren Beobachtungen³ nicht in Einklang zu bringenden Satz zu begründen, dass jeder heliotropisch krümmungsfähige Pflanzentheil, je nach der Lichtintensität, welche ihn trifft, negativen oder positiven Heliotropismus zeigt; bei einer gewissen mittleren Intensität soll der betreffende Pflanzentheil sich dem Lichte gegenüber indifferent verhalten.⁴ Er stützt sich hiebei auf drei Beobachtungen. Erstens auf Kressekeimlinge, welche angeblich bei einseitiger Beleuchtung am Gipfel des Stengels negativen, darunter positiven Heliotropismus zeigen; zweitens auf die Internodien des Epheu, welche bei schwacher

¹ Auch auf die Polemik zwischen Frank und de Vries über diese Frage (S. Bot. Zeit. 1873 und Flora 1873) sei hier nur kurz hingewiesen.

² Botan. Unters., Leipzig 1877, Bd. I, 57—82. Das diese Abhandlung enthaltende Heft des Buches erschien bereits im Jahre 1872. (Vgl. Bot. Zeit. 1872, p. 448.)

³ Abgesehen von dem oben (p. 22) genannten noch zweifelhaften Verhalten der Poypodiaceen-Prothallien; ferner einzelne sich widersprechende Angaben über den Heliotropismus der Wurzeln (z. B. von *Lepidium sativum*, *Hartwegia comosa*) abgerechnet, denen zufolge möglicherweise ein und dasselbe Organ unter Umständen positiv unter andern neutral oder negativ sein könnte. Diese Angaben beruhen aber auf unvollständigen Beobachtungen.

⁴ L. c. p. 59.

Belichtung positiv, bei intensiver negativ heliotropisch werden; endlich drittens auf die Wurzeln von Lilien und Hyacinthen, die sich ähnlich so verhalten sollen. Die an der Kresse angestellte Beobachtung ist insofern irrtümlich, als das Ende des hypocotylen Stengelgliedes auch im Finstern nutirt, und es so bei positiver Biegung des darunter liegenden Stengelgliedes nur den Ansehn hat, als zeigte der Gipfel die negative Biegung; wäre diese Krümmung aber eine negativ heliotropische, was Müller indess nicht bewiesen hat, so würde daraus nur zu entnehmen sein, dass die Theile des Keimstengels je nach ihrem Alter negativen oder positiven Heliotropismus darbieten. Die auf den Ephen bezugnehmende Angabe ist von Müller unrichtig dargestellt worden. Denn allerdings werden — angeblich — die positiven Krümmungen an den Internodien durch schwaches, die negativen durch intensives Licht hervorgerufen; allein wie Hofmeister aussagte, sind es nur die ganz jungen¹ Internodien, welche positiven Heliotropismus zeigen, während der negative erst an nahezu völlig herangewachsenen sich kundgeben könne. Die Wurzeln der Hyacinthen-Zwiebeln sollen im intensiven Lichte negativ, im schwachen positiv heliotropisch sein. Allein die mit nahe verwandten Objecten (Wurzeln der *Allium-Zwiebeln*) angestellten Beobachtungen haben das übereinstimmende Resultat geliefert, dass dieselben positiv heliotropisch sind; und Sachs,² welcher Durand's übrigens auch schon von Dutrochet geprüfte Beobachtungen wiederholte, sagt ausdrücklich, dass die Wurzeln von *Allium Cepa* nur dem Sonnenlichte sich concav zukrümmen.³ Es ist sonach höchst unwahrscheinlich, dass die Wurzeln der Hyacinthen-Zwiebeln ein anderes Verhalten zeigen sollten, wengleich möglich. Meine unten folgenden Beobachtungen vermochten indess Müller's Angaben auch nicht zu bestätigen. Der obige Satz Müller's entbehrt sonach der thatsächlichen Begründung.

Müller's Versuche über die Lichtbeugung der Pflanzentheile im objectiven Spectrum haben Resultate ergeben, welche von denen aller seiner Vorgänger fast durchgängig verschieden sind. Er erhielt in einem Falle, in welchem Kressekeimlinge verwendet wurden, das Maximum der heliotropischen Krümmung in *F*; in einem andern Falle, wo er Keimpflänzchen von *Sinapis alba* benützte, zwischen *D* und *E*. Der Unterschied sei auf die verschiedene mechanische Intensität des Lichtes zurückzuführen, welche allerdings selbst für eine und dieselbe Lichtfarbe variiert. An hintereinander im objectiven Spectrum aufgestellten Reihen von Kressekeimlingen wirken in den ersten, d. i. der Lichtquelle zunächststehenden Reihen die violetten und blauen Strahlen, in den folgenden verschwindet die Wirkung dieser Lichtfarbe immer mehr und mehr und tritt die der grünen und gelben Strahlen hervor; in den weiteren verschwindet die Wirkung dieser letzten und es stellt sich im noch schwächer brechbaren Lichte die stärkste heliotropische Wirkung ein, so zwar, dass das Maximum der heliotropischen Wirkung sich desto mehr dem rothen Ende des Spectrums nähert — und endlich über dieses hinaus in's Ultraroth eintritt — je weiter die Pflanzen von der Lichtquelle entfernt sind. Nach Müller's auf diese Beobachtungen gegründeter Anschauung wirkt jeder Strahl nach Massgabe seiner mechanischen Intensität; die stark brechbaren Strahlen werden in Folge ihrer geringen mechanischen Intensität im Innern der Pflanzentheile rasch absorbiert und können auf die Schattenseite nicht mehr wirken; sie vollziehen mithin die heliotropischen Krümmungen nur so lange, als die mechanische Intensität, mit welcher sie auf die Lichtseite der Organe treffen, zur Hemmung des Wachstums ausreicht. Die schwach brechbaren Strahlen durchstrahlen in Folge ihrer hohen mechanischen Intensität die Pflanzentheile viel leichter, sie wirken bei starkem Lichte auf die Vorderseite der Organe fast so stark wie auf die Rückseite und können deshalb erst einen heliotropischen Effect hervorbringen, wenn sie selbst schon so schwach geworden sind, dass ihre Absorption innerhalb des krümmungsfähigen Pflanzentheiles erfolgt. Die experimentellen Grundlagen dieser Theorie sind bis jetzt von anderen Forschern nicht geprüft worden.

¹ Hofmeister L. c. p. 293.

² Experimentalphysiologie, p. 41.

³ Bei Hofmeister (Pflanzenzelle, p. 292) heisst es, dass Durand an Wurzeln von *Allium Cepa* negativen Heliotropismus beobachtet hätte; dies ist unrichtig; Durand constatirte hier positiven Heliotropismus. Indess fügt Hofmeister hinzu, dass die Wurzeln der Zwiebel zuverlässlich positiv seien.

Den positiven Heliotropismus erklärt Müller im Sinne De Candolle's, nämlich durch verstärktes Wachstum an der (etioliirenden) Schattenseite des Organes bewirkt; der negative Heliotropismus ist hingegen nach Müller's Ansicht „eine Folge der von dem Lichte nach der Schattenseite abnehmenden Assimilation oder Disgregation der grössten Masse“. Der experimentelle Beweis hierfür ist aber von ihm nicht erbracht worden. Dies ist um so bedauerlicher, als die theoretischen Gründe, welche er als Stütze dieser seiner Behauptung und zur Begründung der Anschauung beibringt, dass einseitige Beleuchtung, je nach der Intensität des Lichtes, zu positiver oder negativer Beugung führen muss, weder zwingender Art sind, noch im völligen Einklang mit unseren Kenntnissen über Bau und Function der Pflanzen sich befinden.

Frank hat im Jahre 1872 eine Arbeit: „Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzentheile“¹ veröffentlicht, worin gezeigt wird, dass die Blätter von *Hydrocharis morsus ranae* entweder gar nicht oder nur in sehr geringem Grade heliotropisch sind und ihre horizontale Ausbreitung auf der Wasseroberfläche vom Lichte unabhängig vor sich geht. Hingegen erfolgt nach Frank die Horizontalstellung der an der Oberfläche des Wassers schwimmenden Blätter von *Trapa natans* unter Mitwirkung des Lichtes. Wie die Wurzelblätter der Landpflanzen, stehen auch diese Blätter nur im Lichte horizontal; im Finstern zur Entwicklung gekommen, stellen sie sich negativ geotropisch, also aufrecht. Der Autor glaubt auch hierin einen Fall von Transversalheliotropismus zu erblicken.

Sachs hat in der dritten² und vierten³ Auflage seines Lehrbuches der Botanik, namentlich in dem Capitel: „Wirkungen des Lichtes auf das Längenwachsthum“, eine eingehende Darstellung der heliotropischen Erscheinungen gegeben, und nicht nur mehrere hierauf bezügliche Erklärungsversuche kritisch besprochen, sondern auch einige der experimentellen Prüfung werthe Ideen über das Zustandekommen der heliotropischen Phänomene geäußert.

Sachs hält auch hier seine Behauptung, dass nur die Strahlen hoher Brechbarkeit, die blauen, violetten und ultravioletten die heliotropischen Krümmungen bewirken, aufrecht.⁴ Er gibt an, dass die negative Krümmung herangewachsener Internodien des Epheus sich nur im stark brechbaren Lichte vollziehe. Demnach wären dieselben Strahlen, welche die positive heliotropische Beugung bewirken, auch hier beim Hervorbringen des negativen Heliotropismus thätig, und damit wäre auch dargethan, dass bei der Wegbeugung der Epheustengel vom Lichte Assimilation nicht im Spiele ist, wie N. J. C. Müller (und nach Sachs) auch Wolkoff annehmen.

Die sehr naheliegende Annahme, dass der negative Heliotropismus ebenso wie der positive auf ungleichem Längenwachsthum beruhe, dass aber bei ersterem die Lichtseite stärker wächst als die Dunkelseite, will Sachs noch nicht für begründet ansehen, und zwar mit Rücksicht auf die Beobachtungen von Schmitz (s. oben), denen zufolge die Rhizomorphen wohl negativ heliotropisch sind, aber gleich positiv heliotropischen Organen im Finstern stärker wachsen als im Lichte.

Der von Wolkoff aufgestellten Theorie, nach welcher der negative Heliotropismus in vielen Fällen, z. B. bei den Luftwurzeln von *Hurtwegia comosa*, nur ein specieller Fall des positiven wäre, indem in Folge der Lichtbrechungsverhältnisse dieser Organe die Hinterseite stärker beleuchtet wird als die Vorderseite, und an ersterer oder doch ihr genähert „Brennstreifen“ entstehen, stellt Sachs die Beobachtung entgegen, dass positiv heliotropische Wurzeln, z. B. die von *Vicia Faba*, ein ähnliches optisches Verhalten darbieten, und stellt hiedurch die Richtigkeit der Wolkoff'schen Theorie in Frage.

Die Blätter, zumal die der Monocotylen, hält Sachs für positiv heliotropisch, und führt die merkwürdige Beobachtung an, dass an den Blättern der *Fritillaria imperialis* die Krümmungsebene mit der Ausbreitungsfläche des Blattes zusammenfallen kann, so zwar, dass der vom Lichte abgewandte Rand des Blattes convex,

¹ Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. I, p. 31 ff.

² Leipzig 1873.

³ Leipzig 1874.

⁴ 4. Aufl., p. 727.

der dem Lichte zugekehrte hingegen concav wird. Hier läge der seltene Fall vor, dass ein im Lichte stehendes Blatt sich mit seiner Fläche nicht senkrecht, sondern parallel zum einfallenden Lichte stellt.

Der von Hofmeister zuerst aufgestellte Satz (s. oben p. 163), dass ungleicher Turgor der Zellen nicht zum Heliotropismus führen könne, da auch einzellige Organismen (Vaucherien, *Nitella*-Stengel) heliotropischen Krümmungen unterliegen, obgleich in der sich krümmenden Zelle eben nur ein bestimmter hydrostatischer Druck herrschen könne, wird auch von Sachs aufrechterhalten. Dennoch hält Sachs die directe Einwirkung des Lichtes auf die Wand beim Heliotropismus nicht für bewiesen, und lässt die Möglichkeit einer primären Wirkung des Lichtes auf den Zellinhalt (Protoplasma) beim Zustandekommen des Heliotropismus gelten.

Es wird auch die Vermuthung ausgesprochen, dass das Licht das Dickenwachsthum der Zellwände begünstige und hiedurch ihre Dehnbarkeit vermindere, wodurch das Zurückbleiben der Lichtseite des betreffenden Organes im Längenwachsthum seine Erklärung fände. So berechtigt diese Hypothese erscheint — sie würde nicht nur den Heliotropismus vielzelliger, sondern auch den einzelliger Pflanzen erklären —, so gegenstandslos ist die von Sachs ausgesprochene Vermuthung, dass das Licht nur dann Heliotropismus hervorruft, wenn die Strahlen nicht parallel zur Längsaxe der Zellen, sondern unter einem reellen Einfallswinkel auf die Zellhaut treffen; denn das äussere Licht kann doch nur unter einem Einfallswinkel in die Zellwand eintreten, Lichtstrahlen, welche parallel zur Zellwand laufen, also unter einem Einfallswinkel $= 0$ auf die Zellwand treffen, können selbstverständlich keine Wirkung ausüben.

Sachs bemerkt schliesslich, dass durch die Annahme besonderer positiv und negativ heliotropischer Zellen die heliotropischen Erscheinungen die ungezwungenste Erklärung finden.

Einen sehr schätzenswerthen Beitrag zur Lehre vom Heliotropismus hat Herrn. Müller (Thurgau) geliefert.¹ Er versuchte zunächst die von Sachs ausgesprochene Vermuthung: ob heliotropische Krümmungen nicht von der Richtung der Strahlen abhängig seien, wie die geotropischen von dem Winkel, unter welchem die Verticale den geotropisch beugungsfähigen Pflanztheil trifft. Es war das Resultat vorherzusehen: unter sonst gleichen Umständen wächst die Grösse der heliotropischen Krümmung mit der Zunahme des Einfallswinkels von 0 bis 90° ; allein der Effect steigert sich mit dem Wachsen des genannten Winkels nur in Folge der Verstärkung der Lichtintensität. Dieser Gedanke Müller's ist mithin ein verfehelter gewesen.

Sehr bemerkenswerth ist hingegen die Hervorhebung der bis dahin fast durchgängig übersehenen Thatsache, dass jeder durch den Heliotropismus aus der verticalen Lage gebrachte Pflanztheil, sofern er geotropisch krümmungsfähig ist, auch durch die Schwerkraft beeinflusst wird, und die Krümmung des Pflanztheiles, die gewöhnlich als alleiniger Ausdruck des heliotropischen Effectes genommen wird, die resultirende Wirkung von Licht und Schwerkraft ist. Müller experimentirte nun, um die reinen heliotropischen Effecte zu bekommen, in der Weise, dass er das Licht parallel auf um eine horizontale Axe rotirende, constant eine Seite dem Lichte zuwendende Keimlinge fallen lässt. Müller hat dabei nur übersehen, dass bereits Mohl zeigte, wie man die Wirkung der Schwere durch die des Lichtes völlig aufheben könne (vgl. oben p. 160), und dass für viele Pflanzen Beleuchtungsverhältnisse existiren, bei welchen der Einfluss der Schwere vollkommen ausgelöscht erscheint. Auch Sachs² gab bereits eine Andeutung über das Zusammenwirken von Licht und Schwerkraft.

Nach Müller tritt die heliotropische Krümmung nicht sofort bei Eintritt der Lichtwirkung ein, was sich indess von selbst versteht; aber auch nach Beseitigung des Lichtreizes geht die heliotropische Wirksamkeit noch bis zu einer bestimmten Grenze fort. Auf diese „heliotropische Nachwirkung“ wurde der Autor durch die von Sachs³ gemachte Entdeckung der Nachwirkung der Schwerkraft bei negativ geotropischen Organen (Sprossen) geleitet.

¹ Flora 1876, p. 64 ff.

² Lehrbuch, 3. Aufl., p. 751.

³ Flora 1873, p. 324—325.

Weiter hat der Autor gefunden, dass die Krümmungsgeschwindigkeit anfangs eine geringe ist, bis zu einem Optimum steigt, und dann wieder sinkt, ferner dass die stärkste Krümmung — und zwar sowohl bei positiv als negativ heliotropischen Organen — mit der Zone des stärksten Wachstums zusammenfällt, also nicht an derselben Stelle bleibt, sondern allmählig mit jener Zone verschoben wird.

Schon von vornherein sehr bedenklich ist folgender von Müller ausgesprochener Satz: Die heliotropische Krümmung ist unter fast gleichen Umständen um so ausgiebiger, je grösser die Intensität des einfallenden Lichtes ist. Die Widerlegung dieses Satzes wird im experimentellen Theile dieser Abhandlung erfolgen; hier sei nur bemerkt, dass mit der Steigerung der Lichtintensität offenbar die Differenz in der Beleuchtung an der Vorder- und Hinterseite — von welcher die heliotropischen Effekte abhängig sind — abnimmt. Die von Müller ausgesprochene Relation kann deshalb nicht allgemein richtig sein.

Von den negativ heliotropischen Wurzeln von *Chlorophytum* (*Hartwegia comosa*) und *Monstera Lennea* wird angegeben, dass sie bei allseitiger Beleuchtung in ihrem Längenwachsthum ebenso gehemmt sind, wie positiv heliotropische Stengel und Wurzeln.

Für die genannten Wurzeln, ferner für das hypocotyle Stengelglied von *Viscum* nimmt Müller negativen Heliotropismus an; die oben mehrfach genannten Erscheinungen des Wegkrümmens gewisser Ranken (*Vitis*, *Ampelopsis*) und Stengeln (*Hedera*, *Tropaeolum*) vom Lichte will er dem eigentlichen Heliotropismus nicht zurechnen, weil bei diesen Organen nicht, wie bei den echten negativ heliotropischen, die Region der stärksten Krümmung mit der Zone des stärksten Wachstums zusammenfällt.

Sehr interessant ist der von Müller geführte Nachweis, dass gewisse Stengel (*Fritillaria*) empfindlicher sind gegen die Wirkung des Lichtes und andere (*Helianthus*) gegen die der Schwerkraft. Die relativ stark geotropischen Organe offenbaren nach Müller's Untersuchungen oft erst ihre heliotropische Krümmungsfähigkeit, wenn sie am Rotationsapparat der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen sind.

Pfeffer hat sich mehrfach mit den heliotropischen Erscheinungen beschäftigt. Er entdeckte den negativen Heliotropismus einzelliger Wurzelhaare bei Marchantien,¹ erklärte die schon lange bekannten, durch einseitig wirkenden Lichtreiz erfolgenden Aufwärts-, beziehungsweise Abwärtsbewegungen ausgewachsener, gefiederter Leguminosenblätter als eine Form des positiven Heliotropismus, welche sich von der gewöhnlichen dadurch unterscheidet, dass sie ohne Wachsthum zu Stande kommt.² Ausführlich hat sich Pfeffer über den Heliotropismus in seinen „Osmotischen Untersuchungen“³ ausgesprochen. Experimentell bringt das betreffende Capitel nichts Neues, wohl aber theoretische Betrachtungen über die den heliotropischen Erscheinungen zu Grunde liegende Zellmechanik. Er unterscheidet zwischen positivem Heliotropismus „einzelliger Objecte“ und positivem Heliotropismus von Geweben, und gründet diesen Unterschied einerseits auf die oben schon mehrmals hervorgehobene Beobachtung, dass bei einzelligen Organen (*Vaucheria*-Schläuchen, Stengelgliedern von *Nitella*) Krümmungen gegen das Licht erfolgen, ohne dass der Turgor der Zelle dabei im Spiele ist, Krümmungen, die offenbar ihre Ursache in Zuständen der Membranen haben; andererseits auf die Vermuthung, dass an einseitig beleuchteten Organen der Turgor der an der Lichtseite des Organes gelegenen Zellen abnimmt. Nähere Begründungen fehlen, und es wird nur zur Erläuterung noch beigefügt, dass möglicherweise in einem und demselben Gewebe beide Arten des Heliotropismus thätig sein können. Für den negativen Heliotropismus macht Pfeffer diese Unterscheidung nicht. Pfeffer bemerkt, dass die heliotropischen Krümmungen der Internodien von *Nitella* mit einer solchen Kraft erfolgen, dass das ungleiche Ausdehnungsstreben des Protoplasmas dieselben nicht zu erklären vermag, man mithin bei einzelligen Organen in der Zellwand statthabende Vorgänge (ungleiche Widerstände, ungleiches Wachsthum) als Ursache der heliotropischen Krümmungen annehmen müsse. Aus der folgenden Darstellung ist mir nicht klar geworden, ob Pfeffer diese Consequenz auch für die im Gewebeverband befindlichen Zellen zieht. Die Möglichkeit, dass die Ursache der

¹ Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen, in Sachs' Arbeiten des botan. Inst. zu Würzburg, Bd. I, p. 88.

² Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875, p. 63.

³ Leipzig 1877, p. 207 ff.

heliotropischen Erscheinungen der vielzelligen Organe in der Zellhaut liege, hat der Autor nicht discutirt, sondern nur angedeutet, dass die schon von Anderen hervorgehobene stärkere Verdickung der Zellwände an der Lichtseite heliotropischer Organe bei der Biegung wohl betheiligt sein könne. Dies vorausgesetzt, und da Zellen existiren, welche nur im Lichte wachsen (Brutknospen von Marchantien kommen im Dunkeln nicht zur Weiterentwicklung), ist es möglich, dass selbst an einem und demselben Organe positiver oder negativer Heliotropismus auftreten könnte. Wenn nämlich in einem Organe diese zwei im entgegengesetzten Sinne thätigen Factoren wirkten, aber in zwei verschiedenen Zellen in ungleicher Relation aufgelöst würden, so könnte die eine oder die andere Form des Heliotropismus zum Vorschein kommen. Es wird weiter auch noch die Möglichkeit zugestanden, dass in Folge einseitiger Beleuchtung eine Vertheilung des Protoplasmas auf Licht- und Schattenseite der Zellen stattfinden könnte, welche das Wachstum der Membran beeinflussen würde; so zwar, dass in diesem Falle doch wieder das Protoplasma als Ursache der heliotropischen Krümmung anzusehen wäre. Die von H. Müller aufgestellten zwei Formen des negativen Heliotropismus (vgl. oben p. 28) gibt Pfeffer nicht zu, weil nach den in der Pflanze herrschenden Verhältnissen das Sichtbarwerden der negativen Krümmung, sowohl in einer schneller als in einer langsamer wachsenden Zone eintreten kann. Den von H. Müller aufgestellten Satz, dass die Richtung der einfallenden Strahlen die Stärke der heliotropischen Krümmungen bedingen — nämlich abgesehen von der durch die Richtung bedingten Intensität des in die Pflanze dringenden Lichtes — hält Pfeffer selbstverständlich für unbegründet. Es wird auch ein mit Kressekeimlingen und fructificirender *Pellia* von Askenasy¹ angestellter Versuch hervorgehoben, dem zufolge positiver Heliotropismus auch im polarisirten Lichte erfolgt. Pfeffer hält den angestellten Versuch nicht für beweisend, da nicht festgestellt wurde, ob das im Experiment wirksame Licht nicht wieder depolarisirt wurde; er fügt aber hinzu, dass er durchaus nicht zweifle, dass Licht jeder Schwingungsebene heliotropische Krümmung hervorruft.

Jüngsthin hat G. Kraus² die Vertheilung und Bedeutung des Wassers bei Wachstumsvorgängen der Pflanzen studirt, und dabei auch auf heliotropisch sich krümmende Organe Rücksicht genommen. Es wurde gefunden, dass an aufrechten, allseitig gleich beleuchteten Sprossen das Wasser in den Geweben regelmässig vertheilt ist, dass hingegen an heliotropisch gekrümmten Sprossen der Wassergehalt an der Schattenseite des Organes ein grösserer ist als an der Lichtseite, ja dass diese ungleiche Vertheilung des Wassers sich an aufrechten einseitig beleuchteten Sprossen noch vor Eintritt der heliotropischen Krümmung einstellt. Diese Beobachtungen wurden vom Verfasser nicht weiter interpretirt.

Sehr lehrreich und zu weiteren experimentellen Untersuchungen anregend sind die vor Kurzem von Leitgeb³ veröffentlichten, die heliotropischen Erscheinungen der Lebermoose betreffenden Beobachtungen. Es wird zunächst bestätigt, dass die Sporen der Lebermoose nur im Lichte keimen, und gezeigt, dass allzu schwaches Licht sich beim Keimacte wie Finsterniss verhält. Helles, diffuses oder Sonnenlicht begünstigt die Keimung. Die aus den Sporen hervortretenden Keimschläuche sind positiv heliotropisch und schwach negativ geotropisch. Durch stärkere Beleuchtung gelingt es, den negativen Geotropismus zu überwinden und bei Beleuchtung von unten her die Schläuche zu zwingen, vertical nach abwärts zu wachsen. Zur Entstehung der Keimscheibe ist stärkeres Licht als zur Entwicklung der Keimschläuche nothwendig. Während die letzteren dem Lichte entgegenwachsen, zeigt erstere das Bestreben, sich senkrecht auf die Richtung des einfallenden Lichtes zu stellen.

Schliesslich gebe ich noch eine gedrängte Übersicht über die den Heliotropismus der Pilze betreffenden neueren Beobachtungen, welche sich, der Zeit nach an die obigen, von Hofmeister herrührenden, anschliessen.

¹ Bot. Zeit. 1874, p. 237. Askenasy's Versuche sind an dieser Stelle, und, so viel mir bekannt, überhaupt nicht beschrieben.

² Sitzungsber. der naturforschenden Gesellschaft zu Halle 1877. Februar. Bot. Zeit. 1877, p. 595.

³ Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wissensch, Bd. 74, 1. Abth.

Woronin¹ fand die Perithecienhäule von *Sordaria fimiseda* Ces. et Not., Duchartre² die Fruchtstiele von *Claviceps purpurea* positiv heliotropisch. G. Winter³ hat auch an *Sordaria decipiens* Wint. ähnliche heliotropische Verhältnisse wie Woronin an *S. fimiseda* beobachtet. N. Sorokin⁴ studirte das Verhalten verschiedener Pilze im weissen, ferner im von doppelchromsaurem Kali und von schwefelsaurem Kupferoxydammoniak durchgelassenem Lichte. Der Kürze halber spricht er von gelbrothem und blauem Lichte. Im weissen und blauen Lichte sind *Mucor Mucedo*, *Coprinus fimetarius* und *Pilobolus crystallinus* positiv; im gelbrothen Lichte hingegen negativ heliotropisch. Zahlreiche andere Pilze, unter den gleichen Beleuchtungsverhältnissen cultivirt, boten weder die positive noch die negative Lichtbeugung dar, z. B. *Coprolepa eorum*, *Mortirella difluens* Sor. (n. sp.), *Sordaria coprophila* etc. Winter⁵ beobachtete an *Peziza Fuckeliana* starken positiven Heliotropismus. Ohne Sorokin's genannte Arbeit zu kennen, untersuchte A. Fischer v. Waldheim⁶ die heliotropischen Eigenschaften von *Pilobolus*. Die Versuchsmethode war die gleiche, auch er benützte die beiden genannten Licht absorbirenden Flüssigkeiten. Er beobachtete im gelben Lichte keinen, im weissen und blauen gleich starken positiven Heliotropismus. Hiedurch wird die schon an und für sich nur wenig wahrscheinliche Beobachtung von Sorokin, wonach unter dem Einflusse des gelbrothen Lichtes sich negativer Heliotropismus einstellt, wieder in Frage gestellt. Baranetzki⁷ entdeckte an den Plasmodien von *Aethalium septicum* und einem andern nicht genau bestimmten, wahrscheinlich *Physarum* angehörigen Myxomyceten scharf ausgesprochenen negativen Heliotropismus, der sowohl im diffusen als im Sonnenlichte — im letzteren rascher — eintritt und der nach mit farbigen Gasern vorgenommenen Versuchen, blos im starkbrechenden Antheil des Spectrums sich vollzieht. Der negative Heliotropismus zeigte sich in der Weise, dass beleuchtete Partien des Plasmodiums sich ins Dunkel zurückziehen. Jüngsthin hat Brefeld⁸ die Untersuchungen über den negativen Heliotropismus von Rhizomorphen (s. oben p. 158 und 168) wiederholt, konnte aber trotz Verwendung der günstigsten Objecte diese Beobachtung nicht bestätigen.

Ich schliesse hiermit den historischen Theil meiner Abhandlung. Manche Einzelheit, die sich entweder in den genannten Arbeiten, oder sonst in der Literatur zerstreut findet, habe ich übergangen, da mich die Anführung derselben in der vorliegenden Darstellung zu weit geführt hätte; ich werde einige derselben, so weit es nöthig erscheint, im experimentellen Theile dieser Arbeit namhaft machen.

Ein Rückblick auf die Lehre vom Heliotropismus zeigt uns ein arges Missverhältniss zwischen der aufgewendeten Arbeit und den gewonnenen Resultaten. Die unverkennbare Schwierigkeit einzelner einschlägiger Fragen erklärt dies eben für die betreffenden Probleme. So ist es zu verstehen, dass wir über die im Lichte sich vollziehenden Richtungsverhältnisse der Blätter kaum viel besser als zu Bonnet's Zeiten unterrichtet sind, denn Frank's sogenannter Transversalheliotropismus macht uns die Sache nicht viel deutlicher als des ersteren wunderliche Annahme. So ist es ferner zu rechtfertigen, wenn wir über die Wirkungsweise des Lichtes beim Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen geradezu nichts Bestimmtes aussagen können.

Aber wie kömmt es, dass das vielleicht am längsten bekannte Phänomen des Heliotropismus, das Wenden der Blumen nach dem Lichte, noch fast unverstanden vor uns liegt? Hales, De Candolle, Dutrochet,

¹ De Bary und Woronin, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, 3. Reihe. Abhandl. der Senkenb. Ges. Bd. VII, p. 3, 1870.

² Compt. rend. 1879, T. LXX, p. 77—79.

³ Die deutschen Sordarien. Abhandlungen der naturf. Ges. zu Halle, Bd. XIII, 1873, Heft I.

⁴ Beilage zu den Protokollen der Sitzungen der naturf. Ges. an der Universität zu Kasan, 47. Sitzung 1873. Ich kenne nur das Referat von Batalin hierüber im Bot. Jahresb. II, p. 214.

⁵ Bot. Zeitung 1874, p. 1 ff.

⁶ Mittheilungen der Universität Warschau, 1875, Nr. 4. Ich kenne nur die deutsche Übersetzung dieser russisch geschriebenen Arbeit, welche im Bot. Jahresb. 1875, p. 779 enthalten ist.

⁷ Influence de la lumière sur les plasmodia des myxomycetes. Mémoire de la soc. nat. de Cherbourg. T. XIX (1876), p. 321 ff.

⁸ Über die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklung der Pilze. I. Mitth. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 17. April 1877.

Röper, Hofmeister u. A. haben sich damit beschäftigt; keiner der Neuere hat die Erscheinung gründlich durchgeprüft. Wie kömmt es, dass über so einfache Dinge, wie über die Qualität des Heliotropismus der Ranken des Erbsenblattes und der Internodien des Epheu noch gestritten wird? Hier und in vielen anderen Einzelfällen ist es wohl der Mangel an sorgfältiger, eingehender Prüfung, welcher unseren dormalen noch zweifelhaften Kenntnissen zu Grunde liegt.

Die grosse Verbreitung des positiven Heliotropismus im Pflanzenreiche ist allerdings constatirt; über die Verbreitung des negativen Heliotropismus gehen aber die Ansichten noch weit auseinander. Der positive Heliotropismus ist leidlich als Folge ungleichen Wachsthums an Licht- und Schattenseite der betreffenden Organe nachzuweisen; hingegen ist über das Zustandekommen des negativen Heliotropismus nichts auch nur einigermaßen thatsächlich Begründetes in der Literatur zu finden. Der Einfluss der Richtung des einfallenden Lichtes auf die Stärke der heliotropischen Effecte, eine von vornherein wohl vollkommen klare Sache, in neuerer Zeit ebenso unklar als verwickelt aufgefasst, ist durch Pfeffer wieder richtig dargestellt worden; aber die sehr nahe liegende Beziehung zwischen der Intensität des Lichtes und den heliotropischen Effecten ist merkwürdiger Weise noch gar nicht Gegenstand einer ernstlichen Untersuchung gewesen.

Eine in historischer Beziehung sehr beachtenswerthe Erscheinung ist die, dass eines der wichtigsten Probleme des Heliotropismus, nämlich die Beziehung zwischen der Brechbarkeit des Lichtes und den heliotropischen Effecten, heute noch ebenso ungelöst erscheint, wie zur Zeit des Streites zwischen Payer und Dutrochet über diesen Gegenstand. Ich begehe keine Ungerechtigkeiten, sondern gebe nur der Wahrheit die Ehre, wenn ich es ausspreche, dass hieran nur der Mangel an strenger Methode die Schuld trägt. Letzterer Umstand erklärt, wie die vorliegenden Blätter bei einigermaßen genauer Durchsicht lehren, noch manche andere den Heliotropismus betreffende Dinge.

Man sieht, es sind der Lücken viele, welche auszufüllen sind, und manche einschlägige Frage ist vom Grund auf in Angriff zu nehmen. Andererseits findet man aber auch manchen fruchtbaren Gedanken über das etwaige Zustandekommen des Heliotropismus und zahlreiche wichtige Einzelbeobachtungen über heliotropische Erscheinungen in den Schriften der bedeutenderen neueren Pflanzenphysiologen vor, wie aus der vorstehenden geschichtlichen Darstellung zu ersehen ist.

Zweiter Abschnitt.

Experimentelle Untersuchungen.

Erstes Capitel.

Einfluss der Lichtintensität auf die heliotropischen Effecte.

Über die wichtige Beziehung, welche zwischen der Intensität des Lichtes und dem Grade der heliotropischen Flexion der Pflanzentheile besteht, sind bis jetzt noch gar keine methodischen Versuche angestellt worden. Wie aus dem historischen Theile dieser Abhandlung zu ersehen, wurde von mehreren Beobachtern wohl gelegentlich hervorgehoben, dass positiver Heliotropismus häufig in sehr schwachem Lichte sich vollzieht; ferner dass in besonderen Fällen, z. B. zu der indess noch zweifelhaften negativen Biegung älterer Internodien des Epheu, starkes Licht erforderlich ist. Besondere generalisirende Aussprüche über die genannte Beziehung habe ich nur bei Gardner, Payer und Herm. Müller (Thurgau) gefunden.¹ Gardner glaubt, dass die Steigerung der Lichtintensität auf den Heliotropismus nur einen unbedeutenden Einfluss nehme.

¹ N. J. C. Müller's Theorie über den Einfluss der Lichtfarbe auf die Biegung der Pflanzentheile behandelt allerdings auch die Lichtstärke; dort handelt es sich aber speciell um die den einzelnen monochromatischen Lichtstrahlen innewohnende mechanische Intensität. Auf diese Theorie kann desshalb erst im nächsten Capitel (Beziehung zwischen Brechbarkeit des Lichtes und Heliotropismus) Rücksicht genommen werden.

Payer hat den schon von N. J. C. Müller¹ mit Recht getadelten Satz aufgestellt, dass die Grösse der heliotropischen Krümmung mit der Abnahme der Intensität des herrschenden Lichtes wachse. Bei anderer Gelegenheit hob dieser Forscher hervor, dass für verschiedene Pflanzentheile zur Hervorbringung des Heliotropismus verschiedene Lichtstärken nothwendig seien, indem z. B. Kohlpflänzchen sich schon im diffusen, Stengelchen von *Sedum* aber erst im Sonnenlichte beugen. Der Widerspruch, der in diesen beiden Aussagen liegt, ist dem Autor nicht aufgefallen. Herm. Müller endlich hat einen Satz aufgestellt, welcher das gerade Gegentheil von dem, was Payer behauptete, in sich schliesst. Nach Ersterem wäre „unter sonst gleichen Umständen die heliotropische Krümmung eine um so ausgiebigere, je grösser die Intensität des herrschenden Lichtes ist“.

Eine einfache Überlegung legt sowohl die Unhaltbarkeit des Payer'schen als des Herm. Müller'schen Satzes dar, denn offenbar beruht der Heliotropismus auf Wirkungen, welche durch an der Licht- und Schatten-seite der Organe sich einstellende Lichtunterschiede hervorgerufen werden. Wären die Organe für jede Art von Strahlen — dunkle mit eingeschlossen — völlig durchlässig, fänden durch Reflexion keine Lichtverluste statt, so wäre natürlich kein Heliotropismus möglich, da die Beleuchtungsverhältnisse an den dem Lichte zugekehrten Seiten der Pflanzentheile genau dieselben wären wie an den abgewendeten, dies ist aber keineswegs der Fall. Die gegen das Licht vorderen Seiten der Organe sind stets stärker bestrahlt als die hinteren, und selbst dem Auge durchsichtig erscheinende Stengel absorbiren, wie man sich leicht überzeugen kann, in sehr auffälliger Weise photographische Strahlen. Es stellt sich also bei jeder Art von Beleuchtung an den Pflanzentheilen ein Lichtunterschied an der Vorder- und Hinterseite ein. Weiter ist klar, dass bis zu einer bestimmten Grenze die heliotropischen Effecte mit der Grösse dieser Lichtdifferenz sich steigern müssen. Aus diesem Grunde und weil mit der Abnahme der Lichtintensität für jeden durchscheinenden Körper der Lichtunterschied an Vorder- und Hinterseite zunimmt, so muss offenbar — innerhalb bestimmter Grenzen — mit der Abnahme der Lichtintensität die Stärke des Heliotropismus zunehmen. So weit hätte also Payer Recht. Allein es ist noch Folgendes zu bedenken. Es existirt eine gewisse Lichtintensität, welche schon so gering ist, dass sich ihr gegenüber der betreffende Pflanzenteil so verhält, als stände er in völliger Dunkelheit. Trifft Licht dieser Intensität die Vorderseite des Organs, so ist dessen Wirkung Null. Dem Heliotropismus ist also hiedurch bezüglich der Lichtintensität eine untere Grenze gesetzt, welche nach unseren Erfahrungen über die graduelle Abnahme der Hemmung des Längenwachsthums mit der Schwächung des Lichtes nicht der von Payer geforderten heliotropischen Maximalwirkung unmittelbar folgen wird, sondern die von letzterem durch eine Reihe von Zwischenstufen getrennt sein wird, wie schon Herm. Müller's Beobachtungen, die ja zweifellos richtig sind, die er aber nur zu sehr verallgemeinerte, annehmen lassen. Also schon von vornherein ist es klar, dass bis zu einer gewissen Grenze die heliotropischen Effecte mit dem Fallen der Lichtintensität zunehmen, und von hier an mit dem weiteren Sinken der Lichtstärke bis auf Null sinken müssen.

Der experimentellen Forschung liegt aber nicht nur ob, diesen Satz in ihrer Weise zu begründen, den Grad der Lichtintensität, bei welchem der Heliotropismus sein Maximum erreicht, zu finden, und den unteren Nullpunkt der Lichtintensität für den Heliotropismus verschiedener Pflanzentheile festzustellen, sondern auch zu prüfen, ob sich nicht auch ein oberer Nullpunkt der Lichtstärke für die Flexion dieser Pflanzentheile ausfindig machen lässt, mit anderen Worten, ob nicht eine die lebende Pflanze nicht gefährdende Lichtintensität existirt, bei welcher kein Heliotropismus mehr stattfindet.

Indem man an die experimentelle Prüfung dieser Fragen herantritt, empfindet man sofort die Schwierigkeit, eine Einheit für das Maass der Lichtstärke ausfindig zu machen. Aber selbst wenn man fände, dass eine von den bekannten photometrischen Methoden uns eine für unseren Zweck genügend verlässliche Einheit darböte, so wäre dieselbe, wollte man natürliches Licht im Versuche verwenden, dennoch nutzlos, weil die auf Heliotropismus bezugnehmenden Experimente eine Zeitdauer in Anspruch nehmen, innerhalb welcher das

¹ L. c. p. 80.

Sonnenlicht oder das diffuse Tageslicht bezüglich ihrer Intensität zu inconstant sind. Welchem ausserordentlich raschen Wechsel indess die Intensität des Tageslichtes selbst innerhalb sehr kurzer Zeiträume unterworfen ist, habe ich bei anderer Gelegenheit dargethan.¹ Es ist also ganz unthunlich, zu den in unserer Frage nöthigen Experimenten das Tageslicht zu benützen.

Da heliotropische Versuche im Gaslicht sehr leicht und vollständig, ja selbst in sehr kurzen Zeiträumen gelingen, so habe ich diese Art künstlichen Lichtes, welches sich auch aus anderen Gründen zum Experimentiren mehr als jede andere künstliche Lichtquelle eignet, benützt. Inwieweit die durch diese Art der Versuche gewonnenen Resultate auch auf das Tageslicht übertragen werden können, werde ich weiter unten auseinandersetzen.

Die Gasflammen, welche zu den Versuchen dienten, hatten eine constante Leuchtkraft. Die Herstellung solcher Flammen erfolgte in derselben Weise, wie bei meinen Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Transpiration der Pflanzen² und bei den Studien, welche ich zur Auffindung der Beziehungen zwischen Lichtintensität und Entstehung des Chlorophylls³ unternahm. In Betreff der Methode zur Herstellung von Gasflammen constanter Leuchtkraft kann ich mich hier kurz fassen, da ich mich a. a. O. darüber bereits ausführlich ausgesprochen habe. Ich erwähne hier nur kurz, dass das zu den Brennern geleitete Gas einen Regulator passirte, welcher es ermöglichte, den Druck, unter welchem die Flammen brannten, völlig constant zu erhalten.

Ich habè zu allen meinen Versuchen nur Gasflammen benützt, deren Leuchtkraft genau 6·5 Walrathkerzen äquivalent war, und die ich bei den angewendeten Apparaten erhielt, wenn das Manometer eine Wassersäule von 18·5 Mm. anzeigte. Ich bezeichne im Nachfolgenden diese Flamme kurz als Normalflamme.

Als Maass für die im Versuche herrschende Lichtstärke diente die Leuchtkraft einer solchen Flamme in einer Entfernung = 1 M. von letzterer. Durch Einführung dieser Einheit war es möglich, jede auf eine Versuchspflanze einwirkende Lichtintensität unter Berücksichtigung des Satzes, dass die Intensität des Lichtes dem Quadrate der Entfernungen umgekehrt proportional ist, zahlenmässig festzustellen.

So weit als thunlich, wurden die Versuche in einem Raume des pflanzenphysiologischen Institutes angeführt, welcher für heliotropische Versuche besonders adaptirt ist. Der Anstrich der Wände dieses Raumes, des Bodens und Plafonds, der Tische und, so weit als thunlich, aller zu den Versuchen dienlichen Apparate ist mattschwarz. Thüren und Fenster sind so verschlossen und mit Tuch bedeckt, dass fremdes Licht keinen Zutritt hat. Die nicht geschwärzten Apparate (Psychrometer, Thermometer etc.) sind durch schwarze Schirme von der Versuchspflanze getrennt; die Ränder der Thongeschirre, in welchen sich die Versuchspflanzen befinden, sind mit mattschwarzen Papperingen bedeckt; kurzum es wurde dafür Sorge getragen, dass zu den Versuchspflanzen so gut wie kein anderes als das durch die Lichtquelle gespendete Licht gelange.

Es möchte vielleicht überflüssig erscheinen, derartige Massregeln zu treffen, um das reflectirte Licht auszuschliessen. Allein eine solche Vermuthung wäre ganz ungerechtfertigt, ja ich gestehe, dass, wenn es sich um völlig genaue Bestimmungen der heliotropischen Empfindlichkeit handeln würde, selbst meine Versuche sich noch nicht als vollkommen genau herausstellen würden, denn selbst die schwarzen matten Schirme reflectiren mehr Licht, als man anzunehmen geneigt wäre. Ich habe, um zu begründen, dass selbst durch Reflexe, welche von den schwarzen Wänden und derlei Schirmen herrühren, fehlerhafte Bestimmungen der heliotropischen Empfindlichkeit entstehen können, an zwei Beobachtungen zu erinnern. Erstens an die bekannte merkwürdige Entdeckung J. Jamin's, derzufolge die Helligkeit des dunkelsten Schwarz, das wir herstellen können, immerhin noch etwa den hundertsten Theil jener des reinsten Weiss beträgt, und zweitens, dass Anbert⁴ bei genauem Vergleiche einer weissen und einer schwarzen Scheibe die Helligkeit der letzteren bloß 57mal

¹ Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Bd. 74 (1876), Separatabdr. p. 4.

² Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes etc. L. c. p. 4 ff.

³ Die Entstehung des Chlorophylls. Wien, 1877, p. 43 ff.

⁴ Physiologie der Netzhaut. Breslau 1865, p. 73.

kleiner als die der ersteren gefunden hat. Erst als ich diese Thatsachen kennen lernte, wurde es mir klar, warum an heliotropisch sehr empfindlichen Stengeln Verzögerungen in den Krümmungen sich einstellten, wenn schwarze Schirme all zu knapp hinter den Versuchspflanzen sich befinden, was ich bei jenen Experimenten, die ich nicht in dem genannten Versuchszimmer, sondern in anderen möglichst grossen, für diese Versuche nicht besonders adaptirten Räumen vornahm, anfänglich oft beobachtete. Wenn es sich um die grösste erreichbare Genauigkeit in der Feststellung der heliotropischen Empfindlichkeit handelte, so müssten die Versuche in möglichst grossen geschwärtzten Räumen angestellt werden, um die Wirkung des von den schwarzen Wänden reflectirten Lichtes durch grosse Entfernungen von den Versuchsobjecten möglichst zu schwächen. Einigermassen können solche störende Lichtreflexe durch Aufstellung grosser, möglichst schief gegen die Richtung der einfallenden Strahlen aufgestellter Schirme beseitigt werden.

Der für die Versuche besonders adaptirte Raum hatte eine Länge von 5, eine Breite von 2·9 und eine Höhe von 3·8 M. Um starke Reflexe zu vermeiden, konnte ich in diesem Raume eine Versuchspflanze bloss 3 M. von der Lichtquelle entfernt aufstellen. Jene Versuche, in welchen ich über grössere Distanzen disponiren musste, wurden in einem Locale unternommen, welches eine Tiefe von circa 12·5 M. hatte, von welcher ich 11 M. ansnützte. Diese Localität war wohl völlig zu verfinstern; aber trotz aller Vorsicht liessen sich kleine Lichtreflexe, die von den lichten Wänden, Thüren etc. herrührten, selbst bei passendster Verwendung am Schirm nicht vermeiden. Allein da es sich in meinen Versuchen nicht um absolute, mit mathematischer Genauigkeit festzustellende Werthe, sondern nur darum handelte, den Gang der heliotropischen Krümmungen in seiner Abhängigkeit von der Lichtintensität festzustellen, so konnte ich mich mit meiner Art der Versuchsanstellung begnügen. Die von mir festgestellten Grenzen der Lichtstärke für den Heliotropismus machen deshalb keinen Anspruch auf die grösste erreichbare Genauigkeit.

Es wäre auch ganz unnöthig gewesen, die feinstmögliche Präcisionsarbeit an ein Object zu verwenden, bei welchem die Individualität auch in Betreff der Lichtempfindlichkeit eine so grosse Rolle spielt. Indess soll damit nicht gesagt sein, dass in der Pflanzenphysiologie nicht, die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanze betreffende Fragen auftauchen könnten, deren Lösung eine grössere Feinheit in der Ausführung der Versuche erheischte.

a) Versuche mit *Vicia sativa*.

Acht im Finstern in kleinen Gartengeschirren erwachsene, aus einer grossen Aussaat ausgewählte, anscheinend völlig gleiche Keimlinge der Wicke wurden in dem oben genannten, zu heliotropischen Versuchen besonders adaptirten Raume (in der Folge hier kurz als „dunkle Kammer“ bezeichnet) in Entfernungen von 0·1, 0·2, 0·5, 1, 1·5, 2, 2·5 und 3 M. von der Flamme aufgestellt. Die Mitte der Flamme und die Keimlinge befanden sich in einer Horizontalen. Die seitlichen Verschiebungen, welche den Keimlingen gegeben werden mussten, um sie aus dem Schlagschatten der Vorderpflanze zu bringen, waren so geringfügig, dass sie keinerlei Correctur in Betreff der Entfernung von der Flamme nöthig machten.

Die Richtung, welche man dem Keimling gegen die Lichtquelle gibt, ist bei dicotylen Pflanzen mit nutirenden Stengeln nicht gleichgiltig, indem, wie ich früher ausführlich zeigte,¹ die Stengel derselben sich am raschesten der Lichtquelle zuneigen, wenn sie mit der Hinterseite zum Lichte gestellt werden; am spätesten, wenn die Vorderseite beleuchtet wird; bei Beleuchtung einer der Flanken — gleichgiltig welcher — stellt sich ein intermediäres Verhalten ein. In allen in diesem Abschnitte enthaltenen Versuchen, in welchen eine andere Anstellung der Keimlinge nicht besonders angegeben ist, standen sie mit einer der Flanken dem Lichte zugewendet, so dass die nutirende Spitze des Stengels nach rechts oder links schaute.

Der Beginn des Neigens des Stengels zum Lichte wurde mit dem Senkel festgestellt, konnte also mit grosser Genauigkeit bestimmt werden. In nachfolgender Tabelle ist der Zeitpunkt des Eintretens der heliotropischen Krümmung und die Grösse der heliotropischen Ablenkung der Stengel in Graden ausgedrückt.

¹ Die undulirende Nutation der Internodien. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 77, I. Abth., Jänn. 1878.

E = Entfernung des Keimlings von der Flamme.

J = Intensität des auf die Vorderseite des Organs wirkenden Lichtes.

Z = Eintritt der heliotropischen Krümmung, vom Beginne des Versuches an gerechnet.

W = Ablenkung von der Verticalen in Bogengraden ausgedrückt.¹

E	J	Z	W (nach Ablauf von 4 Stunden)
0·1 M.	100	3 Stunden	0 Min. 30°
0·2	25	2 „	15 „ 40°
0·5	4	1 „	55 „ 44°
1·0	1	1 „	30 „ 55°
1·5	0·44	1 „	10 „ 90° (Maximum)
2·0	0·25	1 „	50 „ 60°
2·5	0·16	2 „	10 „ 50°
3·0	0·11	2 „	40 „ 45°

Die Luftfeuchtigkeit betrug während der ganzen Versuchsdauer 75—77 Proc. (Rel. Feucht.). Im Beginne des Versuches herrschte bei $E=0\cdot1$ eine Temperatur, $27\cdot5^{\circ}$ C, bei $E=3\cdot0$ an $21\cdot2^{\circ}$ C. Im Laufe des Experimentes wurde durch hinter Schirmen stehende dunkle Flammen die Temperatur an allen Versuchspunkten so weit erhöht, dass die Differenzen im Ganzen nur innerhalb eines Grades sich bewegten.

Diese Versuchsreihe wurde mehrmals wiederholt. Wenn auch hierbei die Zeitwerthe nicht stets die völlig gleichen waren, so ergab jede derselben doch dasselbe Resultat: dass nämlich mit der Abnahme der Lichtintensität bis zu einer bestimmten Grenze die heliotropische Krümmungsgeschwindigkeit und überhaupt die Energie des Heliotropismus zunahm und von hier an mit dem weiteren Sinken der Lichtstärke wieder abnahm. Es wurden an 50 Versuchsreihen durchgeführt, und zwar ausser mit *Vicia sativa* noch mit *V. Faba*, *Pisum sativum*, *Phaseolus multiflorus*, *Helianthus annuus*, *Lepidium sativum*, endlich noch mit etiolirten Trieben von *Salix alba*. In keinem einzigen Falle wurde ein abweichendes Verhalten beobachtet.

In der oben mitgetheilten Versuchsreihe sind die Grenzen der Lichtintensität für das Zustandekommen des Heliotropismus noch nicht enthalten; weder die obere Intensitätsgrenze noch die untere, d. h. weder die grösste Lichtstärke, noch die geringste, bei welcher eben noch Heliotropismus stattfindet. Zur Auffindung dieser Werthe mussten noch besondere Versuche ausgeführt werden.

Um die obere Intensitätsgrenze zu erhalten, musste die Versuchspflanze der Flamme noch mehr, als es im obigen Versuche geschah, genähert werden. Keimlinge der Wicke, welche der Flamme bis 5 Cent. genähert wurden, zeigten innerhalb 12 Stunden keine Spuren von Wachstum oder Heliotropismus. Dennoch blieben sie, da für fortwährende Befenchung der Stengel und des Bodens Sorge getragen wurde, völlig turgescient, und entwickelten sich unter passenden Versuchsbedingungen normal weiter. In einer Distanz = 6 Cent. von der Flamme wurde das Gleiche beobachtet. Bei 7 Cent. Distanz zeigte sich bereits Heliotropismus, aber noch kein Längenwachsthum, wenn man in dieser Entfernung von der Flamme den Keimling um seine verticale Axe rotiren liess. Erst bei 9 Cent. liess sich bei dieser Versuchsweise ein merkliches Längenwachsthum nachweisen.

Inwieweit die durch die Distanz von 0·07 M. gegebene Lichtintensität = 204 als die obere Intensitätsgrenze für Keimlinge der Wicke angesehen werden darf, soll alsbald erörtert werden. Vorerst soll nur noch hervorgehoben werden, dass aus der angestellten Beobachtung sich auch folgendes Resultat abstrahiren lässt: Die Lichtintensität, bei welcher allseitig belenchtete Keimlinge von *Vicia sativa* eben noch Längenwachsthum zeigen, ist geringer als jene Lichtstärke, bei welcher einseitig belenchtete Keimlinge dieser Pflanze noch Heliotropismus darbieten. Erstere Lichtstärke

¹ Zur Schätzung der Bogengrade benütze ich das Sachs'sche Auxanometer, genannt „Zeiger am Bogen“, welches eine Schätzung der Ablenkung von 5 zu 5 Graden gestattet.

beträgt 112, letztere 204. Bei $J = 112$ findet auf der Vorderseite des Wickenstengels eine Beleuchtung statt, welche daselbst schon Längenwachstum zulässt, was bei einer grösseren Intensität nicht mehr stattfindet, also auch nicht bei $J = 204$; diese Lichtstärke ruft aber in den Geweben der Wickenstengel bereits eine Lichtschwächung hervor, bei welcher die Hinterseite des Organs schon zu wachsen befähigt ist.

Die Frage, ob die angeführte obere Intensitätsgrenze ($J = 204$) für die Seite des keimenden Wickenstengels überhaupt gilt, oder bloss für die Versuchsbedingungen, ist von mir experimentell geprüft worden. Ich fand, dass bei einer bestimmten Lichtintensität die relative Energie des Heliotropismus innerhalb der Grenzen der Wachstumsbedingungen constant bleibt, d. h. das Minimum und das Maximum des Heliotropismus sind für bestimmte Versuchsobjecte durch bestimmte Lichtstärken fixirt und können durch Änderungen der Feuchtigkeit, der Temperatur etc. wohl der Zeit nach, nicht aber dem Grade nach verschoben werden. Aus einer grossen Zahl von Beobachtungen, welche ich zur Klärung dieser Verhältnisse anstellte, will ich nur folgende anführen.

Mehrere Reihen von Wickenkeimlingen wurden im Gaslichte bei constanter Temperatur von 25.5° , 21.2° und 10.5° C. aufgestellt. Am ersten stellte sich in allen drei Fällen die heliotropische Krümmung in einer Entfernung = 1.5 M. von der Flamme ein, und bei dieser Lichtstärke erfolgte auch das Maximum der heliotropischen Krümmung in der kürzesten Zeit. Allein die Zeitdauer bis zum Eintritt einer bestimmten Phase des Heliotropismus war je nach der Temperatur verschieden. So erfolgte in der Entfernung = 1.5 M. der Eintritt der heliotropischen Krümmung bei 25.5° C. nach 50, bei 21.2° nach 70, bei 10.5° nach 175 Minuten. Kressekeimlinge krümmten sich in einer Entfernung = 1 M. von der Flamme bei 25.5° C. in 45, bei 21.2° in 60, bei 10.8° C. in 210 Minuten etc.

Während es mir gelang, die obere Intensitätsgrenze und das Optimum der Intensität für den Heliotropismus der Wickenstengel ausfindig zu machen, reichten die Localitäten des pflanzenphysiologischen Institutes nicht aus, um die untere Intensitätsgrenze festzustellen. Bei einer Temperatur von 18° C. und einer fast constanten Feuchtigkeit von 71 Proc. begannen sich Keimlinge der Wicke, welche 11 M. von der Flamme entfernt waren, nach 3 Stunden und 45 Minuten zu krümmen. 5 Stunden später stand die heliotropisch geneigte Stengelspitze bereits in der Richtung der einfallenden Strahlen, zum Beweise, dass die untere Intensitätsgrenze mit dem Werthe $J = 0.008$ lange noch nicht erreicht war. Ich habe unter allen untersuchten Objecten kein einziges gefunden, welches in Bezug auf heliotropische Empfindlichkeit die Keimlinge der Wicke übertroffen, ja auch nur erreicht hätte.

Aus den angeführten Beobachtungen ergaben sich folgende Werthe für die Beziehung der Lichtintensität zur heliotropischen Krümmungsfähigkeit der von der Seite beleuchteten Keimstengel der Wicke:

Obere Intensitätsgrenze . . .	=	204.000
Optimum der Intensität . . .	=	0.440
Untere Intensitätsgrenze . . .	<	0.008.

b) Versuche mit *Lepidium sativum*.

Die Kresse zeigt ein ähnliches Verhalten wie die Wicke. Auch hier ist die Intensität, bei welcher allseitig beleuchtete Keimlinge Längenwachstum zeigen, geringer als die Lichtstärke, bei welcher einseitig beleuchtete Keimlinge sich noch heliotropisch krümmen. Auch bei dieser Pflanze ist die heliotropische Empfindlichkeit noch so gross, dass sich in den mir zu Gebote stehenden Localitäten die untere Intensitätsgrenze des Heliotropismus nicht bestimmen liess. In einer Entfernung = 2.5 Cent. von der Flamme erfolgte weder Wachstum noch Heliotropismus. Ich muss hierzu bemerken, dass die bei diesem Versuche beobachtete Lufttemperatur unterhalb des Maximums, ja sogar in der Nähe des Optimum für das Wachstum befand, nämlich etwa 30° C. betrug, mithin die im Experimente herrschende Temperatur kein Hinderniss für den Eintritt des Heliotropismus gewesen sein konnte. Bei einer Entfernung = 3.5 Cent. erfolgte bereits Heliotropismus, aber bei allseitiger Beleuchtung des Keimlings kein Längenwachstum. Bei 5.5 Cent. Entfernung stellte sich nicht nur

Heliotropismus, sondern auch Längenwachstum ein. Der Beginn der heliotropischen Krümmung war in einer Entfernung = 3 M. (genauer gesagt zwischen 2 und 3 M.) zu beobachten. Selbst noch in einer Entfernung von 11 M. stellte sich innerhalb 18 Stunden die heliotropisch gekrümmte Stengelspitze in die Richtung des einfallenden Lichtes.

c) Versuche mit *Pisum sativum*.

Die Versuche, welche ich mit Keimlingen der Erbse anstellte, ergaben in mehrfacher Beziehung andere Resultate als die vorher mitgetheilten. Die heliotropischen Krümmungen traten, selbst wenn unter gleichen Vegetationsbedingungen gearbeitet wurde, bedeutend später ein als bei Wicke und Kresse, wie folgende Versuchsreihe zeigt:

<i>E</i>	<i>J</i>	<i>Z</i>
1·5 M.	0·44	4 Stunden 25 Minuten.
3·0 "	0·11	4 " 0 "
6·0 "	0·027	6 " 15 "
9·0 "	0·012	6 " 55 "
11·0 "	0·008	7 " 30 "

Bei 11 M. Entfernung war nach 24 Stunden schon das Maximum des heliotropischen Effectes eingetreten; man sieht also, dass es mir auch bei der Erbse nicht gelungen ist, die untere Intensitätsgrenze festzustellen. Das Optimum wurde bei der Entfernung = 3 M. von der Flamme gefunden. Die obere Intensitätsgrenze war erreicht, wenn der Keimling in eine Entfernung = 6·9 Cent. von der Flamme gebracht wurde.

Aber selbst über diese Lichtstärke hinaus erfolgte noch Wachstum, nämlich noch in einer Entfernung = 5 Cent. von der Flamme. In einer Entfernung = 6·5 Cent. wurde das Wachstum bereits so beträchtlich, dass dasselbe schon innerhalb weniger Stunden zahlenmässig festgestellt werden konnte. Nach Ablauf von 3 Stunden betrug das Längenwachstum 1·8 Millim. Die Erbse zeigt also im Vergleiche zur Wicke und Kresse ein entgegengesetztes Verhalten. Es ist nämlich die grösste Lichtintensität, bei welcher eben noch Längenwachstum stattfindet, grösser als die Lichtstärke, bei welcher der Heliotropismus zu erlöschen beginnt. Bei Lichtstärken von 400—220 wachsen die Lichtseiten der Stengel noch eben so stark als die Schattenseiten und erst bei $J = 210$ ist die beim Durchgang des Lichtes durch die Stengel erzielte Lichtschwächung so stark, dass sich eine Wachstumsdifferenz zwischen Vorder- und Hinterseite des Organs bemerklich macht.

d) Versuche mit *Vicia Faba*.

Keimlinge bei $E = 6$ und $E = 7$ Cent. weder Wachstum noch Heliotropismus. Bei $E = 7·5$ Cent. innerhalb 24 Stunden eine Längenzunahme der Keimstengel von 1·5 Millim. Bei $E = 8·5$ Cent. wohl Wachstum, aber kein Heliotropismus; letzterer stellte sich erst bei $E = 9$ Cent. ein.

Bei $E = 10$ Cent. beginnt die heliotropische Krümmung erst nach 20 Stunden. Bei $E = 2$ M. nach 18, bei $E = 2·5$ nach 16·5, bei $E = 3$ M. nach 18·5 Stunden. Nach 24 Stunden stellte sich eine Spur von Krümmung an einem 9 M. von der Flamme aufgestellten Keimlinge ein; bei 10 und 11 M. Entfernung ist selbst nach 48 Stunden kein Heliotropismus mehr bemerklich. Temperatur bei diesen Versuchen 19—21° C.

e) Versuche mit *Phaseolus multiflorus*.

Keimlinge. Bei $E = 9$ Cent. noch starkes Wachstum (in 20 Stunden 14 Millim.) aber nur Spur von Heliotropismus. Auch noch bei $E = 7$ Cent. deutliches Wachstum, aber keine Spur von heliotropischer Krümmung. Die obere Intensitätsgrenze liegt also für das Wachstum der Stengel höher als die obere Intensitätsgrenze für den Heliotropismus, welche letztere bei $E = 9$ Cent. anzunehmen sein dürfte. Das Intensitätsoptimum wurde bei 3 M., die untere Grenze der Intensität für den Heliotropismus bei 11 M. gefunden. Temperatur während dieser Versuche 19—21° C.

f) Versuche mit *Helianthus annuus*.

Keimlinge. Bei $E = 5$ Cent. noch deutliches Wachstum, kein Heliotropismus. Erste Spur des Heliotropismus bei $E = 5.5$ Cent. Optimum der Intensität für Heliotropismus bei $E = 2.5$ M. Untere Intensitätsgrenze zwischen 6 und 9 M. Die Keimlinge verhalten sich bei diesem Versuche sehr ungleich.

g) Versuche mit *Salix alba*.

Etiolirte Sprosse von *Salix alba*, an vorjährigen Trieben im Frühlinge zur Entwicklung gekommen, wurden aus dem Dunkeln unmittelbar in die dunkle Kammer gebracht. Die Zweige standen mit den unteren Enden in mit Wasser gefüllten Gefässen. Die Entfernungen der Sprosse von der Flamme betragen 5, 10, 20, 30, 50, 70, 90 Cent., 1, 1.5, 2 und 3 M. Innerhalb 4 Tagen konnte an allen Trieben Längenwachstum constatirt werden. Heliotropische Krümmungen zeigten alle jene Versuchszweige, welche in den Entfernungen 5—80 Cent. aufgestellt waren. Die übrigen nicht. Die untere Intensitätsgrenze für den Heliotropismus der Sprossen lag bei $E = 80$, das Optimum bei 40 Cent. Die obere Intensitätsgrenze war bei $E = 5$ Cent. noch nicht erreicht, doch schien es unthunlich, die zarten, leicht welkenden Zweige noch grösseren Lichtintensitäten auszusetzen. Die Temperatur betrug bei $E = 5 : 23.5^{\circ} \text{C.}$, im Übrigen konnte sie zwischen $18-20^{\circ} \text{C.}$ gehalten werden. —

Zusammenstellung der oberen Lichtintensitätsgrenzen, der Optima der Lichtstärke und der unteren Lichtintensitätsgrenzen beim Heliotropismus.

	Obere Grenze	Optimum	Untere Grenze
<i>Vicia sativa</i> . Epicotyles Stengelglied ¹	204 . .	0.44 . .	jedenfalls bedeutend unter 0.008
<i>Lepidium sativum</i> . Hypocotyles „	816 . .	0.25—0.11	„ 0.008
<i>Pisum sativum</i> . Epicotyles „	210 . .	0.11	„ 0.008
<i>Vicia Faba</i> „ „	123 . .	0.16	0.012
<i>Phaseolus multiflorus</i> „ „	123 . .	0.11	0.008
<i>Helianthus annuus</i> . Hypocotyles „	330 . .	0.16	0.027
<i>Salix alba</i> . Etiolirte Triebe über 400 . .		6.25	1.560.

Aus den angestellten Beobachtungen lassen sich folgende zwei Sätze ableiten:

1. Die heliotropischen Effects erreichen unter den Bedingungen des Wachstums bei einer gewissen Intensität des Lichtes ihr Maximum; von hier an werden die heliotropischen Wirkungen sowohl bei Abnahme als Zunahme der Lichtstärke kleiner und erreichen endlich den Werth Null. Verschiedene Pflanzen verhalten sich in dieser Beziehung nur insoferne verschieden, als die Zahlenwerthe für die obere und untere Grenze und das Optimum des Heliotropismus untereinander verschieden sind.

2. Die obere Grenze der Lichtintensität für den Heliotropismus ist entweder grösser oder kleiner als jene Lichtstärke, bei welcher die betreffenden Pflanzentheile eben noch wachsen. Heliotropisch sehr empfindliche Pflanzentheile gehören der ersteren, weniger empfindliche der letzteren Kategorie an.

Bei der grossen Verschiedenheit, welche verschiedene Pflanzentheile in Betreff der heliotropischen Empfindlichkeit darbieten, ist nicht zu bezweifeln, dass Organe existiren, bei welchen die obere Lichtintensitätsgrenze für Heliotropismus mit jener für das Längenwachstum zusammenfällt. In diesem speciellen Falle

¹ Bei den Keimstengeln wurde aus oben angeführten Gründen stets eine der Flanken zur Lichtseite gerommen, und auf so orientirte Stengel beziehen sich obige Zahlen. Bei den Trieben von *Salix* differirt die heliotropische Empfindlichkeit der einzelnen Stengelseiten in so ausserordentlich geringem Grade, dass die Feststellung der diesbezüglichen Unterschiede grosse Schwierigkeiten macht. Für die oben mitgetheilten Versuche mit *Salix* war es demnach gleichgiltig, welche Seite zur Lichtseite gewählt wurde.

wäre die in Folge des Durchganges des Lichtes durch den krümmungsfähigen Pflanzentheil zu Stande kommende Schwächung des Lichtes gerade ausreichend, um eine Beschleunigung des Längenwachsthums an der Hinterseite des Organs zu verursachen. Ist bei einem Pflanzentheile die Lichtabsorption schwächer als in dem zuletzt genannten Falle, so wird die grösste Lichtintensität für das Zustandekommen des Heliotropismus bei diesem Pflanzentheile geringer sein als für das Längenwachsthum; ist sie aber grösser, so wird der umgekehrte Fall eintreten. Diese Folgerung bezieht sich aber selbstverständlich nur auf die Absorption solcher Strahlen, welche die heliotropische Krümmung bewirken.

Es entsteht nun die Frage, ob die Schlussfolgerungen, welche hier auf Grund von im Gaslichte vorgenommenen Versuchen gezogen wurden, auch auf solche Pflanzentheile übertragen werden dürfen, welche unter dem Einflusse des natürlichen Lichtes stehen. Schon von vornherein ist dies wohl kaum zu bezweifeln. Es ist ja lange her bekannt, dass manche heliotropisch beugungsfähigen Pflanzentheile in sehr schwachem diffusen Lichte sich nicht krümmen. Etiolirte Weidenzweige sind ein vorzügliches Materiale zur Feststellung dieser Thatsache. Wenn nicht ein sehr kräftiges diffuses Tageslicht oder Sonnenlicht auf dieselben wirkt, so krümmen sie sich innerhalb eines Tages gar nicht. In sehr schwachem Tageslichte zeigen dieselben keine Spur von Heliotropismus. Dass mit zunehmender Lichtstärke bis zu einem gewissen Grade die heliotropischen Krümmungen befördert werden, ist nicht minder bekannt. Hingegen ist, soviel mir bekannt, bis jetzt noch nicht untersucht worden, ob die Intensität des Tages- und directen Sonnenlichtes sich soweit steigern könne, dass selbst bei sonst günstigen Vegetationsbedingungen geradezu gar kein Wachsthum mehr stattfindet.

Zur Lösung dieser Frage habe ich folgenden Versuch angestellt. An Stengeln von Wickenkeimlingen, welche letztere in drei Thongeschirren in Erde wurzelten, wurden innerhalb der Zone des stärksten Wachsthums Stücke in der Länge eines Centimeters mit Tusch bezeichnet. Ein Gefäss, in welchem die Keimlinge völlig vertieal standen, wurde der Einwirkung des directen Sonnenlichtes ausgesetzt; dessgleichen ein zweites Gefäss, in welchem aber die Keimlinge stark geneigt, fast horizontal aufgestellt wurden, so dass die Sonne während des ganzen Versuches ihre Strahlen nahezu senkrecht, stets aber unter sogenannten guten Winkeln auf die Keimstengel fallen liess. Ein drittes Gefäss wurde ebenfalls so aufgestellt, dass die Keimlinge fast genau horizontal lagen; dieses wurde mit einem innen und aussen mattschwarz emallirten Glasgefässe überdeckt. Die Lufttemperatur während des Versuches betrug $24-26^{\circ}$ C., die Temperaturanzeige am Thermometer mit geschwärtzter Kugel $28-31^{\circ}$ C. Unter der Glasglocke herrschte eine Wärme von $25-29^{\circ}$ C. Innerhalb $7\frac{1}{2}$ Stunden, während welcher Zeit die beiden ersten Gefässe fortwährend von der Sonne getroffen wurden, betrug der Zuwachs an der markirten Stelle der aufrechten Keimlinge $0.5-1.2$ Millim., an den horizontalen war kein Zuwachs direct zu bemerken; nicht einmal die Schattenseite des Organs liess einen Zuwachs erkennen, denn die Stengel zeigten auch nicht eine Spur von geotropischer Aufwärtskrümmung, während die verdunkelten Keimlinge schon nach Verlauf einer Stunde eine sehr deutliche Aufwärtskrümmung erkennen liessens; nach $7\frac{1}{2}$ Stunden standen die obere Stengelenden der verdunkelten Keimlinge mit den nutirenden Spitzen aufrecht, der Zuwachs innerhalb der markirten Zone betrug $2.5-3.1$ Millim.

Aus diesen Beobachtungen geht deutlich hervor, dass das Sonnenlicht das Längenwachsthum der Organe völlig zu sistiren vermag, dass aber die jungen Stengel, die ja bekanntlich in der Regel stark negativ geotropisch sind, hierin einen Schutz gegen die das Längenwachsthum hemmende Kraft des Sonnenlichtes besitzen. Auch führt ja der positive Heliotropismus zu Stellungen der Stengel gegen das Licht, bei welchem das Längenwachsthum relativ begünstigt ist.¹

Die in diesem Capitel angeführten Beobachtungen geben auch einigen Aufschluss über die Beziehungen, welche zwischen Lichtstärke und Längenwachsthum der Stengel statthaben. Einige dieser Beobachtungen geben direct die Lichtintensitäten an, bei welchen das Längenwachsthum stille steht. Jene Lichtintensitäten,

¹ Vgl. Wiesner. Die undulirende Nutation. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 77, I. Abth. Jänn. 1878, Sep. p. 6.

bei welchen der Heliotropismus sein Ende erreicht, sind zweifellos jenen Lichtstärken gleich, bei welchen die Pflanze nicht mehr durch Wachstum reagirt, denen gegenüber sich der betreffende Pflanzentheil verhält, als stünde er in vollkommener Finsterniss. Diese untere Lichtintensität ist für verschiedene Pflanzentheile höchst verschieden, wie beispielsweise die Werthe, welche bei den etiolirten Weidenzweigen und bei *Phaseolus multiflorus* hierüber gefunden wurden, belegen.

Dass man die oberen Intensitätsgrenzen für Heliotropismus und Längenwachstum benützen könnte, um den in Folge Absorption des Lichtes seitens der Gewebe eingetretenen Verlust an solchen Lichtstrahlen, welche auf das Längenwachstum der Organe wirken, zu ermitteln, liegt auf der Hand. Doch balte ich meine Versuche, die ja zunächst einem anderen Zwecke zu dienen hatten, für nicht genau genug, um derartige Bestimmungen durchführen zu können. Für diesen Zweck müsste eine noch sorgfältigere Auswahl des Versuchsmaterials getroffen werden, und wäre es ferner unerlässlich, in noch kleineren Abständen von einander, als es in meinen Versuchen der Fall war, die Pflanzen aufzustellen.

Noch wäre zu bemerken, dass die untere Grenze der Lichtintensität für den Heliotropismus sich auch durch Feststellung der unteren Grenze der Lichtstärke für die Retardirung des Längenwachstums der beugungsfähigen Stengel auffinden liesse. Ich habe diesen Weg des Versuches allerdings auch betreten, bin aber nicht zu befriedigenden Resultaten gekommen, da die einzelnen Versuchspflänzchen selbst einer und derselben Pflanzenart im Längenwachstum allzusehr variiren. Stelle ich nämlich eine Flucht von Keimlingen der Kresse auf Rotationsapparaten hinter der Normalflamme so auf, dass jeder derselben, aufrecht wachsend, allseitig gleichmässig beleuchtet ist, so finde ich allerdings, das von dem Keimling an, welcher eben schon Längenwachstum zeigt, alle übrigen mit der Entfernung von der Flamme eine Zunahme des Längenwachstums bis zu einer gewissen Entfernung erkennen lassen. Allein die Individualität der Pflänzchen spielt eine zu grosse Rolle, als dass sich genau die Entfernung von der Flamme angeben liesse, in welcher die Lichtstärke so gering ist, dass sie sich den Keimlingen gegenüber wie Dunkelheit verhält; mit anderen Worten: es lässt sich auf diese Weise nicht genau ermitteln, bei welcher Lichtstärke die Retardirung des Längenwachstums der Stengel aufhört.

In dem Capitel über Zusammenwirken vom Heliotropismus und Geotropismus wird gezeigt werden, dass behufs Feststellung der unteren Grenze der Lichtstärke für den Heliotropismus die im Vorhergegangenen ermittelten Werthe noch einer Correctur bedürfen, indem bei gewissen Beleuchtungsverhältnissen, namentlich bei schwacher Beleuchtung, der negative Geotropismus dem positiven Heliotropismus merkbar entgegenwirkt. Auf die an der oberen Grenze der Lichtstärke stattfindenden heliotropischen Erscheinungen hat indess der Geotropismus keinen Einfluss, wie in dem bezeichneten Capitel gezeigt werden soll. —

Alle bisher mitgetheilten Versuche bezogen sich auf positiv heliotropische Organe. Was die negativ heliotropischen Pflanzentheile anlangt, so herrschen hier wohl dieselben Beziehungen zwischen Lichtintensität und den heliotropischen Effecten. Es gelang mir indes bloss in dem hypocotylen Stengelgliede von *Viscum album*, den Wurzeln von *Hartwegia comosa* und *Sinapis alba* passende Versuchsobjecte zur Entscheidung dieser Frage zu finden.

Von meinem die Keimpflanze von *Viscum album* betreffenden Versuche sei hier Folgendes bemerkt. Herr Dr. Peyritsch, der sich mit der Entwicklung der Mistel seit langer Zeit eingehend beschäftigt, theilte mir mit, dass die Samen derselben bei uns bloß vom April bis Mai zum Keimen zu bringen sind, und dass Wachstum sowohl, als negativ heliotropische Krümmung des hypocotylen Stengelgliedes erst in einem nicht zu schwachen diffusen Lichte stattfindet. Herr Dr. Peyritsch lässt die Samen auf trockenem Fichtenholzbrettchen so keimen, dass eine Schmalseite der Samen dem Lichte zu-, die andere von demselben abgewendet ist. Auf diese Weise lässt sich, wie ich mich durch viele Versuche überzeugte, sowohl das Längenwachstum als der negative Heliotropismus des hypocotylen Stengelgliedes sehr schön und sicher constatiren. Bei meinen im Gaslichte vorgenommenen Versuchen verfuhr ich theils auf dieselbe Weise, theils benützte ich jene Gefässe, die ich zum Studium der heliotropischen Erscheinungen der Wurzeln verwende. Es sind dies eylindrische Glas-

gefässe, welche aussen und innen bis auf einen schmalen verticalen Streifen schwarz und matt emallirt sind. Durch Hartkautschukplatten, welche mit Ringen aus gewöhnlichem Kautschuk aussen am Glase befestigt sind, lässt sich die Lichtöffnung beliebig verengern. An der Innenseite des nicht emallirten Streifens wurden Anfangs Mai frisch aus den Früchten genommene Mistelsamen festgeklebt, die Gefässe in bestimmten Entfernungen von der Normalflamme aufgestellt, und zwar so, dass die Öffnung des Glases nach oben sah. Dies ist wohl zu beachten, denn im feuchten Raume geben die Samen durch Verschimmelung rasch zu Grunde. Die in der Nähe der Normalflamme in den genannten Gefässen aufgestellten Samen brachten in 2—3 Wochen kräftige hypocotyle Stengelglieder von intensiv grüner Farbe zur Entwicklung, welche eine Länge von 4—12 Mm. erreichten und ausgesprochenen negativen Heliotropismus zeigten. In weiterer Entfernung von der Flamme verkümmerten die Organe und in einer Entfernung von 40 Cm. war gar kein Wachstum mehr zu bemerken.

Zu meinen Versuchen dienten Samen von *Viscum*, welches auf Laubbäumen schmarotzte; derartige Samen führen, wie Dr. Peyritsch fand, in der Regel zwei Embryonen. In den Versuchen, welche ich in den genannten Glasgefässen ausführte, kamen die beiden Embryonen eines Samens zur gleichen Entwicklung; beide zeigten negativen Heliotropismus. Von den auf dem Brettchen gezogenen im Profil aufgestellten Samen entwickelte sich selbst in der Nähe der Flamme nur der dem Lichte zugewendete Embryo, der im Schatten stehende nicht; das hypocotyle Stengelglied des ersten krümmte sich sehr deutlich convex gegen das einfallende Licht.

In einer Lichtstärke = 40·9 findet noch sehr lebhaftes Wachstum und deutlich ausgesprochener negativer Heliotropismus statt; in einer Lichtintensität = 22 beginnt letzterer zu erlösen und ist nur noch ein schwaches Längenwachstum wahrnehmbar. Bei einer Lichtstärke = 10·8 steht sowohl Wachstum als Heliotropismus des hypocotylen Stengelgliedes völlig stille.

Meine Versuche lehren also, welche relativ grosse Lichtstärke für das Wachstum und den negativen Heliotropismus dieses Organes erforderlich sind. Die Lichtstärke = 22 ist als die untere Grenze für den negativen Heliotropismus des hypocotylen Stengelgliedes der Mistel anzusehen. Das Optimum und die obere Grenze der Lichtstärke für den Heliotropismus dieses Organes konnten bei meiner Art der Versuchsanstellung nicht gefunden werden.

Wurzeln von *Hartwegia comosa*, welche im Wasser vertical nach abwärts wuchsen, zeigten in einer Entfernung von 40 Cm. von der Flamme noch sehr starken negativen Heliotropismus, bei einer Entfernung von 105 Cm. aber nur mehr sehr schwachen, bei 130 Cm. Distanz keine Spur mehr von Heliotropismus. Die untere Intensitätsgrenze ist hier und ebenso bei den Keimwurzeln von *Sinapis alba* etwas kleiner als 1. Optimum und obere Grenze der Lichtstärke konnten auch bei diesen Versuchsobjecten nicht ermittelt werden.

Ein Versuch über die Anwendung des Heliotropismus in der Photometrie.

Zahlreiche in diesem Capitel mitgetheilte Daten zeigen die ausserordentliche Verschiedenheit, welche verschiedene Pflanzentheile selbst unter gleich günstigen Vegetationsbedingungen in Betreff ihrer heliotropischen Empfindlichkeit darbieten.

Schon Payer (s. oben p. 153) hat auf die grosse Lichtempfindlichkeit heliotropischer Pflanzentheile aufmerksam gemacht und die Ansicht ausgesprochen, dass man dieselben als Photometer benützen könnte. Besondere Versuche hierüber hat weder er, noch meines Wissens irgend ein Anderer mitgetheilt.

Nur um eine Andeutung darüber zu geben, dass diese Idee Payer's eine practische Bedeutung gewinnen kann, wenn sie in zweckmässiger Weise in Angriff genommen werden würde, theile ich hier einen Versuch mit, welcher lehrt, dass man durch heliotropische Versuche eine feinere Leuchtkraftbestimmung als durch das Bunsen'sche Photometer auszuführen im Stande ist.

Zwischen zwei 3 Met. von einander entfernten Flammen, die nach Bestimmung mit dem genannten Photometer völlig gleiche Leuchtkraft (= 5·5 Normalkerzen¹⁾ hatten, wurde je ein Keimling von Saatwicke oder

¹ Die Genauigkeit der angewendeten Methode ging bis auf 0·15 Normalkerze.

Schminkbohne aufgestellt. Der Keimstengel wendete seine Flanke der Flamme zu und stand mit letzterer genau in einer Linie. Ein Keimling der Wieke wurde genau 1.5 Met. von jeder der beiden Flammen entfernt aufgestellt. Dennoch wendete er sich gegen eine der Flammen. Der Versuch wurde fünfmal mit demselben Erfolge wiederholt, ergab also, dass eine der Flammen eine grössere Leuchtkraft hatte als die andere. Durch andere Versuche mit demselben Versuchsobjecte überzeuete ich mich, dass man von dem geometrischen Halbierungspunkt der Entfernung der Flammen sich um 4—6 Mm. entfernen musste, um denjenigen Punkt zu finden, in welchem die Leuchtkraft beider Flammen als gleich sich darstellte.

Um den Unterschied in der heliotropischen Empfindlichkeit verschiedener Pflanzentheile anschaulich zu machen, bemerke ich, dass ein Keimling der Schminkbohne 15 Cm. vom Mittelpunkte zwischen beiden Flammen gegen eine derselben vorgeschoben werden konnte, ohne dass sich der Keimstengel derselben zugewendet hätte. Es ist also ersichtlich, dass zu den photometrischen Versuchen nicht alle Pflanzen gleich brauchbar sind.

Zweites Capitel.

Beziehung zwischen Brechbarkeit der Strahlen und Heliotropismus.

Der historische Theil dieser Monographie wird zur Genüge gezeigt haben, welcher Aufwand an Beobachtungen gerade an die Lösung dieser Frage gewendet wurde; derselbe lehrt aber anderseits auch, dass in der neuerlichen Behandlung dieser Frage eher ein Rückschritt als ein Fortschritt zu bemerken ist.

Nach Gardner wären alle leuchtenden Strahlen des Lichtes und nur diese bei der Erscheinung des Heliotropismus theilhaftig; nach Dutrochet und Pouillet, ferner nach Guillemain und nach N. J. C. Müller alle Strahlen des Lichtes, also auch die ultrarothten und die ultravioletten. Hofmeister läugnet die Wirksamkeit der ultrarothten Strahlen beim Heliotropismus, nimmt aber doch gegen das rothe Ende des Spectrums einen weiterreichenden Einfluss an als Sachs, indem er hinter Lösungen von doppelchromsaurem Kali eine positive Biegung der Stengel von *Erysimum Perofskianum* angibt. Der Sachs'schen Ansicht — welche sich so ziemlich mit der alten Payer'schen deckt — zufolge rufen nur die Strahlen der stärker brechbaren Hälfte des Spectrums, nämlich die Strahlen von Violett bis zur Mitte von Grün heliotropische Wirkungen hervor. Diese Ansicht ist gegenwärtig die herrschende.

Bei derartigen Widersprüchen wird es für jenen Forscher, der in der genannten Frage entscheiden soll, zur unabweislichen Pflicht, Experimente von zwingender Beweiskraft zu liefern, und womöglich einfache, leicht zu wiederholende Experimente, welche es jedem mit physikalischem Experimentiren einigermaßen Vertrauten gestatten, sich von dem wahren Sachverhalt zu überzeugen.

Ich theile zunächst einige Versuche mit, welche folgende Fragen striete lösen:

1. Rufen die starkbrechbaren Strahlen (vom Ultraviolet bis etwa in die Mitte von Grün) heliotropische Wirkungen hervor?
2. Wie verhalten sich heliotropisch krümmungsfähigen Organen gegenüber Strahlen, welche leuchten, aber gar keine photographische Wirkung (auf Silbersalze) ausüben?
3. Wie verhalten sich die von allen leuchtenden Strahlen befreiten dunklen Wärmestrahlen beim Prozesse des Heliotropismus?

Die bekannten Versuche, unter Anwendung eines Lichtes, welches schwefelsaures Kupferoxydammoniak passirte (die von mir verwendete Lösung liess für die im Experimente herrschende Lichtstärke alles Licht hindurch von 65 bis Ultraviolet)¹ heliotropische Krümmungen hervorzurufen, glücken leicht und sicher. Lässt man zudem das Licht, bevor es in diese Lösung eintritt, durch ein mit Wasser gefülltes Glasgefäss mit parallelen Wänden gehen, um sämtliche dunklen Wärmestrahlen zur Absorption zu bringen, so bleibt der günstige Erfolg gleichfalls nicht aus. Sowohl im Sonnenlichte, als im hellen oder schwachen diffusen Tages-

¹ Die zur Charakterisirung der Absorptionsspectra angeführten Zahlen beziehen sich auf die Scale des Flammenspectrums in Roscoe's allgemein verbreitetem Lehrbuch der Chemie.

lichte, im hellen und schwachen Gaslichte (hier bei sehr empfindlichen Pflanzen selbst bei einer unter 0.008¹ liegenden Lichtstärke) kommen durch die starkbrechbaren Strahlen heliotropische Krümmungen leicht und sicher zu Stande. Schon dies lässt vermuthen, dass die starkbrechbaren Strahlen beim Heliotropismus in erster Linie betheiligt sind.

Um nun zu entscheiden, ob leuchtende aber photographisch völlig unwirksame Strahlen Heliotropismus hervorzurufen im Stande sind, habe ich folgende Versuche angestellt. Hinter einer dicken Wasserschichte, welche die ultrarothern Strahlen meiner Normal-Gasflamme vollständig absorbirte, wurde ein Dunkelkasten aufgestellt, in dessen Fenstern eine Glaseuvette so eingesetzt war, dass das Licht in den dunkeln Raum nur durch diese eindringen konnte. Die Cuvette war mit einer Lösung von doppelchromsaurem Kali gefüllt, welche bei der angewendeten Schichtendicke (1.5 Cm.) bloß Licht von 0 bis 65 durchliess. Im Kasten wurde knapp hinter der Cuvette ein Stück von dem zu physikalischen und thierphysiologischen Zwecken häufig angewendeten „lichtempfindlichen Papier“² vertical aufgestellt. Die Cuvette stand 35 Cm. von der Normalflamme entfernt. Nach dreitägiger Einwirkung des Gaslichtes zeigte sich an dem Papier noch keine Spur einer Färbung. Zur Charakterisirung der Lichtempfindlichkeit des Papiers sei angeführt, dass es frey exponirt im Sonnenlichte sich schon nach einigen Minuten, im hellen diffusen Tageslichte in 2—4 Stunden, im Gaslichte der Intensität = 1 in 20 Tagen schwärzt.³ Nachdem ich mich so überzengte, dass in den Dunkelkasten kein seitliches Licht eindrang, und auch das durch das Kalibichromat gegangene Licht keine Spur photographischer Wirkung ausübte, brachte ich aufrechte, völlig etiolirte Keimlinge von Wicken (*Vicia sativa*), Schminkbohnen, Kresse, Sonnenblumen und Lein in den Dunkelkasten. Die Entfernung zwischen Flamme und Keimling betrug selbstverständlich bei allen Versuchen constant 35 Cm.

Die Versuche mit Wicken hatten bei fünfzehnmaliger Wiederholung des Versuchs stets das gleiche Resultat: es stellte sich in diesem Lichte deutlicher positiver Heliotropismus ein, und zwar gleichgiltig, ob eine der Flanken, oder die Hinter- oder Vorderseite der Stengel beleuchtet wurde. Bei *Phaseolus multiflorus* tritt aber nur, wenn die Hinterseite der Keimstengel beleuchtet wird, Heliotropismus ein; ähnlich so verhielten sich auch die Keimlinge von *Helianthus annuus*, die für diese Versuche sehr ungeeignet sind, da die einzelnen Individuen ein sehr ungleiches Verhalten erkennen lassen. Die hypocotylen Stengelglieder der Kresse krümmten sich bei dieser Beleuchtung nur schwach; Leinkeimlinge blieben aufrecht.

Ich wählte zu vorstehenden Versuchen als absorbirende Flüssigkeit eine Lösung von doppelchromsaurem Kali, da dieselbe jedem Pflanzenphysiologen heute zur Hand ist. Schöner gelingen die Versuche mit Eisensrhodanid, oder einem Gemenge von übermangansaurem und doppelchromsaurem Kali, welche nur bestimmte Antheile von Roth hindurchlassen. Selbst nach 20tägiger Einwirkung des Gaslichtes zeigte sich an dem hinter diesen Lösungen aufgestellten lichtempfindlichen Papieren keine Spur einer Färbung. Trotzdem krümmen sich Wickenkeimlinge, ja selbst Bohnenkeimlinge, in jeder Lage sehr stark diesem Lichte zu; auch Kresse- und Leinkeimlinge lassen deutliche positive Beugungen erkennen. (Auf die auffällige Erscheinung, dass rothes Licht eine stärkere heliotropische Wirkung ausübt als rothes noch mit Orange, Gelb und etwas Grün gemischtes Licht, komme ich in diesem Capitel noch zurück.)

Nicht minder sicher lassen sich alle diese Versuche in den bekannten, zuerst von Senebier⁴ zu pflanzenphysiologischen Zwecken verwendeten sogenannten doppelwandigen Glasglocken ausführen. Für heliotropische Untersuchungen verwende ich aber diese Glocken in der Weise, dass ich in den Innenraum einen oben geschlossenen, unten offenen, vorn mit breiter Öffnung versehenen geschwärtzten Pappencylinder einführe.

¹ Über die zur Messung der Lichtstärke eingeführte Einheit s. das vorige Capitel.

² Von R. Talbot in Berlin.

³ Ich bemerke, dass der Grad der Schwärzung nicht nur von der chemischen Lichtstärke, sondern auch, wie ich mich überzengte, von der Feuchtigkeit der Luft abhängig ist. Für genauere Vergleiche der photographischen Wirkungen verschiedene Lichtarten schliesse ich — bei Gaslicht — Streifen des Papiers zwischen dünne Glimmerplatten, die an den Rändern mit Canadabalsam verklebt sind, ein.

⁴ Physik.-chem. Abhandl. Deutsche Übers. 1785, I, p. 7.

welcher so über die Versuchspflanze gestürzt wird, dass sie bloß von vorn, nicht von oben, hinten und den Seiten Licht empfängt.

Die mitgetheilten Versuche lehren auf das bestimmteste, dass die Pflanzen von grosser, aber auch solche von mittlerer heliotropischer Empfindlichkeit auch in einem schwach brechbaren Lichte, das gar keine photographische Wirkung ausübt, sich dem Lichte entgegen krümmen.

Folgender Versuch liefert den unumstößlichen Beweis, dass auch die dunklen Wärmestrahlen heliotropisch wirksam sind.

Tyndall¹ hat bekanntlich zuerst gezeigt, dass durch eine concentrirte Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff die ganze dunkle Wärme hindurchgeht, aber alle leuchtenden Strahlen absorbiert werden, selbst wenn die Schichtdicke der Lösung nur eine geringe ist.² Dass durch eine dünne, aus einem Steinsalzkrystall geschnittene Platte fast die ganze dunkle Strahlung hindurchgeht, ist bekannt.³

Ich liess nun ein mit Glasstöpsel verschliessbares Glasfläschchen mit planparallelen Wänden und rechteckigem Querschnitt so herichten, dass die breiten Glaswände durch 1.5 Mm. dicke Platten aus klarem Steinsalz ersetzt wurden. Die Entfernung beider Steinsalzplatten von einander betrug 9 Mm. Das Fläschchen wurde mit einer concentrirten Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff gefüllt, welche keine Spur von leuchtenden Strahlen, aber in Entfernungen von 25—45 Cm. von der Flamme nach thermometrischen Versuchen die ganze dunkle Wärme hindurchliess. Dieses Fläschchen setzte ich in das Fenster eines Dunkelkastens so ein, dass keine Spur fremden Lichtes in den letzteren eindringen konnte. In den Kasten wurden zuerst Keimlinge von *Vicia sativa* gebracht, welche genau 35 Cm. von der Flamme entfernt standen. Nach einigen Stunden waren alle Keimlinge der Flamme zugewendet. Mehrmalige Wiederholung gab dasselbe Resultat. Kressekeimlinge zeigen unter diesen Verhältnissen ebenfalls meist deutlichen Heliotropismus. Ebenso Keimlinge von Sonnenblume und Gerste. Blüthenschäfte des Schneeglöckchens hatten nach zweitägigem Verweilen im Dunkelkasten ganz entschieden sich dem Lichte zugeneigt. Unter zahlreichen Keimlingen von Lein (*Linum usitatissimum crepitans*) fanden sich einzelne, welche deutlich heliotropisch wurden. Die anderen wuchsen völlig gerade aufwärts.

Diese Versuche gelingen fast ebenso schön bei Anwendung einer mit Jodschwefelkohlenstoff gefüllten Senebier'schen Glocke, wenn nur durch den oben angeführten matt geschwärzten Cylinderschirm die Reflexe der Wärmestrahlen möglichst hintangehalten werden. Verwendet man als Quelle der Strahlung Gasflammen, so ist es nöthig, sich mit dem Apparate möglichst in der Nähe der Flammen zu halten, da die Wände der Glasglocke einen Theil der dunklen Wärme absorbiren; jedenfalls wird es gut sein, sich vorerst mittelst eines Thermometers mit geschwärzter Kugel und eines vor Strahlung geschützten Thermometers davon zu überzeugen, dass in der Entfernung von der Flamme, in welcher der Versuch vorgenommen werden soll, noch die Wirkung der dunklen Strahlen nachweisbar ist. Sehr schön gelingen diese Versuche, namentlich mit etiolirten Wickenkeimlingen auch im Sonnenlichte; nur hat man dabei zu berücksichtigen, dass das Temperaturoptimum für das Wachstum der Wickenstengel nicht zu weit überschritten wird, weil sonst die heliotropischen Effecte zu gering ausfallen.

Aus diesen Beobachtungen geht auf das unzweifelhafteste hervor, dass auch die dunklen Wärmestrahlen Heliotropismus hervorzurufen vermögen.

Man sieht also — und es ist nach den vorstehend mitgetheilten Versuchen jeder Zweifel an der Richtigkeit dieses Satzes ausgeschlossen — dass nicht nur die stärker brechenden,

¹ Pogg. Annalen, Bd. 124.

² Über die Verwendung dieser Lösung zu pflanzenphysiologischen Zwecken, s. Déhérain. Ann. d. sc. nat. 5. sér. Botanique, T. XII; ferner Wiesner: Einfluss des Lichtes auf die Transpiration, p. 14 ff. und Entstehung des Chlorophylls p. 39 ff.

³ Nach Melloni's Untersuchungen lässt eine Steinsalzplatte von 2.6^{mm} Dicke, 92 Proc. dunkler Wärme hindurch. S. Wüllner, Experimentalphysik, III, p. 168.

sondern auch die schwächer brechenden Strahlen des Sonnenspectrums heliotropische Kraft besitzen.

Versuche über die Vertheilung der heliotropischen Kraft im Spectrum unter Anwendung von absorbirenden Medien.

Nach den vorstehend mitgetheilten Beobachtungen hat es den Ansehein, dass die heliotropische Kraft des Lichtes über das ganze Spectrum verbreitet ist. Um nun die Regionen des Spectrums, welche thatsächlich Heliotropismus hervorrufen, und die Stärke, mit welcher diese Strahlengattungen bei dem genannten Process wirken, kennen zu lernen, habe ich zweierlei Wege eingeschlagen: die Prüfung im objectiven Spectrum und Versuche mit absorbirenden Medien.

Der erste Weg scheint auf den ersten Blick der zweckmässigere. Allein mit Recht hat schon Sachs¹ die grossen Vortheile hervorgehoben, welche farbige Schirme gegenüber dem Spectrallicht darbieten. Der Hauptvortheil ist der, dass man vom Wetter unabhängig ist, indem die Versuche auch in diffussem Lichte durchgeführt werden können. Man kann also füglich beobachten, und kann die Versuche meist so lange ausdehnen, als es nöthig ist, namentlich bei Verwendung von künstlichem Lichte, und dieser Vortheil ist bei den meist so träge verlaufenden physiologischen Processen der Pflanzen nicht genug hoch anzuschlagen. Aber auch die Versuche im objectiven Spectrum haben ihren Werth, und sind, wenigstens derzeit, in gewissen den Heliotropismus betreffenden Fragen unersetzlich; auch muss für die Spectralversuche das Versuchsobject sorgfältig ausgewählt werden, nämlich Pflanzen von hoher heliotropischer Empfindlichkeit, bei welchen zudem die Krümmungen sich rasch vollziehen. Wenn Sachs durch Anwendung absorbirender Medien, betreffend die Beziehung zwischen Brechbarkeit der Strahlen und Heliotropismus zu ungenauen und zum Theile unrichtigen Resultaten gelangte, so ist der Grund hiefür nur darin zu suchen, dass er blos mit zwei Flüssigkeiten arbeitete, nämlich mit Kupferoxydammoniak und doppelchromsauren Kali, welche letztere, wenn nicht sehr empfindliche Pflanzen benützt werden, den Beobachter leicht irre führen kann, wie die späteren Mittheilungen noch genauer darlegen werden.

Da mit Gläsern, wie ich mich überzeuge — von rothem Überfangglas (Rubinglas) abgesehen — nichts anzufangen ist, da selbe die verschiedensten Lichtgattungen durchlassen, trachtete ich Flüssigkeiten zu finden, die bestimmte kleine Antheile des Spectrums hindurchlassen und alles Andere vollständig absorbiren. Was ich in der Literatur darüber auffinden konnte, habe ich benützt, und zudem mehr als hundert verschiedene Substanzen auf ihre Lichtdurchlässigkeit geprüft. Im Nachstehenden theile ich die Lösungen und Lösungsgemische mit, welche dem angestrebten Zwecke entsprechen, und die wohl noch für andere physiologische und physikalische Zwecke sich eignen dürften, und bemerke nur noch, dass ich, wenn die gleiche Absorption durch zwei verschiedene Körper zu erzielen ist, die im Preise sehr differiren, ich blos die billigere Substanz nenne, weil selbe in der Regel auch viel leichter käuflich zu bekommen ist.

1. Um dunkle Wärmestrahlen, befreit von allen leuchtenden Strahlen, zu bekommen, benütze ich die schon oben genannte Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff.

2. Für Roth von der Brechbarkeit $A-B$ verwende ich ein Lösungsgemisch von übermangansaurem und doppelchromsaurem Kali. Eine concentrirte Lösung von ersterem wird so lange verdünnt, bis für die gewünschte Schichtendicke der Flüssigkeit Roth von $A-B$ zu sehen ist; hierauf wird nur so viel doppelchromsaures Kali hinzugesetzt, bis das im Spectrum des erstgenannten Salzes erscheinende Blau-Violett völlig ausgelöscht ist.

3. Für Roth der Brechbarkeit $B-C$ benütze ich, wie schon bei früheren Untersuchungen, eine Lösung von Aescorcin.²

¹ Lehrbuch, 3. Aufl., p. 671.

² S. Wiesner, Unters. über die Beziehung des Lichtes zum Chlorophyll. Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wissensch. Bd. 69 (April 1874). Da ich diese kostbare Substanz käuflich nicht erwerben konnte (das bei früheren Untersuchungen von

4. Für dunkle Wärme und Roth bis *B* kann eine verdünntere Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff benützt werden.

5. Eine wässrige Eisenrhodanidlösung, welche Roth von *B*—40 durchlässt.

6. Eine ammoniakalische Eosinlösung, die Alles bis auf α — C_{40} absorhirt.

7. Eine Mischung von essigsäurem Uranoxyd-Nickeloxyd mit doppelchromsaurem Kali; lässt Orange und Gelb mit Grün und eine Spur von Roth hindurch.

8. Doppelchromsaurer Kali. Alle schwächer brechenden Lichtstrahlen von Θ bis 65 werden durchgelassen.

9. Ein Gemisch von schwefelsaurem Kupferoxydammoniak und doppelchromsaurem Kali; lässt in passender Verdünnung nur Grün, und zwar fast das ganze Grün hindurch, nämlich von 60—80.

10. Berlinerblau in wässriger Oxalsäure gelöst, lässt blos hindurch E —100, also vorwiegend Blau, ferner etwas Grün.

11. Schwefelsaures Kupferoxydammoniak. Alle brechbaren Strahlen werden durchgelassen bis zu 65.

Da die Versuche im Gaslichte vorgenommen werden sollten, so wurde bei der spectroscopischen Prüfung der Flüssigkeiten die Normalflamme als Lichtquelle verwendet.

Da kein Medium bekannt ist, welches blos ultraviolette Strahlen hindurchlässt, und ich nicht im Stande war, trotz vielfältiger Versuchen, mittelst absorbirender Medien reines Gelb und Antheile von Violett zu bekommen, so musste die Entscheidung über die Wirksamkeit dieser Strahlen beim Heliotropismus den Versuchen im objectiven Sprechtrum vorbehalten bleiben.

Die Versuchspflanzen standen entweder in Dunkelkästen oder in den Senebier'schen Glocken. Im ersteren Falle befand sich die farbige Lösung in einer Cuvette mit planparallelen Wänden und wurde die Cuvette in das Fenster so eingesetzt, dass kein fremdes Licht eindringen konnte. Bei Verwendung der Glocken befanden sich im Innern derselben die oben schon beschriebenen geschwärzten Cylinder- schirme.

Ich theile zunächst die mit der Wicke angeführten Versuche mit; dieselben sind unter allen meinen diesbezüglichen Experimenten die lehrreichsten, weil die ausserordentlich grosse heliotropische Empfindlichkeit dieses Objectes die Prüfung des Einflusses aller Strahlengattungen auf die Beugung der Pflanzen im Lichte gestattet, während heliotropisch wenig empfindliche Pflanzen nur innerhalb einer engbegrenzten Partie des Spectrums positive Resultate geben und in anderen Regionen sich so verhalten, als ständen sie in völliger Finsterniss.

Die Keimlinge der *Vicia sativa* wurden in tiefer Finsterniss (unter undurchsichtigen Recipienten, die in gut schliessenden Holzschränken aufgestellt waren) aufgezogen und zum Versuche verwendet, wenn die epicotylen Stengelglieder eine Höhe von 1—1.5 Cm. erlangt hatten. Die Pflänzchen standen in Thongeschirren, welche genau bis an den Rand mit festgedrückter, stets feucht gehaltener schwarzer Erde gefüllt waren. Da nicht nur die Stengelspitze, sondern auch der untere Theil des epicotylen Stengelgliedes spontan nutirt, indem Vorder- und Hinterseiten ungleich stark wachsen, so musste, damit diese Nutationskrümmungen keine Täuschungen hervorrufen, eine der Flanken des Stengels dem Lichte zugewendet werden, wie dies auch bei den im vorigen Capitel beschriebenen Versuchen stets befolgt wurde.

Die Entfernung von der Normalflamme betrug 30 Cm. Der Raum war stets wenigstens nahezu dunst- gesättigt. Die Temperatur schwankte blos zwischen 23.2—24.4° C.

mir benützte Aescorëin, das nun aufgebraucht ist, verdanke ich dem verstorbenen Prof. Rochleder), so bin ich Herrn Prof. Weselsky zu grossem Danke verpflichtet, dass er auf meine Bitte in seinem Laboratorium dieselbe aus käuflichem, von Trommsdorf bezogenen Aesculin darstellen liess. Die Bereitung dieses Körpers erfolgte genau nach den Vorschriften des Entdeckers des Aescorëin's, Prof. Rochleder, und wurde von Herrn Rom. Scholz durchgeführt. Das in meinem Besitze befindliche Quantum an Aescorëin ist so gross, dass ich mit der passend verdünnten Lösung bequem eine grosse doppel- wandige Glasglocke (von Quilitz und Warmbrunn) füllen kann.

Die Beobachtung wurde von Viertelstunde zu Viertelstunde gemacht.

Zuerst erfolgte die Krümmung hinter Kupferoxydammoniak, und wurde schon 1 Stunde nach Beginn des Versuches constatirt. Nach 6 Stunden standen die Stengelenden schon in der Richtung des einfallenden Lichtes (Maximumstellung).

Hinter Berlinerblau nach 2·5 Stunden. Maximalstellung nach 12 Stunden.

Hinter Jodschwefelkohlenstoff nach 3·5 Stunden. Maximumstellung nach 24 Stunden. (Wahrscheinlich früher; in der Nacht wurde keine Beobachtung gemacht).

Hinter dem Gemische von übermangansaurem und doppelchromsaurem Kali nach 4 Stunden.

Hinter dem Gemische von Kupferoxydammoniak und doppelchromsaurem Kali nach 4·5 Stunden. Maximumstellung nach 24 Stunden.

Hinter Aescoreein nach 4·5 Stunden. Maximumstellung wurde nicht erreicht.

Im Orange erfolgte erst nach 10 Stunden eine schwache Krümmung; hinter doppelchromsaurem Kali nach 6·5 Stunden. Maximumstellung wurde nicht erreicht, selbst nach dreitägiger Wirkung des Lichtes nicht.

Die Versuche mit der Saatwicke wurden mehrmals mit demselben Erfolge wiederholt. Dieselben lehren, dass die heliotropische Kraft des Lichtes vom Violett bis Grün hin sinkt und von Orange bis Ultraroth wieder steigt. Über die Wirkungsweise des ultravioletten und gelben Lichtes lehren dieselben direct allerdings nichts, allein wenigstens was das letztere anlangt, so dürfte den Versuchen zu entnehmen sein, dass die Wirkung in Gelb nicht nur gleich Null ist, sondern dass das gelbe Licht beim Heliotropismus geradezu hemmend wirkt, es wäre sonst das späte Eintreten des Heliotropismus hinter doppelchromsaurem Kali gänzlich unverständlich. Roth von $A-C$, welches, wie die obigen Versuche lehren, eine sehr kräftige heliotropische Wirkung ausübt, geht ja durch die Lösung des Kalibichromat hindurch, auch das durchgehende Grün begünstigt die heliotropische Krümmung, was sich auch für das Orange annehmen lässt; und doch tritt die heliotropische Wirkung beträchtlich später ein als im Roth oder Grün.

Nicht alle heliotropisch krümmungsfähigen Organe zeigen genau dasselbe Verhalten gegenüber den einzelnen Lichtfarben, wie die Wickenkeimstengel. So fand ich, dass bei völlig gleicher Versuchsanstellung Keimstengel der Erbse im Orange sich nicht mehr krümmten, und im Roth von $B-C$ nur mehr sehr schwach, etiolirte Keimlinge von *Agrostemma Githago* und Kresse in Grün nur mehr sehr schwach, in Roth von $B-C$ gar nicht mehr. Leinkeimlinge beugen sich in Grün und Orange nicht mehr, in Roth von $B-C$ nicht, in Roth von $A-B$ schwach; etiolirte Sprossen von *Salix alba* krümmen sich gar nur in Violett, Indigo und Blau, nicht mehr in Grün und auch nicht unter dem Einfluss der schwachbrechbaren leuchtenden und ultrarother Strahlen.

Meine bisher mitgetheilten Resultate weichen von denen, welche Guillemin erhalten hat, schon beträchtlich ab, welcher die Minimumwirkung in Blau fand, während meine Versuche für Blau noch eine sehr starke heliotropische Wirkung ergeben, hingegen mit aller Sicherheit lehren, dass die Minimumwirkung im Gelb-Orange zu suchen ist, und mit Bestimmtheit annehmen lassen, dass die gelben Strahlen überhaupt keine heliotropische Wirkung auszuüben vermögen, ja dass unter dem Einfluss dieser Strahlen die mechanischen Verhältnisse der Stengel in einer den heliotropischen Krümmungen sehr ungünstigen Weise sich ändern.

Versuche über die Vertheilung der heliotropischen Kraft im Spectrum mit Benützung des objectiven Sonnenspectrum.

Ich habe schon oben angedeutet, dass für die Versuche im objectiven Spectrum nur Pflanzen zu verwenden sind, welche sehr leicht und rasch heliotropische Krümmungen annehmen. In tiefer Finsterniss und im feuchtem Raume bei 25—27° C. aufgeschossene Keimlinge von *Vicia sativa* habe ich für diese Versuche am geeignetsten gefunden.

Zu den Versuchen diente der bekannte Soleil'sche Apparat mit Flintglasprisma,¹ das einen brechenden Winkel von 60° besitzt; hinter dem Prisma befindet sich eine Biconvexlinse mit einer Brennweite von einem Meter. In den völlig verfinsterten Versuchsraum fiel durch eine im Fensterladen angebrachte Spalte das vom Heliostaten reflectirte Sonnenlicht. Die Aufstellung des Prismas war eine derartige, dass die mittleren Strahlen des Spectrums das Minimum der Ablenkung aufwiesen. Die Projection des Spectrums auf einem weissen Schirme in der Entfernung, in welcher die Versuchspflänzchen aufgestellt waren, zeigte scharf die Fraunhofer'schen Linien.

Innerhalb des Spectrums waren in 11 Töpfchen befindliche Wickenkeimlinge mit den Flanken der Stengel genau gegen die auffallenden Strahlen gewendet aufgestellt. Die Nufationsebene der Stengel stand mithin senkrecht zu den auffallenden Strahlen, wenn letztere als parallel angenommen wurden, was in Anbetracht der grossen Entfernungen der Keimlinge von der Lichtquelle und der Kleinheit der Versuchspflänzchen gestattet war.

Schon nach 1 $\frac{1}{4}$ Stunde waren die an der Grenze zwischen Violett und Ultraviolett (*H—J*) befindlichen Pflänzchen nach vorne geneigt. Nach Ablauf von etwa $\frac{1}{2}$ Stunde folgten die im mittleren Violett und Ultraviolett aufgestellten; eine Viertelstunde später neigten sich die im Indigo stehenden, 10 Minuten hierauf die im Blau, nach weiteren 20 Minuten die im Grün und Ultraroth stehenden, sodann, nach einer Viertelstunde die im äussersten Roth, und nach einer weiteren Viertelstunde die im Roth von *B—C*. Die Keimlinge in Gelb und Orange standen jetzt, d. i. nach vollen 3 Stunden, noch völlig aufrecht. Eine Stunde später hatten die vom Indigo an bis ins Ultraviolett reichenden Keimlinge sich stark hakenförmig gegen die Lichtquelle hingewendet, gleichzeitig neigte sich das im Orange stehende Pflänzchen schwach vor. Der im Gelb befindliche Keimling blieb aber bis ans Ende des Versuches vollkommen aufrecht.

Man sieht also aus diesen mehrmals wiederholten Versuchen, dass die gewonnenen Resultate mit den bei Anwendung farbiger Schirme erhaltenen übereinstimmen; sie lehren aber auch, dass die gelben Strahlen gar keine, die an der Grenze zwischen Violett und Ultraviolett gelegenen die stärkste heliotropische Wirkung ausüben, und dass ein zweites Maximum im Ultraroth sich befindet. Die beiden Maxima finde ich fix, und nicht, wie Guillemin (vergl. oben p. 161) angibt, variabel, dessgleichen stets den Nullpunkt an derselben Stelle, im Gelb.

Meine Resultate weichen wesentlich von denen aller übrigen Beobachter ab und können folgendermassen formulirt werden:

1. Allen Strahlengattungen vom Ultraroth bis Ultraviolett mit Ausnahme von Gelb kommt heliotropische Kraft zu.

2. Die grösste heliotropische Kraft liegt stets an der Grenze zwischen Violett und Ultraviolett.

3. Heliotropisch stark krümmungsfähige Organe (z. B. etiolirte Keimstengel der Saatwicke) krümmen sich am stärksten an der Grenze zwischen Ultraviolett und Violett; von hier sinkt die heliotropische Kraft der Strahlen allmähig bis Grün, in Gelb ist selbe gleich Null, beginnt im Orange und steigt continuirlich, um in Ultraroth ein zweites (kleineres) Maximum zu erreichen. Bei heliotropisch weniger empfindlichen Pflanzentheilen verliert die Wirksamkeit der Lichtfarben nach Massgabe ihrer heliotropischen Kraft, so zwar, dass der Reihe nach Orange, dann Roth und Grün, sodann Ultraroth und Blaugrün etc. unwirksam werden.

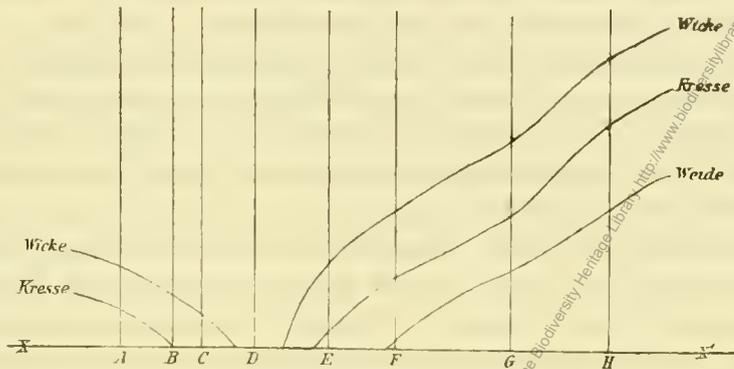
4. In Gelb ist nicht nur keine heliotropische Wirkung zu bemerken, sondern es krümmen sich in einem Lichte, welches Roth, Orange und Gelb enthält (z. B. in dem durch

¹ Versuche mit dem Steinsalzprisma lassen den Effect der dunklen Wärmestrahlen noch deutlicher hervortreten. Quarzprismen standen mir nicht zu Gebote; wie man aber sehen wird, waren selbe auch nicht nothwendig.

Kalibichromatlösung hindurehgegangen) die Stengel auffallend langsamer als in einem Roth der gleichen Brechbarkeit.

So erklärt es sich, dass in einer ungefüllten Senebier'schen Glocke die Stengel der Wicke sich etwas langsamer krümmen, als in einer mit schwefelsanrem Kupferoxydammoniak gefüllten.

Die folgende Figur macht die Krümmungsfähigkeit einiger Pflanzentheile im verschiedenen brechbaren Lichte anschaulich. Die Curven wurden in der Weise construiert, dass auf die Fraunhofer'schen Linien *A, B, C...* von der Basis $x x'$ aus, die reciproken Werthe der Zeiten für den Eintritt des Heliotropismus bei den gewählten Versuchspflanzen (Wickenstengel, Kressestengel, etiolirte Sprosse von *Salix alba*) aufgetragen wurden.



Beobachtungen über die sogenannte laterale Flexion.

Die seitlichen Krümmungen, welche im objectiven Spectrum aufgestellte Keimlinge nach Indigo hin zeigen, und die von Gardner entdeckt, von Dutrochet und Guillemin bestätigt gefunden (vergl. oben p. 155, 156, 161), von N. J. C. Müller¹ aber in Zweifel gezogen wurden, habe ich bei allen meinen einschlägigen Versuchen ebenfalls gesehen. Die Keimlinge (Wicken) neigten sich von beiden Seiten gegen Blau-Violett.

Ich kann mir diese Erscheinung nur auf folgende Weise erklären. Hinter der Versuchspflanze projicirt sich das Spectrum auf der Wand des Versuchszimmers. Selbst wenn die Wände desselben matt und dunkel sind, so erscheint es, wenn man eben nicht über ein sehr geräumiges Locale disponirt, ziemlich hell und reflectirt Licht nach allen Richtungen. Bei der starken heliotropischen Wirkung, die die nm Violett gelegenen Strahlen ausüben, ist es begreiflich, dass sich die Keimlinge gegen jene Strahlen des reflectirten Lichtes wenden, welches, wie die bezeichneten, auf sie die stärkste Wirkung ausüben.

Beweis, dass die heliotropische Kraft des Lichtes der mechanischen Intensität der Strahlen nicht proportional ist.

Ich habe bisher den Ausdruck „heliotropische Kraft der Lichtstrahlen“ gebraucht, nm in Kürze mit diesem Ausdruck nicht nur die Fähigkeit der Lichtstrahlen, Heliotropismus hervorzurufen, sondern auch den Grad, in welchem den Strahlengattungen diese Eignung zukommt, zu bezeichnen. Diese Kraft erscheint uns zur Zeit als eine ganz eigenartige, welche wir auf andere bekannte mechanische, chemische oder physiologische Functionen des Lichtes nicht zurückzuführen vermögen. Ich werde mich desshalb auch in der Folge dieses Ausdruckes bedienen müssen.

Dass die heliotropische Kraft des Lichtes nicht, wie N. J. C. Müller behauptet hat (vergl. oben p. 167), der mechanischen Intensität (thermischen Kraft) des Lichtes proportionirt ist, soll hier gezeigt werden.

¹ Botan. Unters., Bd. I, p. 82.

Schon die bisher mitgetheilten Thatsachen schliessen im Grunde diese Behauptung aus; denn das Maximum der heliotropischen Kraft müsste sonst im Ultraroth, das Minimum im Ultraviolett gefunden worden sein. Allein Müller könnte gegen meine Versuche einwenden, dass vom Violett ab in allen meinen Versuchen zu grosse Intensitäten geherrscht hätten, und ich durch Herabsetzung der Intensität der herrschenden Lichtarten wahrscheinlich ganz andere Resultate erhalten hätte.

Der Raum, in welchem ich meine Versuche mit dem objectiven Spectrum anstellte, war zu klein, als dass ich eine directe Wiederholung der Müller'schen Versuche hätte ausführen können; ich schlug nun einen anderen, nach meinem Dafürhalten viel besseren Weg ein, um Müller's Behauptung zu prüfen.

Ich arbeitete mit Gaslicht, welches sich ja gerade durch Reichthum an dunklen Wärmestrahlen auszeichnet, und welches bekanntlich relativ arm an chemischen Strahlen ist. Es ist also von vornherein schon anzunehmen, dass, Müller's Behauptung als richtig vorausgesetzt, bei getrennter Benützung der ultrarothern und der sogenannten chemischen (besser gesagt photographischen) Strahlen die heliotropische Wirkung der ersteren weitaus weiter reichen müsse, als die der letzteren. Allein gerade das volle Gegentheil trat ein. Wenn ich mit der blauen — mit schwefelsaurem Kupferoxydammoniak gefüllten — Senebier'schen Glocke mich 11 M. von meiner Normalflamme entferne und unter dieselbe einen etiolirten Wickenkeimling aufstelle, so krümmt sich derselbe innerhalb weniger Stunden sehr auffällig, und doch ist die chemische Wirkung des in der Glocke an dieser Stelle wirksamen Lichtes eine so kleine, dass das oben genannte photographische Papier daselbst durch mehr als 100 Tage der fortwährenden Wirkung der Flamme ausgesetzt sein musste, um jene schwache Bräunung zu erfahren, welche es bei freier Anstellung, einen Meter von der Flamme entfernt, in einem Tage annimmt. Wenn ich das Gaslicht durch das oben genannte mit Steinsalzwänden versehene, mit Jod-Schwefelkohlenstoff gefüllte Fläschchen hindurchgehen und auf frische etiolirte Wickenkeimlinge einwirken lasse, so darf ich mich nur 1.08 M. von der Flamme entfernen, will ich überhaupt noch einen heliotropischen Effect erzielen. Dabei muss ich bei sehr günstigen Wachstumsbedingungen (22—23° C., 75—78% relat. Feuchtigkeit) 20 Stunden auf die Krümmung warten. Um sehr deutliche oder starke heliotropische Krümmungen zu erzielen muss ich mich der Flamme bis auf 30—20 Cm. nähern; ich muss also die Pflanzen einer starken dunklen Strahlung aussetzen, während N. J. C. Müller gerade behauptet, dass nur äusserst schwache ultrarotherne Strahlen einen heliotropischen Effect zu Stande bringen. Von der völligen Unrichtigkeit der Müller'schen Behauptung kann sich Jedermann durch folgenden einfachen Versuch überzeugen. Man nehme zwei Senebier'sche Glocken, fülle die eine mit schwefelsaurem Kupferoxydammoniak, die andere mit doppeltchromsauren Kali und versehe jede mit einem geschwärzten Cylinderschirm. Die Concentrationen der Lösungen müssen der Schichtdicke entsprechend so gewählt werden, dass das in die erste Glocke eintretende Licht von mittlerem Grün an absorhirt wird, die zweite Glocke von hier an Alles durchlässt. Nun stelle man unter jede der Glocken einen etiolirten Wickenkeimling vertical auf, einer schwachen Gasflamme gegenüber und nähere, wenn man nach Stunden keinen Effect bekommt, die Glocke sammt Pflanze der Lichtquelle. Während unter der blauen Glocke bei ausserordentlich schwachem Lichte noch Heliotropismus eintritt, muss man sich mit der gelben Glocke der Flamme stark nähern, wie weit, wird von der Lichtstärke der Flamme abhängen. Bei Anwendung meiner Normalflamme erhielt ich, wie schon oben bemerkt, im blauviolettten Lichte noch in einer Distanz von 11 M. deutlichen Heliotropismus (auf weitere Distanzen konnte ich den Versuch nicht ausdehnen); hingegen erhielt ich in einer Entfernung von 1 M. von der Flamme bei Anwendung der gelben Glocke nur mehr einen zweifelhaften Erfolg; wollte ich deutlichen Heliotropismus erzielen, so musste ich die Glocke in der Entfernung von etwa 60 Cm. aufstellen. Alle diese von mir oft und stets mit gleichem Erfolge wiederholten Beobachtungen widerlegen N. J. C. Müller's Behauptung, dass jeder Lichtstrahl nur nach Massgabe seiner mechanischen Intensität beim Heliotropismus wirke, nämlich nur dann Heliotropismus zu Stande komme, wenn der Lichtstrahl an der Lichtseite des Organs in Folge seiner thermischen Kraft das Wachstum hemmt, beim Durchgang durch das Organ aber so geschwächt wird, dass seine mechanische Intensität gleich Null geworden ist und er auf der Hinterseite keine Hemmung des Längenwachsthums auszuüben vermag.

Ich bemerke noch, dass meine Müller's Behauptung widerlegenden Versuche im natürlichen Lichte leicht vorgenommen werden können, und genau dieselben Resultate liefern; allein gerade für den genannten Zweck sind die im Gaslicht durchgeführten Experimente, wegen des Reichthums dieses Lichtes an dunklen Wärme- und seiner Armuth an photographischen Strahlen, besonders geeignet.

Einfluss der Lichtfarbe auf negativ heliotropische Organe.

a) Versuche mit Wurzeln von *Sinapis alba*. Cylindergläser, welche bis auf einen 1·5 Cm. breiten Streifen innen und aussen mattschwarz emaillirt waren, wurden mit destillirtem Wasser fast angefüllt und auf die Oberfläche der Flüssigkeit eine 0·5 Cm. hohe Schichte echt schwarz gefärbter Watte gebracht, die mit Wasser mehrmals gewaschen wurde. Auf die Watte wurden gequollene Samen von weissem Senf so gelegt, dass die Wurzeln der zu erwartenden Keimlinge von dem durch den ungeschwärzten gelassenen Streifen des Glasgefässes her Licht empfangen konnten. Die Gefässe wurden bei 22—23°C. dunkelgestellt. Die Keimtheile entwickelten sich, und Stengel sowohl als Wurzeln standen vollkommen vertical. Die Wattescheibe, auf welcher die Samen keimten, und die von den Wurzeln der Versuchspflanze durchbohrt wurde, war so dick und auch in so weit dicht, dass die stark positiv heliotropische Biegung, welche die Stengel annahmen, auf die Stellung der Wurzeln nicht passiv einwirkte; denn, wenn die Wurzeln der Versuchspflänzchen völlig verfinstert, die Stengel aber einseitig beleuchtet wurden, so wuchsen erstere vertical ins Wasser hinab, letztere krümmten sich stark dem Lichte zu. Ich brauchte also nicht zu besorgen, dass bei der Biegung der Stengel die Wurzeln passiv vom Lichte weggekrümmt werden würden, und so Lageänderungen der letzteren zu Stande kämen, welche fälschlich als negativ heliotropische Krümmungen hätten gedeutet werden können. Bei dieser Art der Versuchsaustellung durfte also eine im Lichte erfolgende Neigung der Wurzeln als eine durch Heliotropismus zu Stande gekommene angesehen werden. Zum Überflusse deckte ich in einigen Versuchen die Stengel mit einem mattschwarz emaillirten Cylinder zu und liess das Licht nur zu den Wurzeln treten. Ich erhielt indess bei dieser Art des Experimentes kein anderes Resultat.

Wenn die Wurzeln der in den beschriebenen Gefässen zur Entwicklung gekommenen Pflänzchen eine Länge von beiläufig einem Centimeter erreicht hatten, wurde mit dem Versuche begonnen. Die Apparate wurden mit Senebier'schen Glocken bedeckt und in einer Entfernung von 20 Cm. von der Normalflamme aufgestellt. Die Wurzeln krümmten sich in Blau-Violett und Blau-Grün stark, in Grün und Ultraroth deutlich, erkennbar in Roth von der Brechbarkeit $A-B$, kaum merklich in Roth von der Brechbarkeit $B-C$, in Orange nicht.

Der Versuch wurde mehrmals mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Die Krümmung in Blau-Violett stellt sich nach 3—4 Stunden, die übrigen nach 12—24 Stunden ein.

Versuche im diffusen Tageslichte gaben im Verlaufe eines Tages — und länger kann der Versuch nicht ausgedehnt werden — meist zweifelhafte Resultate; nur wenn die doppelwandigen Glocken durch einige Stunden der directen Bestrahlung mit Sonnenlicht ausgesetzt waren, stellt sich in denselben Lichtfarben, wie in den Versuchen mit der Normalflamme negativer Heliotropismus der Wurzeln ein.

Man sieht also, dass die Wurzeln von *Sinapis alba* im Wesentlichen bezüglich ihres Heliotropismus der einzelnen Lichtfaden sich ebenso wie positiv heliotropische Organe verhalten.

b) Versuche mit *Hartwegia comosa*. Kleine bewurzelte Sprosse dieser Pflanze wurden in den oben beschriebenen geschwärzten Cylindern cultivirt. Das Gefäss ist mit einer Hartkautschukplatte bedeckt, die eine excentrische Bohrung hat, durch welche die Wurzeln der Versuchspflanzen hindurchgehen und in Wasser tauchen. Im Bohrloche ist die Pflanze durch Watte fixirt. Die Scheibe wird nun so gedreht, dass die Wurzeln vor dem ungeschwärzten Streifen des Cylindergefässes zu liegen kommen. Ich bemerke noch, dass die Versuchspflanzen so ausgewählt werden, dass die Wurzeln bei passender Einstellung genau vertical standen und im Beginne des Versuchs eine Länge von 1·5—2 Cm. hatten.

Die Gefässe wurden mit doppelwandigen Glasglocken bedeckt und in einer für den Versuch passenden Entfernung von 25 Cm. von der Normalflamme aufgestellt. In Blau-Violett stellte sich nach 5—11 Stunden eine deutliche, später sich verstärkende Wegkrümmung der Wurzeln vom Lichte ein; im Blau-Grün nach

24—36, im Ultraroth nach 36—48 Stunden. In allen anderen Lichtfarben unterblieb der negative Heliotropismus der Wurzeln.

Im diffusen Lichte lassen sich mit dieser Pflanze, deren Wurzeln nicht oder nur in einem sehr schwachen Grade negativ geotropisch sind, einschlägige Versuche mit mehr Erfolg als mit Senf durchführen, da sich hier die Versuche leicht auf mehrere Tage ausdehnen lassen. Ich habe gefunden, dass wohl hinter schwefelsaurem Kupferoxydammoniak, nicht aber hinter Kalibichromatlösung im diffusen Lichte negativer Heliotropismus an den Wurzeln erkennbar wird. Der Versuch dauerte 7 Tage.

c) Versuche mit *Viscum album*. *Viscum*-Samen wurden in den ersten Tagen des Monat Mai, wo das hypocotyle Glied in einer Länge von 1—1.5 Mm. aus der Samenhülle herausgetreten war, auf Fichtenbrettchen geklebt, und in den Glasglocken vertical und mit einer Schmalseite gegen die Lichtquelle gewendet, aufgestellt. Die Entfernung zwischen Samen und Normalflamme betrug 20 Cm. Von Tag zu Tag wurden die Samen etwas befeuchtet. Der Versuch dauerte 30 Tage. Es stellte sich heraus, dass innerhalb dieser Zeit ein Wachstum der hypocotylen Stengelglieder stattgefunden hatte: in Blau-Violett, Blau-Grün und Ultraroth; im Roth, Orange-Gelb und in reinem Grün nicht. Im Blau-Violett hatten die hypocotylen Stengelglieder eine Länge von 5—6, im Blau-Grün von 3—5, in Ultraviolett von 2—3 Mm. angenommen, und alle diese Stengelglieder waren deutlich negativ heliotropisch gekrümmt.

Alle hypocotylen Stengelglieder, welche unter den Glocken wuchsen, hatten eine intensiv grüne Farbe angenommen.¹

Drittes Capitel.

Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus.

Es ist schon im historischen Theile dieser Monographie gezeigt worden (p. 160), dass bereits H. v. Mohl ein Experiment anstellte, welches beweist, dass der Geotropismus durch den Heliotropismus überwunden werden kann.

Eingehender hat sich blos Herm. Müller (Thurgau) mit der Frage über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus beschäftigt (s. p. 169). Er spricht auf Grund seiner Beobachtungen die beiden folgenden Sätze aus:² „Der Geotropismus wirkt bei verschiedenen Pflanzen in verschieden starkem Grade der heliotropischen Krümmung entgegen.“ „Es gibt Stengeltheile (soll wohl heissen Pflanzentheile), die empfindlicher gegen den Einfluss des Lichtes und andere, die empfindlicher gegen den Einfluss der Schwerkraft sind.“ Müller zeigt ersteres durch einseitige Beleuchtung von um eine horizontale Axe langsam rotirenden Pflänzchen, letzteres durch von unten her auf horizontal aufgestellte Keimpflänzchen und treibende Pflanzen mit negativ geotropischen Stengeln fallendes Licht. Er findet, dass bei den meisten Keimpflanzen die Einwirkung des Lichtes über diejenige der Schwerkraft überwiegt, indem die Stengel bei diesem Versuche sich nach unten dem Lichte zu krümmen. Es stellte sich somit die von H. v. Mohl angeführte Beobachtung als richtig heraus.

Dass der negative Geotropismus durch positiven Heliotropismus überwunden werden könne, hat auch Leitgeb, und zwar an Keimschläuchen von Lebermoosen nachgewiesen.³

¹ Es ist sehr merkwürdig, dass auch die hinter Jod-Schwefelkohlenstoff zur Entwicklung gekommenen hypocotylen Stengelglieder von *Viscum album* intensiv grün wurden. Wie ich früher (Entstehung des Chlorophylls, p. 39 ff.) zeigte, haben die dunklen Wärmestrahlen direct nicht die Fähigkeit, die Chlorophyllbildung zu ermöglichen, wohl aber, wenn die betreffenden Pflanzen früher im weissen Lichte standen; die ultrarothten Strahlen wirken hier also als „rayons continuatens“ im Sinne Becquerel's. Aber selbst in diesem Falle ist die Ergrünung eine äusserst schwache. Ob beim hypocotylen Stengelgliede von *Viscum album* die dunklen Wärmestrahlen direct zur Chlorophyllbildung führen, oder ob selbe auch hier nur als „rayons continuatens“ wirken, habe ich nicht eigens untersucht, da diese ganze Beobachtung über das Ergrünen nur eine gelegentliche war.

² Flora 1876, p. 94.

³ S. oben p. 169.

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich auf das Zusammenwirken vom negativen Geotropismus und durch verschiedene Lichtstärken hervorgerufenen positiven Heliotropismus, eine Frage, welche Herm. Müller nicht mit Erfolg in Angriff nehmen konnte, da er über die Beziehung zwischen Intensität des Lichtes und den heliotropischen Effecten eine ganz unrichtige Grmdanschauung sich gebildet hat; ferner auf die Frage, ob nicht auch der positive Geotropismus dem negativen Heliotropismus entgegenzuwirken im Stande ist, eine Frage, welche Herm. Müller nicht berührt.

Da ich keinen passenden positiv geotropischen Pflanzentheil mit ausgesprochenem positiven Heliotropismus und kein Organ, welches ebensowohl negativen Geotropismus als negativen Heliotropismus darbietet, bisher kennen lernte, so konnte auf eine Untersuchung, ob, und wenn, in welcher Weise, positiver Geotropismus und positiver Heliotropismus, ferner negativer Geotropismus und negativer Heliotropismus zusammenwirken, nicht eingegangen werden. Man sollte allerdings meinen, dass die Wurzeln von *Allium cepa* in ersterer, ältere Internodien von *Hedera Helix* in letzterer Beziehung genügen würden; es hat sich jedoch keines dieser Objecte zum Versuche geeignet erwiesen: denn ersteres lässt sich bei der Art der Versuchsanstellung nicht im Experimente verwenden, der negative Heliotropismus des letzteren ist, wie es Darwin bereits aussprach (vgl. oben p. 163) noch problematisch.

Wie sehr die Richtung eines negativ geotropischen und gleichzeitig positiv heliotropischen Pflanzentheiles von der Lichtstärke abhängt, lässt sich an Keimstengeln von *Vicia Faba* sehr schön darthun, wenn die Versuchspflanzen in verschiedenen Entfernungen von der Normalflamme aufgestellt werden. Die Pflanze, welche im Optimum der Lichtstärke sich befindet ($E=2.5$), zeigt die stärkste Neigung gegen den Horizont — die Keimstengel neigen sich, schwach concav gekrümmt, in einem Winkel bis zu 45° der Lichtquelle zu; — von da an nimmt die Neigung der Stengel gegen die obere und untere Lichtintensitätsgrenze für den Heliotropismus immer mehr und mehr ab. Hier vermag der Heliotropismus den Geotropismus nur unvollständig zu überwinden, und selbst bei den günstigsten Wachstums- und Beleuchtungsverhältnissen stellt sich die Keimaxe in die Resultirende der hier gleich stark wirkenden Kräfte: Schwerkraft und Licht.

Anders gestaltet sich die Sache bei Keimpflanzen von *Vicia sativa*. Hier stellen sich alle Keimstengel in die Richtung des einfallenden Lichtes, und zwar, wenn die Lichtquelle und die Pflänzchen in einer Horizontalen aufgestellt sind, horizontal, im Optimum der Lichtstärke etwa so, wie an der oberen Lichtintensitätsgrenze. Das Verhalten der Pflänzchen an der nunteren Lichtintensitätsgrenze konnte nicht festgestellt werden, da letztere in meinen Versuchen aus oben (p. 178) angeführten Gründen nicht erreicht wird. Allein selbst in einer Entfernung von 11 M. von der Flamme, wo nach der in meinen Untersuchungen angenommenen Einheit für die Lichtstärke (vgl. oben p. 175) bloß eine Lichtstärke von 0.008 herrscht, stellen sich die Keimaxen noch horizontal. Hier wird also die Wirkung der Schwere durch die des Lichtes vollkommen aufgehoben.

So weit enthalten die Versuche, ihrem Ergebnisse nach, nichts Neues; wohl aber ist, wie mir scheint, die Art der Versuchsanstellung eine einfachere, als bei Herm. Müller.

Aus den Versuchen mit den Keimlingen der Saatwicke ist strenge genommen nicht ersichtlich, ob der Geotropismus durch den Heliotropismus überwunden wurde, oder, weil die Keimstengel sich in die Richtung des einfallenden Lichtes stellten, ob nicht Geotropismus einfach gar nicht eingeleitet wurde. Zur Entscheidung dieser Frage ist es nothwendig, aufrechtstehende, einseitig belenchtete Keimlinge mit solchen zu vergleichen, die ebenfalls einseitig belenchtet sind, aber um eine horizontale Axe rotiren, wodurch sie der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen sind.

Es wird zweckmässig sein, die Rotationsapparate, welche zu meinem Versuche dienen, hier zu beschreiben. Diese auch schon in den oben (p. 177) beschriebenen Versuchen verwendeten Laufwerke (mit Umdrehungsgeschwindigkeit von $\frac{1}{4}$ Stunde und 1 Stunde), benützte ich nicht nur liegend, sondern auch stehend. Im ersten Falle trägt die verticale Axe eine horizontale Scheibe, auf welcher die Versuchspflanze aufgestellt wird. Durch einfaches Umlegen wird die Drehaxe horizontal. Auf letzterer wird eine Scheibe, welche mit einer concentrisch angebrachten Cylinderhülse versehen ist, durch ein Schraubchen befestigt, auf welcher Scheibe vier kreuzweise angeordnete, mehr biegsame als federnde Metallhülsen angelöthet sind, in

welche kleine Glaseylinder von 2—2.5 Cm. Durchmesser eingepasst werden, die an einer Seite geschlossen und mit Erde gefüllt sind und in welchen aus Samen die Versuchspflänzchen gezogen werden. Es gelingt so, vier Aussaaten von Keimlingen, oder bei grösseren Keimlingen, vier der letzteren an einem Rotationsapparat anbringen und gleichzeitig beobachten zu können.

Auf diese Apparate wurden bei horizontaler Lage der Drehaxe in den Glaseylinder junge, 2 Cm. hohe Wickenkeimlinge gebracht, und die Apparate in Entfernungen von 7 Cm. bis 11 M. aufgestellt. Neben jedem Apparat wurden in Töpfen gepflanzte Keimlinge vertical aufgestellt. Um möglichst genau vergleichen zu können, wurden die Versuchspflänzchen mit den Flanken gegen die Lichtquelle gewendet; es konnte so die in der Mediane statthabende spontane Krümmung keinen Irrthum herbeiführen.

Es zeigte sich nun zunächst, dass die dem Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus der Wickenkeimstengel ausgesetzten Pflänzchen sich zu derselben Zeit heliotropisch zu krümmen begannen und mit derselben Stärke weiter krümmten, ob der Geotropismus aufgehoben war oder nicht. Aber selbst in Entfernungen von circa 1 M. gegen die Lichtquelle zu und 3.5 M. vom Optimum entfernt, gab sich kein Zeitunterschied im Eintritt der heliotropischen Krümmung zwischen den fixen und den rotirenden Keimlingen kund, zum Beweise, dass bei stark heliotropischen Pflanzentheilen der Geotropismus so gut wie gar nicht vorhanden ist, wenn die betreffenden Organe günstiger Beleuchtung ausgesetzt sind. Gegen die Grenzen der Lichtstärke für den Heliotropismus hin machten sich aber Differenzen im Eintritt des Heliotropismus zwischen den fixen und den rotirenden Keimlingen bemerklich; letztere krümmten sich früher als erstere heliotropisch, zum Zeichen, dass bei diesen Beleuchtungsverhältnissen der negative Geotropismus thatsächlich durch das Licht zu überwinden ist.

Kressekeimlinge zeigen anfänglich im Allgemeinen dasselbe Verhalten, nur mit dem Unterschiede, dass hier nur im Optimum der Lichtstärke und in dessen nächster Nähe der negative Geotropismus ausgelöscht erscheint, in weiteren Entfernungen sich aber bedeutende Zeitdifferenzen im Eintritt der heliotropischen Krümmungen zwischen den aufrechten und den kreisenden Keimlingen einstellen.

Nach 35 Minuten, vom Beginn des Versuchs an gerechnet, krümmten sich die in einer Entfernung von 2.5 M. von der Flamme entfernten Keimlinge, sowohl die fixen als die rotirenden, und standen nach weiteren 45 Minuten schon horizontal, also in der Richtung der einfallenden Strahlen. Schon in einer Entfernung von 0.5 M. vom Optimum gegen die Lichtquelle zu und 0.7 M. von ihr entfernt ergaben sich bereits in der heliotropischen Effecten zwischen den fixen und den rotirenden Keimlingen Differenzen von einer Stunde und mehr. Noch weiter gegen die Lichtintensitätsgrenzen für den Heliotropismus hin, stellten sich die nicht rotirenden Keimlinge gar nicht mehr horizontal; hier wurde also durch das Licht der negative Geotropismus der Keimstengel nicht mehr vollkommen überwunden. Acht Stunden nach Beginn des Versuchs standen in allen Rotationsapparaten die oberen Enden der Keimlinge genau horizontal, hingegen keiner der vertical aufgestellt gewesenen. Ich gebe hier die Winkel, welche die Secanten der Krümmungsbögen der Stengel mit den Verticalen bilden:

Entfernung des Keimlings von der Flamme	Neigung gegen die Verticale
0.25 Meter	30°
0.30 "	35
0.75 "	55
1.25 "	70
2.50 "	80 (Optimum der Lichtstärke)
3.00 "	65
3.75 "	35

Offenbar ist hier nach einer rasch erreichten heliotropischen Krümmung später eine negativ geotropische Gegenkrümmung eingetreten, was sich einige Stunden später noch deutlicher zeigt, indem die Krümmungsbögen

immer flacher und flacher werden und häufig der Keimstengel nur einfach schief steht, aber gerade gestreckt ist. Vergleicht man die am Rotationsapparat befindlich gewesenen, mit denen, welche gerade aufgestellt waren, so sieht man sehr deutlich, dass die ersteren, wenn sie nicht allzu jung zum Versuche genommen wurden, im unteren Theile völlig vertical stehen, der obere Theil im scharfen Bogen der Lichtquelle zugeneigt ist, ferner dass die letzteren, wenn sie im Beginne des Versuchs nicht schon zu alt waren, bis auf den Grund gegen die Lichtquelle hin concav gekrümmt sind.

Wie kommt es nun, dass an jenen Keimlingen, welche der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen waren, die untere Stengelpartie aufrecht steht, während sie bei den vertical aufgestellten gegen die Lichtquelle hin geneigt ist? Man kann doch unmöglich annehmen, dass die letzteren einen stärkeren Heliotropismus darbieten als erstere, da ja die Versuchsbedingungen und namentlich die Beleuchtungsverhältnisse genau dieselben sind wie bei den ersteren; offenbar ist diese untere Krümmung gar keine heliotropische, sondern kommt durch die continuirliche Belastung, mit welcher das heliotropisch vorgeneigte Stengelende auf das untere Stengelende wirkt, zu Stande, ist aber gleich der heliotropischen Krümmung eine Wachsthumsercheinung, welche durch den Zug, der auf die Schattenseite und durch den Druck, der auf der Lichtseite des Stengels ausgeübt wird, inducirt wird. Es ist selbstverständlich, dass an den rotirenden Keimlingen diese einseitige Zug- und Druckwirkung durch das heliotropisch vorgeneigte Ende des Stengels auf das untere Ende gar nicht ausgeübt werden kann, da jeder einseitige Zug bei der um 180° veränderten Stellung in einseitigen Druck umgewandelt wird.

Ich sagte, dass die Last des heliotropisch gekrümmten Stengelendes im unteren Ende des Stengels ein ungleiches Wachsthum inducirt. Als Grund für diese Anschauung führe ich an, dass die durch die Last des vorderen Stengelendes im unteren Ende hervorgerufene Krümmung theilweise geotropisch wieder aufgehoben wird, wie man namentlich schön an solchen Keimlingen sehen kann, die bis zum Grunde concav gegen die Lichtquelle gekrümmt waren, später sich ihr, gerade gestreckt, schief entgegengeneigten. Überdies überzeugte ich mich durch directe Messung davon, dass die genannte untere Stengelpartie, welche bei den vertical stehenden Keimlingen sich concav gegen das Licht krümmte, bei den um eine horizontale Axe rotirenden aber genau vertical stand, noch in die Länge wuchs.

Diese mit der Kresse angestellten Versuche lehren mithin noch weiter: dass die jüngsten Stengeltheile stärker heliotropisch sind, als die älteren noch wachsenden, und dass die ältesten noch wachsenden Theile der Keimstengel gar nicht mehr heliotropisch sind, wohl aber durch einseitig wirkenden Zug scheinbar heliotropische, übrigens auf Wachsthum beruhende Krümmungen annehmen, denen alsbald der negative Geotropismus entgegenwirkt.

Damit erklärt sich die von Payer (s. oben p. 152) zuerst gemachte Beobachtung, dass sich etiolirte Kresselpflänzchen bei einseitiger Beleuchtung anfänglich im oberen Ende stark gegen das Licht concav krümmen, dann aber sich demselben schief entgegenstellen.

Keimlinge der Erbse zeigen bei einseitiger Beleuchtung ein anderes Verhalten; hier bleiben die unteren Theile vertical, ob sie ruhig stehen, oder ob sie durch Rotation um eine horizontale Axe der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen sind. Ähnlich so verhält sich auch die Wicke. Bei beiden Pflanzen erlöschen Heliotropismus und Wachsthumfähigkeit des Stengels auf einmal; Zug- oder geotropische Krümmungen können in diesen Stengeltheilen nach Erlöschen des Heliotropismus somit nicht statthaben.

Die Keimstengel, und wohl alle positiv heliotropischen und dabei negativ geotropischen Organe verhalten sich entweder so wie das hypocotyle Stengelglied der Kresse oder wie die Keimstengel der Erbse.

Der Umstand, dass die jungen, stark wachsenden Stengeltheile stark heliotropisch und bei Beleuchtung oder überhaupt nur wenig geotropisch sind, ferner, dass bei Anstellung stark heliotropischer Keimlinge im Optimum der Lichtstärke der Geotropismus so gut wie ausgelöscht ist, macht es möglich, das Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus stark heliotropischer Organe, ohne dass eine Aufhebung einseitiger Schwer-

kraftswirkung nothwendig ist, zu bestimmen. So z. B. bei der Saatwieke. Bei Kresse tritt der Heliotropismus nicht mehr so scharf auf, hier ist für die Bestimmung des Optimums der Lichtstärke die Anwendung des Rotationsapparates mit horizontaler Drehaxe nothwendig. In diesem Capitel ist das Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus der Kressestengel mit grösserer Genauigkeit angegeben als oben (p. 178), wo auf den Anschluss des Geotropismus noch nicht Rücksicht genommen wurde.

Es ist oben bereits darauf aufmerksam gemacht worden, dass bei geringer Lichtstärke der Geotropismus dem Heliotropismus schon in einer Weise entgegenwirkt, dass ohne Aufhebung einseitiger Schwerkraftswirkung eine genaue Ermittlung der unteren Intensitätsgrenze für den Heliotropismus der betreffenden Pflanzentheile nicht durchgeführt werden kann. Versuche, die ich mit Keimlingen der Schminkbohne und Sonnenblume anstellte, bei welchen die Pflänzchen, einseitig beleuchtet, um eine horizontale Axe rotiren, lehrten, dass für erstere die untere Intensitätsgrenze bei 10 M., für die letzteren bei 10·5 M. Entfernung von der Normalflamme zu liegen kommt.

Für die Bestimmung der oberen Intensitätsgrenze für den Heliotropismus ist hingegen die Anschliessung des Geotropismus belanglos, da in der Nähe derselben die Wachstumsfähigkeit der Organe erlischt, und damit die Vorbedingungen sowohl für den Heliotropismus als für den Geotropismus verloren gehen.

Die Versuche über das Zusammenwirken von positivem Heliotropismus und negativem Geotropismus lassen vermuthen, dass auch negativ heliotropische Organe, wenn selbige stark positiv geotropisch sind, gleichzeitig durch das Licht und durch die Schwerkraft beeinflusst werden. Versuche, die ich mit Keimlingen von weissem Senf und Sonnenblumensamen, noch mehr aber die, welche ich mit Kresse anstellte, haben diese Vermuthung bestätigt.

Glascylinder, welche einen Durchmesser von 2·5 Cm. hatten und unten geschlossen waren, wurden mit Wasser gefüllt und durch einen 4—5 Mm. dicken Korkdicht verschlossen, der Kork wurde früher an mehreren Stellen fein durchbohrt und in die Öffnungen halbgequollene Senfsamen oder Sonnenblumensamen so eingepasst, dass die Wurzeln abwärts ins Wasser hinein zu wachsen genöthigt waren. Der Verschluss des Gefässes war ein derartiger, dass, wenn letzteres umgekehrt wurde, kein Wasser ausfloss. Nachdem die Würzeln eine Länge von 5—8 Mm. erreicht hatten, wurde das Gefäss auf den Rotationsapparat gebracht und die Wurzeln einseitig beleuchtet. Der negative Heliotropismus der Wurzeln machte sich hier früher bemerklich und trat stärker ein, als bei in gleicher Weise zum Versuche vorbereiteten Pflänzchen, die während der Beleuchtung in fixer, aufrechter Stellung sich befanden.

Kressekeimwurzeln sind, wie ich finde, nur unter sehr günstigen Beleuchtungsverhältnissen negativ heliotropisch. Sehr deutlich stellt sich die Wegkrümmung vom Lichte ein, wenn die Keimlinge in einer dicken Schichte von Watte im bis auf einen schmalen Spalt schwarz und matt emaillirten mit Wasser gefüllten Glasgefäss zum Keimen gebracht werden und in einer Entfernung von 20 Cm. von der Normalflamme aufgestellt sind. Nach 5—6 Stunden krümmen sie sich in Winkeln von 10—15° von der Verticalen weg. Viel stärkere negativ heliotropische Krümmungen lassen sich, selbst in Entfernungen von 60—80 Cm. von der Flamme — bei welchen Entfernungen vertical aufgestellte im Wasser wachsende Keimlinge gar keine Spur vom negativen Heliotropismus zu erkennen geben — erzielen, wenn die Kressepflänzchen in gleicher Weise, wie ich dies bei den Versuchen mit den Senf- und Sonnenblumenpflänzchen beschrieb, um eine horizontale Axe rotirend, dem Lichte ausgesetzt werden.

Viertes Capitel.

Versuche über den Sauerstoffbedarf während der heliotropischen Krümmungen.

Strenge genommen, sollte die Frage, ob zu den heliotropischen Krümmungen freier Sauerstoff nöthig ist oder nicht, in dem Capitel über die Beziehung zwischen Längenwachstum und Heliotropismus abgehandelt werden, welches erst im zweiten Theile dieser Monographie enthalten sein wird. Wenn ich die angeregte Frage schon an dieser Stelle löse, so geschieht dies nur deshalb, weil die Entscheidung darüber, ob freier Sauerstoff zum Heliotropismus erforderlich ist, für die Darlegungen des nächsten Abschnittes nöthig ist.

Es hat bis jetzt nur Payer (vgl. oben p. 153) die eben genannte Frage aufgeworfen. Er ist zu dem Resultate gelangt, dass schwache (positiv) heliotropische Krümmungen auch in einer Atmosphäre von Stickstoff oder Wasserstoff sich vollziehen könne. Nach diesem Forscher wäre also die Gegenwart vom freien Sauerstoff zum Heliotropismus nicht unbedingt nöthig. Nur H. v. Mohl hat dieser Angabe Payer's Beachtung geschenkt. Er stimmt dem genannten Forscher bei, und benützt das von ihm als richtig angenommene Factum, um darzutun, dass auch in einer sauerstofffreien Atmosphäre eine Biegung der Pflanzentheile zum Licht eintreten könne, um Duntrochet's Theorie des Heliotropismus in einem Punkte zu widerlegen (vgl. oben p. 160).

Da schon bisher so viele Thatsachen dafür sprechen, dass Heliotropismus eine Wachstumserscheinung ist, was heute auch, wenigstens in Bezug auf den positiven Heliotropismus, wohl von der Mehrzahl der Pflanzenphysiologen als richtig angenommen wird, so klingt Payer's Behauptung ziemlich unwahrscheinlich. Ich werde im Nachfolgenden zeigen, dass seine Angaben auf ungenauen Beobachtungen beruhen, jedenfalls aber die Behauptung, dass auch ohne freiem Sauerstoff Heliotropismus eintreten könne, irrthümlich ist.

Meine Versuche beziehen sich sowohl auf positiv als auch auf negativ heliotropische Organe. Erstere betreffend operirte ich mit Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus*, *Vicia sativa* und *Lepidium sativum*, letztere betreffend mit bewurzelten Sprossen von *Hartwegia comosa* und Keimlingen von *Sinapis alba*.

Ich beschreibe zuerst die Versuche, welche ich mit den Keimlingen von *Phaseolus multiflorus* anstellte. Die Versuchspflänzchen, auf Keimnetzen im Finstern erzogen, hatten eine Stengelhöhe von 1—1.5 Cm. Dieselben wurden in 2—3 Cm. breite, 15 Cm. hohe cylinderförmige Absorptionsröhren, deren hintere Wand aussen und innen bis zu zwei Drittheilen der Höhe — vom geschlossenen Ende aus gerechnet — mattschwarz emaillirt waren, gebracht.

Die Keimlinge wurden durch nasse Watte, welche die Wurzeln und die Kotylen umgab, derart fixirt, dass sich die epicotylen Stengelglieder vollkommen frei nach allen Seiten hin bewegen konnten. Mit dem offenen (nicht emaillirten) Ende wurden die Gefässe in Kalilauge gefahrt, durch Quecksilber abgesperrt, fixirt, genau vertical gestellt und bei einer fast völlig constanten Temperatur von 22.5° C. in der Dunkelkammer bei Ausschluss vom Licht aufgestellt. Gewöhnlich nach 36—48 Stunden erreichte die Kalilauge ihren höchsten Stand, indem nach Ablauf dieser Zeit aller im Gefässe enthaltener Sauerstoff durch Athmung verbraucht, in Kohlensäure umgewandelt war, und letztere von der Kalilauge, welche nunmehr genau das Volum des verbrauchten Sauerstoffes einnahm, absorbirt wurde. In dieser Zeit stand auch, wie durch mittelst Visiren vorgenommene Messungen constatirt wurde, das Längenwachstum des Stengels stille. Nun wurde das Gefäss so aufgestellt, dass die durchsichtig gebliebene Seite dem Lichte zugewendet war, der Keimling also nur von einer Seite her Licht empfing; denn was an reflectirten Strahlen von der matt geschwärzten Hinterfläche des Gefässes auf die Rückseite des Stengels fiel, konnte trotz der Nähe der reflectirenden Fläche in diesem Versuche wegen verschwindender Kleinheit des Effectes vernachlässigt werden. Als Lichtquelle benützte ich meine Normalflamme und stellte den Apparat in einer Entfernung von dieser auf, dass die Versuchspflanze sich beiläufig im Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus befand. Da selbst nach mehreren Stunden das epicotyle Stengelglied keine Spur von heliotropischer Krümmung zeigte, so liess ich, um mich vom Leben der Versuchspflanze zu überzeugen, atmosphärische Luft durch die Kalilauge in den Gasraum des Gefässes aufsteigen, worauf sich schon nach einer Stunde eine deutliche, nach einer weiteren Stunde eine sehr auffällige positiv heliotropische Krümmung des Stengels einstellte, nach 24 Stunden aber eine starke Längenzunahme des epicotylen Internodiums nachweisbar war, zum Beweise, dass das Bohnenpflänzchen wachsthumsfähig sich erhalten hatte.

Dieser Versuch wurde mehrmals mit dem gleichen Erfolge wiederholt, und so zunächst für die Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* der Beweis hergestellt, dass ohne freiem Sauerstoff kein Heliotropismus stattfinden könne.

Die Experimente mit Wicke und Kresse wurden in etwas abweichender Weise eingeleitet. Auf die nasse Watte kamen im oberen Drittel des Gefässes die völlig gequollenen Samen, darunter im mittleren Drittel eine Etage von nasser Watte, die reichlich mit gequollenen Samen überdeckt war, um den Sauerstoff rascher zur

Absorption zu bringen. Ich überzeugte mich nämlich, dass durch die wenigen Samen, aus welchen im oberen Drittel die Versuchspflänzchen hervorgingen, innerhalb kurzer Zeit — etwa eines Tages — kein vollständiger Verbrauch des Sauerstoffes zu erzielen war. Im Übrigen blieb der Versuch derselbe. Die Keimlinge hatten gewöhnlich eine Höhe von 1.5—2 Cm. erreicht, wenn die Absorption des Sauerstoffes beendet war. Auch in diesem Versuche unterblieb, wenn die Gefässe nach Verbrauch allen freien Sauerstoffes ins Licht gestellt wurden, der Heliotropismus, der sich jedoch stets deutlich einstellte, wenn später atmosphärische Luft zu den Keimlingen treten gelassen wurde. Ich überzeugte mich, dass nicht nur bei Kresse und Wicke, sondern auch bei Schminkbohnen und beim Senf, eine grössere Luftblase, die durch das Quecksilber und die Kalilauge aufsteigen gelassen wurde, zum Eintritte des Heliotropismus genigte. Wenn man nun bedenkt, dass in der Absorptionsröhre 15—20 Kressspflänzchen oder 10—15 Wickenkeimlinge sich befanden, so wird man entnehmen können, wie klein die Menge von Sauerstoff ist, welche zur Hervorbringung des Heliotropismus ausreicht.

Nicht jeder Versuch gelang bei dieser Art des Experimentes, indem häufig nach völligem Verbrauch des Sauerstoffes die im oberen Drittel befindlichen Pflänzchen nicht hoch genug oder nicht gerade genug waren, um mit Erfolg benützt werden zu können. Ich habe dann folgende, nach meinen Erfahrungen zweckmässiges Verfahren angewendet. Die Pflänzchen wurden im oberen Drittel auf Watte erzogen und, nachdem sich die Stengel bis zu einer Höhe von 1—1.5 Cm. entwickelt hatten, auf Watte angekeimte Kressesamen in grösserer Menge eingeführt, welche den in den Absorptionsröhren befindlichen Sauerstoff rasch absorbirten. Selbstverständlich wurde auch in diesem Falle der Apparat über Kalilauge aufgestellt und mit Quecksilber abgesperrt.

Die Versuche mit *Hartwegia comosa* wurden in der Weise ausgeführt, dass kleine, im absolut feuchten Raume erzogene, mit frischen Luftwurzeln versehene Sprosse von den Langtrieben abgelöst und in etwas weitere halbgeschwärtzte Absorptionsröhren gebracht und so mit nasser Watte befestigt wurden, dass die Wurzeln sich frei nach allen Seiten hin bewegen konnten. Um die Luftwurzeln nicht der Gefahr auszusetzen, mit der Kalilauge in Berührung zu kommen, wurden die grösseren Blätter des verwendeten (bewurzelten) Kurztriebes weggeschnitten, die mittleren aber so in die Cylinder eingeführt, dass sie, ohne eine Knickung zu erfahren, zur Hälfte nach aussen gekrümmt waren; in dieser Weise gelang es, die Versuchspflänzchen so weit in die Höhe zu rücken, dass unterhalb der Wurzeln bequem noch eine Etage mit feuchter Watte, auf welcher reichlich angekeimte Kressesamen lagen, eingeführt werden konnte, deren Zweck nach dem Vorhergehenden genügend klar sein dürfte. Ich habe nur noch zu bemerken, dass die zum Versuche verwendeten Kurztriebe, so lange sie noch an der Mutterpflanze waren, durch Verdunklung der Wurzeln so gezogen wurden, dass die letzteren sich vertical nach abwärts entwickelten. Im Übrigen war auch hier die Versuchsanstellung die gleiche wie in den früheren Versuchen. Nachdem die Kalilauge eine stationäre Höhe erreicht hatte, wurde der Apparat einseitig der Beleuchtung durch helles Tageslicht oder grosses Gaslicht (Entfernung von der Normalflamme = 40 Cm.; vgl. oben p. 183) beleuchtet. Selbst nach 10stündiger Einwirkung des Tages-, oder 24stündiger Wirkung des Gaslichtes stellte sich keine Spur von negativem Heliotropismus bei den Wurzeln ein; wohl aber zeigte sich eine deutliche Wegkrümmung dieser Organe nach reichlichem Zutritt von Luft.

Die Versuche mit den Samen des weissen Senfs erfordern wieder eine besondere Art der Ausführung. In nasse, stellenweise aufgelockerte Lamellen von Baumwolle wurden einzelne völlig gequollene Senfkörner eingebettet und in die Absorptionsröhren eingeführt. Einige Centimeter tiefer kam eine Etage mit nasser Baumwolle, welche reichlich mit völlig gequollenen Kressesamen überdeckt war. Auch hier wurden die Absorptionsröhren über Kalilauge aufgestellt und mit Quecksilber abgesperrt. Im Finstern entwickelten sich sowohl die Stengel als Wurzeln sehr schön vertical; beide ragten frei in den feuchten Raum. Nach völliger Absorption des Sauerstoffes durch die Senf- und Kressspflänzchen wurde einseitig beleuchtet. Weder die Stengel noch die Wurzeln der Senfpflänzchen liessen auch nur eine Spur vom Heliotropismus erkennen. Erst nach Zufuhr von Luft ergab sich ein starker positiver Heliotropismus der hypocotylen Stengelglieder und eine schwache, aber deutlich ausgeprägte negativ heliotropische Krümmung der Wurzeln.

Aus allen diesen Versuchen geht auf das bestimmteste hervor, dass sowohl zum Eintritte des positiven als des negativen Heliotropismus freier Sauerstoff erforderlich ist, mit welcher Erfahrung natürlich eine Stütze mehr für die Ansicht gewonnen wurde, dass sowohl der positive als der negative Heliotropismus auf Wachstum beruht.

Es sei mir erlaubt, schon an dieser Stelle anzudeuten, dass ich nicht nur den positiven Heliotropismus, sondern auch den negativen als eine Erscheinung ungleichen Wachstums der Licht- und Schattenseiten des betreffenden Organes ansehe und finde, dass bei ersterem die Schatten-, bei letzterem die Lichtseite stärker wächst, wie sich aus Versuchen über das Längenwachstum der Organe im Licht und Dunkel — beziehungsweise im schwächeren Lichte — ergibt. Das verstärkte Längenwachstum positiv heliotropischer Organe im Finstern ist hinlänglich bewiesen. Für die Begünstigung des Längenwachstums negativ heliotropischer Organe durch das Licht spricht in erster Linie das hypocotyle Stengelglied von *Viscum album*, welches schon eine gewisse Helligkeit zum Wachstum braucht und bei noch geringerer weder wächst noch heliotropische Krümmungen zeigt. Die bis jetzt schon von mir angestellten Versuche über das Längenwachstum negativ heliotropischer Organe im Lichte und im Finstern haben das Resultat ergeben, dass die Zuwächse im Lichte grösser sind als im Finstern — beziehungsweise im schwächeren Lichte —; doch muss ich gleich bemerken, dass gerade diese Versuche besonderer Vorsicht bedürfen, soll das Ergebniss nicht ein völlig illusorisches sein. Ich komme im zweiten Theile dieser Monographie selbstverständlich auf diesen Gegenstand noch zurück.

Fünftes Capitel.

Photomechanische Induction beim Heliotropismus.

Vor einigen Jahren machte Sachs¹ die merkwürdige Beobachtung, dass Sprosse, welche $\frac{1}{2}$ —2 Stunden horizontal lagen und hiebei nur eine Spur von Aufwärtskrümmung erkennen liessen, aufgerichtet oder umgelegt eine deutliche negativ geotropische Krümmung im Sinne der ursprünglichen Aufstellung darboten. Er erklärte diese Erscheinung als eine Nachwirkung der eigentlichen geotropischen Action. Schon früher hatten Frank² und Ciesielski³ Erscheinungen an Wurzeln beobachtet, die sich gleichfalls als Nachwirkung der Schwerkraft deuten lassen.⁴

Später legte sich Herm. Müller (Thurgau),⁵ angeregt durch die ebengenannte Beobachtung von Sachs, die Frage vor, ob nicht auch beim Heliotropismus eine Nachwirkung sich bemerkbar mache (s. oben p. 169). Versuche, welche er mit treibenden Stengeln von *Fritillaria imperialis* vornahm, stellten das Auftreten einer Nachwirkung bei diesen positiv heliotropischen Organen ausser Zweifel. Weitere specielle Angaben über Pflanzen, welche Erscheinungen heliotropischer Nachwirkung darbieten, enthält Müller's Arbeit nicht. Indess lässt sich vermuthen, dass er für alle heliotropischen Organe die Möglichkeit einer Nachwirkung annimmt. Sehr bemerkenswerth ist die Art, wie Müller zu Werke geht, um einen möglichst sicheren Nachweis dieser Erscheinung erbringen zu können. Es wird die Versuchspflanze nur so lange einseitig beleuchtet, bis eine Spur einer heliotropischen Krümmung angedeutet ist, und hierauf nicht nur der weiteren Wirkung des Lichtes, sondern auch der einseitigen Wirkung der Schwerkraft durch langsame Rotation um eine horizontale Axe entzogen. Für den Nachweis der geotropischen Nachwirkung leistet selbstverständlich der Rotationsapparat ebenfalls sehr gute Dienste.

Nachdem ich mich von der Richtigkeit der Thatsache, dass heliotropische Nachwirkungen bestehen, überzeugte, ging ich der Verbreitung und dem Wesen der Erscheinung weiter nach.

¹ Flora 1873, p. 324—325.

² Beiträge zur Pflanzenphysiologie. 1868, p. 45—46.

³ Untersuchungen über die Abwärtskrümmungen der Wurzeln. Breslau 1871, p. 24—20. (Auch Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. I, Heft II, p. 1 ff.)

⁴ Vgl. Sach's in Arbeiten des bot. Institutes zu Würzburg, Bd. I, p. 472—74, wo die geotropische Nachwirkung bei Wurzeln in Zweifel gezogen wird.

⁵ Flora 1876, p. 68.

Alle meine diesbezüglichen Versuche wurden in der Dunkelkammer ausgeführt. Als Lichtquelle diente meine Normalflamme. Die Aufstellung der Versuchspflanzen erfolgte in einer Entfernung von der Flamme, welche dem Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus des jeweiligen Objectes entsprach. Die Temperatur war constant 23·2—23·8° C.

Keimlinge von *Phaseolus multiflorus*, deren epicotyle Stengelglieder eine Höhe von etwa 2^{cm} erreicht hatten, wurden mit einer der Flanken des Stengels dem Lichte zugewendet, und genau eine Stunde stehen gelassen. Bis dahin zeigte sich auch nicht eine Spur einer heliotropischen Krümmung. Hierauf wurden die Keimlinge durch mehrfache undurchsichtige Recipienten verdunkelt und vor strahlender Wärme geschützt, welche letztere, wenn einseitig wirkend, Störungen hervorbringen könnte. Nach zwei Stunden war eine starke positiv heliotropische Krümmung im Sinne der ursprünglichen Aufstellung eingetreten. Macht man den Versuch mit der Abänderung, dass der Keimling während des ganzen Versuches um eine horizontale Axe rotirt, dabei aber, so lange er dem Lichte ausgesetzt ist, stets nur mit einer Seite des Stengels gegen das Licht gekehrt ist, so bekommt man kein wesentlich anderes Resultat, wohl aber, wenn die Aufstellung der Pflanze weit vom Helligkeitsoptimum erfolgte, woraus sich neuerdings ergibt, dass die geotropische Wirkung des Lichtes auf im Optimum der Lichtstärke aufgestellte Pflanzenorgane verschwindend klein ist.

Keimlinge von *Vicia Faba* konnten mit einer der Flanken des Stengels durch volle drei Stunden der Einwirkung des Lichtes ausgesetzt werden, ohne dass sich eine Spur einer Neigung gegen die Lichtquelle einstellt. Wenn hierauf völlige Verdunklung der Keimlinge eingeleitet wurde, so gab sich nach zwei bis drei Stunden an den Stengeln starker positiver Heliotropismus im Sinne der ursprünglichen Aufstellung kund.

Ebenso sicher als bei *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba* constatirte ich heliotropische Nachwirkung bei folgenden positiv heliotropischen Organen: Hypocotyle Axe von *Medicago sativa* und *Trifolium pratense*, *Lepidium sativum*, *Sinapis alba*, *Raphanus sativus*, *Helianthus annuus*, *Silene pendula*; epicotyle Stengelglieder von *Vicia sativa*, *Pisum sativum*; höheren Internodien von *Phaseolus multiflorus*, *Vicia Faba* und *sativa*, *Elodea canadensis* (undentlich) und *Hordeum sativum* (schwach). An etiolirten Trieben von *Salix alba* liess sich keine Nachwirkung auffinden.

Von negativ heliotropischen Organen habe ich auf Nachwirkung das epicotyle Stengelglied von *Viscum album* ferner die Wurzeln von *Hartwegia comosa*, *Sinapis alba* und *Lepidium sativum* geprüft.

Bei *Viscum album* liess sich, wie sehr der Versuch auch modificirt wurde, keine Spur einer Nachwirkung nachweisen. Aber selbst an *Hartwegia comosa* und *Sinapis alba*, deren Wurzeln nicht nur rasch wachsen und auffällig stark negativ heliotropisch sind, sondern auch in relativ kurzer Zeit heliotropische Krümmungen ausführen, konnte deutliche Nachwirkung nicht aufgefunden werden. Die Wurzeln von *Lepidium sativum*, die nur sehr schwach negativ heliotropisch sind, liessen entschiedene Nachwirkung nicht erkennen.

Aus allen diesen Beobachtungen ergibt sich ungezwungen, dass nur solche Organe, bei welchen der Heliotropismus sich rasch vollzieht, eine Nachwirkung des Lichtes erkennen lassen, nicht aber solche Organe, welche sich dem Lichte gegenüber träge verhalten oder nur sehr schwachen Heliotropismus zeigen. Es soll damit natürlich nicht gesagt sein, dass bei letzteren eine Nachwirkung nicht besteht, dass eine solche auch hier stattfindet, halte ich sogar für im hohen Grade wahrscheinlich; ja, ich gehe so weit, anzunehmen, dass die Wirkungen aller äusseren Factoren auf die organischen Bildungsprocesse in Form von durch Nachwirkung in Erscheinung tretenden Inductionen auftreten. Ich lege indess auf diesen Punkt hier weiter kein Gewicht und möchte nur noch bemerken, dass dort, wo, wie bei etiolirten Trieben von *Salix alba*, sich durch das Experiment keine heliotropische Nachwirkung erweisen lässt, dieselbe allerdings vorhanden sein dürfte, aber in so schwachem Grade und in so träger Weise, dass sie durch die continuirlich weiterlaufenden mechanischen Processe des Wachsthums ausgelöscht wird.

Ich theile hier folgende lehrreiche Beobachtungsreihe mit, welche auf das deutlichste zeigt, in welcher Abhängigkeit die Stärke der Nachwirkung von der Energie, mit welcher der Heliotropismus sich vollzieht,

steht. Wie ich bei einer früheren Gelegenheit ausführlich auseinandersetzte,¹ ist bei nutirender Sprosse die Hinterseite heliotropisch krümmungsfähiger als die Vorderseite, wobei unter dieser die dem freien Ende des nutirenden Stengels zugewendete, unter jener die entgegengesetzte Seite des Sprosses zu verstehen ist. Rechte und linke Flanke zeigen im Allgemeinen ein intermediäres Verhalten. In ausgezeichnetster Weise ist diese auf ungleicher Wachstumsfähigkeit beruhende monosymmetrische Vertheilung der heliotropischen Krümmungsfähigkeit an den epicotylen Stengelgliedern von *Phaseolus multiflorus* anzutreffen.

Stellt man gegen die Lichtquelle verschieden orientirte Keimlinge dieser Pflanze im Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus des epicotylen Stengelgliedes vertical auf, so lässt sich an dem mit der Hinterseite der Lichtquelle zugekehrten Keimling nach halbständiger, bei Flankenstellung erst nach einstündiger Beleuchtung deutliche heliotropische Nachwirkung nachweisen; bei Beleuchtung der Vorderseite ist es hingegen nicht so leicht möglich, die Nachwirkung zu constatiren. Nach drei- bis vierständiger Wirkung des Lichtes und Aufhebung der Schwerkraft gelingt es, meist wohl, eine unzweideutige, selten aber nur, eine starke heliotropische Nachwirkung festzustellen. An schwächlichen Exemplaren, wo die Differenz in der Wachstumsfähigkeit an der Vorder- und Hinterseite der Stengel nur eine geringe ist, zeigt sich bei der letztgenannten Aufstellung die Nachwirkung verhältnissmässig noch am deutlichsten.

Die Energie, mit welcher sich die heliotropische Nachwirkung kundgibt, ist nach dem Vorangegangenen eine sehr verschiedene. Bei heliotropisch sehr empfindlichen Organen ist die Nachwirkung des Lichtes eine so grosse, dass — selbst bei stark ausgesprochenem negativen Geotropismus — die geotropische Gegenwirkung eine verschwindend kleine ist; ja selbst im entgegengesetzten Sinne eingeleiteter Heliotropismus macht sich kaum bemerklich, wie aus folgenden Beobachtungen hervorgeht. Drei Schminkbohnenkeimlinge von völlig gleicher Ausbildung wurden in der dem Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus entsprechenden Entfernung von der Normalflamme aufgestellt, und zwar wurden die epicotylen Stengelglieder mit den rechten Flanken der Lichtquelle zugekehrt. Nach Ablauf einer Stunde wurde ein Pflänzchen auf den Rotationsapparat ins Finstere gestellt, der zweite um 180° gedreht, so dass er nunmehr die linke Flanke der Gasflamme zuwendete, der dritte aber in seiner ursprüngliche Lage belassen. Nach 1½ Stunden hatten sich alle drei Pflanzen im Sinne der anfänglichen Aufstellung positiv heliotropisch gekrümmt, und zwar alle drei gleich stark; die Krümmungsradien erschienen so völlig gleich, dass keinerlei merkliche Begünstigung einer oder der anderen Versuchspflanze erweislich war. Es hatte also weder der negative Geotropismus, noch der im entgegengesetzten Sinne eingeleitete Heliotropismus irgendwie der durch die erste Aufstellung inducirten Krümmung entgegenwirkt.

Diese Wahrnehmungen zeigen deutlich, dass, wenn das Licht in einem Organe eine heliotropische Krümmung inducirte, eine neuerliche heliotropische oder geotropische Induction auf Widerstände stösst, und es hat den Anschein, dass dieselben erst platzgreifen können, wenn die Wirkungen der ersteren ihr Ende erreicht haben.

Es lassen diese Beobachtungen vermuthen, dass eine einfache Summirung der durch die Schwerkraft oder durch das Licht inducirten Wirkungen sich selbst dann nicht kundgeben wird, wenn die voraussichtlichen Effecte gleichsinnige sind; d. h. selbst dann nicht, wenn Licht und Schwerkraft auf eine und dieselbe Seite des Organes hintereinander begünstigend wirken.

Um diese Verhältnisse klarzulegen, wurden zahlreiche Versuche angestellt. Ich betraute mit der Arbeit Herrn Hermann Ambrohn, welcher im pflanzenphysiologischen Institute an 20 Versuchsreihen mit Keimlingen von Schminkbohnen, Wicken, Saubohnen, Kresse und namentlich mit Sonnenblumen ausführte. Ich habe mich davon überzeugt, mit welcher Genauigkeit und Sorgfalt der genannte Beobachter zu Werke ging, und ich kann den gewonnenen Resultaten um so mehr Zutrauen schenken, als einige von mir mit Wicke und Sonnenblume angestellte Experimente genau zu demselben Ergebnisse führten. Es zeigt sich nämlich in der That, dass weder das Licht eine durch die Schwerkraft inducirte Krümmung, noch die Schwer-

¹ Die undulirende Nutation. Sitzungsberichte der k. Akad. der Wissensch. Bd. 77. (Jänn. 1878.)

kraft eine durch das Licht inducirte Krümmung zu verstärken vermag, selbst dann nicht, wenn in Folge der Beleuchtung oder der Lage gegen den Horizont eine und dieselbe Seite des betreffenden Organes — bei der nachfolgenden Wirkung des Lichtes, beziehungsweise der Schwerkraft — die begünstigte ist.

Aufeinanderfolgende Impulse des Lichtes und der Schwerkraft, von denen jeder für sich einen bestimmten Effect auszuüben im Stande ist, summiren sich in ihren Wirkungen selbst dann nicht, wenn die getrennten Effecte gleichsinnig sind, z. B. eine und dieselbe Seite des Organes im Längenwachsthum gefördert wird.

Folgende Beobachtungen mögen diese Verhältnisse noch näher illustriren.

Das hypocotyle Stengelglied von *Helianthus annuus* ist, wie Herm. Müller (Thurgau) zuerst auffand, stark negativ geotropisch und nur schwach heliotropisch.¹ Wie ich finde, ist bei verticaler Aufstellung und Belenchtung der Hinterseite der Stengel der Heliotropismus, ohne dass es äusserlich sichtlich wäre, im Mittel nach 2·5 Stunden inducirt; hingegen der Geotropismus bei horizontaler Aufstellung, und wenn die Hinterseite nach aufwärts gewendet ist, schon nach einer halben Stunde. Bringt man nun durch 2·5 Stunden einseitiger Einwirkung des Lichtes ausgesetzt gewesene Keimlinge ins Dunkle und stellt sie horizontal, so dass die voraussichtlich begünstigte Seite (Oberseite) nach unten zu liegen kommt, so krümmen sich die Stengel später aufwärts, als (bei Rotation um eine verticale Axe durch ebenso lange Zeit) allseitig beleuchtet gewesene und in gleicher Weise horizontal gestellte Stengel. Die durch das Licht bedingte Induction wirkt in den Stengeln weiter und äussert sich in einer Hemmung der geotropischen Aufwärtskrümmung. — Werden durch eine halbe Stunde in horizontaler Stellung im Finstern gelassene Keimlinge der Sonnenblume mit gleichfalls im Finstern, aber vertical aufgestellt gewesenen der Einwirkung des Lichtes ausgesetzt, so krümmen sich die ersteren allerdings früher als die letzteren, allein sie krümmen sich nicht stärker als solche Keimlinge, welche im Finstern (nach erfolgter Induction des Geotropismus) aufrecht hingestellt wurden, oder die (gleichfalls nach erfolgter Induction) um eine horizontale Axe rotiren gelassen werden.

Stellt man etiolirte Keimlinge von *Helianthus annuus* im Finstern horizontal mit der Hinterseite nach oben auf, und bringt man sie nach Ablauf einer halben Stunde so vor die Normalflamme, dass das Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus auf die Stengel wirkt, ferner so, dass die Hinterseite des Stengels zur Lichtseite wird, so krümmt sich der Stengel rasch dem Lichte entgegen, um aber bald darauf sich aufzurichten und viel später erst eine positiv heliotropische Krümmung anzunehmen. Die erste Wendung gegen das Licht war nichts Anderes als geotropische Nachwirkung, welcher später erst, nach völliger Verlöschung der letzteren Heliotropismus folgte.

Die Keimstengel von *Vicia sativa* verhalten sich insoferne denen der Sonnenblume entgegengesetzt, als sie stärker heliotropisch als geotropisch sind. Die Induction des Heliotropismus erfolgt hier unter günstigen Verhältnissen nach 35 Minuten, die Induction des negativen Geotropismus hingegen äusserst sich bei horizontaler Aufstellung erst beiläufig nach 1 Stunde 15 Minuten. Belenchtet man Keimpflänzchen, welche durch 1¼ Stunden im Finstern horizontal gelegen hatten, und andere, welche vertical aufgestellt gewesen, so krümmen sich letztere früher und innerhalb gleicher Zeiten stärker; stellt man hingegen einseitig beleuchtet gewesene und solche, welche während der gleichen Zeit um ihre Axe im Lichte rotirten, also allseitig beleuchtet waren, horizontal, so krümmen sich allerdings erstere (in Folge heliotropischer Nachwirkung) stärker als letztere, aber nur ebenso stark als nach stattgehabter Induction des Heliotropismus vertical im Finstern aufgestellte oder der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogene.

Der Umstand, dass eine durch das Licht eingeleitete Krümmung durch die später auftretende Schwerkraft nicht sofort vermehrt wird, sondern die neue Kraft erst nach Erlöschen der anfänglich thätigen eingreift, könnte vielleicht auf die Vermuthung leiten, dass die beim Heliotropismus statthabenden mechanischen

¹ Flora 1876, p. 94.

Vorgänge ganz anderer Art sind, als die beim Geotropismus sich einstellenden. Diese Vermuthung wäre aber schon desshalb eine ungerechtfertigte, als bei der heliotropischen Nachwirkung die nachträglich eingreifende Schwerkraft — innerhalb einer bestimmten Zeit — ebenso wirkungslos sich erweist, wie bei der geotropischen Nachwirkung die später folgende Beleuchtung. Wenn die später im Experimente auftretende Kraft die Wirkung der anfänglich thätigen nicht gleich wieder fortsetzt, so liegt dies eben, wie gleich näher gezeigt werden soll, in dem Wesen der beim Heliotropismus auftretenden Kette von Erscheinungen, die hier als photo-mechanische Induction zusammengefasst werden soll; in dieser Kette bildet die heliotropische Nachwirkung nur ein Glied.

Wie geht es zu, dass ein durch eine bestimmte Zeit einseitig beleuchteter noch nicht merklich gekrümmter Pflanzentheil in einem Zustande sich befindet, der bei hierauf folgendem Ausschluss des Lichtes zu einer starken heliotropischen Krümmung führt?

Es liegen hier, wie mir scheint, von vornherein zwei ganz verschiedene Möglichkeiten vor. Entweder leitet das Licht in dem betreffenden Pflanzentheil einen Zustand ein, welcher später unter den Bedingungen des Wachsthum's auch bei Ausschluss des Lichtes zum Heliotropismus führt, oder aber der Heliotropismus ist eine Inductionserscheinung, die ihrem Gange nach sich am besten mit der von Bunsen und Roscoe entdeckten photochemischen Induction vergleichen liesse.

Was die erstere Möglichkeit anlangt, so ist es schwer, jenen Zustand, der den Heliotropismus einleitet — wenn ein solcher wirklich existirte — ausfindig zu machen. Es liegt meines Wissens in der Literatur nur eine Angabe vor, welche einen solchen, dem Heliotropismus vorangehenden Zustand annimmt. Es ist dies die im historischen Theile dieser Monographie (p. 171) mitgetheilte, von G. Kraus herrührende Angabe, wonach bei heliotropischen und geotropischen Vorgängen schon vor Eintritt der entsprechenden Krümmungen sich ein grösserer Wassergehalt an der im Wachsthum später begünstigten (convex werdenden) Seite einstellt, als an der entgegengesetzten. Kraus hat die Pflanzen, mit denen er experimentirte, nicht namhaft gemacht, auch die gefundenen Wassergehalte nicht angegeben. Genaue Werthe lassen sich jedenfalls schon aus dem Grunde nicht gewinnen, da eine genaue Halbierung der betreffenden Organe unausführbar ist.

Die von mir angestellten Versuche über die Vertheilung des Wassers in heliotropisch sich krümmenden Organen beziehen sich auf die epicotylen Stengelglieder von *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba*. Da dieselben undulirende Nutation zeigen, mithin im unteren Theile nach vorne (gegen die überhängende Spitze hin) convex werden, so liesse sich vermuthen, dass, wenn die Angaben von Kraus allgemein richtig sind, auch an dieser convexen Seite der Internodien sich ein grösserer Wassergehalt finden müsste, als an der entgegengesetzten. Ich habe in den Wassergehalten von Vorder- und Hinterseite indess so geringe Unterschiede gefunden, dass ich nicht mit Sicherheit angeben kann, ob in der That an der Vorderseite ein reichlicheres Wasserquantum sich vorfindet, wie aus folgenden Beobachtungen hervorgeht.

Phaseolus multiflorus. Epicotylen Stengelglied.

Wassergehalt der vorderen Hälfte		Wassergehalt der rückwärtigen Hälfte	
a)	94·42 Proc.	a)	93·09 Proc.
b)	94·18 "	b)	94·72 "
c)	92·08 "	c)	90·23 "
Mittel 93·56 Proc.		Mittel 92·67 Proc. Diff. = +0·89	

Vicia Faba. Epicotylen Stengelglied.

Wassergehalt der vorderen Seite		Wassergehalt der rückwärtigen Seite	
a)	91·78 Proc.	a)	90·73 Proc.
b)	90·95 "	b)	91·50 "
c)	93·01 "	c)	94·27 "
Mittel 91·91 Proc.		Mittel 92·16 Proc. Diff. = —0·25.	

Aus diesen Versuchsreihen geht jedenfalls hervor, dass bei den genannten Organen die Differenz im Wassergehalt an der Vorder- und Rückseite keine beträchtliche ist; es bestätigt nur die erstere die Kraus'sche Angabe, die zweite widerspricht ihr.

Ich liess nun weiter auf Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba* so lange einseitig Licht einwirken, bis heliotropische Nachwirkung sicher zu erwarten stand. Hierauf wurden die betreffenden Stengelglieder halbirt und so lange getrocknet, bis kein Gewichtsverlust resultirte. Zu je einem Versuche dienten die Hälften von drei epicotylen Stengelgliedern, deren Lebendgewicht bei der ersteren circa 1.2, bei der letzteren beiläufig 1.6 Grm. betrug. Die zweite Decimale in den Procenten konnte hier, wie in den obigen Versuchen bei der Art der Versuchsanstellung noch als sicher angenommen werden.

Die unternommenen Versuche hatten gleichfalls kein präcises Resultat, insoferne bei einzelnen Versuchen an der Hinterseite, bei anderen an der Vorderseite der Stengel die grössere Wassermenge gefunden wurde. Ähnlich wie in den oben mitgetheilten Versuchen bewegte sich die durchschnittliche Differenz zwischen $\pm 0.5\%$, was wohl darin seinen Grund haben dürfte, dass das Wasser in den betreffenden Organen überhaupt nicht vollkommen gleichmässig vertheilt ist.

Um Missverständnissen vorzubengen, möchte ich erwähnen, dass, wenn ich auch an den begünstigt wachsenden Hälften keinen höheren Wassergehalt auffand, damit nicht gesagt sein soll, dass an diesen Seiten der Turgor der Zellen kein grösserer sein könne, als an der entgegengesetzten. Wie sich eigentlich von selbst versteht, so kann in einem Gewebe eine bedeutende Steigerung des hydrostatischen Druckes eintreten, ohne dass das Gewichtsverhältniss von Membran und Inhalt sich merklich ändert. Hieraus ergibt sich aber auch, dass eine Steigerung des Turgors in den Zellen statthaben könne, ohne merkliche Änderung im Verhältnisse von Wasser und Trockensubstanz.

Aber selbst wenn ein grösserer Wassergehalt sich an den begünstigten Seiten der heliotropischen Organe einstellte, was dann wenigstens unter gewissen Voraussetzungen auf eine grosse Turgordifferenz in den Geweben der Licht- und Schattenseite des Organes hinwiese, so wäre erst weiter nachzusehen, ob eine thatsächlich nachgewiesene Turgordifferenz als Ursache oder gar als alleinige Ursache der heliotropischen Nachwirkung anzusehen wäre, eine Frage, deren striete Lösung, wie mir scheint, noch auf unübersteigliche Hindernisse stossen würde.

Statt die erste der oben genannten Möglichkeiten noch weiter zu verfolgen, soll gleich geprüft werden, ob wir es im Heliotropismus mit einer Inductionsercheinung im früher genannten Sinne zu thun haben. Stellt sich dies heraus, so ist die erstgenannte Möglichkeit ohnehin ausgeschlossen.

Bekanntlich wurde von Bunsen und Roscoe die Entdeckung gemacht, dass die Verbindung von Chlor und Wasserstoff durch das Licht nicht sofort mit der Einwirkung des Lichtes beginnt, sondern erst nach einer bestimmten Zeit; hierauf steigert sich bei gleichbleibender Lichtstärke die Verbindungsfähigkeit dieser beiden Elemente immer mehr und mehr; mit anderen Worten: die Menge der gebildeten Salzsäure steigert sich bis zu einem Maximum und wenn das Licht plötzlich zu wirken aufhört, so hat damit die Neubildung von Salzsäure noch nicht ihr Ende erreicht, sondern sinkt successive die Menge der weiter gebildeten Salzsäure auf Null. Die genannten Forscher haben das Phänomen als photochemische Induction bezeichnet.

Ich habe in einer früheren Untersuchung¹ das Auftreten einer photochemischen Induction bei der Chlorophyllbildung nachgewiesen und darauf hingedeutet, dass wohl noch andere Arten photochemischer Induction bei den unter dem Einfluss des Lichtes in der Pflanze vorsichgehenden chemischen Processen stattfinden dürften.

Es erscheint der Vergleich der genannten heliotropischen Vorgänge mit der photochemischen Entstehung der Salzsäure aus Chlor und Wasserstoff vielleicht etwas weit hergeholt; allein ich habe für die Zusammenfassung der einschlägigen Erscheinungen im Bereiche der ganzen Physik doch kein besseres Schema gefunden. Wie bei der photochemischen Induction die Moleküle von Chlor und Wasserstoff trotz der Einwirkung des

¹ Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. Wien 1877, p. 82 ff.

Lichtes eine Zeit lang passiv nebeneinander bleiben, als befänden sie sich im Finstern, so verhalten sich die Moleküle (oder Molekülgruppen) wachsender Zellwände bei Beginn der Lichtwirkung eine Zeit lang so wie im Finstern, sie setzen ihre zum Flächenwachsthum führenden Lageveränderungen und die Aufnahme neuer Moleküle wie im Finstern fort und erst nach längerer Einwirkung der Beleuchtung werden neue Zustände in den Molekülen oder im Molekülverbande geschaffen, welche eine einseitige Hemmung des Wachsthums induciren; wie bei dem erstgenannten Prozesse die Verbindungsfähigkeit der Elemente sich steigert bis zu einem Maximum, so geht die einseitige Hemmung des Wachsthums beim Heliotropismus auch stetig bis zu einem Maximum fort; und endlich, wie bei der photochemischen Induction die Entstehung der neuen Producte (des Zerfalles oder des Aufbaues) mit der Verdunklung nicht sofort aufhört, sondern noch fort dauert und erst nach und nach erlischt, so hört beim Heliotropismus, wie von Herm. Müller (Thurgau) jüngst gezeigt wurde, mit dem Erlöschen des Lichtes die heliotropische Krümmung nicht sofort auf, sondern gibt sich noch als sogenannte Nachwirkung zu erkennen.

Um nun zu zeigen, dass eine solche photomechanische Induction beim Heliotropismus wirksam ist, muss zuerst nachgewiesen werden, dass der ganze beim Heliotropismus sich abspielende Process qualitativ vom Anfang bis Ende derselbe bleibt. Es zeigt sich dies zunächst darin, dass die Bedingungen für den Heliotropismus während des ganzen Verlaufes der Erscheinung vollständig dieselben bleiben.

Es ist im vorigen Capitel gezeigt worden, dass zur Hervorbringung heliotropischer Krümmungen Sauerstoff erforderlich ist. Man kann sich durch eine der dort mitgetheilten analogen Versuchsanstellungen leicht davon überzeugen, dass ohne Sauerstoff Heliotropismus nicht inducirt werden kann. Führt man einen Keimling von *Phaseolus multiflorus* in eine an der Rückwand geschwärzte Absorptionsröhre ein, stellt über Kalilauge auf, sperrt mit Quecksilber ab, und überlässt man den vertical aufgestellten Keimling unter diesen Verhältnissen sich selbst, bis aller Sauerstoff absorbiert ist und das Längenwachsthum aufgehört hat; beleuchtet man dann die epicotyle Axe einseitig durch eine, zwei, ja drei Stunden, so krümmt sich derselbe nach Zuführung von Sauerstoff im Finstern nicht, zum Beweise, dass trotz der Beleuchtung Heliotropismus nicht inducirt wurde, und zwar aus Mangel an Sauerstoff. Umgekehrt tritt, wenn Heliotropismus inducirt wurde (ohne dass sich jedoch eine Krümmung noch bemerklich macht) eine Krümmung nicht ein, wenn der Keimling (*Phaseolus multiflorus*) in eine Atmosphäre von Kohlensäure gebracht wurde. Folgender lehrreiche Versuch lässt sich sehr leicht ausführen. Da inducirt Heliotropismus sich später in der entsprechenden Krümmung äussert, selbst wenn der Keimling unter Wasser gebracht wird, so muss dies nothwendigerweise unterbleiben, wenn das Versuchsobject in ausgekochtes (also sauerstofffreigemachtes) Wasser oder in ein mit Kohlensäure gesättigtes Wasser gebracht wird.

Heliotropismus kann nur inducirt werden in einem Lichte, welches seiner Brechbarkeit nach hierzu überhaupt geeignet ist. Keimlinge von Wicken, hinter Lösungen von Kupferoxydammoniak, kommen rasch in den Zustand, im Finstern oder im gelben Lichte positiv heliotropische Krümmungen im Sinne der ursprünglichen Aufstellung anzunehmen; länger dauert es, wenn sie der Wirkung der dunklen Wärmestrahlen (hinter Jod-Schwefelkohlenstoff) oder der Strahlen von A—B etc. ausgesetzt werden.

Heliotropische Induction findet nur in einem Lichte statt, welches seiner Stärke nach zum Heliotropismus geeignet ist. Stellt man Schminkbohnenkeimlinge in einer Entfernung von der Normalflamme auf, bei welcher die Lichtstärke zu gross oder zu gering ist, um zum Heliotropismus zu führen, so kann das Licht tagelang einwirken, ohne dass sich später bei Ausschluss des Lichtes, aber sonst günstigen Wachsthumbedingungen heliotropische Nachwirkung einstellen würde. Nur wenn die Keimlinge in einem Lichte aufgestellt werden, welches seiner Intensität nach zur Hervorbringung heliotropischer Krümmungen geeignet ist, stellt sich ein Zustand in den Stengeln ein, welcher bei Ausschluss des Lichtes zur heliotropischen Nachwirkung führt.

Nicht minder lehrreich sind die Versuche über den Einfluss der Temperatur bei Einleitung des Heliotropismus und bei heliotropischer Nachwirkung. Schminkbohnenkeimlinge, bis zur beginnenden Krümmung einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, krümmen sich später nur bei Temperaturen, bei welchen Längenwachsthum

der Stengel stattfindet. Sachs¹ gibt als niedrigste Temperatur für die Entwicklung der Keimtheile von *Phaseolus multiflorus* 9·5°C. an. Nach Versuchen mit den von mir verwendeten Samen liegt dieser Cardinalpunkt tiefer (höchstwahrscheinlich bei 6·8°C.), gewiss aber nicht unter 5°C. In einem Räume, in welchem sich die Temperatur constant zwischen 4—5°C. bewegte, krümmten sich die genannten Keimlinge im Lichte selbst nach Stunden nicht. Hierauf in einen dunklen Raum gebracht, welcher eine Temperatur von 15—17°C. hatte, trat keine Nachwirkung auf. Keimlinge der Schinkbohne, welche durch 7 Stunden bei einer Temperatur von 4—5°C. einseitig beleuchtet wurden, krümmten sich hierauf im Finstern bei 15—17°C. nicht, zum Beweise, dass bei der niederen Temperatur keine heliotropische Induction stattgefunden hatte.

Die mitgetheilten Versuche lehren wohl zur Genüge, dass die Einleitung des Heliotropismus sich genau unter denselben Bedingungen vollzieht, wie die sogenannte heliotropische Nachwirkung, diese aber auch wieder ganz strenge unter den Bedingungen, unter welchen überhaupt Heliotropismus stattfindet. Nebenher sei bemerkt, dass aber diese Bedingungen selbst wieder genau mit denen für das Längenwachsthum übereinstimmen, so zwar, dass wenigstens der positive Heliotropismus zweifellos als eine Erscheinung ungleichen Längenwachsthums anzusehen ist.

Dass zur Einleitung des Heliotropismus eine bestimmte Zeitdauer erforderlich ist, ist nach allen mitgetheilten Versuchen eben so gewiss, wie dass nach erfolgter Einleitung, selbst bei Ausschluss des Lichtes, der heliotropische Effect sich bis zu einer bestimmten Grenze fortsetzt. Nicht so leicht ist es aber, den Nachweis zu liefern, dass bei constanter Lichtstärke und sonst constanten Bedingungen die heliotropischen Effecte sich bis zu einem Maximum steigern und von hier wieder auf Null sinken; erstlich wegen der Periodicität des Längenwachsthums jedes Abschnittes eines heliotropisch krümmungsfähigen Organes, und zweitens, weil selbst bei constanter Leuehtkraft der Lichtquelle und constanter Entfernung des Versuchsobjectes von der Lichtquelle die Intensität des wirksamen Lichtes mit dem Fortschreiten des Heliotropismus abnimmt, da der betreffende Pflanzentheil immer mehr der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen sich nähert. Die erstgenannte Fehlerquelle ist im Versuche nicht völlig auszuschliessen, wohl aber die daraus entspringenden Fehler zu verkleinern, wenn stark heliotropische — aber nicht allzu stark wachsende Organe — unter den Bedingungen mässig raschen Wachsthums zum Versuche gewählt werden. Die zweite Fehlerquelle ist leicht dadurch auszuschliessen, dass man die zu prüfenden Organe stets so gegen die einfallenden Strahlen stellt, dass selbe auf die concave Fläche stets möglichst senkrecht zu stehen kommen.

Macht man den Versuch in der angegebenen Weise und bestimmt man von Zeit zu Zeit die Krümmungshalbmesser der heliotropisch gekrümmten Stengel durch senkrechte Schattenprojection, so erkennt man aus der ersten Differenzreihe der Werthe für die Radien, dass in der That die Stärke der heliotropischen Krümmung von 0 bis zu einem Maximum steigt und von hier wieder bis auf Null fällt.

Bei einem Versuche mit *Phaseolus multiflorus*, dessen epicotyles Stempelglied einen Krümmungshalbmesser von 14 Centimeter hatte, und das mit der concaven Hinterseite der Lichtquelle (Gasflamme) zugewendet wurde, ergaben sich nach Ablauf von je einer Viertelstunde folgende Werthe für die Krümmungshalbmesser:

	14,	14,	14,	14,	13,	11,	7,	5·5,	5,	5 Cm.
Differenzreihe		0,	0,	0,	1,	2,	4,	1·5,	0·5,	0.

Gleichsinnige Resultate wurden auch bei *Vicia Faba* gefunden. Es geht mithin aus allen diesen Versuchen hervor, dass die Erscheinung des Heliotropismus von Anfang bis Ende unter völlig gleichen Bedingungen und mit qualitativ demselben Effecte sich vollzieht, und dass der Verlauf der heliotropischen Effecte Besonderheiten darbietet, welche diesen Wachstumsprocess als eine Inductionserscheinung charakterisiren, für welche ich den, wie mir scheint, passenden Ausdruck „photomechanische Induction“ vorschlage.

¹ Lehrbuch 3. Aufl., p. 740.

Auch beim Geotropismus gibt sich eine ähnliche Induction zu erkennen, wie die Versuche lehrten, welche ich mit negativ geotropischen Organen (epicotyle, beziehungsweise hypocotyle Stengelglieder von *Helianthus annuus*, *Phaseolus multiflorus*, *Vicia Faba*, *Fisum sativum*, *Lepidium sativum* etc.) anstellte. Doch würde es zu weit führen, hier genauer auseinanderzusetzen, dass der (negative und wahrscheinlich auch der positive) Geotropismus nur unter den Wachstumsbedingungen der betreffenden Organe inducirt wird, und bei eingeleiteter Induction sich später in den entsprechenden Krümmungen bei Ausschluss der einseitig wirkenden Schwerkraft (nämlich beim Rotiren um eine horizontale Axe) äussert.

Dass beim Heliotropismus und Geotropismus Inductionen stattfinden, die, obwohl äusserlich nicht angedeutet, doch zu starken Krümmungen führen, ohne dass die das einseitig verzögerte, beziehungsweise verstärkte Wachstum bedingende Ursache dabei direct betheiligt ist, lässt vermuthen, dass unter den sogenannten spontanen Nutationserscheinungen manche vorkommen, welche auf äussere Kräfte zurückzuführen sein dürften.

Digitised by the Harvard University, Ernst Mayr Library of the Museum of Comparative Zoology (Cambridge, MA). Original Download from The Biodiversity Heritage Library (<http://www.biodiversitylibrary.org/>)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl.](#)
[Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt:](#)
[Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.](#)

Jahr/Year: 1879

Band/Volume: [39_1](#)

Autor(en)/Author(s): Wiesner Julius Ritter

Artikel/Article: [Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Eine Physiologische Monographie. I. Theil. \(Mit 1 Holzschnitt.\) 143-209](#)