

Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von *Allium*.

Von

Richard Neubert.

Geschichtliches als Einleitung.

Eine so eigenthümliche Art der Keimung, wie sie unsere Küchenzwiebel (*Allium cepa*) darbietet, musste bei einer so weit verbreiteten Kulturpflanze frühzeitig die Aufmerksamkeit der Pflanzenphysiologen auf sich lenken. So finden wir denn schon aus dem Jahre 1809 von Mirbel¹⁾ eine Beschreibung der Keimung der Zwiebel. Weitere Angaben finden sich ferner bei Tittmann²⁾ aus dem Jahr 1821 und Gaudichaud³⁾ 1843. Allen diesen Arbeiten sind Abbildungen beigegeben, welche das Wesen der Sache in richtiger Weise wiedergeben. Die ausführlichste und zugleich beste Darstellung hat sodann Sachs⁴⁾ im Jahre 1863 gegeben, auf welche deshalb hier bezüglich der Beschreibung des Vorganges verwiesen sein mag. Nur einige wenige Bemerkungen werden seinen Ausführungen im weiteren Verlaufe dieser Arbeit hinzuzufügen sein.

Ausserdem finden wir noch eine Reihe von Angaben über den

1) Mirbel, Nouvelles recherches etc. Ann. du Mus. d'histoire naturelle, XIII, 1809, p. 60, 75. — Observations sur la germination de l'oignon. l. c., p. 166, Taf. XIII, Fig. 17—24.

2) Tittmann, Die Keimung der Pflanzen. Dresden 1821, p. 50/51. Taf. VII.

3) Gaudichaud, Recherches générales etc. Mémoires etc., Paris 1843, Taf. V. Fig. 13, p. 130.

4) Sachs, Zur Keimungsgesch. von *Allium cepa*. Botan. Ztg. 1863, p. 342. Abgedr. in den ges. Abhandlg. über Pflanzenphysiologie, Bd. I, p. 644. — Handbuch d. Experimentalphysiologie, Leipzig 1865, p. 93.

Kotyledon verschiedener *Allium*-Arten bei Klebs¹⁾, Haberlandt²⁾, Darwin³⁾, Rimmer⁴⁾, Duvernoy⁵⁾, Kratzmann⁶⁾, Kittel⁷⁾, Schlickum⁸⁾ und Klotz⁹⁾.

Die meisten der neueren Arbeiten beschäftigen sich mit der Anatomie und Morphologie des Kotyledon, während Sachs namentlich die bei der Keimung erfolgende Stoffumänderung und Stoffwanderung berücksichtigt.

Zweierlei ist es, was bei der Keimung von *Allium* sofort ins Auge fällt:

1. dass der Kotyledon in Gestalt eines scharf umgebogenen Knies die Erde durchbricht und
2. dass diese Umbiegung späterhin sich ausgleicht und der Kotyledon sich gerade streckt.

Aufgabe und Methode.

Es wird nun die besondere Aufgabe dieser Arbeit sein, zu zeigen, wie diese beiden Erscheinungen zu Stande kommen bezw. zu untersuchen, ob und welche äusseren Einflüsse bei dem Zustandekommen derselben mitwirken. Auf einige andere Dinge, die im Verlaufe der Arbeit die Aufmerksamkeit auf sich lenkten, so insbesondere auf eine an dem Knie des Kotyledon sich sehr häufig bildende Protuberanz, soll sodann in einem besonderen Kapitel dieser Arbeit eingegangen werden.

1) Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Tüb. Unters. Bd. I, 1885.

2) Haberlandt, Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze. Wien 1877.

3) Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von V. Carns. Stuttgart 1881.

4) Rimmer, Ueber die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanze. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., I. Abth., Bd. 89. 1884.

5) J. G. Duvernoy, Untersuchungen über Keimung, Bau und Wachstum der Monokotyledonen. Stuttgart 1834, p. 5.

6) Kratzmann, Die Lehre vom Samen. Prag 1839.

7) Kittel, Ueber das Keimen verschiedener Samenarten der Liliaceen. Flora 1830, p. 640.

8) Schlickum, Morphol. u. anat. Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Monokotylen. Bibl. Botan., Heft 35, Stuttgart 1896.

9) H. Klotz, Ein Beitrag zur vergl. Anatomie d. Keimblätter. Diss. Halle 1892.

Ausser *A. cepa* benutzte ich zu meinen Versuchen eine ganze Reihe anderer *Allium*-Arten, sowie ferner *Hyacinthus romanus*, *Galtonia candicans*, *Bowiea volubilis*¹⁾, *Agave filifera* und *americana* und andere nach dem *Allium*-Typus²⁾ keimende Samen. Besonders erwies sich *A. odorum* als sehr brauchbar, weil diese Art etwas kräftiger ist als *A. cepa* und deshalb die erwähnten Eigenthümlichkeiten des Kotyledon sehr deutlich hervortreten lässt.

Die Samen zu den Versuchen stammten aus dem botanischen Garten der Universität Leipzig, nur die von *A. porrum* wurden aus einer hiesigen Gärtnerei bezogen. Bemerken möchte ich noch, dass die Samen von *A. odorum* sehr häufig die von Tretjakow³⁾ und Hegelmaier⁴⁾ des näheren untersuchte Eigenthümlichkeit zeigten, zwei Embryonen zu besitzen, die auch öfters beide zur Entwicklung gelangten.

Wenn ich im folgenden von den beiden Schenkeln des Kotyledon spreche, so werde ich den von der Wurzelgrenze bis zum Knie reichenden als den basalen bezeichnen, während ich unter freiem Schenkel den verstehe, dessen Ende vorerst im Samen verborgen bleibt, der sich aber späterhin bei der Geradestreckung frei in die Luft emporhebt.

I. Die Entstehung des Kniees.

A. Allgemeines.

Die verschiedenartigen Krümmungen, welche beim Wachsthum der Pflanzen auftreten, lassen sich bekanntlich auf zwei Ursachen zurückführen: entweder sind es äussere Einflüsse, welche dieselben veranlassen, oder aber innere, uns vorläufig nicht näher bekannte, in der Structur des betreffenden Organs begründete Anlässe. Erstere bezeichnet man nach Sachs als paratonische, letztere als

1) Lubbock, A contribution to our knowledge of seedlings. London 1892. vol. II, p. 578. — Irmisch, Die Wachstumsverh. von *Bowiea volubilis*. Abh. d. naturwiss. Vereins Bremen, 1880.

2) Klebs, l. c., p. 572.

3) S. Tretjakow, Ueber die Betheiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum*. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1895, p. 13.

4) F. Hegelmaier, Zur Kenntniss der Polyembryonie von *Allium odorum*. Botan. Ztg. 1897, p. 133.

autonome Nutationen (Wachsthumskrümmungen)¹⁾. Im Laufe der letzten Jahrzehnte hat sich namentlich durch die Arbeiten von Darwin²⁾, Wiesner³⁾, Vöchting⁴⁾ und anderen immer mehr die Ueberzeugung Bahn gebrochen, dass eine ganze Reihe von Nutationserscheinungen, so besonders die Krümmungen an den Hypokotylen und Epikotylen dikotyler Keimpflanzen, sowie das Nicken vieler Blütenstiele⁵⁾, autonomer Natur sind, während man früher annahm, dass dieselben durch die Wirkung der Schwerkraft eventl. durch die Last der Blütenknospen bzw. Kotyledonen zu stande kämen.

Was nun die Krümmung an den Kotyledonen von *A. cepa* anbelangt, so hat Sachs⁶⁾ für deren Zustandekommen ebenfalls Geotropismus angenommen. Er sagt darüber: „Die Entwicklung des Keimes beginnt mit der Streckung des unteren und mittleren Kotyledonartheiles; dadurch wird zunächst das Wurzelende sammt der Knospe aus der Samenschale hinausgeschoben. Da aber der abgefallene Same, seiner Gestalt entsprechend, gewöhnlich so liegt, dass das Wurzelende des Keimes nach oben sieht, so erfolgt der Austritt des Wurzelendes bei der Keimung ebenfalls gewöhnlich aufwärts. Erst wenn sich der hinausgeschobene Keimtheil auf 4—6 mm verlängert hat, tritt eine von der Schwerkraft bedingte Abwärtskrümmung ein, wodurch die Wurzelspitze dem Boden zugekehrt wird. Diese Krümmung erfolgt aber niemals an der Wurzel selbst, sondern sie findet an dem in Streckung begriffenen Theile des Kotyledon, der bereits ausserhalb des Samens liegt, statt. . . . Wenn die genannte Krümmung des Kotyledon stattgefunden hat, so wachsen zunächst beide Schenkel in gleichem Schritte weiter in die Länge. Die Krümmungsstelle wird dabei zu einem scharfen spitzen Knie. . . . Bei der Verlängerung der beiden Schenkel des spitzwinklig gekrümmten Kotyledon ist nur das Knie einer Verschiebung fähig, die zugleich nur nach oben erfolgen kann, weil

1) Der Begriff „Nutation“ hat zu verschiedenen Zeiten eine andere Bedeutung gehabt. Einen kurzen Ueberblick über die Wandlungen, welche derselbe erfahren hat, giebt Rimmer, l. c., p. 394.

2) Darwin, Bewegungsvermögen.

3) Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.

4) Vöchting, Die Bewegung der Blüten und Früchte. Bonn 1882.

5) Scholz, Die Nutationen der Blütenstiele der *Papaver*-Arten. Cohn's Beitr. Bd. V, Breslau 1892.

6) Sachs, l. c., p. 646. Vergl. auch Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig 1865, p. 93.

vermöge der Ursache, welche die ursprüngliche Krümmung bewirkt, die Convexität immer nach oben sieht“.

Dieser Auffassung von Sachs hat sich auch Klebs¹⁾ angeschlossen, während schon Rimmer²⁾ darauf hinwies, dass diese Erklärung nicht ausreichend sei. Doch sind seine Versuche zu wenig ausgedehnt, um ein klares Bild über den Vorgang geben zu können.

Endlich haben Wypiel³⁾ und vor ihm Haberlandt⁴⁾ die Ansicht ausgesprochen, dass die Krümmung des Embryo im Samen bereits „der Beginn der bei der Entwicklung des Keimpflänzchens folgenden Nutation“ sei, „da letztere als Fortsetzung der schon im Samen vorhanden gewesenen Krümmung“ erscheine. Dem gegenüber weise ich darauf hin, dass einerseits bei *Allium*-Arten, welche einen schneckenförmig⁵⁾ gekrümmten Embryo aufweisen, die Krümmungsebene der Keimlinge meist eine vollständig andere ist als die der Embryonen, und dass andererseits bei Keimlingen wie *Gallonia*, *Hyacinthus*, *Agave* u. a., die dieselbe Nutationskrümmung ausführen, der Embryo ein vollkommen gerades Stäbchen bildet. Durch eine derartige Annahme werden wir also der Erklärung der Thatsache um keinen Schritt näher gebracht.

B. Experimenteller Theil.

Wie man sieht, ist Sachs bei seiner Erklärungsweise genöthigt, anzunehmen, dass der abgefallene Same gewöhnlich mit dem Wurzelende nach oben liegt. Das ist aber von vornherein sehr unwahrscheinlich; denn der Same würde dann auf seiner schmalsten Kante ruhen. Man kann sich aber auch durch einfaches Ausstreuen der Samen überzeugen, dass dem durchaus nicht so ist. Im Gegentheil fallen die meisten Samen so, dass ihre grösste Fläche mit dem Boden in Berührung kommt und das Mikropylende nunmehr seitlich gelegen ist. Dementsprechend erfolgt der Austritt der Wurzel seitlich. Sachs ist zu seiner Meinung wohl durch den Umstand

1) Klebs, l. c., p. 573.

2) Rimmer, l. c., p. 420.

3) Wypiel, Beiträge zur näheren Kenntniss der Nutationen. Sep. d. Oesterr. botan. Zeitschr. 1879, p. 8 u. 12.

4) Haberlandt, Schutzeinrichtungen etc., p. 69.

5) Ich konnte übrigens bei keinem der in grosser Zahl von mir untersuchten Samen eine so starke Einrollung des Embryo beobachten, wie sie Sachs darstellt (Fig. 43).

veranlasst worden, dass man in späteren Stadien der Keimung die Samen allerdings meist mit nach oben gerichteter Mikropyle findet. Das ist aber nur eine secundäre Erscheinung. In Folge der späteren Kniebildung entsteht nämlich ein ziemlich erheblicher Zug, welcher, wenn die Samen nicht allzu fest liegen, dazu führt, dass dieselben herumgedreht werden. Am besten kann man diese Erscheinung verfolgen, wenn man die Samen mit abwärts gerichteter Mikropyle hinter eine Glaswand in Erde bringt und nach begonnener Keimung von Zeit zu Zeit die Lage des Samens markirt. Man sieht dann ganz deutlich, wie die Samen allmählich herumdrehen, sodass sie schliesslich mit nach oben gerichtetem Mikropylende in der Erde liegen.

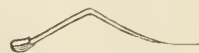
Man kann sich nun die Frage vorlegen, wie die Keimung verlaufen wird, wenn man die Samen mit nach unten gerichtetem Wurzelende in den Boden bringt. In diesem Falle kann die Wurzel bei ihrem Austritt sofort senkrecht nach unten wachsen, sie hat nicht nöthig, sich erst geotropisch abwärts zu krümmen, um in die für ihre Weiterentwicklung nöthige Lage zu kommen. Wäre die Annahme von Sachs, dass die Krümmung durch den Geotropismus erfolgt, richtig, so müsste in diesem Falle dieselbe ausbleiben, der Kotyledon also senkrecht nach oben wachsen und den Samen an seiner oberen Spitze mit über die Erde heben. Es wäre also gar nicht einzusehen, wie hierbei eine nach oben gerichtete Krümmung des Kotyledon zu stande kommen sollte. Zahlreiche in dieser Richtung angestellte Versuche lieferten aber den sicheren Beweis, dass es ganz gleichgiltig ist, wie man den Samen in der Erde unterbringt, es wird in jedem Falle die charakteristische Biegung erzeugt ¹⁾.

1) Rimmer (l. c., p. 400) fand bei *Helianthus*, dass Samen, welche so in den Boden gesteckt wurden, dass das Ende, aus welchem die Wurzel austritt, abwärts gerichtet ist, nicht so stark gekrümmte Keimlinge lieferten, als solche, welche horizontal gelegt wurden. Er fand auch einzelne Keimlinge, welche bei dieser Stellung überhaupt nicht gekrümmt waren. — Die gleiche Beobachtung machte auch Wiesner bei Keimlingen von *Linum* (Wiesner, Die undulirende Nutation, p. 40). Bei *Allium* konnte ich eine entsprechende Wahrnehmung nicht machen. Zwar habe ich drei Fälle beobachtet, bei welchen in dieser Lage keine Krümmung eintrat, aber in diesen Fällen gingen stets die Pflänzchen zu Grunde, augenscheinlich deshalb, weil sie nicht vermochten, den Samen durch das darüber liegende Erdreich hindurchzuschieben. Es fehlte offenbar diesen Exemplaren die Fähigkeit der autonomen Nutation und das gereichte ihnen zum Verderben. — Siehe auch meine Beobachtungen an *Ricinus*, p. 143. — Vergl. hierzu Vöchting, Blüten und Früchte, p. 187 f.

Wir müssen also nach einer anderen Erklärung der Thatsache suchen. Legen wir Samen von *Allium* oder *Galtonia* auf eine mit Fliesspapier überzogene Glasplatte, und bringen sie in einen feuchten Raum, so keimen dieselben nach 5—6 Tagen. Ist der hervorgetretene Theil etwa 1—2 cm lang, so bemerkt man ungefähr in der Mitte eine kleine Biegung, sodass die Keimlinge etwa die in Fig. 1 angegebene Gestalt aufweisen. Diese Ausbiegung erfolgt an verschiedenen Keimlingen bald nach links, bald nach rechts, wird aber übrigens meist bald wieder ausgeglichen. Sie verdankt ihre Entstehung dem ungleichen Wachsthum an den antagonistischen Flanken.

Diese Wahrnehmung führt uns dazu, einen analogen Versuch auch am Klinostaten auszuführen¹⁾. Ich brachte Samen von *A. cepa* und *A. odorum* auf befeuchtete Torfplatten und befestigte sie daran mit Insectennadeln, welche durch die Samenschale geführt wurden. In anderen Fällen klebte ich dieselben mittelst Klebwachs an Glas-scheiben. Diese Platten brachte ich nun in ein cylindrisches Glasgefäss, welches als feuchter Raum diente, und liess diese Cylinder an einem Klinostaten rotiren. Zunächst wuchsen die Wurzeln dieser Keimlinge gerade aus. Nachdem sie aber eine Länge von ca. 2 cm erreicht hatten, zeigten sie ebenfalls jene charakteristische Krümmung. Da bei dieser Versuchsanstellung der Same festgelegt war, so musste in Folge der Krümmung der nach der Wurzel gehende, also basale, Schenkel eine zeigerartige Bewegung um das als Mittelpunkt gedachte Knie ausführen, welche nach meiner Schätzung 40—45° betragen haben mag. Um auch sicher zu sein, dass die hier in Frage stehende Krümmung derjenigen entspricht, welche zur Entstehung des Kniees führt, markirte ich die Stelle bei einigen Exemplaren und brachte sie in die Erde. Das Resultat bestätigte meine Annahme.

Fig. 1.



Ausbildung der Krümmung bei freiliegenden Samen.

Ich brachte nunmehr Samen von *Allium* und *Galtonia* in einem Topf ungefähr $\frac{1}{2}$ cm tief in die Erde, band einen Streifen weitmaschigen Stramin darüber, kehrte den Topf um und stellte ihn im dampfgesättigten Raume auf, um zu verhindern, dass die Wurzel

1) Samen, welche ich zu Klinostatenversuchen verwendete, wurden vorher nicht eingequellt, da es mir, obwohl es nicht wahrscheinlich ist, doch nicht ausgeschlossen schien, dass der Embryo im Beginne seiner activen Thätigkeit geotropisch beeinflusst werde, sodass die spätere Krümmung als eine Nachwirkung der Schwere gedeutet werden könnte.

sich bei ihrem Austritte hydrotropisch krümmte. Zur Ausschliessung heliotropischer Krümmungen wurde das Ganze mit einem schwarzen Cylinder überdeckt. Nach sechs Tagen erschienen die Wurzelspitzen zwischen den Maschen des Stramin. Die jungen Keimlinge hatten jetzt die in Fig. 2b dargestellte Gestalt. Das Würzelchen hatte sich also beim Austritt aus dem Samen positiv geotropisch gekrümmt. Nach einigen weiteren Tagen, nachdem die Wurzel

Fig. 2.



Keimung bei
Inversstellung
des Topfes.

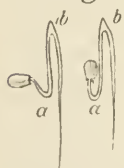
samt dem mit hervorgetretenen Kotyledon etwa eine Länge von 2 cm erreicht hatte, zeigte sich dicht unter dem Boden eine Knickung, genau in derselben Weise, wie ich es bei freiliegenden Samen beobachtet hatte (s. Fig. 2a). Die frei herabhängende Wurzel wurde dabei leicht aus der Verticalen herausgebogen, in ganz ähnlicher Weise, wie dies bei der Sachs-schen Krümmung an den Wurzeln von *Vicia faba* geschieht. Noch viel ausgesprochener ist diese Seitwärtsbiegung bei *Galtonia*, bei welcher die Wurzel gar

nicht selten in horizontale Richtung geräth und nach oben gegen den Stramin angedrückt erscheint.

Dieser Versuch, welcher übrigens schon von Rimmer¹⁾ gemachte Beobachtungen vollauf bestätigt, zeigt deutlich, dass die geotropische Abwärtskrümmung der Wurzel und die Bildung des Knies zwei ganz verschiedene, von einander unabhängige Dinge sind. Diese ist eine rein autonome Erscheinung, während jene durch den positiven Geotropismus bedingt ist.

Wie später gezeigt werden soll, ist aber der Kotyledon als Ganzes auch negativ geotropisch. Das führt nun zu eigenthümlichen Wachthumserscheinungen, wenn man die in dieser Weise kultivirten Pflänzchen sich weiter entwickeln lässt. Es macht sich nämlich der negative Geotropismus darin geltend, dass das Knie, sofern es dem Boden unten dicht anliegt, sich in denselben gewissermassen nach oben hin einbohrt. Immer weiter schieben sich die beiden Schenkel in das darüber liegende Erdreich hinein und nach Verlauf von 10—12 Tagen zeigen sie die in Fig. 3 wieder-gegebene Gestalt. *a* ist die durch den negativen Geotropismus des Kotyledon hervorgerufene Knickung, *b* die durch autonome Wachthumsvorgänge erzeugte.

Fig. 3.



Bei Invers-
stellung des
Topfes erwach-
sene Keimlinge.

1) Rimmer, l. c., p. 420.

Man ersieht daraus auch, dass es nicht die dem Samen unmittelbar anliegende Partie des Kotyledon ist, welche die autonome Krümmung ausführt, sondern dass sie auf demjenigen Theile deselben sich befindet, welcher zuerst aus dem Samen hinausgeschoben wurde und nun zwischen der Ansatzstelle der Wurzel und dem Samen, dicht über der Plumula, liegt. Ob etwa der Plumula irgend welcher Einfluss auf die Krümmung zukommt, vermochte ich nicht festzustellen; die Möglichkeit ist jedenfalls nicht zu leugnen; namentlich, wenn man bedenkt, dass es nur durch diese Krümmung des Kotyledon möglich wird, die Plumula in die richtige Lage zu bringen. Etwaige Versuche, die Plumula an dem Embryo zu zerstören, scheitern an der Kleinheit dieses Organs und der Empfindlichkeit des Embryo gegen Verletzungen.

Ich führte nun noch eine Reihe von Versuchen am Klinostaten aus. Hierbei zeigte sich, dass immer, obwohl die Wirkung der Schwerkraft beseitigt ist, das Knie in ganz normaler Weise gebildet wird (s. Fig. 4). Besonders interessant ist der Fall, wenn man die Samen so in die Erde bringt, dass das Mikropylende nach aussen gerichtet ist. Hierbei wächst die Wurzel zunächst geradeaus, sodass sie über den Boden hinaus gelangt. Ragt sie etwa 1 cm hervor, (wobei man dafür Sorge tragen muss, dass sie nicht verwelkt oder vertrocknet), so erfolgt dicht am Boden eine Krümmung, wodurch die Wurzel in parallele Lage zum Boden gebracht wird. Häufig, so namentlich bei *Hyacinthus* und *Galtonia* betrug der Krümmungswinkel 180^0 und die Umbiegung erfolgte so energisch, dass die Wurzel fest gegen den Boden angedrückt erschien. Gewöhnlich dringt dann die Wurzel noch in den Boden ein, und die Pflänzchen unterscheiden sich nun in ihrem Habitus fast nicht von den unter normalen Verhältnissen erwachsenen. Eine bestimmte Flanke scheint auch hier nicht bevorzugt zu sein, sondern es scheint jede Seite dazu befähigt, das Knie zu erzeugen. Es kann daher nicht Wunder nehmen, dass am Klinostaten das Knie häufig nicht über den Boden gelangt, sondern seitlich in demselben vordringt. Solche Pflänzchen gehen nach gewisser Zeit des Wachstums zu Grunde, da es ihnen nicht gelingt, zu Luft und Licht emporzudringen.

Endlich führe ich noch einen Versuch an, welcher mir besonders deutlich zu beweisen scheint, dass die durch Geotropismus

Fig. 4.



Am Klinostaten erwachsene Keimlinge von *Galtonia canadensis*.

erzeugte Krümmung nichts mit der autonomen Nutation zu thun hat. Ich füllte einen Topf etwa $\frac{3}{4}$ mit Erde an, legte darauf eine Glasplatte und auf diese Samen von *Allium* und *Galtonia*. Darauf

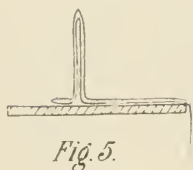


Fig. 5.

Auf einer Glasplatte erwachsener Keimling.

bedeckte ich das Ganze etwa 1 cm hoch mit Erde. Ich wollte durch die Glasplatte verhindern, dass die Wurzel nach ihrem Austritt eine Abwärtskrümmung erfuhr. Es zeigte sich nun, dass die Wurzeln auf der Glasplatte bis an den Rand gewachsen waren und dort senkrecht in den Boden hinabgingen, während unabhängig davon in der Nähe des Samens die

Kniebildung in durchaus normaler Weise erfolgt war (s. Fig. 5). Beachtenswerth erscheint wiederum die Thatsache, dass die Krümmung dicht oberhalb der Plumula angelegt wurde.

C. Wachstumsverhältnisse.

Man sieht, dass die Bildung des Knies ganz analog ist den Nutationskrümmungen an den Hypokotylen verschiedener dikotyler Keimpflanzen. Das, was der Nutationskrümmung von *Allium* etc. ein anderes Gepräge verleiht, ist hauptsächlich der Umstand, dass

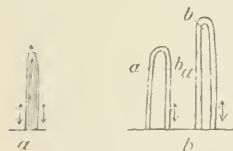


Fig. 6.

Schema der Wachstumsvertheilung.

a) bei *Allium*.

b) bei *Helianthus*.

hier der freie Schenkel zur Aufsaugung des Endosperms dient und zu diesem Zwecke längere Zeit im Samen festgehalten wird. Damit hängt zugleich die Wachstumsvertheilung am Kotyledon zusammen, indem bei *Allium* an beiden Schenkeln eine Wachstumszone auftritt (s. Fig. 6a). Das ist eine sehr bemerkenswerthe Thatsache, die schon von Mirbel¹⁾ in den Hauptzügen constatirt wurde.

Man kann sogar die beiden Schenkel von einander trennen, sie halten in ihrem Wachsthum noch eine Zeit lang gleichen Schritt. Durch diese Anordnung wird es ermöglicht, dass der Kotyledon als Assimilationsorgan fungiren kann, während er gleichzeitig aus dem in der Erde verbleibenden Samen Nahrung bezieht.

Dass diese Aufgabe aber auch in anderer Weise gelöst werden kann, beweisen die Verhältnisse bei *Hyacinthus* und *Galtonia*.

1) Mirbel, l. c., p. 166.

Hier liegt nur in den allerersten Stadien der Keimung auf beiden Schenkeln eine Wachstumszone, während später nur auf dem basalen eine solche bestehen bleibt. Man kann diesen Unterschied schon mit blossen Auge namentlich bei raschem Wachstum constatiren, da die Stelle stärksten Wachstums in Folge noch nicht ausgebildeten Chlorophyllfarbstoffes weiss erscheint. Bei *Allium* sind demgemäss zwei solcher weissen Stellen sichtbar, bei *Hyacinthus* und *Galtonia* nur eine auf dem basalen Schenkel. Die Folge dieses Wachstums ist, dass es nicht zur Ausbildung eines feststehenden Knies kommt wie bei *Allium*, sondern dass eine stete Verschiebung der Krümmungsstelle stattfindet, dergestalt, dass die einzelnen Punkte des basalen Schenkels nach einander die Krümmung durchlaufen und so allmählich auf den freien Schenkel hinüberwandern (s. Fig. 6b). Bedingung für diese Erscheinung ist natürlich, dass das an der Krümmung liegende Gewebe, wenn auch nur in geringem Maasse, wachstumsfähig bleibt. Ist dies nicht mehr der Fall, so wird auch hier die Krümmung feststehend, der basale Schenkel wächst aber weiter in die Länge und zieht schliesslich den andern aus dem Samen heraus.

D. Einfluss des Substrates.

Es wurde oben darauf hingewiesen, dass bei freiliegenden Samen die Nutationskrümmung wohl eingeleitet wird, aber in den meisten Fällen alsbald sich wieder ausgleicht. Zu einem scharfen Knie, wie wir es bei der Kultur in der Erde sehen, kommt es niemals auch nur annähernd. Das zeigt uns, dass bei dem Zustandekommen desselben noch ein anderer wesentlicher Factor mitwirkt. Ich kultivirte *Allium* und *Galtonia* in recht lockerem Sägemehl und in ganz feinem Sand, dessen einzelne Körnchen also leicht verschiebbar waren. Die ersten Stadien der Keimung wurden in normaler Weise durchlaufen, bald aber zeigte sich, dass die beiden Schenkel einander nicht dicht anlagen, und der Kotyledon bildete bei seinem Durchbruch kein scharf geknicktes Knie, sondern einen weiten Bogen. Daraus erhellt, dass die scharfe Knickung grossentheils eine Zwangslage ist. Liegen die Samen frei, so können sich beim Zuwachs beide Enden verschieben, nach der einen Seite die Wurzel, nach der anderen der Same, und es bleibt die Biegungsstelle der feststehende Punkt. Anders, wenn die Samen in einem Medium sich befinden, in welchem sowohl Wurzel als auch Samen

fixirt sind; hier ist nur die Biegungsstelle einer Verschiebung fähig. Je mehr nun bei dem Wachsthum ein seitliches Ausweichen der Schenkel erschwert wird, umso fester müssen sie sich aneinander legen; je lockerer das Keimbett ist, um so weiter wird der Bogen sein, den der Kotyledon bildet. Man kann sich die Sache so vorstellen, dass bei der Keimung in Erde durch das vordringende Knie, welches an seinem vorderen Ende noch mit einer besonderen Spitze versehen ist, gewissermaassen ein enger Kanal geschaffen wird, in welchen die beiden Schenkel dann hineingezwängt werden. Man könnte diesen Kanal durch ein enges Glasröhrchen ersetzen, in welches man das Knie hineinwachsen lässt. Ich führte diese Versuche so aus, dass ich Glasröhrchen von etwa 2 mm Durchmesser und 4 cm Länge an einem Stäbchen befestigte und diese Stäbchen so in Erde steckte, dass die untere Oeffnung des Glasröhrchens direct über dem Mikropylende des flach auf die Erde gelegten Samens zu liegen kam. Bei der Keimung wuchs dann das Knie in das Röhrchen hinein, während der Same selbst von dem Röhrchen festgehalten wurde. Die auf diese Weise kultivirten Pflänzchen zeigten sich nun in jeder Beziehung durchaus normal entwickelt.

Bei Keimlingen, welche einen kräftigeren Kotyledon besitzen, bildet derselbe kein scharfes Knie, sondern einen mehr oder minder weiten Bogen. Das rührt eben daher, dass dieselben eher im Stande sind, den Bogen seitlich zu verschieben. Man bemerkt deshalb auch deutlich hinter dem Kotyledon eine kleine Furche. Das zeigt sich schon bei *Hyacinthus* und *Galtonia*, ist aber besonders deutlich bei dem kräftigen Kotyledon von *Agave americana*, bei welchem der Radius der Krümmung 2—3 mm beträgt.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, dass die Anlage des Knies nicht von der Schwerkraft beeinflusst wird, sondern eine rein autonome Wachsthumerscheinung ist. Allerdings ist eine Abhängigkeit von der Schwere insofern vorhanden, als durch sie die Krümmungsebene bestimmt wird. Dass bei *Allium* die Krümmungsstelle zu einem so scharfen Knie wird, beruht aber auf rein mechanischen Ursachen, indem dafür einerseits die mehr oder minder kräftige Ausbildung des Kotyledon, andererseits die Beschaffenheit des Bodens maassgebend sind.

II. Die Ausgleichung des Knieses.

A. Allgemeines.

Ist der Nahrungsvorrath des Samens erschöpft, so stellt der freie Schenkel sein Wachsthum ein. Es hat den Anschein, als ob schon längere Zeit vorher der basale Schenkel keine Nahrung mehr aus dem Endosperm bezöge, sondern frühzeitig sich selbst ernährt. Daraus erklärt es sich, dass auch dann, wenn man die beiden Schenkel von einander trennt, sie doch noch eine Zeit lang in gleichem Tempo weiter wachsen, namentlich scheint der basale Schenkel in keiner Weise in seinem Wachsthum beeinträchtigt zu sein, was doch der Fall sein müsste, wenn er vom Endosperm des Samens zehrte. Ferner wird es verständlich, dass dann, wenn der Same frühzeitig über die Erde gehoben wird und vertrocknet, sich dies namentlich in der viel geringeren Entwicklung des freien Schenkels geltend macht. Da nun nach dem Aussaugen des Endosperms das Saugorgan des Kötyledon nur sehr locker im Samen steckt¹⁾, der andere Schenkel aber sich ständig verlängert, so ist klar, dass dasselbe nunmehr aus dem Samen herausgezogen wird²⁾.

In der Regel geht dies sehr leicht; wird aber durch irgend einen Umstand das Herausziehen verhindert, so krümmt sich der basale Schenkel entweder bügelartig oder S-förmig (so besonders bei *Galtonia* und *Hyacinthus*). Es entsteht dadurch eine Spannung, welche schliesslich dazu führt, dass der freie Schenkel aus dem Samen gezogen wird, oder wenn dies nicht möglich ist, dass er vertrocknet und endlich unter dem Zug des andern Theiles reisst. Es wird also auf jeden Fall eine Befreiung herbeigeführt und der Kötyledon kann sich aufrichten, um seine Aufgabe als erstes Assimilationsorgan zu erfüllen³⁾. Dieses Aufrichten führt theils zu einer völligen Geradestreckung des ganzen Keimblattes, sodass später von der früheren Krümmung nichts mehr zu bemerken ist; bei vielen

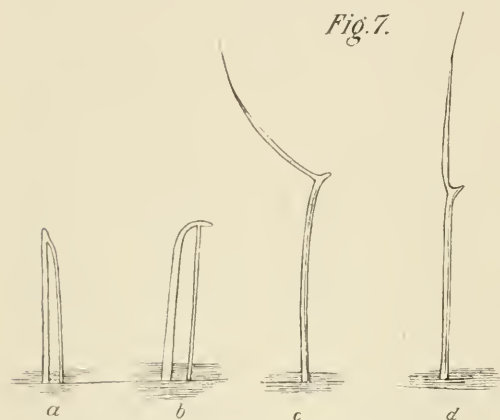
1) Meist wird das Endosperm nicht vollständig verbraucht, sondern es bleibt ein Rest von Nährmaterial in der Samenschale zurück.

2) Vergl. die Schilderung bei Sachs, l. c., p. 647, 648.

3) Nachdem der freie Schenkel sich erhoben, vertrocknet das äusserste Ende desselben, welches zur Aufsaugung des Endosperms diente. Das hat seinen Grund hauptsächlich darin, dass dieser Theil nicht mit einer Cuticula versehen ist und nur eine ganz dünne und zarte Epidermis besitzt (s. Schliekun, l. c., p. 16). In Folge dessen verdunstet das Wasser sehr rasch und die Zellen sterben ab. Im feuchten Raum geschieht dies nicht.

Exemplaren bilden aber die beiden Schenkel auch späterhin noch einen stumpfen Winkel oder es ist doch der Ort der ehemaligen Biegung noch deutlich zu erkennen (s. Fig. 7)¹⁾.

Zu einer vollständigen Ausgleichung kommt es bei *Allium* immer dann, wenn an dem Knie nicht die später zu beschreibende Anschwellung vorhanden ist. Bei *Bowiea volubilis* bildet die vollständige Geradestreckung die Regel, während man bei *Hyacinthus* in den meisten Fällen dauernd den Ort der Krümmung wahrnehmen kann, häufig



Verschiedene Keimungsstadien von *Allium odorum* mit sehr deutlicher Protuberanz.

bleibt hier sogar eine hakenförmige Umbiegung bestehen. Es hat das seinen Grund darin, dass die Zellen an der Biegungsstelle zeitig ihre Wachthumsfähigkeit einbüßen, womit es auch zusammenhängt, dass die Krümmung immer dann bestehen bleibt, wenn es dem Kotyledon nicht gelingt, sich rechtzeitig aus dem Samen zu befreien. Verhindert man die Aus-

gleichung eine Zeit lang dadurch, dass man die beiden Schenkel zusammenbindet oder noch besser, indem man sie in einem engen Glasröhrchen wachsen lässt, so kommt es ebenfalls auch bei nachfolgender Befreiung nicht zu einem Ausgleich, weil eben während dieser Zeit die Zellen ihr Wachsthum endgiltig eingestellt haben. Bei *Allium* findet jedoch meist noch Geradestreckung statt, wenn man den Kotyledon auch 2—3 Wochen daran hinderte.

B. Experimente.

Was nun die Ursache betrifft, welche die Geradestreckung veranlasst, so hatte sich Mirbel²⁾ eine höchst eigenartige An-

1) Darwin, l. c., p. 48, 49, 81. Haberlandt, l. c., p. 77.

2) Mirbel, l. c., p. 166. Cet effet résulte de la force d'ascension de la sève qui se porte au sommet du cotylédon, quand la graine épuisée ne contient plus de nourriture.

schauung gebildet. Er dachte sich, dass, nachdem der freie Schenkel aufgehört hat, Nahrung aus dem Endosperm des Samens zu beziehen, nunmehr ein Saftstrom aus dem basalen Schenkel in den andern hinüberflüsse und durch die Kraft dieses aufsteigenden Saftstromes der Kotyledon gerade gestreckt würde, etwa wie ein gekrümmter Gummischlauch sich streckt, wenn man den Strahl einer Wasserleitung in denselben hineinschickt. Ganz abgesehen davon, dass ein solcher Saftstrom nicht existirt, würde diese Anschauung voraussetzen, dass die Krümmung eine rein mechanische sei. Sie ist aber in Wirklichkeit eine durch Wachsthum fixirte und daher auch durch Plasmolyse nicht rückgängig zu machen. Die Aufhebung der Krümmung kann nur durch Wachsthumsvorgänge erfolgen, und es fragt sich nur, wodurch diese Wachsthumsvorgänge ausgelöst werden. Die Vermuthung liegt nahe, dass dies wie bei vielen ähnlichen Vorgängen durch negativen Geotropismus geschieht.

Ich stellte folgende Versuche an: Töpfchen mit Keimpflanzen, welche eben begannen, die Krümmung auszugleichen, stellte ich verkehrt auf. Um die geotropische Aufrichtung des basalen Schenkels zu verhindern, wurde dieser in einem Glasröhrchen festgehalten und das Ganze dunkel gestellt. Wäre negativer Geotropismus die Ursache der Aufrichtung, so dürfte in dieser Stellung keine Geradestreckung des Kotyledon eintreten, im Gegentheil wäre zu erwarten, dass sich die Krümmung noch mehr verschärfe. Das ist jedoch nicht der Fall, sondern es tritt Geradestreckung ein, wenn auch einige Tage später als in normaler Stellung.

Allzu grossen Werth möchte ich übrigens diesem Versuch nicht beimessen, da hier einerseits das Gewicht des Schenkels in Betracht kommt, ein Factor, der sich nicht leicht in einwandsfreier Weise eliminiren lässt, andererseits dadurch, dass der basale Schenkel der Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt ist, aber an der Aufrichtung verhindert ist, Verhältnisse geschaffen sind, welche sich in ihrer Wirkungsweise nicht controlliren lassen.

Immerhin besitzt das Experiment in Verbindung mit den Ergebnissen der Versuche am Klinostaten Bedeutung. Zu diesen Versuchen wurden sowohl solche Pflanzen benutzt, welche am Klinostaten erwachsen waren, als auch solche, die erst im Beginn des Ausgleichs der Wirkung der Schwerkraft entzogen wurden. Beide Partien verhielten sich gleich und zeigten, dass die Geradestreckung auch am Klinostaten erfolgt. Daraus geht hervor, dass wir es in

der Ausgleichung der Krümmung ebenfalls mit einer autonomen Erscheinung zu thun haben. Jedoch ist nicht zu verkennen, dass auch hier der Schwerkraft ein gewisser richtender Einfluss zukommt, insofern es bei den Pflanzen am Klinostaten häufig zu allerlei Unregelmässigkeiten während der Geradestreckung kommt. Es macht den Eindruck, als ob die Pflanze das Orientirungsvermögen im Raume verloren habe und unsicher tastend nach dem rechten Wege suche. Besonders häufig beobachtet man eine Schlingenbildung, welche darauf beruht, dass nicht die innere, sondern die äussere Seite im Wachsthum begünstigt erscheint; später rückt dann mitunter das Wachsthumsmaximum auf die Innenseite und führt nun zur Aufrollung der Schleife. Nicht selten bleibt dieselbe aber auch bestehen.

Besonders auffällig sind diese Erscheinungen bei *Hyacinthus romanus*, auf welche sich die Fig. 8 beziehen. Hier zeigt sich am basalen Schenkel häufig noch eine Zurückbiegung, sodass der obere Theil desselben fast in horizontale Lage kommt.

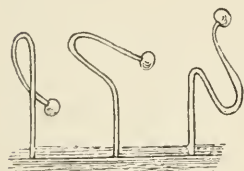


Fig. 8.

Am Klinostaten wachsende Keimlinge von *Hyacinthus romanus* während der Geradestreckung.

Es scheint mir danach zweifellos zu sein, dass der Kotyledon zwar befähigt ist, aus inneren Ursachen sich gerade zu strecken, dass aber zur normalen und glatten Ausführung des Ausgleichs die Mitwirkung der Schwerkraft erforderlich ist¹⁾.

Das Licht hat scheinbar keinen Einfluss, und die Temperatur wirkt nur insofern auf den Gang der Ausgleichung ein, als das Wachsthum von derselben abhängig ist.

Eine weitere Frage ist nun die, wodurch es veranlasst wird, dass erst nach dem Freiwerden des Schenkels die innere Seite stärker zu wachsen beginnt. Es ist das Naheliegendste, mit Darwin²⁾ anzunehmen, dass das Wachsthum gehemmt oder ganz verhindert wird, so lange die beiden Schenkel des Bogens fest zusammengepresst sind. Man kann nämlich beobachten, dass die Ausgleichung stets eintritt, wenn man die Samen befreit³⁾ oder den

1) Rimmer, l. c., p. 402.

2) Darwin, l. c., p. 84.

3) Es ist eine bemerkenswerthe Thatsache, dass bei allen älteren Autoren Abbildungen und Text so abgefasst sind, als ob der Same immer an der Spitze des Kotyledon mit in die Höhe genommen würde. Dieser Fall ist nicht der normale, er tritt nur

freien Schenkel dicht über dem Samen abschneidet. Doch wird der folgende Versuch zeigen, dass dabei noch ein anderer Factor in Betracht zu ziehen ist. Ich brachte Töpfchen mit etwa 1 cm langen Keimlingen in einen feuchten Raum. Bei einer Anzahl von Pflänzchen hatte ich den Samen von Erde befreit, bei anderen denselben weggeschnitten. Die Schenkel der letzteren richteten sich auf, die, welche den Samen noch trugen, nicht. Der Schenkel wuchs bei diesen noch weiter in die Länge, und erst später richtete auch er sich in die Höhe. Man sieht sofort den Unterschied gegenüber den früheren Versuchen. Befreit man den Samen von der Erde, so hebt man damit nicht nur die vorhandene Spannung auf, sondern man bringt auch den Samen zum Vertrocknen und entzieht somit dem Keimling die Nahrung. Der Erfolg ist also dann der gleiche, als wenn man den Samen abgeschnitten hätte. Im feuchten Raum hingegen vermag der Kotyledon auch fernerhin aus dem Samen Nahrung zu beziehen. Immerhin erfolgt die Aufhebung der Krümmung früher als sonst; auch erreicht der freie Schenkel nicht die normale Länge, sodass man wohl sagen kann, beides, Aufhebung der Hemmung und Aufhören der Nahrungszufuhr sind für den Beginn der Wachsthumsthätigkeit an der Biegungsstelle von Bedeutung.

Dass nicht etwa das durch die Durchtränkung mit Wasser etwas erhöhte Gewicht des Samens die Ursache ist, geht daraus hervor, dass die Schenkel mit vertrocknetem Samen mit Leichtigkeit das doppelte Gewicht des Samens emporheben.

Was nun das Wachsthum im einzelnen anbetrifft, so ist nur hervorzuheben, dass dasselbe in sehr verstärktem Maasse an der Innenseite (Concavseite) Platz greift, dass es aber auch an der Convexseite nicht völlig erloschen ist. Eine Tabelle mag darüber näheren Aufschluss geben. Es liegen derselben Messungen an *A. odorum* zu Grunde und zwar an Exemplaren, welche die Biegung vollständig ausglich. Die Messung erfolgte mit dem Horizontalmikroskop. Ueber die Eintheilung in Zonen s. Fig. 9.



Fig. 9

Markirung
von *Allium*
od. z. Wachsthumsmessung.

dann ein, wenn die Samen zu wenig mit Erde bedeckt sind und führt stets zu einer Benachtheiligung der Keimlinge, weil ein grosser Theil des Endosperms dabei unbenutzt bleibt. Vergl. Mirbel, Gaudichaud, Duvernoy (p. 5), Tittmann (p. 51), Kittel, Kratzmann, Irmisch, Lubbock. Letztere beiden betr. *Bowica*.

i = Innenseite, — a = Aussenseite.

Zone	Länge in mm						Zuwachs				Gesamttzuwachs	
	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a	i	a
1	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	0,6	—	—	—	—	—	—
2	0,6	0,7	0,7	0,7	0,8	0,7	0,1	—	0,1	—	0,2	—
3	0,4	0,8	0,7	0,9	0,9	1,0	0,3	0,1	0,2	0,1	0,5	0,2
4	0,6	0,9	0,8	1,0	1,0	1,1	0,2	0,1	0,2	0,1	0,4	0,2
5	0,5	0,7	0,7	0,8	0,9	0,8	0,2	0,1	0,2	—	0,4	0,1
6	0,6	0,7	0,6	0,7	0,6	0,7	0,1	—	—	—	0,1	—
	3,3	4,4	4,1	4,7	4,8	4,9	0,9	0,3	0,7	0,2	1,6	0,5

Gesamtlänge der gemessenen Zonen 1—6
vor

dem Ausgleich

nach

i a
3,3 4,4i a
4,8 4,9

Gesamttzuwachs i 1,6 mm, a 0,5 mm.

III. Sonstige Bewegungen des Kotyledon.

Wenn ich bisher gezeigt habe, dass die Krümmungen des Kotyledon in der Hauptsache auf innere Ursachen zurückzuführen sind, so soll damit nicht gesagt sein, dass er nicht auch geotropisch und heliotropisch reactionsfähig sei. Im Gegenteil will ich hier zeigen, dass auch diese Erscheinungen an demselben zu beachten sind. Die beiden Schenkel verhalten sich auch in dieser Beziehung wie ein Stengeltheil. Es ist keine Flanke in Bezug auf Bewegungsfähigkeit vor der andern bevorzugt, sondern alle sind in gleicher Weise zu verstärktem Wachstum befähigt. Bei *Allium* sind es auch beide Schenkel, natürlich nur solange, als der freie Schenkel überhaupt wachsthumsfähig ist. Trennt man die beiden Schenkel am Knie von einander und legt den Topf, in welchem sich die Pflanzen befinden, horizontal, so richten sich beide Schenkel innerhalb 24 Stunden vollständig senkrecht auf. Verfährt man ebenso mit Keimlingen von *Hyacinthus* oder *Galtonia*, so richtet sich nur der basale Schenkel auf, während der andere in seiner alten Lage beharrt.

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, wie dieser negative Geotropismus dazu dient, das Knie in die für seine Entwicklung

nöthige Lage zu bringen. Wäre der Kotyledon nicht geotropisch, so würde es nicht möglich sein, dass das Knie, welches, wie gezeigt wurde, an jeder beliebigen Flanke sich anlegen kann, doch immer nach oben hin sich richtet, um das Erdreich zu durchbrechen. In der That findet man ja auch bei den am Klinostaten keimenden Pflanzen die Krümmung nach den verschiedenen Richtungen im Boden vordringen.

Dass der Kotyledon auch auf einseitige Beleuchtung reagirt und sich dem Lichte zuwendet, und dass auch hierbei alle Flanken sich gleichmässig verhalten, sei nur kurz erwähnt.

Auch die von Darwin¹⁾ als Circumnutation bezeichnete Bewegungsform kann man sehr gut am Kotyledon von *Allium* beobachten. Besonders deutlich tritt sie während der Geradestreckung des Kotyledon an dem basalen Schenkel auf. Ganz abnorm gestaltet sich diese Circumnutation bei am Klinostaten wachsenden Keimlingen, sodass man hier nicht erst die von Darwin benutzten Vergrösserungsmethoden anzuwenden braucht, um dieselben zu beobachten²⁾. Es geht daraus auch hervor, dass unter normalen Verhältnissen der Geotropismus der Circumnutation entgegenwirkt, insofern er den Pflanzentheilen eine mehr gerade Richtung aufnöthigt.

Endlich möchte ich noch auf die an dem Kotyledon wahrnehmbaren Torsionen hinweisen. Markirte ich die Schenkel an der mir zugekehrten Seite, so fand ich oft am nächsten Tage die Marken nach innen oder aussen gedreht, später kehrten sie dann mitunter in ihre erste Lage zurück oder bewegten sich in anderer Weise weiter. Dabei war keine Uebereinstimmung im Verhalten der beiden Schenkel zu beobachten, sondern jeder führte die Torsion unabhängig vom andern aus. Befreite ich die Schenkel von ihren Fixpunkten, so wurde die Drehung nicht rückgängig gemacht: die jeweilige Stellung wurde demnach durch Wachstum fixirt. Diese Torsionen sind namentlich beim Messen des Längenwachstums oft recht störend, besonders dann, wenn die Marken nach der Innenseite rücken, sodass sie vom andern Schenkel verdeckt werden.

1) Darwin, l. c., p. 18.

2) Nicht zu verwechseln mit den beim Drehen am Klinostaten sich ergebenden passiven Hin- und Herbewegungen.

IV. Die Protuberanz.

Bei Erörterung der Ausgleichung wies ich darauf hin, dass bei *Allium* häufig keine vollständige Geradestreckung zu Stande kommt, und dass dies seinen Grund darin hat, dass an der knieförmigen Umbiegung des Kotyledon eine polsterartige Anschwellung sich bildet, die den Eindruck macht, als ob sie ein Gelenkpolster darstelle. Dass es sich jedoch darum nicht handelt, beweist schon der erwähnte Umstand, dass diese Anschwellung nicht bei der Geradestreckung betheiligt ist, sondern im Gegentheil dieselbe da, wo sie vorhanden ist, verhindert oder doch wenigstens stark beeinträchtigt.

Haberlandt¹⁾ hat zuerst darauf hingewiesen, dass dieser „Parenchymkegel“ es ist, mit dem die Keimpflanze den Boden durchbricht. Auch Darwin²⁾ erwähnt diese Anschwellung unter dem Namen „Protuberanz“ und nimmt an, dass sie eine spezielle Anpassung zum Durchbrechen des Bodens ist, indem sie diesem Zwecke ebenso entspricht wie die messerförmige weisse Leiste am Scheitel des geraden Kotyledon der Gramineen. Sachs erwähnt sie nicht, aber die Abbildungen (bes. Fig. 45, III, Seite 649) zeigen, dass er dieselbe beobachtet hat. Klebs³⁾ giebt an, dass es ihm nicht möglich war, bei *A. Porrum* die Anschwellung zu beobachten, und ebensowenig konnte Schlickum⁴⁾ bei *A. fistulosum*, welches er untersuchte, dieselbe nachweisen. Ich suchte der Sache weiter nachzugehen und legte mir vor allem die Frage vor, welche äusseren Einflüsse es seien, welche zur Entstehung dieser merkwürdigen Erscheinung Veranlassung geben; denn dass irgend welche äusseren Bedingungen und nicht innere Disposition maassgebend sind, geht aus der Thatsache hervor, dass die Protuberanz bald ausbleibt, bald aber erscheint. Über die Ursache hatte sich Mirbel⁵⁾ eine eigenartige Ansicht gebildet. Er sagt: Man bemerkt, dass die Spitze nicht ein einfaches Knie bildet, sondern eine Anschwellung, ohne Zweifel erzeugt durch die Begegnung der zwei in entgegen-

1) Haberlandt, l. c., p. 77.

2) Darwin, l. c., p. 73.

3) Klebs, l. c., p. 573, Anm. 4.

4) Schlickum, c. l., p. 16.

5) Mirbel, l. c., p. 158. On remarque même que le coude n'est pas un simple pli; qu'il s'y est formé un gonflement, une sorte de calus, produit sans doute par la rencontre des deux sèves poussées en sens inverse.

gesetztem Sinne auf einander stossenden Saftströme. Ich kann dieses „ohne Zweifel“ aber ebensowenig unterschreiben wie die Meinung Haberlandt's¹⁾, welcher als „sicher“ annimmt, „dass es die Nutation des Keimblattes war, welche zu dieser auffallenden anatomisch - morphologischen Eigenthümlichkeit führte“, denn es müsste sich dieselbe dann an allen Keimlingen, welche die Nutationskrümmung ausführen, vorfinden.

Zunächst kann man sehr leicht constatiren, dass immer dann, wenn der Same auf der Oberfläche keimt oder nur sehr wenig mit Erde bedeckt ist, die Protuberanz nicht ausgebildet wird. Ich legte nun Samen verschieden tief ein und zwar 1, 2, 3, 5 und 10 mm. Die Versuche stellte ich so an, dass ich gesiebte Erde gut ebnete, darauf die Samen legte und nun Erde darüber siebte und glatt drückte. Den Maassstab hatte ich am Innenrande des Topfes aufgetragen. Es zeigte sich nun, dass, wenn ich die Samen 2—3 mm hoch mit Erde bedeckte, die Pflänzchen noch ohne den Parenchymkegel erschienen; säte ich $\frac{1}{2}$ cm tief, so bildete sich derselbe bei einer Anzahl aus, bei anderen nicht, oder er war nur ganz schwach angedeutet; säte ich aber 1 cm tief, so erschien nunmehr bei allen Keimlingen eine deutlich ausgebildete Protuberanz und erreichte mitunter eine beträchtliche Grösse. Eine noch tiefere Unterbringung der Samen (etwa bis 2 cm) hat auf die Ausbildung der Protuberanz scheinbar keinen weiteren Einfluss.

Ich habe daraufhin sehr viele *Allium*-Arten untersucht und bei allen, mit Ausnahme von *A. Victorialis* und *A. ursinum*, welche überhaupt einem anderen Keimungstypus angehören, die Protuberanz wohl entwickelt gefunden, wenn auch in verschiedenem Grade, vor allem auch bei *A. porrum* und *A. fistulosum*. Besonders gross ist die Protuberanz bei *A. odorum* ausgebildet. Sie erreicht hier (s. Fig. 7) nicht selten die ansehnliche Grösse von 2 mm und darüber. Ich benutzte deshalb zu meinen ferneren Versuchen neben *A. cepa* immer auch diese Species. Wenn der Keimling die Erde durchbricht, hat der Parenchymkegel noch nicht seine definitive Grösse erreicht, er besitzt zunächst weisse Farbe, bildet aber sehr bald in seinen Zellen Chlorophyll aus. Dabei wächst er noch weiter in die Länge und erreicht häufig das Doppelte seiner ursprünglichen Grösse. Da die Zellen aber nunmehr ihr Wachsthum einstellen, so setzen sie der späteren Ausgleichung häufig einen Widerstand entgegen, so-

1) Haberlandt, l. c., p. 78.

dass die beiden Schenkel auch später einen stumpfen Winkel bilden, an dessen Ecke die Protuberanz sitzt (s. Fig. 7c). An anderen, in derselben Weise keimenden Pflanzen konnte ich einen ähnlichen Gewebehöcker nicht beobachten¹⁾.

Was den anatomischen Bau anbelangt, so verweise ich auf die beigelegte Fig. 10. Aus derselben ist auch ersichtlich, dass es

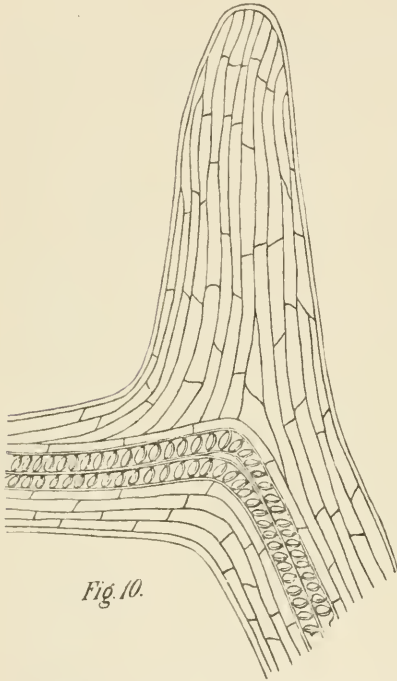


Fig. 10.

Längsschnitt durch die Protuberanz in der Richtung der Krümmungsebene des Kotyledon.

sich nicht um Zellvermehrung handelt, sondern dass sich die vorhandenen Zellen nur bedeutend in die Länge gestreckt haben. Der Längendurchmesser dieser Zellen betrug im Mittel 0,641 mm, doch gelangten solche von 0,7 und 0,75 mm zur Beobachtung. Das Gefässbündel erleidet mitunter an der Protuberanz eine kleine Ausbiegung, tritt aber nicht in dieselbe ein.

Bedenkt man, dass bei dem Tieferlegen der Samen dieselben einmal der Einwirkung des Lichtes entzogen werden, zum andern aber bei der Keimung ein grösserer Widerstand zu überwinden ist, so ergeben sich hieraus die nöthigen Versuchsreihen, indem vorerst zu untersuchen ist, welcher von den beiden Faktoren in Betracht kommt. Entweder sind dabei die Keimlinge in einem Medium zu ziehen, in dem das Licht genügenden Zutritt hat, die Reibung aber in möglichst natürlicher Weise vorhanden ist; dann muss, wenn Dunkelheit die Ursache ist, die Protuberanz ausbleiben; oder die Keimlinge sind so zu kultiviren, dass sie einer möglichst geringen Reibung ausgesetzt sind, dabei aber dunkel stehen.

1) Dagegen giebt Gübel in seiner Organographie p. 596 eine Abbildung einer unbekannten Monokotyle, welche in einem Topfe keimte, in dem australische Samen zur Aussaat gekommen waren. Sowohl Text als Abbildung lassen es mir als höchst wahrscheinlich erscheinen, dass es sich um dieselbe Erscheinung handelt wie bei *Allium*. Auch die Thatsache, dass der im Samen festgehaltene Schenkel vertrocknet, konnten wir bei *Allium* beobachten.

Ich führte folgende Versuche aus:

1. Es wurden Samen in eine Clivette hinter eine Glaswand gelegt und mit Erde 1 cm bedeckt, hier war also Druck ev. Reibung vorhanden, aber das Licht konnte einwirken. Es zeigte sich keine Spur einer Protuberanz, die Kotyledonen konnten sich daher später auch vollständig gerade strecken, sodass oft keine Andeutung der früheren Krümmung übrig blieb. Stellte ich dagegen ebensolche Kulturen ins Dunkle, so wurde die Protuberanz gebildet. Die Verdunkelung muss dabei in sehr sorgfältiger Weise geschehen, und genügt es z. B. meist nicht, wenn man nur einen dunklen Cylinder über die Gefässe stülpt, da dann zumeist vom unteren Rande noch Licht einzudringen vermag, welches hinreicht, um den Parenchymkegel nicht zur Ausbildung kommen zu lassen.

Ich habe den Versuch noch in etwas veränderter Form mit dem gleichen Resultat ausgeführt. Ich brachte zwischen 2 Glasplatten, die einen Abstand von etwa 1 cm hatten, eine Erdschicht und darauf die Samen, welche wieder 1 cm hoch mit Erde bedeckt wurden. Diese hatten so eine natürlichere Lage als hinter der Glaswand und waren doch noch genügend der Beleuchtung zugänglich. Man sieht auch aus diesem Versuch, eine wie geringe Lichtintensität schon hinreicht, die Ausbildung der Protuberanz zu unterdrücken. Daraus erklärt es sich auch zum grössten Theil, dass bei der Kultur in Sägespähnen und Sand die Protuberanz immer ausbleibt, denn in diesen Medien geht die Wirkung des Lichtes viel tiefer als in Erde. Man kann das leicht beurtheilen, wenn man eine entsprechend dicke Schicht zwischen Glasplatten bringt und gegen das Licht hält.

2. Freiliegende Samen wurden im dampfgesättigten Raume zur Entwicklung gebracht, einmal im Licht, das andere Mal im Dunkeln. Es zeigte sich bei beiden Versuchen keine Anschwellung, doch unterschieden sich die im Dunkeln erwachsenen Keimlinge insofern etwas von den anderen, als die Krümmung etwas spitzer erschien und auch nicht vollständig wieder verschwand. Aber soviel geht aus dem Versuch hervor, dass Dunkelheit allein auch nicht im Stande ist, die Protuberanz entstehen zu lassen.

3. Es wurden Samen in recht lockerem Sägemehl, das also einen geringen Widerstand bot, 1—1½ cm tief gesät und einige Töpfe hell, andere dunkel gestellt. Es bildete sich ebenfalls keine Protuberanz; doch zeigten die im Dunkeln erwachsenen Pflänzchen die beim vorigen Versuch erwähnte Abweichung, auch war bei

einigen Exemplaren ein ganz minimaler, fast punktförmiger Gewebelhöcker zu bemerken. Ebenso verhielten sich die Pflänzchen, welche ich in derselben Weise in Glasperlen und ganz feinem Sande kultivirte. Bei den in gewöhnlichem Flusssand gezogenen Keimlingen war dieser Höcker etwas grösser, aber erreichte bei weitem nicht die normale Grösse.

Aus diesen Versuchen geht unzweifelhaft hervor, dass Dunkelheit ein wesentliches Erforderniss für das Zustandekommen des Parenchymkegels ist; doch ist auch deutlich zu erkennen, dass es nicht der einzige Factor ist; denn sonst müsste bei den Kulturen in Sand, Sägespänen u. s. w. die Protuberanz ebenso erscheinen wie in Erde, sobald man diese Kulturen dunkel stellt.

Welches dieser andere Factor ist, sollen die folgenden Versuche zeigen. Zunächst vermochte ich festzustellen, dass für die Ausbildung der Protuberanz in erster Linie die Beschaffenheit des darüberliegenden Materials maassgebend ist. Legte ich z. B. die Samen auf Erde und bedeckte sie 1 cm hoch mit Sand, so blieb die Protuberanz aus oder war nur sehr klein, legte ich aber die Samen auf Sand, und bedeckte sie mit Erde, so war die Ausbildung ganz normal. Daraus geht zugleich hervor, dass es wohl nicht die besseren Ernährungsverhältnisse sind, welche die Entstehung der Protuberanz in Erde begünstigen. Diese Annahme wurde auch bestätigt durch Kulturen in Sand, welche mit Nährlösung begossen wurden.

Es kann somit nur die Reibung noch als mitbestimmender Factor in Betracht kommen. Auffällig ist es aber, dass bei den Kulturen in Sand die Protuberanz viel kleiner ist als in Erde, oft sogar ganz ausbleibt, da man annehmen darf, dass in Sand die Reibung ziemlich bedeutend ist. Man muss jedoch bedenken, dass die Reibung in Sand wesentlich anderer Natur ist als in Erde, insofern der Sand meist aus abgerundeten, glatten Körnchen besteht. Es galt daher, nach einem Medium zu suchen, welches ähnliche Verhältnisse bezüglich der Reibung darbietet wie Erde. Als solches glaube ich nach vielen vergeblichen Versuchen eine Mischung von Sand und Sägespänen betrachten zu können. Ich benutzte zuletzt eine solche von gleichen Theilen der beiden Bestandtheile, und es zeigte sich, dass ich jetzt die normale Ausbildung der Protuberanz erhielt, sobald ich die Kulturen gleichzeitig dunkel stellte. Am Licht blieb auch hier die Anschwellung aus. Der eigentlich wirk-

same Bestandtheil in dieser Mischung sind die rauhen Holztheilchen, während der Sand nur dazu dient, die Verschiebung derselben zu verhindern. Andere Versuche, Reibung an dem Knie zu erzeugen, waren nur von schwachem Erfolg begleitet. Es liegt dies wohl zum grössten Theil daran, dass es ausserhalb eines richtigen Keimbettes nur sehr schwer gelingt, eine so innige Berührung herzustellen, wie es zur Erzeugung der Protuberanz nöthig ist. Auch vermochte ich festzustellen, dass die Berührung nur dann von Erfolg ist, wenn sie auf sehr frühen Stadien, wohl gleich bei der ersten Anlage des Knies erfolgt. Legte ich z. B. Keimlinge, welche ich freiliegend etwa 1 cm lang werden liess, nunmehr in Erde und zwar in Verhältnisse, in welchen sonst die Protuberanz am grössten wird, so blieb dieselbe jetzt aus.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass für das Zustandekommen der Protuberanz in erster Linie Dunkelheit maassgebend ist, dass durch Reibung dieselbe aber vergrössert wird.

Schlussbemerkungen.

Im Anschlusse an meine Untersuchungen über *Allium* habe ich eine Reihe von Versuchen über die Nutationskrümmungen dikotyler Keimpflanzen gemacht, welche mich zu einigen Resultaten führten, welche ich kurz erwähnen möchte, da sie mit meinem Gegenstande in engem Zusammenhange stehen. Die Versuche stellte ich an mit *Helianthus*, *Curcubita* und *Ricinus*. Was ich hier zu bemerken habe, gilt von *Ricinus*, während die Beobachtungen an *Helianthus* die von Vöchting¹⁾ gemachten Angaben bestätigten. Samen von *Ricinus* steckte ich so, dass das Wurzelende nach unten gerichtet war, während der Same oben noch ein Stück über die Erde hervorragte. So beschickte Töpfe brachte ich an den Klinostaten und stellte einen Apparat im Dunkeln, den andern am Licht auf. Gleichzeitig wurden Vergleichstöpfe in normaler Stellung daneben aufgestellt. Nachdem die Keimung begonnen, wurde der Same zunächst ein Stück in die Höhe geschoben, dann begann die Nutationskrümmung. Entgegen dem Verhalten von *Helianthus* konnte ich nun feststellen, dass die Krümmung nicht nur den Be-

¹⁾ Vöchting, Blüten und Früchte, p. 187.

trag der unter normalen Verhältnissen keimenden erreichte, sondern meist noch darüber hinausging. Ich habe keinen Keimling beobachtet, bei dem sie weniger als 180° betragen hätte, wohl aber ging sie häufig darüber hinaus und führte nicht selten zu einer Schleifenbildung.

Der Ausgleich der Krümmung verlief am Klinostaten bei weitem langsamer. Zur Zeit, als die unter normalen Verhältnissen stehenden Keimpflanzen bereits vollständig gerade gestreckt waren, begannen die am Klinostaten erst umzukehren, und vollzogen die Geradestreckung erst drei Tage später. Dabei war das Verhalten der Pflanzen im Licht und Dunkeln im wesentlichen gleich.

Das sind genau dieselben Erscheinungen, welche ich auch am Kötyledon von *Allium* beobachtet habe. Ich glaube daraus schliessen zu müssen, dass das Hypokotyl von *Ricinus* wohl zu autonomen Nutationskrümmungen befähigt ist, dass ihm aber ausserdem negativer Geotropismus zukommt. Unter normalen Verhältnissen wirkt dieser der autonomen Nutation bei der Nickbewegung entgegen, und es kommt daher nicht zu einer so starken Krümmung wie am Klinostaten, später bei der Ausgleichung wirken autonome Wachstumsrichtung und Geotropismus im gleichen Sinne, daher die raschere Ausgleichung.

Es giebt sicher eine Reihe von Nutationserscheinungen, die rein autonom sind, wie wir andererseits solche kennen, die nur vom Geotropismus oder sonstigen äusseren Einflüssen beherrscht werden; hier aber bei *Ricinus* sowohl als *Allium* haben wir es mit einer combinirten Erscheinung zu thun, und es erscheint ganz begreiflich, dass es derartige combinirte Erscheinungen geben muss, wenn man bedenkt, dass die autonomen Nutationskrümmungen wohl weiter nichts sind, als im Laufe der Zeit festgewordene paratonische Bewegungen.

Resultate.

Zum Schlusse sei es gestattet, noch einmal die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Arbeit kurz zusammenzufassen:

1. Die Nutationskrümmung von *Allium* sowie der untersuchten Vergleichspflanzen ist ihrer Anlage nach autonom. Die weitere Ausgestaltung wird jedoch durch den negativen Geotropismus, welcher die Krümmungsebene bestimmt und durch die Beschaffen-

heit des Substrats, durch welche ein mehr oder minder scharfes Knie bedingt wird, beeinflusst.

2. Der Ausgleich ist der Hauptsache nach ebenfalls autonom, der Schwerkraft kommt aber auch hierbei ein gewisser richtender Einfluss zu.

3. Bezüglich der bei *Allium* auftretenden Protuberanz konnte nachgewiesen werden, dass die Ausbildung derselben davon abhängig ist, wie tief die Samen in den Boden gebracht werden, und zwar sind die wirkenden Factoren im einzelnen Dunkelheit und Reibung.

Leipzig, Botanisches Institut, 1902.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Neubert Richard

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von Allium 119-145](#)