Ueber positiven und negativen Heliotropismus.

Von **Friedrich Oltmanns.**

Auf Grund einer grösseren Anzahl von Experimenten führte ich vor einigen Jahren den Nachweis,[1]) dass es sich bei den phototaktischen Bewegungen im Wesentlichen um das Aufsuchen einer optimalen Lichtintensität handle, dass also jede Volvoxkugel, jede Schwärmspore etc. jederzeit „positiv" oder „negativ" phototaktisch sei je nach der Intensität des auf sie wirkenden Lichtes. Ich dehnte diesen Nachweis dann weiter noch auf die heliotropischen Erscheinungen aus und konnte, nachdem schon Berthold[2]) an Derbesia und Callithamnion Aehnliches demonstrirt hatte, für Vaucheria und Phycomyces zeigen, dass auch hier eine optimale Helligkeit zu finden sei, bei welcher einseitig beleuchtete Sprosse resp. Fruchtträger keine heliotropische Bewegung ausführen; es gelang, an beiden Objecten je nach der Beleuchtung positive oder negative Krümmungen zu induciren.

Die Versuche mit Phycomyces konnten eventuell bemängelt werden und wenn ich auch auf Versuche von N. J. C. Müller hinwies, so waren doch meine eigenen Experimente mit höheren Pflanzen ganz unzureichend, weil mir damals Licht von hinreichender Intensität und Konstanz nicht zur Verfügung stand.

Mit Sonnenlicht zu arbeiten ist misslich, weil es bei uns immer nur relativ wenige Tage mit ganz wolkenlosem Himmel gibt, dagegen schien das Licht einer Bogenlampe von hinreichender Stärke zu den Versuchen sehr geeignet. Ich benutzte desshalb gern eine günstige Gelegenheit, um die Versuche mit Phycomyces und mit Kresse- resp. Graskeimlingen noch einmal wieder aufzunehmen.

Das physiologische Institut in Feiburg besitzt eine durch 4-pferdigen Gasmotor getriebene Dynamomaschine, welche wieder eine grosse Projectionslampe (natürlich Bogenlicht) speist. Diese ganze, vortreffliche Einrichtung stand mir durch die besondere Freundlichkeit des Herrn Prof. v. Kries längere Zeit zur Verfügung. Da während der ganzen Versuchsdauer immer nur die eine Lampe mit den Maschinen verbunden war, wurde bei einer Stromstärke von ca.

1) Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora 1892.

2) Berthold, Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. Bd. XIII.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0005-1

25 Ampère und einer Spannung von 68—70 Volt eine sehr constante Lichtintensität erzielt, welche 5300 Hefnerlampen [1]) entspricht.[2])

Die Versuchsanstellung war fast von selbst gegeben. Bekannt ist, dass die Projectionslampen, wie sie von Schuckert in Nürnberg u. a. geliefert werden, schräg stehende Kohlen besitzen; auf diese Weise ist es ein Leichtes, durch geeignete Regulirung der Kohlenspitzen einen völlig horizontalen Strahlenkegel zu erzielen.

Zur Absorbirung der Wärmestrahlen muss ein Wassergefäss eingeschaltet werden; und zwar verwandte ich parallelwandige Kühlgefässe von 4 resp. 6 cm Dicke, durch welche ständig Wasser in möglichst raschem Strom floss. Es ist nicht schwer, den Wasserstrom so zu reguliren, dass möglichst alle Wärme absorbirt, daneben aber ein Beschlagen der Glaswände vermieden wird. Das Kühlgefäss kann man nahe an die Lampe heranbringen und so erreichen, dass die vom Licht abgekehrte Glasfläche desselben 8 resp. 10 cm von den leuchtenden Kohlenspitzen entfernt ist.

Unmittelbar hinter der Glaswand werden dann die zu untersuchenden Objecte aufgestellt. Im günstigen Fall waren dieselben 10—11 cm von dem Lichtpunkt entfernt.

Die Temperatur betrug an dieser Stelle je nach der Versuchsanstellung 22—27 °, während im Zimmer und in 1 m Entfernung von der Lampe nur 18—20 ° zu verzeichnen waren. Eine ganz vollständige Eliminirung der Wärmestrahlen konnte demnach nicht erreicht werden. Dass die genannten Temperaturen weder schädigend, noch anderweit störend (etwa durch thermotropische Processe) in den Gang der Versuche eingriffen, wird, denke ich, aus den später mitzutheilenden Einzelheiten hervorgehen. Ausserdem sei hervorgehoben, dass Wortmann thermotropische Bewegungen nur bei sehr erheblichen Temperaturdifferenzen erhielt.

Die Lampe stand in dem völlig verdunkelten Hörsaal des physiologischen Institutes; die zu untersuchenden Objecte wurden in den gewünschten Entfernungen von der Lampe auf langen Tischen aufgestellt, etwaige Reflexe von den Wänden wurden durch dunkle Schirme beseitigt.

---

1) Diese Zahl wurde ermittelt durch Vergleichung mit einem vorher photometrisch bestimmten Auerbrenner von 90 Hefnerlampen unter freundlicher Anleitung seitens meines Collegen Herrn Professor George Meyer.

2) $\frac{\text{Deutsche Vereinskerze}}{\text{Hefnerlampe}} = 1{,}162.$

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0006-7

Die Kohlen der Bogenlampe brennen 5 Stunden, die Versuche wurden etwa auf 10 Stunden ausgedehnt, demnach musste einmal im Verlauf derselben eine Unterbrechung zwecks Erneuerung der Kohlen stattfinden. Wesentliche Störung führte das Löschen der Lampe nicht herbei, da es nach kurzer Uebung gelang, in 1—2 Minuten neue Kohlen einzusetzen.

Wesentlich länger als 10 Stunden unausgesetzt zu experimentiren, war mit Rücksicht auf das vorhandene Wartepersonal nicht wohl möglich. Die meisten Versuche liefern auch innerhalb dieser Zeit ein durchaus präcises Resultat.

Einige der zu beschreibenden Versuche wurden von Herrn Dr. Ed. Gruber hier durchgeführt.

Phycomyces.

Der Pilz wurde auf Brodwürfeln von ca. 3 cm Seite in üblicher Weise zunächst unter Glasglocken cultivirt. Es ist bekannt, dass zunächst relativ zarte Fruchtträger auftreten, welchen Tags darauf derbere zu folgen pflegen. Wenn man diese reichlich vorhandenen dünneren Fruchtträger sämmtlich mit einem scharfen Scherenschnitt 1—2 cm über dem Brodwürfel kappt, wachsen binnen 12—24 Stunden die noch kürzeren, aber dickeren Fruchtträger soweit heran, dass sie die abgeschnittenen Stumpfe überragen. Sie bilden ein mehr oder weniger dichtes Büschel von gleichmässig gut wachsenden Fäden, die sich zum Experimentiren vortrefflich eignen. Die Phycomyces wurden meist gegen Abend gekappt, dann kamen sie in den gleich zu beschreibenden Glaskasten, und wurden mit diesem vor die Lampe gestellt, auch sonst wurde alles so hergerichtet, dass am nächsten Morgen der Versuch durch Entzünden der Lampe und Aufdrehen des Wasserhahnes für das Kühlgefäss ohne Weiteres in Gang gesetzt werden konnte.

Der Pilz war von Anfang an im Dunkeln erzogen und es blieb auch das Zimmer bis zum Beginn des Versuches finster.

Die oben beschriebene Behandlung des Phycomyces habe ich nach einigen Versuchen als die vortheilhafteste kennen gelernt. Nicht zweckmässig ist es, die Würfelculturen erst kurz vor Beginn des Versuches in den Experimentirkasten zu bringen, weil sie, wohl in Folge veränderter Feuchtigkeit, leicht leiden. Möglich ist es zwar, das Versuchsobject ohne jede Bedeckung zu verwenden, wenn die Luft im Zimmer nicht zu trocken ist; allein wesentlich besser ist die Benutzug eines Kastens, schon, weil durch das Hin- und Hergehen des Ex-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0007-3

perimentators unvermeidliche Luftbewegungen sich event. den Objecten mittheilen.

Der verwendete Kasten hat eine Länge von etwa 1 m, eine Breite und Höhe von 25 cm, seine Vorder- und Seitenwände bestehen aus Glas. Die Brodwürfel stehen in demselben in 5—10 cm Entfernung von einander, natürlich so, dass sie sich nicht gegenseitig beschatten, was am leichtesten durch Aufstellung in schrägen Zeilen erreicht wird.

Da die Fruchtträger unseres Pilzes im Dunkeln erzogen sind, ist es selbstverständlich, dass sie alle annähernd vertical aufwärts standen; dichte Büschel divergiren ein wenig.

Die unter Einwirkung des Lichtes eintretenden Krümmungen sind zwar mit blossem Auge leicht sichtbar, immerhin wurde noch eine weitere Controlle ausgeübt, indem unter Verwendung von Ablesefernrohren einzelne Sporangien auf das Fadenkreuz eingestellt wurden. Da es mir nicht auf Bestimmung des Ablenkungswinkels ankam, ist dies ein einfaches Mittel, um sowohl das Wachsthum festzustellen, als auch Krümmungen zu beobachten, die sehr deutlich sichtbar werden, wenn Fadenkreuz und Object, die sich anfänglich deckten, nicht mehr coincidiren. Auch über die Stärke der Krümmung lässt sich ein Urtheil gewinnen, da die unteren, nicht mehr krümmungsfähigen Theile im Bilde ständig mit dem Fadenkreuz zusammenfallen.

Es wird zweckmässig sein, nunmehr über den Verlauf eines herausgegriffenen 10 stündigen Versuches an Phycomyces zu berichten.

In dem beschriebenen Glaskasten hatten 12 Brodwürfel Abends zuvor Platz gefunden, die Phycomyces-Fruchtträger besassen eine Länge von ca. 4 cm. Die Entfernung des ersten beträgt 20 cm, die des letzten 80 cm von dem leuchtenden Punkt.

Beginn des Versuches 8^h 15 Vormitt.

Zwischen 8^h 45 und 9^h werden die ersten Krümmungen sichtbar und zwar biegen sich die Sprosse bei 20—30 cm (ca. 100,000 H.-L.)[1] Entfernung rückwärts, bei 75—80 cm (10—8000 H.-L.) vorwärts, die übrigen sind noch gerade.

9^h 15 haben sich die negativen Krümmungen vermehrt und verstärkt, auch bei 50—60 cm (25—15,000 H.-L.) treten solche in merklicher Menge auf, bei 60—70 cm (14—10,000 H.-L.) sind fast alle Fruchtträger gerade, bei 70—80 cm (10—8000 H.-L.) lassen sich neben geraden auch positive Krümmungen erkennen.

---

1) H.-L. bedeutet überall im Folgenden Hefnerlampe.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0008-8

9 h 30. Bei 20—40 cm (125,000—30,000 H.-L.) Zahl der negativen Krümmungen vermehrt, doch haben sich manche Fruchtträger auch wieder etwas gestreckt; bei 40—55 cm (30—20,000 H.-L.) fast alles gerade (bei 40—45 cm noch eine Anzahl negativer Krümmungen); bei 55—65 cm (20—10,000 H.-L.) recht schwache positive Neigung; bei 65—80 cm (10—8000 H.-L.) ziemlich energische Vorwärtsbewegung.

10 h Ein auffallendes Bild: bei 20—35 cm (125—40,000 H.-L.) alles scharf negativ gekrümmt; 40—45 cm (ca. 30,000 H.-L.) schwach negative Krümmungen, manche Sprosse gerade; 45—60 cm (28,000—14,000 H.-L.) fast alles indifferent, gerade aufgerichtet; 60—70 cm (14,000—10,000 H.-L.) schwach positiv; 70—80 cm (10,000—8000 H.-L.) stärker positiv.

10 h 30. Im wesentlichen Dasselbe. Von 20—50 cm Entfernung ist alles negativ gekrümmt, so zwar, dass die dem Licht am nächsten stehenden schärfer, die entfernteren schwächer gebeugt erscheinen. Weiterhin (50—65 cm) ist die grosse Masse vertical aufgerichtet, vereinzelte Sprosse sind negativ oder positiv gekrümmt, und zwar bei 50 cm einige ab-, bei 65 cm einige dem Licht zugekehrt. Von 65 cm an sind alle dem Licht zugewendet und zwar um so mehr, je ferner sie demselben stehen.

11 h Die positiven sowohl als die negativen Krümmungen erscheinen zeitweilig weniger scharf, beginnen aber bereits wieder sich zu verstärken.

11 h 30. Die abwechselnd stärkere und schwächere Krümmung prägt sich in dem bajonnettähnlichen Aussehen vieler Fruchtträger aus.

12 h Die positiven und negativen Krümmungen sind weiter verstärkt, im Uebrigen nichts wesentlich neues.

Der Versuch wird jetzt noch bis 5 h Nachmittags fortgesetzt. Es lässt sich leicht verfolgen, dass die gekrümmten Fruchtträger bald die Biegung verstärken, bald wieder etwas ausgleichen. Doch nimmt die Energie dieser Bewegung mit der Zeit merklich ab. Schliesslich scheint sie ganz zu verschwinden.

Das am Schluss des Versuches sich bietende Bild entsprach vollauf den Erwartungen. Bei einer Entfernung von 50—60 cm (25,000—14,000 H.-L.) stehen die Fruchtträger vertical, eine Krümmung ist nicht vorhanden, jedes Büschel von Fruchtträgern hat noch die Form wie am Morgen beim Beginn des Versuches, d. h. die einzelnen Fruchtträger divergiren ein wenig, wie das auch an den im Dunkeln gezogenen Culturen der Fall ist. Die vorderen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0009-7

Fruchtträger [20—50 cm Entfernung (125,000—25,000 H.-L.)] sind in ihrer oberen Hälfte vom Licht abgekehrt. Die ganzen Büschel nehmen etwa das Aussehen eines gekrümmten Besens an. Genau das Gleiche gilt für die bei 65—80 cm Entfernung stehenden Objecte (20,000—8000 H.-L.), nur mit dem Unterschiede, dass hier die Besen dem Licht zugewendet sind.

Eine genauere Betrachtung zeigt dann noch des Weiteren, dass die Abweichung der gekrümmten Fruchtträger von der Verticalen nicht überall die gleiche ist, sondern dass der Ablenkungswinkel [1]) um so grösser ist, je weiter wir uns von dem Punkt entfernen, an welchem die Krümmungen ausbleiben. Das trifft für die Vorwärts- und Rückwärtskrümmungen zu.

Wie bei allen heliotropischen Krümmungen, so beginnt auch hier die Beugung an der Spitze und schreitet nach der Basis zu fort. Die oberen, geneigten Enden sind also völlig gerade und es ist oft ungemein auffallend, wie die benachbarten Fruchtträger genau parallel zu einander stehen.

Während des angeführten Versuches wuchsen die Sporangienträger um mehrere Centimeter.

Die Temperatur betrug bei 20 cm Entfernung anfänglich 20—21 °, bei 45 cm 16—17 °, bei 80 cm 15 °, sie stieg im Lauf des Versuches bei 20 cm auf 22—23 °, bei 45 cm auf 18—19 °, bei 80 cm auf 17—18 °. Die Temperatur wurde an Thermometern mit berusster Kugel abgelesen.

Wie dieser genauer beschriebene Versuch, wurden noch eine Anzahl anderer ausgeführt, welche in allen wesentlichen Punkten das gleiche Resultat ergaben. Besonders lag auch bei allen in gleicher Weise vorbehandelten Culturen die indifferente Zone bei einer Entfernung von 50—60 cm, d. h. bei einer Lichtstärke von ca. 20,000 Hefnerlampen.

In einem Versuche waren die Pilze zeitweilig beleuchtet gewesen, demnach war die indifferente Zone etwas verschoben, sie fand sich bei 40—50 cm (ca. 28,000 H.-L.), was ungemein leicht aus einer veränderten Lichtstimmung verständlich ist.

Dass nur das Licht und nicht die Wärme alle die genannten Bewegungen auslöst, lässt sich noch leicht mit Hülfe einer schwach berussten Glasplatte demonstriren, welche man zwischen Kühlgefäss und Lampe bringt, nachdem der Versuch mehrere Stunden in Gang war. Die Temperatur an den Versuchsobjecten ändert sich dadurch

1) Vergl. Wiesner, Heliotropische Erscheinungen I, p. 176.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0010-8

nur ganz minimal (ca. 1°), während jetzt sämmtliche Sprosse sehr rasch scharfe positive Krümmungen ausführen.

Nun braucht man den Versuchskasten nicht immer in die gleiche Entfernung von der Lampe zu bringen. In einem Fall standen die ersten Brodwürfel bei 40 cm Entfernung. Es wird nicht Wunder nehmen, dass in diesem Fall negative Krümmungen kaum zu verzeichnen waren, dass die positiven Neigungen aber bei 80—100 cm Entfernung um so schärfer und energischer hervortraten.

Würde ich den Kasten weiter zurückschieben, so, dass die vordere Gruppe von Sporangienträgern bei 55 cm steht, so würden negative Krümmungen nicht mehr sichtbar sein, ich erhalte nur verticale Sprosse und positiv gekrümmte mit steigendem Ablenkungswinkel. Wollte ich weiter zurückgehen, so würde ich nur noch positive Krümmungen sehen, aber ich würde immer noch eine Differenz in den Ablenkungswinkeln wahrnehmen und eine verschiedene Energie der Reaction würde sich in dem früheren oder späteren Eintritt derselben zu erkennen geben.

Nach diesen Versuchen wird hoffentlich niemand mehr bezweifeln, dass meine früheren Angaben über Phycomyces richtig sind, dass diese Erscheinungen sich durchaus an die bei Vaucheria etc. beobachteten anschliessen und dass die damals gezogenen Schlüsse vollauf berechtigt waren. Für Vaucheria wie für Phycomyces gibt es demnach eine optimale Helligkeit, bei welcher die Sprosse trotz einseitiger Beleuchtung indifferent sind; die Ueberschreitung dieses Optimums nach oben oder nach unten ruft Krümmungen hervor, die um so energischer sind, je weiter die gebotene Lichtintensität vom Optimum entfernt ist.

Ich besprach oben die Vorbehandlung der Phycomyces-Fruchtträger und erwähnte, dass man sehr gleichmässige Büschel bekommt, wenn man rechtzeitig die ältesten und längsten Fruchtträger mit der Scheere kappt. Nur mit solchen Objecten erhält man leicht übersichtliche Resultate, und doch zeigen natürlich nicht alle fraglichen Organe genau das gleiche Verhalten. Was oben berichtet wurde, gilt immer von den in starker Streckung befindlichen Sporangienträgern, welche bereits grau gefärbte Sporangien aufweisen. Die jüngeren, deren Köpfe noch gelb sind, stehen quasi als Unterholz unter den oben genannten; sie reagiren gewöhnlich etwas anders. Bei derjenigen Lichtintensität, welche für mittelalte Fruchtträger Indifferentismus bedingt, pflegen die jüngeren Sprosse noch positive Bewegungen auszuführen und erst bei höherer Beleuchtungsstärke

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0011-4

(50—100,000 H.-L.) pflegt an diesen Krümmung auszubleiben. Umgekehrt sind die ältesten Sporangienträger auf geringere Lichtintensitäten gestimmt und reagiren in Folge dessen leichter negativ. Vereinzelt waren solche Sprosse in allen Versuchen anzutreffen, besonders reichlich waren sie natürlich vorhanden, wenn etwas ältere Culturen in Anwendung kamen, ja dann kann die Reaction der zu einem Büschel vereinigten Sprosse so verschieden sein, dass man sich im Anfang kaum zu orientiren vermag. Aus allem geht hervor, dass im Allgemeinen die Lichstimmung bei Phycomyces mit dem Alter sinkt, eine Erscheinung, die ja auch an anderen Objecten zur Beobachtung kommt, worüber später noch zu sprechen sein wird.

Aber nicht bloss durch das Alter sind Unterschiede in der Lichtstimmung gegeben, es werden Reactionsunterschiede an gleichalten Sprossen gelegentlich wahrgenommen. Kein Versuch ist so rein, dass nicht bei der grossen Anzahl der verwendeten Objecte ein kleiner Procentsatz der letzteren abweichend reagirt hätte. So können sich in der grossen Masse der in einem Versuch vertical bleibenden Sprosse eine Anzahl finden, die positiv, andere die negativ reagiren, ja unter der Masse der positiv gekrümmten pflegen einzelne negative und auch indifferente vorzukommen, u. s. w. Wir müssten es nicht mit Organismen zu thun haben, wenn solche Beobachtungen nicht gemacht würden, die natürlich an dem Gesammtresultat nichts ändern, wohl aber nicht ganz ohne Interesse sind mit Rücksicht auf das was später über höhere Pflanzen zu berichten sein wird.

Ich habe mehrfach betont, dass schon mit blossem Auge wahrzunehmen ist, wie sowohl die negativen als auch die positiven Krümmungen anfänglich ziemlich scharf sind, um später wieder schwächer zu werden. Stellt man einen Fruchtträger auf das Fadenkreuz der Fernrohre ein, so kann man die Erscheinung hier noch weit deutlicher verfolgen. Man sieht, dass die Knickungen bisweilen bis zu einem rechten Winkel betragen, und constatirt weiter, dass später der Bogen ganz bedeutend flacher wird, ja nicht selten kommt es vor, dass die Krümmung unter vorübergehender Annahme bajonettähnlicher Formen annähernd verschwindet, die Fruchtträger behalten nur eine schwache Neigung bei; nach einiger Zeit beginnt erneute Krümmung, welcher wieder eine Aufrichtung folgt, und so kann das Schauspiel in Zeiträumen von $^1/_2$—1 Stunde wechselnd sich mehrfach wiederholen. Mit der Zeit werden aber die Bewegungen resp. die Krümmungen schwächer, schliesslich werden sie nicht mehr bemerkt und der Spross erweist sich nun in seinem gesammten oberen Theil

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0012-9

gerade, nur weiter unten findet man — unzweifelhaft an der Grenze der wachsthumsfähigen Zone — eine mehr oder weniger starke Krümmung, die den geraden Obertheil in eine gegen das Licht mehr oder weniger geneigte Lage bringt. Sowohl bei den negativ als bei den positiv gekrümmten Fruchtträgern setzen die Krümmungen ziemlich nahe unterhalb des Sporangiums ein, um späterhin basalwärts vorzuschreiten. Die Processe verlaufen überall genau gleich und vor allem habe ich niemals bemerken können, dass die Krümmung bei den abgewendeten Exemplaren an anderer Stelle läge und entstände als an den zugewendeten.

Nicht zweifelhaft ist, dass die Art und Weise der Krümmung von Phycomyces mit derjenigen übereinstimmt, welche Rothert[1]) an Keimpflanzen von Phanerogamen wahrnahm, besonders der Bewegungsmodus, welcher sich bei Agrostemma Githago abspielt, hat ausserordentliche Aehnlichkeit mit den von mir beobachteten Vorgängen. Auch darin herrscht Uebereinstimmung, dass die Erscheinung auf dem Klinostaten ebenfalls wahrgenommen wird. Die verschiedenen Pflanzen differiren nur insofern, wie Rothert richtig angibt, als die Zahl der Oscillationen bei der einen Species grösser ist als bei der anderen. Sehr starke Oscillationen führen z. B. Fruchtstiele der Linaria Cymbalaria aus.

Sachs[2]) hat ähnliches bei geotropischen Krümmungen beschrieben und abgebildet. Rothert glaubt indess, dass in beiden Fällen nicht ohne Weiteres die gleichen Erscheinungen vorliegen. Darüber fehlt mir vorläufig das Urtheil.

Betrachtet man nun das oben reproducirte Protokoll etwas genauer, und namentlich auch eine Mehrzahl von Versuchen selber, so fällt eine Erscheinung auf, die ich bislang der Einfachheit halber verschwiegen habe.

Wir finden in unseren Versuchen bei rund 50 cm (25,000 H.-L.) Entfernung von der Lampe die indifferente Zone für Phycomyces durch vielstündige Beobachtung. Bei Beginn des Experimentes, etwa nach 1—2stündigem Verlauf desselben, sieht man sehr häufig bei 50, 60, ja auch bei 70 und 80 cm Entfernung (ca. 10,000 H.-L.), besonders aber in der Nähe des Optimums, eine nicht geringe Anzahl von Fruchtträgern negativ gekrümmt. Diese anfänglich negative Krümmung wird später völlig ausgeglichen, ja sie schlägt bei 60—80 cm in eine

1) W. Rothert, Ueber Heliotropismus. — Cohn, Beiträge Bd. 7, p. 30.

2) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, I. Aufl. p. 839. Arbeiten des bot. Instituts Würzburg. Bd. III, p. 552 und Tafeln.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0013-5

dauernd positive Bewegung um. Das lässt sich mit dem Ablesefernrohr leicht nachweisen.

Besonders auffallend trat diese Erscheinung mehrfach ein bei Exemplaren, welche für einen 10stündigen Versuch Verwendung gefunden hatten und nun am nächsten Tage, nachdem sie inzwischen etwa 15 Stunden verdunkelt gewesen waren, noch einmal beleuchtet wurden. Die Fruchtträger machten anfänglich starke negative Krümmungen, dann aber wurden dieselben bald ausgeglichen und in relativ kurzer Zeit setzten positive Bewegungen ein, die nun mit viel grösserer Energie dauernd anhielten, als am Tage zuvor und auch schärfere Krümmungen herbeiführten. Dass diese letzteren durch die vorausgehende intensive Beleuchtug bedingt waren, d. h. dass in Folge gesteigerter Lichtstimmung die Bewegungen energischer ausfielen, ist einigermaassen klar.

Bemerkt sei noch, dass diese anfänglichen Rückwärtsbewegungen recht reichlich auftraten und auch länger andauerten bei den Lichtintensitäten, die den optimalen nahe lagen. Hier konnte auch mehrfach ein wiederholtes Ueberschlagen aus der positiven in die negative Bewegung und umgekehrt wahrgenommen werden.

Die temporär negativen Krümmungen schienen mir noch weiterer Untersuchung bedürftig und diese liess sich relativ leicht durchführen, da dieselben auch von dem Auerbrenner beobachtet werden können, wenn man nämlich Dunkelculturen mit relativ alten und langen Fruchtträgern anwendet.

Die Versuchsanstellung war im Wesentlichen der früheren entsprechend, nur wurde nicht im Dunkelzimmer operirt, sondern in folgender Weise: ein innen geschwärzter Holzkasten von etwa 1 m Länge und 30 × 30 cm Höhe und Tiefe erhielt an einer Frontseite einen kreisrunden Ausschnitt von 25 cm Durchmesser. Diese Oeffnung wurde geschlossen durch das von Wasser durchströmte Kühlgefäss; vor demselben stand die Lampe, ohne Kuppel oder sonstige Bedeckung. Eine Längswand des Kastens bestand aus schwarzem undurchsichtigem Tuch mit einigen Schlitzen zur Aufnahme des Tubus eines horizontalen Mikroskopes. Wenn man hinreichend Tuch anwendet, ist es nicht schwer den Tubus lichtdicht einzusetzen. Die Phycomyces-Fruchtträger stehen natürlich im Kasten in der gewünschten Entfernung von der Lampe. Das Mikroskop wird auf einen Fruchtträger eingestellt, und nun kann man mit Hilfe eines in das Ocular eingelegten Netzmikrometers alle Bewegungen des Phycomyces leicht verfolgen, besonders wenn man in bestimmten Zeit-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0014-1

abschnitten (alle 5—30 Minuten, je nach Bedarf) die Lage des Sporangiums und des Trägers auf Millimeterpapier einträgt.

Die Helligkeit der beiden nacheinander angewandten Auerbrenner konnte nicht bestimmt werden, da beide vorzeitig verunglückten. Doch dürfte sich dieselbe auf ca. 90 Hefnerlampen belaufen haben, eine Zahl, die durch Messung eines anderen Exemplars erhalten wurde, das gleich gut functionirte wie die beiden ersten. (Die früheren Versuche zeigen, dass es auf eine Handvoll Lichteinheiten nicht ankommt.)

In diesen Versuchen wich die Temperatur hinter dem Kühlgefäss von der Zimmerwärme nicht ab.

Werden in den beschriebenen Apparat Phycomyceskulturen eingeführt, welche am Fenster des Zimmers zwecks Vermeidung vorgängiger Krümmungen auf dem Klinostaten erzogen waren, so beginnt auch bei 12—14 cm Entfernung von der Auerlampe (6000—4500 H.-L.) sofort oder nach wenigen Minuten eine energische positive Krümmung, die dauernd anhält. Aehnliches erfolgt, wenn man junge Fruchtträger von 3—4 cm Länge verwendet, welche im Dunklen erwachsen waren. Doch pflegt hier die positive Bewegung nicht sofort einzusetzen, sondern man beobachtet häufig, dass die Fruchtträger einige Zeit (bis zu 15 oder 20 Minuten) vertical aufwärts wachsen, ehe sie die Bewegung gegen das Licht ausführen.

Noch ältere Sporangienträger, die im Dunkeln eine Länge von 8—10 cm erreicht haben, zeigen bei 12—14 cm Entfernung von der Lampe zunächst eine negative Krümmung, welche in der Regel sofort bei Beginn des Versuches oder höchstens nach 10 Minuten bemerkbar wird und nun mit mehr oder weniger grosser Energie $^1/_4$—2 Stunden andauert. Nach Ablauf dieser Zeit beginnt eine Aufrichtung und darauf folgt positive Bewegung, die nun anhält und nicht selten zu ansehnlichen Krümmungen führt; häufig aber hat es auch mit schwachen positiven Neigungen sein Bewenden. In einigen Fällen folgt der Aufrichtung zunächst noch eine zweite negative Krümmung, darauf erneute Aufrichtung und dann die positive Bewegung; einmal wurde auch hier Pendeln zwischen positiver und negativer Lage wahrgenommen.

Die Ausschläge nach rückwärts unterbleiben bei den langen, älteren Sprossen in weiteren Entfernungen von der Lampe; bei 80—100 cm (140—90 H.-L.) wurde stets eine sofortige positive Krümmung constatirt.

Ganz unverkennbar ist, dass die hier vor der Auerlampe verfolgten Bewegungen die gleichen sind, wie diejenigen, welche früher

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0015-7

bei einer Helligkeit von 25,000—10,000 H.-L. vor der elektrischen Lampe beobachtet wurden. Ihr Auftreten bei verschiedenen Intensitätsgraden erklärt sich zwanglos aus dem sehr verschiedenen Alter der angewandten Fruchtträger.

Zunächst würde man vielleicht glauben, man habe es mit spontanen Nutationen zu thun, die sich bemerkbar machen, ehe die eigentliche Reizbewegung einsetzt (also während der latenten Reizung). Aber das constante Auftreten derselben bei höheren Intensitäten, das ebenso constante Fehlen bei niederen zeigt, dass derartiges nicht vorliegt. Vielmehr hängt das Ganze offenbar zusammen mit dem Beleuchtungswechsel, welchem die Versuchsobjecte unterworfen sind. Durch den dauernden Aufenthalt im Finstern wird die Lichtstimmung herabgedrückt und dieser niedrigen Stimmung entspricht die anfänglich bemerkbare Reaction. Es ist aber eine bekannte Thatsache, dass durch Belichtung die Lichtstimmung gesteigert wird; und wenn das Experiment eine Zeit lang andauert, so muss die Steigerung unter allen Umständen eine veränderte Reaction der Pflanze gegen die einseitig wirkende Lichtquelle bedingen. Demnach muss sich die Krümmung nach längerer Belichtung bei denjenigen Fruchtträgern von Phycomyces verstärken, die bei einer gegebenen Lichtstärke von Anfang an positive Bewegungen ausführten. Andere Sprosse, welche bei hohen Intensitäten sofort negativ reagirten, müssen diese Ausschläge unter den aufgeführten Bedingungen abschwächen; die anfangs scharfe Krümmung muss einer schwächeren Platz machen und wenn sich die Pflanze in der Nähe der optimalen Lichtstärke befindet, so kann selbstverständlich die veränderte Lichtstimmung bedingen, dass die ursprünglich negative Krümmung völlig ausgeglichen wird oder gar in die positive umschlägt.

So ist offenbar der Verlauf der Dinge an den Culturen, die vor der Bogenlampe verwandt wurden, und nicht anders zu erklären sind sicher auch die vor der Auerlampe wahrgenommenen Erscheinungen. Auch hier handelt es sich um eine Umstimmung in Folge der Belichtung, die allerdings oft ziemlich rasch verläuft. Dieser rasche Verlauf springt aber besonders in die Augen an Culturen, welche vorher schon mehrfach wechselnd verdunkelt und beleuchtet waren.

Wiesner hat von positiv und negativ heliotropischen Elementen in den verschiedenen Organen gesprochen. Wenn ich nun auch nicht glaube, dass man das auf einzelne Zellen oder Zellcomplexe beziehen darf, so könnte man doch event. von positiven und negativen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0016-2

Tendenzen reden, von denen jeweils eine in Abhängigkeit von der Aussenwelt die Oberhand gewinnt. Begreiflich wäre dann, dass in Pflanzen, welche zeitweilig verdunkelt waren, in dem Moment, wo sie einseitig beleuchtet werden, zunächst die Neigung besteht, das Licht zu fliehen, dass aber die umgekehrte Tendenz um so rascher zur Geltung kommt, je länger schon früher einmal die Belichtung gedauert hatte.

Solche Erwägungen würden auch ohne Weiteres die Thatsache begreiflich erscheinen lassen, dass anfänglich nicht selten ein wiederholtes Beugen nach der positiven und negativen Seite einsetzt, das erst nach längerer Zeit aufhört.

Mag man nun über diesen Antagonismus positiver und negativer Tendenzen und über den vielleicht nicht ganz glücklich gewählten Ausdruck denken wie man will, so viel scheint klar, dass die besprochenen Erscheinungen auf veränderte Lichtstimmung müssen zurückgeführt werden. — Man könnte ja event. auch an die Schreckbewegungen denken, die Engelmann an Bacterien wahrnahm; allein abgesehen davon, dass diese Organismen vor der Dunkelheit zurückschrecken, scheint mir doch auch manches andere nicht auf diesen Fall zu passen.

Schon Sachs' und Rothert's oben citirte Angaben zeigen, dass die fraglichen Reizkrümmungen keine so einfachen sind, und unsere Versuche documentiren das aufs neue. Die endliche Stellung, die fixe Lichtlage, welche die Objecte nach vielstündigem Versuch annehmen, ist die Resultante verschiedenster Kräfte, und darin spielt eine erhebliche Rolle die Lichtstimmung, welche den Pflanzen theils während des Versuchs aufgeprägt wird, theils durch Vorleben und Constitution bedingt ist. Wenn diese verschiedenen Tendenzen sich in ein bestimmtes Verhältniss gesetzt haben, erst dann ist auch die Lage des betreffenden Pflanzentheils eine constante.

Wie ich schon in der früheren Arbeit hervorhob, ist die Endstellung unabhängig von Geotropismus etc. (das zeigen auch wieder die Versuche Czapek's[1]) an Phycomyces), so lange eine merkliche Lichtreizung vorhanden ist; dagegen ist wohl die Verticalstellung der fraglichen Organe im Optimum der Beleuchtung dem Geotropismus zuzuschreiben. Wie schon einmal betont, müssen bei fehlender Lichtreizung andere Reizwirkungen und event. autonome Bewegungen zum Ausdruck kommen, die sonst event. verdeckt werden.

1) Ueber Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsberichte der Wiener Acad. d. W. Bd. CIV, 1895.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0017-8

Orthotrope Phanerogamen.

An die Phycomyces-Versuche schlossen sich naturgemäss andere mit Sprossen von Phanerogamen an. Ich wählte Keimpflanzen von Gerste und Kresse, die meist im etiolirten Zustand verwendet wurden. Solche Pflanzen reagiren, worauf schon Wiesner hinwies,[1]) anders als vorher dauernd beleuchtete und es ist klar, dass hier wieder verminderte Lichtstimmung im Spiel ist.[2]) Nach den Erfahrungen an Phycomyces wird man aber auch hier erwarten dürfen, dass die niedrige Stimmung nicht dauernd in längeren Experimenten beibehalten wird, ohne dass die Versuchsobjekte damit sofort die Stimmung von Pflanzen zeigen müssten, die von Anfang an in hellem Tageslicht erzogen waren. Unsere Versuche werden uns darüber des Näheren belehren.

Die verschiedene Reactionsfähigkeit grüner und etiolirter Gerstenkeimlinge lässt sich leicht demonstriren, wenn man beide in grösserer Zahl vor einem Südfenster im Sonnenlicht aufstellt; man sieht dann an den Normalpflanzen nach einigen Stunden ziemlich starke positive Krümmungen auftreten, während die etiolirten nach längerer Zeit erst ganz geringe Abweichungen von der Verticalen zeigen. Die Bewegungen wurden auch späterhin nur wenig vergrössert. Analog verhalten sich die Keimlinge, wenn man sie in kleinen Thongefässen erzieht, und diese auf verticaler Scheibe des Klinostaten so befestigt, dass normale und etiolirte Sämlinge radiär gestellt miteinander abwechseln, und wenn man dann das Ganze so gegen möglichst helles Licht richtet, dass die Pflänzchen einseitig beleuchtet werden. Auch dann verspäten sich die etiolirten Keimpflanzen mit ihren Krümmungen um Stunden gegen die normalen.

Kommt statt des Sonnenlichtes die Bogenlampe sammt Kühlgefäss in der oben geschilderten Weise in Anwendung, und werden normale und etiolirte Pflanzen neben einander auf der verticalen Scheibe des Klinostaten gedreht, so tritt im Wesentlichen wieder die nämliche Erscheinung ein. Auch hier krümmen sich die etiolirten Pflanzen nur recht wenig, manche überhaupt nicht merkbar. Lehrreich in dieser Beziehung war ein Versuch, in welchem Gerstenkeimlinge in etwa 10 cm Entfernung von dem leuchtenden Punkt auf dem Klinostaten gedreht wurden. Nach 5stündiger Versuchsdauer bei 27—30° weisen die in 8 Thongefässen cultivirten 16 Keimpflanzen

1) Wiesner, Heliotropische Erscheinungen II, p. 8.
2) Vergl. auch Oltmanns, l. c. p. 231.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0018-4

keine erheblichen Krümmungen auf, einige sind völlig gerade geblieben, andere sind an der Basis schwach rückwärts, andere schwach vorwärts gekrümmt. Die Pflanzen sind sicher nicht geschädigt, denn nach 4 Stunden traten bei einigen die Blätter aus den Scheiden hervor, bei den andern geschah das etwas später (in der 5. Stunde).

Auf Grund der so gewonnenen Erfahrungen wurde dann der Klinostat zunächst bei Seite gelassen und Keimpflanzen der Gerste in verschiedener Entfernung vom Licht aufgestellt. Gewöhnlich wurden auch in diesen Versuchen grüne und etiolirte Pflänzchen nebeneinander beobachtet. Dieselben waren stets in kleinen Thoncylindern erzogen. Es wurden Reihen bis zu 2 oder mehr Meter Länge hergerichtet, die Pflanzen standen in etwa 20 cm Entfernung von einander. Immmer wurden aus einem Satz von Keimlingen solche herausgesucht, die in gleicher Zeit annähernd gleiche Grösse erreicht hatten. Die grünen Pflanzen waren an einem hellen Südfenster, vielfach von der Sonne beschienen, aufgewachsen. 24 Stunden vor Beginn des Versuches kamen sie auf den Klinostaten, um etwaige Lichtkrümmungen auszugleichen.

In einem solchen Versuch standen grüne und etiolirte Keimlinge neben einander in verschiedenen Entfernungen von der Lampe.

Der Versuch beginnt um 9^h 15 Vormittags.

9^h 45. Die grünen Pflänzchen in 250 und 230 cm Entfernung zeigen die ersten Zeichen der Bewegung.

10^h Desgl. die in 190 und 210 cm Entfernung. 230 und 250 cm stärker gekrümmt.

10^h 30. 210 und 190 deutlich gekrümmt. 170 und 150 beginnen die Bewegung, bei 70—130 cm scheinen einige sich zu rühren.

10^h 45. Alle grünen Keimlinge von 20—250 cm deutlich gekrümmt, bei den der Lampe nächsten die Krümmung zum Theil angedeutet.

Von den Etiolirten scheinen die bei 210 cm die Beugung zu beginnen.

11^h Die Krümmung aller normalen Pflanzen schreitet vor; die etiolirten sind erst in Entfernung von 180—250 cm gekrümmt und zwar vorläufig noch sehr schwach.

Von jetzt ab lässt sich an den etiolirten ebenso wie vorher an den grünen Pflanzen verfolgen, wie im Verlauf von etwa einer Stunde überall die Bewegung einsetzt, natürlich von den entfernteren gegen das Licht hin vorschreitend. Die in 10 cm Entfernung (bei 500,000

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0019-2

H.-L.) stehenden etiolirten Pflanzen sind auch nach 10 Stunden kaum verändert, sie führen nur schwache Bewegungen aus, wie gleich noch zu besprechen sein werden, während die grünen sich auch bei 10 cm Entfernung ziemlich stark positiv gekrümmt haben. Bei Beendigung des Versuches fällt die verschiedene Neigung der Versuchspflanzen gegen die Lichtquelle auf, besonders an den etiolirten Exemplaren, und es ist sehr lehrreich, dieselben in eine Reihe neben einander zu stellen, und nun von der Seite her zu betrachten. Da kann man die eben genannte Erscheinung mit grosser Leichtigkeit wahrnehmen und sich event. durch den Senkel überzeugen, dass die Ablenkung der stärkst beleuchteten Sprosse eine ganz geringe, ja häufig sogar überhaupt nicht nachweisbar ist.

Versuche mit gleichem Erfolg wurden mehrfach wiederholt. Die Temperatur betrug während des ganzen Versuches bei 10 cm Entfernung 24—25°, bei 50 cm etwa 19° und weiterhin 18°, d. h. die Temperatur des Zimmers.

Das Gesagte gibt in groben Zügen das Resultat der Versuche wieder; im Einzelnen ist noch hervorzuheben, dass die Krümmungen den Verlauf nehmen, wie ihn Rothert[1]) beschrieben hat; die Oscillationen gaben genau die Bilder wieder, welche der genannte Beobachter zeichnete, nur die Energie dieser Oscillationen war merklich verschieden bei verschiedener Lichtintensität. Die Rothert-schen Bewegungen sind am besten sichtbar bei 1—3 Meter Entfernung von der Lampe; hier sind erhebliche Ausschläge zu verzeichnen, nähern wir uns dagegen auf 50 cm und mehr, so werden die Ausschläge geringer, die Zeit, welche vergeht bis die Ruhelage eingenommen wird, ist grösser. Noch näher, bei 15—20 cm Entfernung, würde man die Oscillationen wohl kaum mit unbewaffnetem Auge wahrnehmen, wenn man sie nicht von den stärkeren Bewegungen anderer Exemplare her kennte. Wenn überhaupt in 10—15 cm Entfernung eine Reaction eintritt, so ist gewöhnlich an der Spitze solcher Objecte nur eine ganz schwache Biegung zu verzeichnen, welche sich späterhin ausgleicht, indem die Krümmung in bekannter Weise allmählich mehr nach der Basis verlegt wird, während die oberen Theile gerade werden. Wie schon betont, ist die Ablenkung von der Verticalen in diesen Fällen nur eine äusserst geringe.

Ich habe bislang nur von den Keimpflanzen geredet, die bei 10—15 cm (500,000—300,000 H.-L.) Entfernung gerade bleiben oder

1) l. c. p. 32.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0020-3

ganz schwache positive Krümmungen ausführen; ich muss aber betonen, dass auch gar nicht selten negative Bewegungen zur Beobachtung kamen. Dieselben waren meistens schwache, wie vorauszusehen war, verliefen aber immer genau so wie die schwach positiven, welche bei denselben Intensitätsgraden wahrgenommen wurden.

Solche negative Ausschläge gehen nach 5—6 Stunden gewöhnlich in positive über. Es konnte aber stets wahrgenommen werden, dass die negative Bewegung bis zu Ende durchgeführt wurde; dann setzte die positive wieder an der Spitze ein und durchlief vorschriftsmässig das Blatt bis zur Grenze der wachsthumsfähigen Zone. Die positive Beugung war in allen diesen Fällen eine äusserst geringe. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass hier die nämlichen Erscheinungen vorliegen, welche wir bereits bei Phycomyces kennen lernten. Auch dort sahen wir ja den Umschlag mit Vorliebe auftreten, wenn die Versuchsobjecte sich nahe der optimalen Lichtintensität befanden.

Dass die etiolirten Pflänzchen sich bei 10 cm Entfernung (500,000 H.-L.) aber wirklich in einer Beleuchtung befanden, die trotz ihrer Einseitigkeit keine Reizbewegungen auslöst, geht noch weiter aus der Thatsache hervor, dass etwas schräg geneigte Pflanzen, die ja leicht in jeder Cultur zu finden sind, sich in kurzer Zeit vertical aufrichten, sei es, dass die Spitze vorher vom Licht weg oder gegen dasselbe hin zeigte.

Einzelne Exemplare wurden jedesmal auch hier mit Fernrohr oder Horizontalmikroskop eingestellt, und auf diesem Wege wurden nicht bloss die Bewegungen genauer controllirt, sondern auch noch besonders festgestellt, dass immer, auch dann wenn keine Richtungsbewegung stattfand, die Pflanzen in die Länge wuchsen. Allerdings ist das Längenwachsthum der Scheide gering, es wird offenbar durch die Beleuchtung verzögert und in Zusammenhang damit steht es, dass nicht selten während des Versuches das erste Blatt die Scheide durchbrach. Solche Exemplare wurden kaum berücksichtigt, das oben Gesagte gilt für Keimlinge, deren Scheide bei Beendigung des Versuches noch geschlossen war. Immerhin zeigen auch Pflänzchen mit vorgetretenem Blatt eine Reaction, wenn sie stärker gereizt werden; nur bei schwächerer Reizung im intensiven Licht pflegt die Krümmung leichter auszubleiben, als an „nicht durchbrochenen" Exemplaren. Natürlich hängt das nicht mit veränderter Lichtstimmung zusammen, sondern hat bekannte Ursachen in der Wachsthumsweise von Scheide und Blatt.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0021-9

Mit etiolirten Kressekeimlingen wurden wenigstens zwei Versuche ausgeführt, die im Wesentlichen dasselbe Resultat lieferten. Selbstverständlich begann auch bei diesen Versuchsobjekten die Reaction in 250 cm Entfernung und schritt dann gegen die Lichtquelle langsam vor. In 12 und 20 cm Entfernung vom Licht waren positive Bewegungen im Anfang der Versuche überhaupt nicht wahrzunehmen, dagegen traten negative Krümmungen, die nach bekanntem Schema verliefen und eine schwache Ablenkung fast des ganzen hypocotylen Gliedes herbeiführten, etwas reichlicher auf als bei der Gerste. Berücksichtigt wurden in erster Linie solche Pflänzchen, welche von einer Flanke her beleuchtet waren.[1])

Die Processe sind hier ein wenig complicirter, weil die Cotyledonen natürlich ebenfalls Bewegungen ausführen. Lässt man das Licht auf eine Flanke fallen, so kann man leicht beobachten wie zunächst die beiden Cotyledonen durch Krümmung ihrer Stiele sich gegen das Licht neigen und wie dann die Bewegung sich auf das Hypocotyl fortpflanzt. Ist die Reizung bei grosser Lichtintensität eine schwache, so vermisst man das Uebergreifen der Krümmung auf das Hypocotyl und bei ganz fehlender Reaction bewegen sich auch die Cotyledonen nicht. Schon bei 20 cm Entfernung von der Lampe (125,000 H.-L.) pflegt (nach 10stündiger Versuchsdauer) eine Krümmung des hypocotylen Gliedes nicht mehr zu erfolgen, wenigstens nicht im positiven Sinne.

Die Cotyledonen ergrünen während des Versuches, ein Beweis, dass die verwendeten Pflanzen lebenskräftig waren, ganz abgesehen davon, dass man direct im Fernrohr etc. das Wachsthum nachweisen kann.

Beobachtungen mit dem Fernrohr bestätigen das Gesagte, sie zeigten in manchen Fällen noch schwache Bewegungen der Blätter an, auch konnte hier nicht selten, wie früher bei Hordeum, nach mehrstündiger Belichtung ein Ueberklappen der negativen in die schwach positive Bewegung nachgewiesen werden.

Zwar ist nach den Daten, welche oben mehrfach bezüglich der Temperatur gegeben wurden, kaum daran zu denken, dass die Wärme irgendwie erheblich auf die Richtung der Krümmungen eingewirkt haben könnte, schon deswegen nicht, weil sie dann wohl grüne und etiolirte Pflanzen gleichmässig beeinflusst haben würde; immerhin wurde noch folgender Versuch gemacht.

---

1) cf. Wiesner l. c.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0022-5

In dem einen der beiden Kresseversuche betrug die Temperatur bei 12 cm 25°, bei 20 cm 20° und bei 40—200 cm 18°. Der Versuch begann um 9 Uhr 30 Min., und die oben geschilderten Processe spielten sich in regelrechter Weise ab. Bei 12 cm Entfernung waren keine oder ganze geringe positive Bewegungen bis 5 Uhr Nachmittags zu verzeichnen. Jetzt wurde der Gasmotor auf „halbe Kraft" gestellt, statt 23—24 Ampère waren jetzt nur noch 12—13 zu verzeichnen. Nach ungefährer Berechnung sinkt damit die Lichtstärke von 5000 auf reichlich 2000 Hefnerkerzen. Die Temperatur fiel langsam von 25° auf 20° bei 12 cm Entfernung, von 20° auf ca. 18° bei den grösseren Distancen. Schon nach $^3/_4$—1 Stunde waren überall, auch bei 12 cm Entfernung, sehr energische positive Bewegungen zu erkennen, die auch weiterhin sich energisch vergrösserten.

Es lag nun nahe, die Experimente noch weiter auszudehnen und den Versuch zu machen, ob es gelingen möchte, positive und exacte Angaben zu gewinnen über die Zeit, welche bei verschiedenen Lichtintensitäten vergeht, bis die Folgen einer Lichtreizung sichtbar werden. Wiesner hat bereits in dieser Richtung einige Angaben gemacht, die nachher besprochen werden sollen.

Wir operirten mit Gerste, Kresse etc. vor der Auerlampe und beobachteten mit dem Horizontalmikroskop. Zwar ergab sich auch hier natürlich das schon aus den Massenversuchen bei elektrischem Licht mit Leichtigkeit abzuleitende Resultat, dass die Krümmung um so rascher eintritt, je schwächer die Beleuchtung, um so langsamer, je intensiver das Licht (ich sehe von ganz geringen Lichtstärken ab), aber es gelang nicht, dafür wirklich brauchbare Zahlen zu gewinnen, weil spontane Nutationen störend eingreifen. Diese zu beseitigen resp. zu eliminiren war nicht möglich. Noch bei relativ geringen Intensitäten zeigte das Mikroskop zuweilen rückläufige Bewegungen an, die aber leicht als spontane erkannt werden konnten.

Diese Nutationen sind bald stärker, bald schwächer, zuweilen so ansehnlich, dass man glauben möchte, eine heliotropische Krümmung vor sich zu haben. Indess nehmen die Nutationen einen etwas anderen Verlauf.

Wie bekannt, hat Wiesner[1]) den Satz aufgestellt und durch Experimente zu begründen versucht, dass die Energie der heliotropischen Krümmung zunimmt mit sinkender Lichtstärke — bis zu einem bestimmten Punkt, von wo an das Umgekehrte statt hat.

1) l. c. I, p. 173 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0023-1

Ich habe schon früher nicht an der Richtigheit dieses Satzes gezweifelt, und meine oben angeführten Versuche bestätigen denselben vollauf. Ich habe auch früher schon darauf hingewiesen, dass der Wiesner'sche Satz nach meiner Auffassung nur einen Theil der heliotropischen Erscheinungen kennzeichnet, sich aber im Uebrigen wohl einfügt in das allgemeine Schema, das ich für diese Vorgänge aufstellte.

Ich hatte damals Wiesner's Angaben nicht genügend nachgeprüft, meine jetzigen Versuche zeigen aber, dass seine Experimente als solche nicht ganz einwandsfrei sind. Wiesner experimentirte mit Gasflammen von 6,5 Wallrathkerzen Leuchtkraft, diesen wurden die Objecte auf 5—10 cm, ja bisweilen auf 2,5 cm genähert und, um ungleichmässige Erwärmung zu vermeiden, hinter diesen nichtleuchtende Bunsenbrenner aufgestellt. Wassergefässe etc. zur Abhaltung der strahlenden Wärme wurden nicht verwandt. Wiesner fand auf diesem Wege vielfach ein völliges Sistiren des Wachsthums in unmittelbarer Nähe der Flamme (2,5—5,0 cm), mehrfach auch ein Wachsthum ohne merkliche heliotropische Reaction. Diese begann meistens bei 6—7 cm Entfernung von der Flamme und Wiesner bestimmt daraus die „obere Grenze der heliotropischen Empfindlichkeit" (nach meiner Ausdrucksweise das Optimum, bei welcher die heliotropische Reaction ausbleibt) zu 204 Lichteinheiten bei Vicia sativa, zu 816 bei Lepidium sativum. Diese Lichteinheiten würden auf Grund der Wiesner'schen Bestimmungen 1326 Wallrathkerzen im ersten, ca. 5000 im zweiten Fall entsprechen. In meinen Versuchen fand ich für Hordeum das Optimum bei 500,000 Hefnerlichten,[1]) für Lepidium bei etwa 400,000 Hefnerlampen. Vielleicht muss aber dasselbe noch etwas höher angenommen werden. Hier sind ganz bedeutende Differenzen zwischen meinen und Wiesner's Beobachtungen, die natürlich einer Erklärung bedürfen.

Ich betonte schon oben, dass wir in allen Fällen, auch dann, wenn die Keimpflanzen sich bei etwa 10 cm Entfernung von der Lampe nicht krümmten, Wachsthum unschwer nachweisen konnten; Wiesner gelang das nicht und es ist wohl kaum zweifelhaft, dass seine Versuchspflanzen in Folge der grossen Annäherung an die

1) Wiesner hat wohl mit „Wallrathkerze" die englische Spermaceti-Normalkerze von 43 mm Flammenhöhe gemeint, diese ist mit dem Hefnerlicht gleichwerthig. $\frac{\text{Deutsche Vereinskerze}}{\text{Hefnerlampe}} = 1{,}162$. Auch wenn diese gemeint ist, wäre eine grosse Differenz zwischen unseren Beobachtungen vorhanden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0024-7

Flamme geschädigt waren. In anderen Fällen fand zwar Wachsthum, aber keine Reaction statt. Diese Fälle sind vertrauenerweckender, allein auch hier kann sehr wohl die Pflanze soweit alterirt gewesen sein, dass eine Reaction auf das Licht trotz des Wachsthums nicht mehr erfolgte. Ich habe mehrfach solche Erscheinungen beobachtet; z. B. braucht man nur bei den Phycomyces-Culturen den Deckel des Kastens abzuheben, dann bleiben nicht selten die Reactionen aus, obgleich die Fruchtträger wachsen. Schliesst man den Deckel, so beginnt event. die Reaction nach einiger Zeit wieder sich bemerkbar zu machen. Es liegt nahe, die Erscheinung mit dem veränderten Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft in Zusammenhang zu bringen, und es ist höchst wahrscheinlich, dass in allen Versuchen Wiesner's unter Einfluss der strahlenden Wärme der Wassergehalt der umgehenden Atmosphäre erheblich gesunken ist und so die Pflanzen geschädigt waren. Das kann vor sich gehen, auch wenn äusserlich davon nichts sichtbar ist. Ich kann danach auch den Erörterungen Wiesner's über Sistirung des Längenwachsthums durch intensives Licht nicht zustimmen, soweit sie sich auf Versuche mit Gaslicht beziehen. In einem anderen Capitel zeigt er selbst, dass im directen Sonnenlicht noch Wachsthum nachweisbar ist. Wenn trotz der meiner Meinung nach in Wiesner's Versuchen vorhandenen Fehler der von ihm aufgestellte Satz richtig ist, so hat das seinen Grund darin, dass bei etwas grösserer Entfernung vom Gasbrenner die Wärmestrahlen nicht mehr in dem Maasse störend eingriffen, wie bei den sehr nahe an der Flamme stehenden Objecten.

Nach allen voraufgegangenen Erörterungen ist nun wohl kein Zweifel mehr, dass alles das, was ich in meiner früheren Publication über diese Dinge sagte, im Wesentlichen zutrifft. Ueber Phycomyces ist kein Wort mehr zu verlieren, und es ist auch wohl kein Zweifel mehr, dass die etiolirten Kressekeimlinge dem entsprechen, was wir bei jenem Pilz einschliesslich der Umstimmung gesehen haben, mit dem einzigen Unterschiede, dass die optimale Lichtstärke höher gelegen ist; sie liegt für Kresse etwa in 10—12 cm von der elektrischen Lampe, also bei 400,000—500,000 Hefnerlampen, für Hordeumkeimlinge vielleicht noch etwas höher, also nach annähernder Schätzung bei 5—600,000 Lichteinheiten. Ständen uns grössere Lichtstärken zur Verfügung, so würden wir auch bei den genannten Pflanzen gewiss negative Krümmungen der etiolirten Pflanzen wahrnehmen. Daraus, dass sie hier nicht immer oder nicht dauernd zur Beobachtung kamen, wird man kaum einen Einwand gegen meine Auffassung herleiten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0025-2

können — würden doch die heliotropischen Eigenschaften von Phycomyces sich auch so präsentiren, und doch keine anderen sein, als sie thatsächlich sind, wenn wir nur Lampen von 25,000 Lichteinheiten zur Verfügung gehabt hätten, und ich habe ja auch oben darauf hingewiesen, dass es ein Leichtes wäre mit Phycomyces ein solches Resultat zu erzielen durch Entfernung der Culturen von der Lampe.

In unseren Versuchen konnten wir an etiolirten Pflanzen die optimale Helligkeit noch feststellen. Für die normal grünen gelang das nicht mehr, weil diese viel höher gestimmt sind; es lässt sich demnach auch kaum errathen, wo hier die Lichtintensität zu suchen wäre, bei welcher positive wie negative Krümmungen aufhören, ja es kann sogar fraglich erscheinen, ob es jemals gelingen wird Licht von hinreichender Intensität ohne störende Wärmestrahlen zu erzielen, um hierüber ein abschliessendes Urtheil zu gewinnen. Aber ich habe auch früher schon darauf hingewiesen,[1]) dass es für meine ganze Auffassung von der Gleichartigkeit der phototropischen Bewegungen völlig irrelevant ist, ob die sämmtlichen in Frage kommenden Cardinalpunkte nachweisbar oder überhaupt in der Pflanze selbst gegeben sind. Es genügt, wenn ein Theil der s. Z. gezeichneten Curve realisirt ist. Ich habe dann ebenfalls gezeigt, dass wahrscheinlich nur wenige Pflanzen so wie Phycomyces, Vaucheria u. a. die Erscheinungen in toto erkennen lassen; gewiss sind viele oberirdische Pflanzentheile auf unendlich hohe Intensitäten gestimmt, und noch sicherer ist, dass wieder andere auf unendlich kleine Lichtgrade abgestimmt erscheinen — das sind die schlechthin als negativ heliotropisch bezeichneten Organe, bei welchen bislang niemals auch nur Spuren einer positiven Bewegung trotz schwächster Beleuchtung wahrnehmbar waren.

Es ist wohl überflüssig, sich noch mehr über die Dinge zu verbreiten, die im Zusammenhang mit allen fraglichen Processen schon früher behandelt sind. Ich möchte nur noch darauf hinweisen, dass die üblichen Demonstrationsversuche mit der heliotropischen Kammer von Sachs oder Noll's Schiessversuche mit Pilobolus doch nur ein einseitiges Bild der ganzen Vorgänge liefern. Will man das ganze Wesen der heliotropischen Erscheinungen demonstriren, so wird man mit Vaucheria resp. anderen Algen oder Phycomyces vor der Projectionslampe arbeiten müssen, und ich denke die Zeiten sind nicht mehr fern, wo in einem ordentlichen botanischen Institut hinreichende elektrische

1) l. c. p. 230.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0026-8

Leitungen und Apparate vorhanden sind. Neben Phycomyces empfiehlt sich dann auch die Nebeneinanderstellung von grünen und von etiolirten Pflanzen.

Die Fruchtstiele von Linaria Cymbalaria sind ganz geeignete Objecte, wenn es sich darum handelt zu zeigen, dass ganz schwache Lichtintensitäten einen Reiz nicht oder nur in geringem Maasse auszuüben vermögen. Bringt man diese Pflanzen in eine heliotropische Kammer von etwa 2 Meter Länge, in welcher der vordere Spalt nicht gar zu gross ist, so stellen sich die am weitest entfernten Stiele vertical, während die übrigen sich verschieden stark neigen, um so mehr, je näher sie dem Licht gebenden Spalt sind. Zwar sind die Vorgänge bei den Linaria-Stielen nicht ganz einfache, es spielen offenbar noch mancherlei andere Reizvorgänge eine Rolle dabei, doch dürfte das für einen Vorlesungs- und Demonstrationsversuch nicht in Frage kommen — über Einzelheiten soll später berichtet werden.

Plagiotrope Sprosse.

Unter den mit Ausläufern, oberirdischen horizontalen Sprossen etc. versehenen Gewächsen nach geeigneten Versuchsobjecten zu suchen, lag nun um so näher, als Vöchting[1]) u. a. mit Bezug auf Erodium cicutarium Ansichten vertreten hatte, die sich mit meinen späteren fast decken. Vöchting zieht die Thatsache heran, dass die Sprosse von Erodium sich bei intensivem Licht dem Boden horizontal anpressen, bei mässiger oder fehlender Beleuchtung aber aufrichten (und zwar negativ geotropisch); er schiebt das auf Zusammenwirken des negativen Heliotropismus mit dem negativen Geotropismus und folgert dann weiter: „hiernach muss es einen Grad von Beleuchtung geben, bei welchem die Sprosse weder positiv noch negativ heliotropisch reagiren und vermöge ihres Geotropismus sich einfach aufrichten".

Nachdem ich die Dinge mehrfach selber untersucht hatte, bin ich zweifelhaft geworden, ob sich die von Vöchting vorgetragene Auffassung hier ohne Weiteres in Anwendung bringen lässt.

Glechoma hederacea bot sich als ein geeignetes Versuchsobject. Die ganzen Stolonen richten sich, das ist seit Frank für so viele derartige Organe bekannt, nach der Verdunkelung an ihrer Spitze vertical auf (etwa nach 24—48 Stunden, oft schon zeitiger). Bringt man die Pflanze wieder in helle Beleuchtung (z. B. an ein ständig

1) Vöchting, Bewegungen der Blüthen und Früchte, Bonn 1882, p. 161 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0027-4

geöffnetes Südfenster), so wird die Horizontalstellung nach 1—2 Tagen eingenommen, ohne dass eine Beziehung der horizontal gestreckten Theile zu den Lichtstrahlen nachweisbar wäre. Dasselbe erfolgt auf dem Klinostaten, wenn man die Töpfe mit der Glechoma auf die horizontale Scheibe des Apparates bringt, und somit dafür sorgt, dass die aufrecht stehenden Spitzen der Ausläufer eine Drehung um ihre vertikale Achse erfahren. Das ist, wie ich meine, recht auffällig und spricht nicht dafür, dass es sich hierbei um negativen Heliotropismus handle. Freilich ist hier Vorsicht geboten, denn Sachs hat mit Recht hervorgehoben,[1]) dass der Klinostat nur richtige Resultate gibt, wenn der betr. Pflanzentheil allseitig gleiche Reactionsfähigkeit besitzt.

Das letztere ist aber offenbar bei den jungen Ausläufern von Glechoma der Fall; sie sind völlig radiär gebaut und reagiren auch, soweit meine Untersuchungen reichen, allseitig geotropisch gleichmässig. Später freilich haben die älteren Stolonen auf der Unterseite vielfach Wurzeln getrieben; dann trifft das Gesagte nicht mehr zu.

Geht man weiter und verdunkelt die Spitzen der Ausläufer durch Einführung in einen dunklen Kasten, wobei die Pflanze als solche beleuchtet bleibt, längere Zeit, d. h. etwa 1—2 Wochen, so verlängert sich das vertical aufgerichtete Ende nur mässig, die Blätter nehmen eine etwas andere Form an, sie nähern sich, wenn sie auch klein bleiben, den Blättern an den verticalen, blühenden Achsen. Diese verticalen Enden der Ausläufer verhalten sich ganz anders. Bringt man sie an das Fenster, so machen sie schwache positiv heliotropische Krümmungen. Auf dem Klinostaten, wie oben beschrieben, um die verticale Achse gedreht, bleiben sie aufrecht — Tage und Wochen lang. Aber es zeigen sich noch andere Erscheinungen. Die Blätter vergrössern sich, sie nehmen damit völlig die Form der normalen Laubblätter von Glechoma an, und thatsächlich haben wir jetzt eine nomale orthotrope Laubachse, keinen Ausläufer mehr vor uns. Ein solcher wird nun aber neu gebildet, indem an der Biegungsstelle des ursprünglichen Ausläufers, aus der Achsel des Blattes, das dieser zunächst steht, ein Seitenspross horizontal mit allen Eigenschaften der Stolonen hervortritt.

Häufig erfolgt nach mehreren Wochen noch eine Rückbildung der durch Verdunkelung erzielten verticalen Achse an ihrer Spitze zu einem normalen Ausläufer.

---

1) Sachs, Ausschliessung geotropischer und heliotropischer Krümmungen. Arbeiten des bot. Instituts zu Würzburg Bd. II p. 210.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0028-0

Nur im Frühling habe ich immer die Aufrichtung der Horizontalsprosse im Dunkeln und event. bei längerer Versuchsdauer deren Umwandlung beobachtet, im Sommer erfolgt sie nicht mehr. Dann wachsen auch im Dunkeln die Spitzen der Ausläufer wochenlang unter erheblicher Verlängerung horizontal. Sie sind also jetzt dauernd plagiotrop geworden und daran ändert Lichtentziehung nichts mehr.

Wenn ich noch hinzufüge, dass schwächer beleuchtete Pflanzen von Glechoma überhaupt keine Ausläufer bilden, dass weiterhin auch normale Laubsprosse, deren Blüthen abgeblüht sind, an ihrer Spitze zu Ausläufern werden können, so ist damit das verfügbare Thatsachenmaterial, vorbehaltlich weiterer Untersuchung, erschöpft.

Vielleicht verdient noch nachgetragen zu werden, dass die normalen Ausläufer sich, soweit ihre jüngeren Theile noch wachsthumunfähig sind, immer annähernd horizontal einstellen, mag man sie in Lagen bringen, welche man will. Das lässt sich besonders gut zeigen, wenn man Töpfe mit längeren Stolonen hoch stellt, so dass diese über den Rand des Topfes herabhängen. Unter solchen Umständen sah ich mehrfach, wie die horizontal gewordenen Spitzen der Stolonen nach einigen Tagen vom Licht weg in das Zimmer hinein zeigten. Ob das allgemeine Regel ist, mag dahingestellt sein.

Andere Pflanzen mit horizontal liegenden Sprossen verhalten sich in den Hauptzügen ähnlich, z. B. Lysimachia Nummularia. Verdunkelte Sprosse richten sich mit den Spitzen auf und kehren, wenn die Verdunkelung 1—3 Tage dauerte, in die horizontale Lage zurück, sobald sie wieder hinreichend intensivem Licht ausgesetzt werden. Die Horizontalstreckung erfolgt ohne Beziehung zu den einfallenden Lichtstrahlen. Auch auf dem Klinostaten tritt sie ein.

Längere Verdunkelung oder auch nur Herabsetzung des Lichtes unter ein gewisses Maas (z. B. Entfernen der Töpfe vom Fenster nach dem Zimmer hin), bedingt ebenfalls die Bildung verticaler, radiär gebauter Sprosse, die nach der ganzen Lage der Dinge nicht so erheblich von den übrigen differiren, wie das bei Glechoma der Fall war. Immerhin ist sehr deutlich, dass man es in dem einen Fall mit radiären, im anderen mit dorsiventralen Gebilden zu thun habe.

Relativ alte Zweige reagiren nicht mehr so prompt in dem angedeuteten Sinne. Nicht selten ergeben sie Zwischenstufen. Die Sprossenden richten sich nicht völlig auf, sondern nur unter Winkeln von 40—60°. Mehrfach wurde beobachtet, dass Pflanzen, welche vorher sehr intensiv beleuchtet gewesen waren, sich weniger leicht in aufrechte Stellung begaben.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0029-8

Die aufgerichteten, durch Verdunkelung oder Lichtverminderung radiär gewordenen Sprosse zeigen, an das Fenster gebracht, fast regelmässig nach wenigen Stunden schwache positiv heliotropische Bewegungen. Nach einigen Tagen werden die Achsen wieder plagiotrop und nehmen demgemäss unter Ausgleichung der positiv heliotropischen Krümmung eine wagerechte Lage an.

Da die untersten Theile der orthotropen Sprosse meist nicht mehr reactionsfähig sind, bleiben sie aufgerichtet, die jüngeren Theile erscheinen dann natürlich rechtwinkelig abgebogen und schweben in der Luft.

Diese horizontalen Enden zeigen häufig nach dem Zimmer hin und in diesem Falle könnte man an eine Betheiligung des negativen Heliotropismus denken. Darauf komme ich zurück. In anderen Fällen war aber davon nicht die Rede; die Sprosse wurden horizontal, ohne eine Beziehung zu den einfallenden Strahlen zu zeigen. Es fiel ferner auf, dass die Niederlegung von aufgerichteten Sprossen in anderen Regionen stattfand, als die positiv heliotropische Krümmung. Die letztere blieb häufig in den oberen, jüngeren Regionen sichtbar, während in etwas älteren Zonen die Krümmung einsetzte, die zur Horizontalstellung führte. Unzweifelhaft Aehnliches hat Sachs an Tropaeolum wahrgenommen.

Je intensiver und anhaltender die Beleuchtung, um so rascher legen sich aufgerichtete Sprosse horizontal; ja sie gehen sogar häufig über diese Lage hinaus und krümmen sich, wie schon Frank und Vöchting zeigten, mehr oder weniger stark abwärts. Bei geringer Abschwächung des Lichtes nähern sie sich wieder mehr der Horizontalen und bei weiterer Verminderung der Helligkeit beginnt die Aufrichtung mit mehr oder weniger grosser Energie. Offenbar entspricht jeder Lichtintensität eine bestimmte Lage des Sprosses.

Linaria Cymbalaria besitzt, wie allbekannt, horizontal liegende, lange Sprosse, an welchen auch die Blüthen auftreten. Die Keimpflanzen entwickeln zunächst aufrechte Triebe, die häufig erst in horizontale übergehen, wenn sie eine Länge von 5 cm und mehr erreicht haben. Auch die Seitensprosse verhalten sich ähnlich.

Auf dem Klinostaten sind diese Sprosse völlig radiär, erst nach längerer Zeit werden sie dorsiventral und plagiotrop.

Am hellen Südfenster geht die Horizontallegung der Sprosse ziemlich rasch vor sich und zwar so, dass fast alle nach dem Zimmer zu wachsen; noch deutlicher ist diese Erscheinung an stark besonnten Südmauern zu verfolgen, wenn die Pflanzen über den oberen Rand derselben hinauswachsen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0030-9

Etwas weiter vom Fenster entfernt dauert die Ueberführung der verticalen Sprosse in horizontale länger, und hier ist auch keine Beziehung zu den einfallenden Strahlen zu erkennen. In den Töpfen strahlen die Ausläufer nach allen Richtungen aus.

Bei weiterer Lichtverminderung erhält man wieder relativ rasch annähernd horizontale Sprosse, die gegen das Licht wachsen; es handelt sich hier aber offenbar in erster Linie um einfachen positiven Heliotropismus. Auch im Dunkeln kann man plagiotrope Sprosse bei Linaria cymbalaria erhalten.

Die Vorgänge bei Hedera Helix[1]) sind von Sachs in kurzen Zügen sehr zutreffend geschildert worden. Er hebt hervor, wie die ursprünglich radiären Keimpflanzen resp. Stecklinge später dorsiventral wurden und sich unter Horizontalstellung vom Licht weg wenden. Sachs zeigt, dass die Sprosse des Epheu sich an die Mauern etc. anschmiegen, aber sich horizontal legen, sobald sie an den oberen Rand der Mauer kommen. Sie behalten hier ihre wagerechte Stellung bei, auch wenn sie über diese hinausragen. Aehnliche „Schwebsprosse" entstehen auch an den der Mauer anliegenden Organen; sie wachsen horizontal oder wenig nach unten geneigt von der Mauer fort, auch entgegen der Richtung der Lichtstrahlen.

Diesen Beobachtungen habe ich nur eines hinzuzufügen.

Wenn man Stecklinge des Epheu am Fenster wachsen lässt, so richten sie sich, wie Sachs angab, in relativ kurzer Zeit gegen das Innere des Zimmers. Drehe ich nunmehr den Topf um 90°, so dass der plagiotrope Spross dem Fenster parallel steht, so sehe ich, dass nach einigen Tagen eine negative heliotropische Bewegung einsetzt, in der Weise, dass der Spross des Epheus sich in horizontaler Ebene wieder in das Zimmer hineinkrümmt.

Diese Krümmungen machen sich in $1^1/_2$—2 m Entfernung vom Fenster kaum noch bemerkbar. Hier wachsen die wagerechten Stengeltheile einfach in der ursprünglichen Richtung fort ohne exakte positiv oder negativ heliotropische Bewegungen auszuführen. Nur die fortwachsende Spitze erscheint ein wenig gehoben. Weiter vom Fenster entfernt, wachsen die Epheusprosse, etwa um 30—40° gegen den Horizont gehoben gegen das Licht hin.

Wie weit andere Pflanzen mit wagerechten Sprossen hierher zu zählen sind, lässt sich nicht ohne Weiteres sagen. Panicum-Arten,

---

1) Sachs, Orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten des bot. Instituts Würzburg Bd. II.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0031-5

Polygonum aviculare u. a. sind immer wohl mit Recht hierher gezählt worden, ebenso die Sprosse von Tropaeolum. Ob auch Dinge wie Marchantia, die plagiotropen Sprosse von Atropa Belladonna, von Polygonatum multiflorum, die Blüthenstiele von Leontodon Taraxacum u. s. w. hierher gehören, müssen weitere Untersuchungen lehren. Manches spricht dafür, dass wenigstens ein Theil der Erscheinungen, die sich an diesen Gewächsen abspielen, mit den uns beschäftigenden Fragen Verwandtschaft zeigen.

Die aufgeführten Thatsachen sind seit Frank[1]) regelmässig erklärt worden als Gleichgewichtslage zwischen negativem Heliotropismus und negativem Geotropismus, event. als Transversalheliotropismus u. s. w. und das hat Vöchting zu der bereits citirten Annahme geführt, die ja an sich völlig in meine sonstigen Auffassungen des Heliotropismus passen würde. Allein schon Sachs hebt in seiner Arbeit über orthotrope Pflanzentheile hervor[2]): „Positiv heliotropische Organe reagiren auf das Licht sofort, . . . manche der sog. negativ heliotropischen Organe (Marchantia-, Tropaeolum-Sprosse) bedürfen dagegen eines sehr intensiven Lichtes und einer sehr langen Dauer der Einwirkung, um die Krümmung zu zeigen." „Ich erwähne diese Dinge hier, um zu zeigen, dass der Begriff des negativen Heliotropismus einer wissenschaftlichen Reinigung bedarf und dass es bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse sehr fraglich ist, ob man die breiten, normalen Marchantiasprosse negativ heliotropisch nennen darf", und weiter unten heisst es[3]): „Ob man bei dem Epheu mehr als bei Marchantia berechtigt ist, die vom Licht bewirkte Rückwärtskrümmung eine negativ heliotropische zu nennen, will ich hier nicht entscheiden." Sachs spricht dann vorläufig von negativem Heliotropismus und erklärt auch seinerseits die Gleichgewichtslage aus dem Zusammenwirken von negativem Geotropismus, Epinastrie und negativem Heliotropismus.

Die von Sachs geforderte Reinigung des Begriffes „negativer Heliotropismus" lässt sich aber, wie ich glaube, zum mindesten partiell ausführen, wenn wir die Beobachtungen Stahl's[4]) an Adoxa-Rhizomen u. s. w. heranziehen und die Umwandlungen berücksichtigen, die an Glechoma, Lysimachia etc. zur Beobachtung gelangten. Durch die

1) Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, 1868. — Derselbe, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, 1870.

2) l. c. p. 238.

3) l. c. p. 260.

4) Stahl, Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. d. bot. Ges. 1884 (Bd. II) p. 383.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0032-1

Einwirkung verschieden intensiven Lichtes können die Ausläufer in verticale Sprosse und diese wieder in Ausläufer übergeführt werden. Das erinnert lebhaft an die Modificationen der Blattbildung, die Goebel[1]) an Campanula rotundifolia durch verschiedene Lichtstärken erzielte und ebenso an die Fragen, welche Vöchting[2]) in seiner Arbeit über den Einfluss des Lichtes auf Anlage und Gestaltung der Blüthen behandelt hat.

Auf Grund der hier und anderweit gemachten Erfahrungen wird es nicht Wunder nehmen, wenn solche Umwandlungen nicht jederzeit ausführbar sind, sondern meistens nur so lange als die Organe ein gewisses Alter nicht überschreiten und so lange als die Einwirkungen der Aussenwelt noch keine völlig festen Verhältnisse geschaffen haben.

Wir sahen die Umbildungen auch auf dem Klinostaten; trotz allseitiger Beleuchtung entstehen dorsiventrale, plagiotrope Organe. Auch dafür sind Beispiele bekannt. Ich erinnere daran, dass Vöchting[3]) auf den Klinostaten flache Sprosse von Phyllocactus erzog. Die fraglichen Erscheinungen sind unzweifelhaft gleichartige und es thut nichts zur Sache, dass die so entstandenen Organe in einem Fall in erster Linie auf die Schwere, im anderen auf das Licht reagiren.

Haben aber diese Umwandlungen etwas zu thun mit der Frage, wie kommt in so und so vielen Fällen die horizontale Lage der Ausläufer, liegenden Stämmchen etc. zu Stande? Darauf glaube ich unbedingt mit „ja" antworten zu sollen.

Halten wir uns zunächst an Glechoma und Lysimachia Nummularia. Zwischen den durch dauernde Verdunkelung entstehenden Gebilden und denjenigen Aufwärtskrümmungen, die nach kurzer Lichtentziehung bemerkbar werden, finden wir besonders bei Lysimachia reichlich Uebergänge und ich meine, wir hätten es in dem einen Fall zu thun mit einer morphologischen und physiologischen Veränderung der ganzen Organe, im anderen mit einer nur physiologischen, die der anderen voraufgeht und in den Gestaltungsverhältnissen noch nicht zum Ausdruck kommt, wohl aber in der veränderten Reaction äusseren Reizen gegenüber. Diese Veränderung der physiologischen Struktur ist aber nicht nur bei Glechoma und anderen oberirdischen Organen gegeben, sondern genau so bei den unterirdischen Sprossen der Adoxa etc. Principiell ist es gleichbedeutend, ob das Licht transversal geotropische

1) Flora 1896 (Bd. 82).

2) Pringsh. Jahrb. Bd. XXV.

3) Vöchting, Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Cacteen. Pringsh. Jahrb. Bd. XXVI.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0033-6

Organe in positiv geotropische überführt (Adoxa) oder negativ geotropische in transversal geotropische (Glechoma).

Auch lassen sich solche Dinge wie Pfeffer[1]) hervorhebt, ganz allgemein auf Grund der Reizbarkeit verstehen.

Vielleicht wird man aber bezüglich meiner Erklärung der beobachteten Thatsachen noch Bedenken tragen, deswegen betone ich das Folgende.

Die Meinung, dass negativer Heliotropismus und negativer Geotropismus die plagiotrope Stellung der Horizontalsprosse bedingen, gründet sich in erster Linie auf die Versuche Frank's, in welchen nach Verdunkelung die Sprosse sich geotropisch aufrichteten. Allein es ist klar, dass damit kein vollgiltiger Beweis erbracht ist. Trifft meine Auffassung zu, so muss genau die gleiche Reaction erfolgen, aber nicht weil negativer Heliotropismus aufhörte zu wirken, sondern weil das Fehlen des Lichtes die geotropischen Eigenschaften ändert; auch in Stahl's bekannten Versuchen konnte man nicht a priori wissen, ob die Abwärtskrümmung eine combinirte Wirkung von Heliotropismus und Geotropismus sei oder ob diejenige Einwirkung vorliege, die Stahl klar gekennzeichnet hat.

Nach sehr sonnigen Tagen krümmen sich, wie zuerst ebenfalls Frank, später auch Vöchting zeigte, die Sprosse von Lysimachia, Erodium cicutarium etc. weit über die Horizontale hinaus gegen den Erdboden hin. Diese Erscheinung erst recht als negativen Heliotropismus zu deuten, lag natürlich nahe, aber zwingend ist auch dieser Schluss nicht, denn es ist klar, dass die Ueberführung orthotroper Organe durch das Licht in plagiotrope nicht in dem Moment stehen zu bleiben braucht, wo die Horizontalstellung eingenommen wird, sondern dass durch fortgesetzte energische Einwirkung der Sonne diese Organe in positiv geotropische übergehen können. Der Transversalgeotropismus ist ohnehin nur ein Fall unter den vielen möglichen, den wir nur hervorheben, weil die durch ihn bedingten Lagen besonders in die Augen springen und recht häufig sind.

Ich wies schon oben darauf hin, dass die Klinostatenversuche mit Glechoma eine Nichtbetheiligung des negativen Heliotropismus im hohen Grade wahrscheinlich machen und die völlig regellose Orientirung der jungen und alten Stolonen gegen das Licht bestätigt das

---

1) Pfeffer, Reizbarkeit der Pflanzen. Verh. d. Ges. deutsch. Naturforscher und Aerzte, 1893.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0034-2

vollauf. Bei Glechoma ist also nur die Beeinflussung des Geotropismus durch das Licht maassgebend.

Bei Hedera verlaufen die wesentlichen Processe unverkennbar genau so, wie bei Glechoma hederacea, aber hier kommt offenbar unter Umständen negativer Heliotropismus hinzu. Derselbe macht sich unzweifelhaft darin bemerkbar, dass die plagiotropen Sprosse vom Licht fortwachsen, z. B. gegen die Mauer oder in das Zimmer hinein. Der Heliotropismus zeigt sich auch in meinen Versuchen, in welchen die horizontalen, dem Fenster parallelen Sprosse des Epheu gegen das Zimmer fast unter einem rechten Winkel umbogen. Aber ich bin der Meinung, dass hier der Heliotropismus nur secundär wirkt, indem er die Pflanzen bei hinreichend intensivem Licht von diesem abkehrt. Die plagiotrope Lage und die Dorsiventralität kommt auch ohne Heliotropismus zu Stande; das demonstriren deutlich genug die bei schwächerem Licht erzogenen Pflanzen, welche die normale Lage annahmen ohne Heliotropismus zu zeigen. Positiver Heliotropismus ist bei schwächster Beleuchtung an den Sprossen von Hedera wahrzunehmen, macht sich aber nicht sehr bemerkbar.

Für Lysimachia Nummularia gilt im Wesentlichen dasselbe wie für den Epheu. Die Pflanze ist insofern lehrreich, als sie zeigt, wie die Horizontalstreckung häufig, ohne Beziehung zu den einfallenden Strahlen, in etwas älteren Regionen erfolgt, während die jüngeren noch positiv heliotropisch reagiren. Das stimmt unverkennbar mit dem überein, was Sachs an Tropaeolum wahrnahm; auch an dieser Pflanze erfolgen die Krümmungen, die Sachs als negativ heliotropische ansprach in älteren Zonen des Stammes. Würde sich meine Auffassung bestätigen, so würde sich event. auch im weiteren Verlauf neuer Untersuchungen herausstellen, dass die positiv und negativ phototropischen Krümmungen überall in den gleichen Zonen einsetzen, wie das bei Phycomyces ohne Weiteres sichtbar ist, und dass scheinbare Abweichungen von dieser Regel durch andere Factoren bedingt werden.

Bezüglich der Linaria Cymbalaria bin ich zweifelhaft, ob das Licht unter allen Umständen erforderlich sei, um Plagiotropie hervorzurufen; es scheint, als ob hier durch innere Processe dafür gesorgt sei, dass die ursprünglich aufrechten Sprosse zu plagiotropen werden eine Annahme, die an sich nichts Widersinniges hat. Wie dem auch sei, die Achsen legen sich horizontal ohne irgend eine Beziehung zur Strahlenrichtung aufzuweisen, wenn sie sich in einer gewissen mittleren Beleuchtung befinden. Sie legen sich rückwärts bei intensiverem Licht, vorwärts bei schwächerem. Das zeigt deutlich, dass wir es

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0035-8

hier mit einer Pflanze zu thun haben, deren Optimum relativ niedrig liegt, so niedrig, dass eben bei normalem Tages-(Sonnen)licht bereits eine Wegkrümmung vom Licht erfolgt.

Linaria Cymbalaria wird sich event. zu Demonstrationsversuchen verwenden lassen; immerhin sind hier die Vorgänge complicirter als bei gewöhnlichen orthotropen Organen.

Die hier vorgetragenen Resultate liefern noch kein abgeschlossenes Bild aller Processe, welche sich an horizontalen Sprossen abspielen, sie bedürfen noch weiterer Vertiefung und Durcharbeitung. Erst nachdem meine Versuche vorläufig beendet und das Manuscript fertig gestellt war, wurde mir Czapek's Arbeit „über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer dorsiventraler Pflanzentheile“ [1]) zugänglich. Von verschiedenen Gesichtspunkten ausgehend und auf Grund verschiedenartiger Versuchsanstellung sind wir zu ganz ähnlichen Resultaten bezüglich oberirdischer plagiotroper Sprosse gelangt. Einzelheiten differiren, doch scheint es mir vorläufig unthunlich, diese zu discutiren, da wohl unsere beiderseitigen Versuche nicht völlig abgeschlossen sind. Mir kam es hier in erster Linie darauf an, zu zeigen, dass die Beobachtungen an plagiotropen, grünen Organen nicht ohne Weiteres und generell für meine Auffassung des Phototropismus können verwandt werden.

1) Sitzungsber. d. Acad. d. Wiss. in Wien, mathem.-naturw. Cl. Bd. CIV. Nov. 1895.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05157-0036-4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 83

Autor(en)/Author(s): Oltmanns Friedrich

Artikel/Article: Ueber positiven und negativen Heliotropismus. 1-32