Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen.

Von

Friedrich Oltmanns.

Hierzu Tafel IV.

Durch meine Untersuchungen über die Lebensbedingungen der Meeresalgen[1]) war ich zu dem Resultat gekommen, dass diese Organismen in sehr auffälliger Weise von der Intensität des Lichtes abhängig sind; sie besitzen nicht bloss die von Berthold beschriebenen Vorkehrungen, um sich innerbalb gewisser Grenzen gegen zu intensives Licht zu schützen und somit eine Regulirung der auf das Protoplasma wirkenden Lichtstärke vorzunehmen; sie können dauernd nur dann existiren, wenn die ihnen gebotene Helligkeit ein Optimum darstellt resp. um ein Optimum innerhalb genau vorgeschriebener Grenzen pendelt. Ich hatte damals darauf hingewiesen, dass diese Resultate sich sicher auf alle Wasserpflanzen, vermuthlich auch auf alle Landpflanzen übertragen lassen. Durch gelegentliche Beobachtungen habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass diese Vermuthung richtig ist, wenn auch die Verhältnisse mit Rücksicht auf die Transpiration etc. etwas complicirter liegen.

Ist das aber der Fall, so lag es nahe, sich einmal die Frage vorzulegen, ob nicht die sämmtlichen Pflanzen in irgend einer Form Vorkehrungen zu treffen im Stande sind, um die eventuellen schädlichen Einwirkungen einer veränderten Lichtintensität zu paralysiren.

Der Heliotropismus, die Phototaxie, die Photonastie etc. sind als Einrichtungen dieser Art wohl schon mehrfach angesprochen, aber in der Richtung kaum eingehender untersucht worden. Eine erneute Prüfung der genannten Processe schien mir um so mehr zu versprechen, als ich für die Untersuchung ein geeignetes Hilfsmittel in dem von mir früher[2]) beschriebenen Gelatine-Tusche-Prismen gefunden

1) Pringsheim's Jahrb. Bd. 23, S. 349 ff.

2) Cultur- und Lebensbedigungen der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. Bd. 23, S. 416.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0187-8

zu haben glaubte. Ueber die Herstellung dieser Prismen resp. Keile noch einmal genauer zu berichten, erscheint unter Hinweis auf die frühere Arbeit überflüssig; ich will hier noch einmal hervorheben, dass dieselben aus zwei Glasplatten bestehen, welche unter einem sehr spitzen Winkel mit einander verbunden sind, und mit Tusche gemengte Glycerin-Gelatine einschliessen. Für die Versuche wurden hauptsächlich zwei Formen dieser Prismen verwendet, bei den kleineren hatten die Glasplatten eine Grösse von 30×25 cm und waren an einem Ende 5—6 mm von einander entfernt, so dass sie einen Winkel von etwa 2° einschlossen. Das grössere Format bestand aus 55 cm langen und 45 cm breiten Glasplatten, welche einen Winkel von 1° mit einander bildeten, demnach am dicken Ende des Prismas ebenfalls etwa 6 mm Abstand besassen. Lässt man Licht auf diese Prismen fallen, so passirt dasselbe an der dünnsten Stelle fast ungehindert, wird aber mit zunehmender Dicke der Gelatine-Tusche-Schicht stetig absorbirt, so dass vom hellsten zum dunkelsten Ende eine ganz allmähliche Abnahme der Helligkeit statthat. Durch Veränderung des Prismenwinkels, sowie durch gesteigerte oder verminderte Concentration der Tusche-Mischung kann man demnach fast jede beliebige Helligkeit erzeugen und besonders beim Arbeiten im directen Sonnenlicht erhält man dieses einerseits wenig geschwächt, andererseits relativ stark verdunkelt. Die Lichtabsorption in den Platten wurde mit Hilfe des Bunsen'schen Photometers und zweier Normalkerzen bestimmt. Die Platten liessen je nach ihrer Construction am dickeren Ende 10—20 %, am dünnsten Ende 50—70 % des auffallenden Lichtes passiren.

Da der Prismenwinkel ein minimaler ist, kann die Ablenkung der Strahlen für unsere Versuche nicht in Frage kommen. Damit wird es sich rechtfertigen, wenn ich im Folgenden mehrfach von Keil-Platten oder einfach von Platten spreche. Lässt sich doch mit den Prismen experimentiren wie mit etwas dicken Glasplatten.

I. Phototaxie.

a) Orthophototaxie.

Volvox.

Die Versuche wurden begonnen mit Volvox. Sowohl V. minor als auch V. Globator traten im Sommer 1891 um Rostock in ausserordentlich grossen Mengen auf. Das Wasser des Bassins im botanischen Garten war stellenweise fast grün gefärbt und so erlangte man durch einfaches Aufschöpfen desselben ein sehr geeignetes Unter-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0188-3

suchungsmaterial. Da die beiden Species sich in allen wesentlichen Punkten gleich verhielten, ist es nicht nothwendig, zwischen denselben zu unterscheiden. Bringt man das Volvoxwasser in ein beliebiges Glasgefäss und stellt letzteres in ein gewöhnliches Zimmer, so eilen alle Kugeln mit dem Vorderende[1]) nach der Fensterseite, sie bleiben hier unbeweglich mit dem „Mundende" nach vorn gekehrt sitzen. Verwendet man ein vierkantiges Gefäss, welches man mit einer Seite parallel zum Fenster stellt, so erfolgt zunächst die gleiche Reaction; wird eine Hälfte durch ein Pappstück beschattet, so wandern die hier befindlichen Kugeln in die andere nicht verdunkelte Hälfte aus, kehren aber nach Entfernung der Pappe nicht in diesen Theil zurück, derselbe bleibt dauernd frei von Volvox wenn die Stellung des Glases nicht verändert wird. Fällt directes Sonnenlicht auf das Volvoxgefäss, so verlassen die bis dahin an der Fensterseite unbeweglich sitzenden Individuen diese und wandern in der Richtung der einfallenden Strahlen nach der Zimmerseite, um hier wiederum fest zu werden und ihre Stellung nicht zu verändern, so lange die äusseren Bedingungen nicht modificirt werden. Setzt man ein Gefäss mit Volvox in die helle Sonne, so bewegen sich die Pflanzen zuweilen gleichmässig in dem ganzen ihnen zur Verfügung stehenden Raum umher, häufig aber begeben sie sich nach dem der Sonne zugekehrten Ende, weil an den Gefässwänden Reflexe eintreten, welche die abgekehrte Seite zur helleren machen. Ein Festsetzen, wie im Zimmer, kommt gewöhnlich nicht zu Stande und eine positive oder negative Bewegung in der Richtung der einfallenden Strahlen ist nicht zu verzeichnen, die Kugeln bewegen sich vielmehr meistens vertikal auf- resp. abwärts.

Das soeben geschilderte Verhalten des Volvox stimmt wenigstens annähernd mit dem überein, was auch von anderen Forschern bereits über phototaktische Organismen berichtet ist. Arbeiten wir aber, aus später zu erörternden Gründen, im Freien unter Verwendung unserer Tusche-Platten, so kommen wir zu etwas anderen Resultaten.

Ich liess einen Kasten von 25 cm Höhe, 30 cm Länge, 8—10 cm Breite herstellen, dessen schmale Wände aus Holz bestanden; die beiden breiten 30×25 cm messenden Wände dagegen wurden von zwei genau gleichen Tusche-Platten gebildet; ein Deckel konnte fehlen. Kehrt man den Kasten um, so hat man einen Raum von der ange-

1) Als solches ist derjenige Theil zu bezeichen, welcher von Geschlechtsorganen resp. Parthenogonidien frei und bei der Bewegung nach vorn gerichtet ist. Vergl. L. Klein über die Gattung Volvox. Pringsh. Jahrb. Bd. 20, S. 165.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0189-2

gebenen Grösse, in welchen nur durch die beiden Seitenwände Licht eintreten kann. Die Platten sind am Kasten so orientirt, dass jedesmal die hellen und die dunklen Ränder einander gegenüber stehen. Würde man ein Bündel paralleler Lichtstrahlen genau senkrecht auf eine Fläche des Kastens richten, so hätte man in demselben eine vollkommen gleichmässige Abnahme der Lichtintensität vom dünneren nach dem dickeren Ende der Platten in der Weise, dass alle Punkte gleicher Helligkeit eine vertikale Linie darstellten. Das liess sich aber unter freiem Himmel und bei Sonnenlicht kaum erreichen, weil mir kein Heliostat mit einem Spiegel zur Verfügung stand, der für diesen Zweck ausgereicht hätte. Derselbe ist aber auch entbehrlich. Stellt man den Kasten so, dass die Sonnenstrahlen auf eine der schmalen Seiten desselben fallen, so muss innerhalb des Kasten eine allmähliche Abstufung der Helligkeit stattfinden, welche von zwei Factoren abhängig ist, einmal von dem Absorptionscoëfficienten der Keil-Platten, dann von dem Schatten, welchen die undurchsichtigen Theile werfen; die Orte gleicher Helligkeit liegen demnach nicht mehr in einer Vertikalen, sondern werden durch eine Linie verbunden, die einen Winkel von 40—60° je nach dem Sonnenstande etc. mit der Lothlinie einschliesst. Die hellste Stelle im Kasten liegt folglich nahe seiner unteren Ecke am hellen, die dunkelste nahe seiner oberen Ecke am dunkleren Plattenende. Bei gleichmässiger Bewölkung ändert sich natürlich die Helligkeitsvertheilung im Apparat etwas, indess braucht darauf wohl kaum eingegangen zu werden. Die Dinge sind ohne Weiteres verständlich.

Bringt man Volvoxwasser in vierkantige Glasgefässe, deren Bodenfläche die Grösse von 20×5 cm hat, und setzt diese den directen Sonnenstrahlen aus, so bleiben die Volvoxkugeln durch das ganze Gefäss annähernd gleichmässig vertheilt, höchstens findet ein mässiges Auswandern aus den Theilen statt, in welchen durch Spiegelung an den Wänden die Helligkeit gesteigert wird.

Dies Bild ändert sich aber fast momentan, wenn man einen der vorhin beschriebenen Kasten über das Glasgefäss setzt. Wir stellen den Versuch zunächst bei Sonnenschein in den Stunden zwischen 11 und 3 Uhr an und sorgen durch ständige Verschiebung dafür, dass die directen Strahlen immer auf die schmale Seite des Kastens fallen. In dem Wasser sind in grossen Mengen sowohl geschlechtliche als ungeschlechtliche Individuen des Volvox minor vertreten, dieselben sind schon mit blossem Auge an ihrer Färbung zu unterscheiden, bei der Flachheit des Culturgefässes kann man ausserdem eine schwache

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0190-6

Lupe bequem verwenden und geht so in der Unterscheidung ungeschechtlicher und geschlechtlicher Pflänzchen völlig sicher.

Sofort nach der Bedeckung der Cultur beginnt eine Sortirung der verschiedenen Individuen. Die Parthenogonidien führenden begeben sich in den hellsten Theil des Raumes und sammeln sich in dichten Wolken nahe der hellsten Ecke an. Die weiblichen dagegen, namentlich solche, deren Eier bereits befruchtet sind, bewegen sich mehr in die dunkleren Regionen des Apparates (bei O, Fig. 1), sie bilden hier keine wolkenartigen Massen wie die geschlechtslosen, sondern nach ganz kurzer Zeit ordnen sie sich zu vertikalen Reihen an einer oder an beiden Wänden des Gefässes. Jede derselben wird durch 20 bis 50 Individuen gebildet; sie sind relativ lang an dem dunkleren Ende, kürzer in dem helleren Theil des Gefässes. In diesen Reihen sind die Pflänzchen durchaus nicht unbeweglich, vielmehr vollführen sie lebhafte Bewegungen in folgender Weise: Sie sind vertikal gestellt, der vordere von Oogonien freie Theil zeigt nach oben, dem entsprechend der andere nach unten. Die Organismen wandern, um die Längsachse rotirend, rasch aufwärts, wie Schiffe in Kiellinie genaue Richtung haltend. Plötzlich sistiren einige der oberen ihre Bewegung, man hat den Eindruck als ob momentan die Maschine still stände; nun folgen sie ihrer eigenen Schwere und sinken mit dem Hinterende voran abwärts, dabei treffen sie auf die vertikal unter ihnen noch aufwärts steuernden Genossen, reissen diese mit und so sinkt ein Knäuel von 10—20—30 Kugeln abwärts. Man glaubt, sie würden in kurzer Zeit auf dem Boden anlangen, aber plötzlich wird der Fall aufgehalten, einen Moment liegt der Knäuel still, dann entwirrt er sich rasch und eine Kugel nach der andern setzt ihren Curs wieder vertikal aufwärts, die Kiellinie ist hergestellt, um nach kurzer Zeit von Neuem durch den Absturz der Führer gestört zu werden. Die Knäuel fallen in den verschiedenen Theilen des Gefässes verschieden tief; es gelangen die an der hellen Seite auf- und abwandernden nicht so weit nach unten, als die in etwas geringerer Helligkeit befindlichen. Die Fallbewegungen werden offenbar sistirt, sobald eine Zone von bestimmter Intensität des Lichtes erreicht ist.

An den ungeschlechtlichen Individuen wird Reihen- und Knäuelbildung nicht in derselben Regelmässigkeit wahrgenommen. Häufig hat es sogar mit der Bildung wolkenartiger Anhäufungen sein Bewenden, in welchen die Einzelwesen unregelmässig durch einander schiessen und eine Orientirung zu den einfallenden Lichtstrahlen nicht erkennen lassen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0191-2

Die geschilderte Anordnung der verschiedenen Pflänzchen bleibt dieselbe, so lange die Helligkeit sich nicht wesentlich ändert. Da nun das Glasgefäss etwa 10 cm kürzer ist, als der übergesetzte Kasten, so kann man durch Verschieben des letzteren die Lichtintensität im Culturgefäss an jedem Punkt verändern. Diesen Aenderungen folgt auch der Volvox, indem er seinen früheren Platz annähernd wieder aufsucht. Da die Helligkeitsabstufung in den verwendeten Tuscheplatten eine relativ sehr allmähliche war, kam diese Erscheinung nicht immer deutlich zur Geltung. Viel eclatanter wird die Sache, wenn wir die directen Sonnenstrahlen nicht auf die schmale Seite des Kastens, sondern gerade gegen eine der Gelatine-Platten fallen lassen. Um die Mittagszeit bilden bei dieser Aufstellung die Sonnenstrahlen einen Winkel von etwa 45° mit der Vertikalen. Auch hier muss demnach die Helligkeit im Gefäss die Resultante sein aus der Absorption des Lichtes in der Platte und dem Schatten, welchen die Holztheile des Apparates werfen. Die Orte gleicher Helligkeit erhalten aber eine ganz andere Lage als im vorigen Versuch. Im Allgemeinen wird die Intensität des Lichtes in dem Gefäss von dem hellen zum dunkleren Ende einerseits, von der vorderen (beleuchteten) Unterkante nach der hinteren Oberkante andererseits abnehmen. Demgemäss verhält sich auch der Volvox. Sowie man den Apparat, welcher vorher von der Kante her beleuchtet war, um 90° dreht, beginnt eine Auswanderung der Volvoxindividuen von den Orten, an welchen sie sich vorher umherbewegt hatten, alles wandert in dunklere Gegenden; in kurzer Zeit, oft in wenigen Minuten ist die hellste Ecke völlig entleert und weibliche sowohl wie ungeschlechtliche Individuen ordnen sich wieder mit den bekannten Unterschieden an bestimmten Stellen an, welche sie bei constant bleibender Beleuchtung nicht verlassen. Bevorzugt sind die von der Sonne abgekehrten Theile des Gefässes. Derartige Versuche wurden nur wenige angestellt, weil bei längerer Dauer derselben die Gelatine-Keile sich durch die Sonnenstrahlen so stark erwärmen, dass die Glyceringelatine schmilzt, was mancherlei Unbequemlichkeiten zur Folge hat.

Die zuerst geschilderte Versuchsanstellung schien mir auch für alle Zwecke zu genügen. Wenn bei dieser die Experimente einige Stunden dauerten und nicht genau auf eine Verschiebung des Apparates geachtet wurde, fielen die directen Sonnenstrahlen bisweilen unter einem sehr kleinen Winkel gegen die Platten; auch dann ergab sich sofort eine Verminderung der Individuenzahl in der hellsten Ecke.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0192-8

Treten Wolken vor die Sonne, so streben alle Individuen nach der hellen Ecke, ebenso gegen Abend, wenn die Helligkeit abnimmt. Verschwinden die Wolken, so kehren sie in ihre ursprüngliche Stellung zurück. Aehnliches kann man durch Ueberdecken mit weisser Leinwand etc. erreichen. In allen diesen Fällen liegen die Volvoxkugeln fast unbeweglich am Boden, häufig so, dass die ungeschlechtlichen Individuen den hellsten Theil des Bodens bedecken, die weiblichen dagegen mehr in den dunkleren Regionen ruhen. Hier liegt offenbar der analoge Fall vor wie bei Versuchen im Zimmer unter Anwendung diffusen Tageslichts, wo alle Schwärmer an der positiven Seite festsitzen.

Werden die Kästen völlig verdunkelt, oder beobachtet man, was noch besser ist, die Pflänzchen über Nacht, so findet man sie durchaus gleichmässig im Culturgefäss vertheilt, sie bewegen sich ganz langsam, treiben eigentlich nur träge im Wasser umher. Diese Wahrnehmung kann natürlich nur gemacht werden, wenn man für kurze Zeit mit einem Licht an das Gefäss herankommt. Es ist indess kaum anzunehmen, dass diese rasch vorübergehende Einwirkung des Lichtes die beschriebene Bewegung wachruft; wären die Volvoxkugeln bei völliger Dunkelheit unbeweglich, so müssten sie sich auf dem Boden der Gefässe vorfinden, da sie wie die meisten im Wasser schwärmenden Organismen specifisch schwerer sind als dieses und sich nur durch Eigenbewegung vom Grunde erheben können.[1])

Bei Gewitterregen und von tiefschwarzen Wolken bedecktem Himmel lagen nicht alle Individuen, wie man zunächst hätte erwarten sollen, auf dem Boden des Glases, sondern ein grosser Theil derselben bewegte sich völlig indifferent und in gleichmässiger Vertheilung langsam im Glase umher. Die Erklärung ist wohl eine sehr einfache; wie Mimosa, Desmodium u. A. ihre Schlafstellung schon vor dem Einbruch völliger Dunkelheit zeigen, ebenso wird Volvox die „Nachtstellung" einnehmen, wenn die Helligkeit unter ein bestimmtes Maass herabgesunken ist.

Das soeben geschilderte Verhalten des Volvox wiederholt sich nun auch genau im Freien. Das Süsswasserbassin unseres botan. Gartens bot hinreichende Gelegenheit dies zu constatiren. Eine Hälfte desselben war von grösseren Pflanzen fast frei, die andere dicht bedeckt von Blättern der Nymphaea alba, zwischen welchen die freie Wasserfläche nur an relativ wenigen eng umschriebenen Stellen zum Vorschein kam. So lange am Morgen (bis etwa 9 Uhr) ein neben-

1) Vgl. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. 12. (1878).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0193-4

stehender Baum Schatten spendete, fand sich der Volvox in der unbedeckten Hälfte in grossen Massen, sobald aber die ersten directen Strahlen auf das Wasser fielen, wanderte er aus und man fand ihn dann massenhaft unter resp. in der Nähe der Nymphaea-Blätter oder auch zwischen dichten Cladophora-Rasen, welche sich an einigen im Wasser stehenden Töpfen angesiedelt hatten. An den freien Stellen zwischen den Schwimmblättern der Seerose, welche von den Rändern derselben immerhin einigen Schatten erhielten, bewegten sich die mit Parthenogonidien begabten Exemplare, die Oogonien führenden dagegen zogen sich mehr unter die Blätter zurück. Hier konnte auch häufig der Reihenmarsch der Weibchen besonders in den Mittagsstunden beobachtet werden, sie suchten mit Vorliebe den von den Blättern herrührenden Halbschatten auf.

Am späten Nachmittage, wenn die Sonne nicht mehr direct auf das Bassin schien, kamen viele Exemplare an die Oberfläche und bildeten hier nicht selten, völlig unbeweglich liegend, mehr oder weniger ausgedehnte grüne Häufchen, die bei Dunkelheit wieder verschwanden. Die Culturen wichen daher jedenfalls nicht in wesentlichen Punkten von den am natürlichen Standort befindlichen Organismen ab.

Unsere Versuche ergeben ein sehr scharfes Unterscheidungsvermögen des Volvox für verschiedene Helligkeiten, ein Auswandern sowohl aus den hellsten wie den dunkelsten Partien des Apparates und das Aufsuchen einer bestimmten Lichtintensität, die wir wohl als die für die Pflanze optimale auffassen dürfen. Diejenige Beschaffenheit resp. derjenige Zustand der Zelle nun, welcher sie zwingt, in einem gegebenen Moment ein bestimmtes Optimum zu erstreben, mag als Lichtstimmung bezeichnet werden. Photometrie wäre dann die Unterscheidung von Lichtintensitäten seitens der Pflanze zu nennen und die durch Licht von verschiedener Intensität ausgelöste Bewegung könnte passend den Namen photometrische Bewegung führen.

Nun ist aber keineswegs in jedem Moment die Helligkeit, welche aufgesucht wird, genau die gleiche, der Zustand der Zelle, welcher soeben als Lichtstimmung bezeichnet wurde, variirt nach Entwicklungsstufen und nach äusseren Einflüssen. Die Abhängigkeit von den ersteren gibt sich bei Volvox sehr eclatant darin zu erkennen, dass die mit mehr oder weniger reifen Oosporen begabten Individuen dunklere Stellen aufsuchen, als diejenigen mit ganz jungen Oogonien resp. Parthenagonidien. Aber auch von der vorgängigen Beleuchtung ist die Lichtstimmung abhängig. Ich hatte zwei der beschriebenen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0194-0

mit genau gleichen Platten versehenen Kästen aufgestellt, die Glasgefässe wurden am 31. Juli gegen Abend mit Volvoxwasser gefüllt und der eine Apparat bis zum 1. Aug. Morgens 9 Uhr völlig verdunkelt, der andere erhielt Licht vom frühesten Morgen an. Noch am 4. Aug. konnte eine Differenz zwischen beiden Kästen insofern constatirt werden, als in dem einmalig verdunkelten eine unverkennbare Neigung der Kugeln vorhanden war, mehr ins Dunkle zu gehen, als in dem anderen Apparat, welcher allein dem natürlichen Wechsel von Licht und Dunkelheit unterworfen gewesen war.

Diese Beobachtungen stimmen überein mit den Angaben Strasburger's, welcher ebenfalls mittheilt,[1]) dass die Schwärmsporen vieler Algen höher gestimmt sind, wenn die Culturen längere Zeit intensiver Beleuchtung ausgesetzt waren. Desgleichen macht er richtig darauf aufmerksam, dass es eine grosse Periode der Lichtstimmung gebe, welche von der Entwickelung abhängig sei, eine Beobachtung, die auch bereits von anderen Forschern mehr oder weniger correct gemacht war, wie Strasburger a. a. O. des Weiteren erörtert. Aus meinen mehrere Tage an ein- und derselben Cultur fortgesetzten Beobachtungen glaubte ich auch auf eine tägliche Periode der Lichtstimmung schliessen zu sollen, volle Gewissheit habe ich aber über diesen Punkt nicht erlangt. Wie in Strasburger's Versuchen die Schwärmsporen, erwiesen sich bei mir die Volvoxindividuen ausserordentlich launisch. Was mich trotzdem an eine tägliche Periodicität denken liess, war die Thatsache, dass z. B. am 4. Aug. Morgens 4½ Uhr der gesammte Inhalt des Apparates eine merklich dunklere Stellung einnahm, als um 8½ Uhr Vormittags, obwohl um 4½ Uhr noch keineswegs volles Tageslicht vorhanden war. An einem anderen Tage beobachtete ich, dass von Vormittags 11 Uhr bis Nachmittags 5^h 30 der Volvox sich bei hellem Sonnenschein ganz allmählich in etwas dunklere Regionen begab. Er stand um 5^h 30 etwas dunkler, als um 12^h, obwohl ganz sicher die Intensität des Sonnenlichtes um 12^h grösser ist, als um 5^h. Man würde aus beiden und einigen ähnlichen Beobachtungen schliessen können, dass die Lichtstimmung bis zum Vormittage oder Mittage steigt, um von dort ab wieder etwas zu sinken. Aehnliche Vermuthungen ergaben sich aus den Beobachtungen im Freien.

Die Lichtstimmung der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Individuen scheint sich häufig nicht gleichsinnig zu verändern. Nur

1) l. c. p. 590.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0195-6

so kann ich mir wenigstens die mehrfach gemachte Beobachtung erklären, dass die Weibchen, welche am frühen Morgen von den ungeschlechtlichen Individuen gut getrennt gewesen waren in den Vormittagsstunden in relativ helle Regionen des Apparates wanderten und sich dort mit einem Theil der Parthenogonidien führenden völlig vermengten; später, etwa um 2 oder 3 h Nachmittags war dann wieder eine scharfe Trennung der beiden differenten Formen vollzogen.

Die soeben gemachten Angaben über den Wechsel der Lichtstimmung genügen noch nicht um in dieser Richtung ein vollkommen klares Bild der untersuchten Vorgänge zu geben; ich habe sie erwähnt, weil sie an sich schon hinreichendes Interesse zu bieten schienen und ausserdem event. zeigen können, in welcher Richtung meiner Meinung nach event. weiter zu arbeiten ist.

Um nun aber dem Leser ein Bild von dem durch das Licht bedingten Wechsel der Stellungen und Bewegungen des Volvox zu geben, füge ich hier das Protokoll über das Verhalten in einem Gefäss bei, welches am Abend des 31. Juli frisch mit Volvox beschickt war.

1. August.

Vormittags. Helles Wetter.	Die bekannte, S. 187 beschriebene Stellung.
3 h Nm. Regen, dunklerHimmel.	Ein grosser Haufen liegt in der hellsten Ecke. Ausserdem treiben viele in gleichmässiger Vertheilung im Gefäss. Differenz zwischen Weibchen (♀) und Ungeschlechtlichen (⊕) kaum wahrnehmbar.
4 h 30 Nm. Sonne kommt durch.	
4 h 45.	Trennung von ♀ und ⊕, erstere dunkler, letztere in der hellen Ecke Wolken bildend.
4 h 50 graue Wolken.	Reihenmarsch der ♀ hört auf.
5 h	Es bildet sich ein Streifen an dem hellsten Ende, in welchem ♀ und ⊕ sich durch einander bewegen.
5 h 10. Seit 5 h mässig helle Sonne.	♀ und ⊕ wieder getrennt. Letztere in der hellsten Ecke, erstere an etwas dunkleren Stellen.
5 h 40 graue Wolken.	

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0196-1

1. August.

5^h 50 zunehmende Dunkelheit.	Alles drängt in die helle Ecke, immerhin die ♀ nicht so stark als die ⊕.
6^h 10 dunkelgrauer Himmel und Regen.	Wie um 3^h. Besonders die ♀ treiben in träger Bewegung durch das ganze Gefäss.
7^h 10 Abends. Himmel klärt sich auf.	Es kommt etwas mehr Bewegung in die Massen.
8^h 10 Abnahme der Helligkeit.	Fast alles liegt ruhig auf dem Boden.

2. August.

8^h Morgens Gewitterregen.	Die meisten in der hellen Ecke, eine Anzahl ♀ treibt durch das ganze Gefäss.
10^h Der Regen hört auf. Heller Himmel, aber wenig Sonne.	Zunächst noch wie um 8^h. Sofort nach Verschwinden der dunklen Wolken zieht alles mehr in die helleren Theile resp. nach unten.
10^h 40 Sonne und weisse Wolken.	Ziemlich scharfe Trennung zwischen den ♀, welche dunkel und den ⊕, welche hell stehen. Bewegungen mässig rasch.
11^h 25 Sonne und weisse Wolken.	Bewegungen lebhafter. Reihenmarsch der ♀, welche dabei etwas tiefer abwärts gehen als vorher. Obwohl die helle Untereeke noch immer von den ⊕ bevorzugt wird, bilden sich doch am ganzen hellen Rande auf- und absteuernde, lebhaft bewegliche Klumpen.
12^h Sonne, zuweilen weisse Wolken.	Die Anhäufung von ⊕ in der hellsten Ecke mehr gelichtet. ♀ fast unverändert.
3^h dasselbe.	Fast das ganze hellere Viertel des Apparates von oben bis unten mit locker gestellten, lebhaft beweglichen ⊕ erfüllt, obgleich die hellste Ecke noch immer bevorzugt ist. ♀ kaum verändert.
5^h 30 dasselbe.	Ueberall weitere Bevorzugung der dunkleren Stellen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0197-7

2. August.

7 h Sonne bedeckt.	⊕ am Boden in der hellen Ecke. ♀ am Boden im dunkleren Theil, ausserdem viele im ganzen Raum treibend.
11 h Abends.	In langsamer Bewegung treiben alle Individuen durch das ganze Gefäss ohne Unterschied von ♀ und ⊕. Nur wenige Exemplare liegen noch in der hellen Ecke.

3. August.

Vormittags. Mittags.	Die bekannte Vertheilung mit Reihenbildung der ♀ etc.
Nachmittags Regen wie am 1. August.	Dasselbe wie am 1. August.
8 h 30 beginnende Dunkelheit.	Fast alles auf dem Boden liegend, einige treiben bis zu halber Höhe des Gefässes. ♀ am Boden wieder dunkler, als die ⊕.
11 h 30 Abends.	Alles gleichmässig vertheilt wie am vorigen Abend.

4. August.

4 h 30 Morgens. Sonnenaufgang, keine Wolken.	♀ in der dunkleren Hälfte, mit Ausnahme der dunkelsten Ecke relativ gleichmässig vertheilt, bereits zum Theil im Reihenmarsch. ⊕ in der ganzen helleren Hälfte ziemlich lebhaft bewegt, hellste Ecke aber bevorzugt.
8 h 30 helles Wetter.	Bei lebhafter Bewegung die übliche Stellung. ♀ sowohl als ⊕ stehen etwas heller als um 4 h 30.
11 h helle Sonne.	An dem hellen Rande eine eigenartige Vermengung von ♀ und ⊕ in einem vertikalen Streifen. Der Reihenmarsch hat aufgehört, nur in der hellsten Ecke sind die ⊕ fast rein.
3 h 45 helle Sonne.	♀ und ⊕ wieder scharf getrennt. ⊕ in dem helleren Viertel vertikal und fast gleichmässig vertheilt. Hellste Ecke kaum bevorzugt.
4 h 30. Seit 4 h 25 bedeckter Himmel.	Fast alle Exemplare wandern auf den Boden und zwar die ♀ im dunkleren, die ⊕ im helleren Theil.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0198-3

4. August.

5^h 30 etwas hellere Beleuchtung.	Pflanzen erheben sich etwas vom Boden.
7^h 25 beginnende Dämmerung.	Die meisten ♀ und ⊕ in bekannter Anordnung auf dem Boden liegend.

Beobachtet man die Bewegungen der Volvoxkugeln unmittelbar nach erfolgter Veränderung der Beleuchtungsverhältnisse, z. B. nachdem man den bekannten Kasten über ein vorher in der Sonne stehendes Gefäss gesetzt hat, so kann man leicht constatiren, dass die einzelnen Kugeln ihre ursprüngliche Bewegungsrichtung fast momentan verlassen und dann direct auf diejenige Region im Apparat zusteuern, in welcher sie später verweilen. Das Vorderende geht natürlich bei dieser Bewegung voran. Man kann aber niemals irgend eine Beziehung der Bewegungs- und Achsenrichtung zu den einfallenden Strahlen erkennen, und eben so wenig ist eine solche wahrnehmbar, wenn das Individuum in der Zone optimaler Helligkeit zur relativen Ruhe gekommen ist. Schon oben hob ich hervor, dass die weiblichen Pflanzen sich vertikal in Reihen aufwärts bewegen, obwohl die Strahlen seitlich einfallen. Dass die Bildung der Reihen und die Bewegung in denselben mit der Richtung der Strahlen nichts zu thun hat, geht ferner daraus hervor, dass der Reihenmarsch auch am natürlichen Standort in vertikaler Richtung vollzogen wird, obwohl hier das Licht von oben her einfällt.

Das wesentliche Resultat aus den Beobachtungen, das trotz aller Launenhaftigkeit des Volvox überall klar zu Tage tritt, ist nun dieses:

Das Richtende ist — wenn wir uns zunächst einmal auf Volvox beschränken — nicht der Gang der Lichtstrahlen, sondern die gebotene Intensität, völlig unabhängig von den ersteren. Unsere Pflänzchen besitzen ein sehr feines Unterscheidungsvermögen für das was der Mensch als Helligkeit bezeichnet, also für verschiedene Intensitäten des Lichtes. Die Richtungsbewegung wird demnach dadurch ausgelöst, dass die Pflanze sich unter Beleuchtungsverhältnissen befindet, welche von den optimalen, sagen wir den vom Organismus gewünschten, abweichen; sie wird sich folglich um so energischer gestalten müssen, je weiter die Individuen von dem Optimum entfernt sind, mögen sie sich nun in einer Intensität befinden, welche die optimale übersteigt oder hinter derselben zurückbleibt. Die Richtungsbewegung verliert

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0199-1

an Energie je mehr sich der Organismus dem Optimum nähert und hört vollständig auf, wenn dieses erreicht, resp. die Pflanze so nahe an dasselbe herangekommen ist, dass eine Differenz nicht mehr empfunden wird, d. h. bis die Reizschwelle überschritten ist.

Ich habe absichtlich gesagt, die Richtungsbewegung wird nach Erreichung einer Zone von gewisser Intensität sistirt, nicht aber wird jede Locomotion beseitigt; sahen wir doch an der optimalen Stelle unseres Apparates eine sehr lebhafte Ortsveränderung erfolgen. Diese stellt aber keine Richtungsbewegung mehr dar.

Würde man jetzt die Lichtabsorption an der Stelle des Tusche-Prismas bestimmen, welche vom Volvox unter einer bestimmten Bedingung aufgesucht wird, und darauf in einem anderen Apparat genau die gleiche Helligkeit herstellen (etwa mit Hilfe von parallelwandigen Tusche-Platten), so müssten sich die Volvoxindividuen durch den ganzen Raum gleichmässig vertheilen, sie würden, so lange die Beleuchtung von aussen sich nicht ändert, einen völligen Indifferentismus gegen die Lichstrahlen, dabei aber eine lebhafte Bewegung zeigen.

Mit dem Verhalten des Volvox unter optimalen Beleuchtungsverhältnisse hat nun eine unverkennbare Aehnlichkeit der im Dunklen eintretende indifferente Zustand. Der Unterschied besteht nur darin, dass bei Lichtabschluss eine ganz langsame Bewegung, man möchte sagen die Trägheit, Platz greift, während im ersten Fall die Ortsveränderung eine sehr lebhafte ist. Ich glaube nun, es steht nichts im Wege diesen nächtlichen Indifferentismus den Schlafbewegungen höherer Pflanzen an die Seite zu stellen, wie dies Pfeffer[1]) bereits mit den Bewegungen der Oscillarien gethan hat, welche sich nach Famintzin[2]) ebenfalls im Dunkeln wesentlich langsamer bewegen, als im Licht.

Wie aber die Nachtstellung der Blätter nicht erst bei völliger Dunkelheit eintritt, sondern bereits dann, wenn die Lichtstärke unter ein bestimmtes Maas gesunken ist, so beginnt auch die Nachtbewegung des Volvox bereits bei vielen Individuen, wenn zwar eine starke Abschwächung der Helligkeit aber noch nicht vollständige Dunkelheit erreicht ist, wie z. B. in meinen vorher mitgetheilten Experimenten am 1. August Nachmittags 3 Uhr und am 2. August Vormittags zwischen 8 und 10 Uhr.

Die ganze Einwirkung des Lichtes auf die Richtungsbewegungen des Volvox lässt sich nach dem Gesagten passend durch die Curve in

1) Pflanzenphysiologie Bd. 2 S. 370.
2) Pringsheims Jahrb. Bd. 4 S. 31.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0200-7

Fig. 2 bezeichnen, welche die bei den verschiedenen Intensitäten (J_1 J_2 etc.) zu Tage tretende Energie der Richtungsbewegung (E) veranschaulicht. Sie ist rein schematisch gehalten und erhebt natürlich keinen Anspruch darauf, die in Wirklichkeit durch eine bestimmte Lichtintensität ausgelöste Bewegungsenergie zur Anschauung zu bringen. Immerhin dürfte sie am besten zeigen wie man sich die Dinge vorzustellen hat.

Die Versuche und demgemäss auch die gezeichnete Curve sagen nichts darüber aus, wie sich die Pflanze in sehr concentrirtem Licht verhalte, es muss also dahin gestellt bleiben, ob eventuell bei den höchsten Lichtintensitäten wieder eine Schwächung der Richtungsbewegungen eintritt oder ob die letzteren mit zunehmender Intensität ins Unendliche gesteigert werden.

Könnte man die Energie der Richtungsbewegungen verschiedener Volvoxindividuen bei allen Intensitäten feststellen, so würde man für jedes derselben eine der obigen analoge Curve herstellen, alle die Curven müssten annähernd parall verlaufen, nur die Nullpunkte müssten etwas verschieden ausfallen und damit würde auch die Lichtstimmung derselben zum Ausdruck kommen. Solche Bestimmungen sind für Volvox zunächst schwer ausführbar, wir werden aber später sehen, dass sie sich für andere Pflanzen event. ins Werk setzen lassen.

Spirogyra.

Um eine Spirogyraspecies[1]) zu cultiviren, hatte ich kleine Glashäfen mit Rasen dieser Pflanze beschickt und sie in einer Reihe hinter einer der grossen Tusche-Platten so aufgestellt, dass das links stehende Gefäss das meiste, das rechts stehende das wenigste Licht empfing. Am folgenden Tage Abends hatten sich die Fäden der Alge, welche vorher unregelmässig durch einander lagen, parallel gestellt und waren zu mehr oder weniger dichten rossschweifähnlichen Gebilden vereinigt. Diese Büschel standen nicht vertikal, sondern zeigten an der helleren, linken Seite der Platte mit ihrer Spitze nach rechts, an der dunkleren Seite nach links, dazwischen fand sich ein Gefäss, in welchem die Fäden nicht so regelmässig gestellt und auch nicht gegen eine Seite geneigt waren. Im Uebrigen waren die Büschel auf der dunklen Seite lockerer, als die auf der hellen.

---

1) Da Zygosporen fehlten, konnte eine Bestimmung nicht ausgeführt werden. Es kommt darauf auch kaum an, weil eine Reihe von Arten sich physiologisch gleich verhält.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0201-3

Stellt man Gefässe mit Spirogyren ins Zimmer, so findet auch hier die Büschelbildung statt und bei diffusem Tageslicht sind die Schweife bald indifferent, bald zeigen sie nach der Fensterscheibe hin, scheinbar bestrebt, die Fäden in die Richtung der einfallenden Strahlen zu stellen. Directes Sonnenlicht veranlasst die entgegengesetzte Bewegung, die Fäden zeigen dann nach der Zimmerseite hin. In beiden Fällen nimmt man nicht selten wahr, was auch schon hinter der grossen Platte beobachtet wurde, dass die Büschel sich an der Glaswand des Gefässes pinselförmig ausbreiten.

In allen diesen Versuchen hatten die Spirogyrafäden keine volle Bewegungsfreiheit innerhalb möglichst weit auseinander liegender, aber doch langsam in einander übergehender Lichtintensitäten. Dies konnte wieder am besten in dem für Volvox angewandten Apparat erreicht werden. Wurde ein vierkantiges Glasgefäss von bekannter Grösse mit einem Spirogyra-Rasen beschickt, wobei die Alge in demselben Wasser verblieb, in welchem sie gewachsen war, so trat bei Aufstellung im Zimmer meistens sehr bald die bekannte Büschelbildung ein, die Büschel waren aber durch das ganze Gefäss gleichmässig vertheilt. Bisweilen veränderten die Spirogyren ihre unregelmässige Lage am Boden des Gefässes überhaupt nicht. Sobald ein Kasten mit Tuscheprismen über das Culturgefäss gestellt wurde, veränderte sich die Situation. Meistens nach Verlauf von einigen, immer nach 24 Stunden waren die Pflanzen aus dem helleren sowohl wie aus dem dunkleren Theil des Apparates ausgewandert, ein vertikal stehendes Bündel hatte sich gebildet, dessen Spitze ebenfalls senkrecht stand, d. h. weder dem Licht zu- noch von demselben abgekehrt war. An dem Bündel, das sich übrigens nach oben hin in mehrere Schweife auflöste, konnte man nun periodische Bewegungen wahrnehmen, welche bei heller Mittagssonne am energischsten waren. Während die Basis an einer Stelle annähernd haften blieb, pendelte das obere freie Ende hin und her, so dass es in Intervallen von 20—40 Minuten eine Schwingung vollzog. Die Bewegungen sind aber keine reinen Pendelbewegungen, sondern sie sind verbunden mit Krümmungen, welche die ganzen Schweife machen. Der Process ist gewöhnlich der, dass das Büschel in einer mittleren Stellung vertikal aufgerichtet ist, sich dann unter starker S-förmiger Einkrümmung nach einer Seite (etwa nach rechts) überneigt; unter allmählicher Ausgleichung der S-Krümmung richtet sich das Bündel wieder gerade, um dann in gleicher Weise nach links hinüber zu pendeln und umgekehrt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0202-9

Mit diesen Pendelbewegungen kann bei andauernder Helligkeit eine langsame Ortsveränderung nach der dunkleren Seite hin verbunden sein. Ob die S-Bewegung die Ursache der Ortsveränderung ist, konnte nicht festgestellt werden. Die Pendelbewegungen sind, wahrscheinlich durch Wachsthumsdifferenzen, auf den antagonistischen Seiten der die Fäden zusammensetzenden Zellen bedingt. Wenigstens zeigte Hofmeister,[1] dass Spirogyra princeps auf diesem Wege ganz bedeutende Krümmungen vollführt, und es ist nicht einzusehen, weshalb es bei anderen Spirogyren anders sein sollte. Wie Hofmeister konnte auch ich mehrfach verfolgen, dass besonders die Krümmungen einzelner Fäden häufig stossweise erfolgen. Es kann auf diese Weise die Spitze eines vertikal stehenden Fadens in wenigen Secunden einen Bogen von 30—60° beschreiben. Die Bewegungen der Spirogyren gewinnen damit, worauf auch Hofmeister bereits hinwies, eine unverkennbare Aehnlichkeit mit denjenigen der Oscillarien.

Ein einziges Bündel von Fäden bildet sich nur dann, wenn man relativ wenig Spirogyra in den Glaskasten bringt. Betrachtet man dasselbe etwas genauer, so erkennt man, dass es, in vielen Fällen wenigstens, eigentlich eine Platte darstellt, welche das Gefäss quer durchsetzt und damit zu den einfallenden Strahlen parallel gestellt ist. Die Platte kommt dadurch zu Stande, dass, von der Fensterseite her gerechnet, ein Faden sich hinter den anderen stellt so wie in Fig. 3.

Ist der Kasten mit Spirogyren stark gefüllt, so treten mehrere Büschel an verschieden hellen Stellen neben einander auf; dadurch ist scheinbar der im ersten Versuch so klare Sachverhalt getrübt, nichts destoweniger ergeben sich auch hier charakteristische Stellungen. Wir finden die hellste Region vollkommen frei, dann folgte eine grosse Büschelplatte, welche sehr viele Fäden enthält und genau den einfallenden Strahlen parallel steht, die weiteren Büschel aber, welche sich nach der dunkleren Seite hin anschliessen, werden immer kleiner, enthalten viel weniger Fäden und stehen unter einem Winkel zu den Tusche-Platten resp. den Gefässwänden, welcher um so grösser wird, je mehr Dunkelheit am Standort des betr. Busches herrscht. Das Diagramm eines solchen Apparates würde sich gestalten wie die Fig. 4.

Das Ganze zeigt demnach fast noch auffallender, dass auch Spirogyra auf eine genau definirte Lichtintensität abgestimmt ist und dass die Fäden sich bei Aufsuchung derselben sehr „vernünftig“ be-

1) W. Hofmeister, Ueber die Bewegungen der Fäden der Spirogyra princeps Link. Jahreshefte d. Verf. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg 30. Jhrg. (1874) S. 211.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0203-5

nehmen, insofern sie sich an den helleren Stellen dicht zusammenschliessen und gegenseitig beschatten, an den etwas dunkleren Stellen aber sich lockerer stellen und damit dem Licht freien Zutritt gewähren.

Tagelang fortgesetzte Beobachtungen an ein und derselben unbeweglich stehenden Cultur unter Plattenbedeckung zeigten ähnlich wie bei Volvox, dass die Lebhaftigkeit der Bewegung für gewöhnlich in den Mittagsstunden am grössten ist; ebenso liess sich feststellen, dass die Bündel am Morgen in helleren Zonen standen, gegen Mittag in dunklere Regionen wanderten, um gegen Abend in die helleren Zonen zurückzukehren. Die Erscheinung trat auch dann ein, wenn eine regelrechte Schweifbildung nicht vorhanden war, was mehrfach vorkam. Das Aufsuchen dunklerer Stellen im Apparat während der Mitte des Tages erfolgte nicht immer mit der gleichen Augenfälligkeit. Kurz die Spirogyren waren launisch wie Volvox, oder besser gesagt, sie zeigten Nebenerscheinungen, die nicht immer zu erklären waren. Konnten sie auch das Hauptresultat in keiner Weise beeinflussen, so sind sie doch nicht wegzuläugnen. Zu derartigen „Launen" gehörte es auch, dass in den längere Zeit beobachteten Culturen an manchen Tagen die eleganten Zöpfe, welche Tags zuvor vorhanden gewesen waren, sich in Wolken auflösten, um am folgenden Tage sich mehr oder weniger scharf wieder zu bilden. Vielleicht lag das in den allgemeinen Beleuchtungsverhältnissen und event. in Nachwirkungen, die bei Spirogyra anhaltender zu sein scheinen, als bei Volvox.

An Gefässen, welche relativ grosse Mengen von Spirogyra enthielten, war das Einwandern in dunklere Zonen des Apparates während der hellsten Tagesstunden etwas weniger deutlich, statt dessen war es hier auffälliger, wie die Fadenmassen in den Morgenstunden zunächst neben einander standen und eine grosse der Längsausdehnung des Gefässes parallel laufende Platte bildeten, sich später aber in den helleren Regionen hinter einander reihten und so eine zu den Tusche-Prismen senkrecht stehende Fläche darstellten.

Das alles zeigt, wie ich glaube, klar und deutlich, dass wir es hier trotz aller Verschiedenheiten in der äusseren Form der Pflanze und ihrer Bewegungen genau mit den gleichen Erscheinungen zu thun haben wie bei Volvox, dass auch die Spirogyra photometrische Bewegungen auszuführen im Stande ist.

Wie sich die Verhältnisse der Spirogyra im Freien an ihrem natürlichen Standort gestalten, ist schwer zu sagen. Man sieht zwar häufig auf dem Boden flacher Gewässer, welche die Pflanze beherbergen,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0204-1

ähnliche Büschel wie in meinen Versuchen, allein diese Anordnungen werden fast regelmässig gestört, indem bei hellem Wetter durch energische Assimilation Sauerstoffblasen entstehen, welche die ganzen Rasen an die Oberfläche emporheben. Das Gleiche trat zuweilen in meinen Culturen, welche im Freien aufgestellt waren, ein, dann konnte man aber sehr hübsch verfolgen, wie das an der Oberfläche schwimmende Knäuel von Fäden sich entwirrte und nun an einer ganz bestimmten Stelle des Apparates ein langes Büschel von Fäden in das Wasser herabhing.

Nachdem wir aus eigenen Beobachtungen und Experimenten an zwei Formen den Sachverhalt kennen gelernt haben, wird es nothwendig, einmal in der Literatur Umschau zu halten. Strasburger[1]) hat die phototaktischen Organismen zuerst eingehender untersucht und in seiner Abhandlung auch die älteren Angaben von Cohn, Famintzin u. A. hinreichend besprochen. Strasburger kommt nach Untersuchung einer grossen Anzahl von Schwärmsporen zu dem jetzt allgemein bekannten Resultat, dass diese Zellen sich mit ihrer Längsachse in die Richtung der Lichtstrahlen zu stellen bestrebt sind und zwar so, dass sie sich bei schwachem Licht mit dem Mundende auf dieses zu bewegen, bei intensiver Beleuchtung aber sich abkehren. Stahl[2]) und später sein Schüler Aderhold[3]) fanden im Wesentlichen analoge Vorgänge bei den Desmidiaceen; seitdem sind viele Organismen als phototaktische erkannt worden; eine Zusammenstellung derselben gibt unter Hinzufügung einiger eigener Beobachtungen Verworn.[4]) Demnach kommen unter Bacterien, Myxomyceten, Flagellaten, Diatomeen, Oscillarien, Desmidiaceen und den Schwärmsporen der Algen viele lichtempfindliche Arten vor, ja man geht wohl kaum fehl, wenn man annimmt, dass diejenigen Fälle, in welchen eine Reaction auf das Licht nicht erfolgt, die Ausnahme darstellen.

Mit Ausnahme Famintzin's,[5]) welcher den grossen Einfluss der Lichtintensität an sich betont hatte, sehen alle übrigen Beobachter das Wesen der phototaktischen Processe darin, dass der Gang der Licht-

1) Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. 12 S. 541 ff.

2) Stahl, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bewegungen der Desmidien u. s. w. Verh. d. med. phys. Gesellsch. in Würzburg Bd. 14 (1879) S. 24 ff.

3) Aderhold, Beitrag zur Kenntniss richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 22 (1888) S. 310 ff.

4) Max Verworn, Psychophysiologische Protistenstudien. Jena, 1889.

5) Famintzin, Die Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. Pringsh. Jahrb. Bd. 6 (1867/68) S. 1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0205-6

strahlen einen richtenden Einfluss auf die Organismen ausübt und dass diese sich in der ihnen aufgezwungenen Richtung je nach der Lichtstärke positiv oder negativ bewegen.

Auf Grund dieser Thatsache zieht Pfeffer[1]) den sehr richtigen, aber wohl nicht hinreichend von anderen beachteten Schluss, dass bei einer specifischen mittleren Intensität der Beleuchtung ein Indifferentismus der Schwärmer zur Beobachtung kommen müsse, „wenn nicht die Sensibilität dieser Organismen stetigen periodischen Wallungen unterworfen wäre". Letzteres ist nicht ganz zutreffend, wie schon aus meinen Mittheilungen ersichtlich ist.

Weshalb ist nun der von Pfeffer geforderte und von mir nachgewiesene Indifferentismus von anderen Beobachtern nicht gefunden worden? Man könnte behaupten Volvox und Spirogyra besässen ganz andere Eigenschaften, als Schwärmsporen, Desmidiaceen etc. Ein solcher Einwand muss indess bei genauer Ueberlegung wegfallen. Volvox ist immer zu den phototaktischen Organismen gezählt worden und zeigt auch die vollkommenste Uebereinstimmung mit solchen Pflanzen, so dass die an Volvox gemachten Beobachtungen im Wesentlichen auch für alle anderen unbedingt gelten müssen. Die Abweichungen von meinen Wahrnehmungen erklären sich daraus, dass in den wenigsten Fällen eine gleichmässige Abstufung der Lichtintensitäten gegeben war; wenn Strasburger z. B. allmählich mit seinen Culturen vom hellen Fenster fortrückte, so konnte dabei natürlich sehr leicht der kritische Punkt übersprungen werden, zumal nach der Innenseite des Zimmers hin das Licht sehr rasch abnimmt, für die untersuchten Organismen aber das Optimum in sehr engen Grenzen sich bewegte. Wo aber den zu untersuchenden Objecten eine richtige Abstufung der Helligkeit geboten wurde, traten ganz analoge Erscheinungen auf.

Das war u. a. der Fall in Versuchen Famintzin's.[2]) Dieser Autor brachte die Schwärmer in flache Schalen, bedeckte die eine Hälfte mit einem Brettchen und setzte das Gefäss derart den directen Strahlen aus, dass die Sonne die freie Fläche beschien. Alsbald sammelten sich die Schwärmer in einem Streifen an, welcher dem von dem Brettchen herrührenden Halbschatten entsprach. Wurde die Schüssel mit dünnem Papier bedeckt, so wanderten die Euglenen und Chlamydomonaden nach dem positiven Rande. Famintzin zieht

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2 S. 369.

2) Famintzin, Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. Pringsh. Jahrb. Bd. 6 S. 1 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0206-2

daraus den völlig berechtigten Schluss, dass der Grad der Lichtintensität einen ausserordentlichen Einfluss auf die Bewegung der grünen Masse ausübe und zwar so, dass Licht von mittlerer Intensität die Bewegung am stärksten hervorrufe; eine Auffassung, die sich ziemlich vollständig mit der meinigen deckt. Strasburger bemängelt Famintzin's Versuche auf Grund der von Sachs constatirten Thatsache, dass auch in Oelemulsionen ähnliche Gruppirungen durch die Wärme hervorgerufen werden können. Indess dürfte das keinen Einwurf von Belang gegen die Versuche Famintzin's begründen, da in zwei neben einander stehenden Schälchen, welche gleichmässig von der Sonne beschienen wurden, ganz verschiedenartige Gruppirungen zum Vorschein kamen, wenn die Schwärmzellen vorher verschiedenartig behandelt waren, ohne dass eine Tödtung derselben eintrat.

Strasburger wiederholte Famintzin's Versuche, indem er Brettchen in verschiedener Lage über eine Glasschale legte, welche er dem Licht aussetzte. Er constatirte eine Ansammlung im Kern- oder Halbschatten, wie auch Cohn[1]) für Stephanosphaera eine solche nachgewiesen hatte. Besonders auffallend und in völliger Uebereinstimmung mit Famintzin's Auffassungen sind die Versuche, in welchen ein in der Mitte über die Schale gelegtes Brett so gerichtet wurde, dass es mit seiner Längsachse senkrecht zum Fenster, also annähernd parallel zu den einfallenden Strahlen stand. Die Schwärmer sammelten sich nicht am Vorderrande der Schale, sondern zu beiden Seiten des Brettchens in dessen Halbschatten. Diese völlig correcten Versuche legten auch Strasburger die Vermuthung nahe, dass es sich hier allein um den Lichtabfall, nicht aber um die Richtung der Strahlen handle. Zur näheren Prüfung der Verhältnisse benutzte Strasburger ein hohles Glasprisma mit einem sehr kleinen brechenden Winkel (7,5°), welches mit einer Lösung von Huminsäure gefüllt wurde. Diese Vorrichtung ergab, wie meine Gelatine-Prismen, eine ganz allmähliche Abstufung der Helligkeit. Wurde das Prisma über die Hängetropfen gelegt, welche die Schwärmer enthielten, und fiel das Licht von oben her senkrecht auf den Keil, so richteten sich alle Schwärmer mit der Spitze gegen die einfallenden Strahlen, waren aber gleichmässig durch das Präparat vertheilt. Liess der Beobachter das Licht schräg auf das Prisma fallen, so sammelten sich die Schwärmer, dem Strahlengange folgend, an dem zumeist beleuchteten Rande. Wenn die Strahlen das Prisma schräg von der dickeren Seite

1) Zeitschrift für wiss. Zoologie Bd. 4 (1852) S. 111.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0207-8

her trafen, so dass die Intensität im Tropfen in der Richtung auf die Lichtquelle abnahm, sammelten sich die Schwärmzellen dennoch an dem der Lichtquelle zugekehrten Tropfenrande. Strasburger schliesst hieraus, dass die Richtung der Strahlen das Maassgebende sei. Der Schluss erscheint indess nicht völlig zwingend. Bei der geringen Ausdehnung, welche die Hängetropfen-Culturen Strasburgers hatten, konnte nur ein ganz kleines Stück, höchstens 1 cm des Prismas, zur Wirkung kommen; es ist daher ausserordentlich wahrscheinlich, dass die Schwärmer den Unterschied des Lichtes auf der dünneren und dickeren Seite überhaupt nicht empfanden, weil derselbe zu gering war. Dann mussten unbedingt die Erfolge eintreten, welche Strasburger erzielte; es war das um so mehr der Fall, als die Schwärmer sich unter Beleuchtungsverhältnissen befanden, welche zweifellos hinter dem Optimum zurückblieben. Aber selbst wenn im Culturtropfen eine für die Zoosporen bemerkbare Helligkeitsdifferenz vorhanden war, könnten event. die von Strasburger wahrgenommenen Orientirungsverhältnisse zu Stande kommen. Ich habe Aehnliches einige Male bei Spirogyra beobachtet. War der geschilderte Apparat vor dem Fenster aufgestellt, so konnten die Fäden, welche vertikal aufwärts standen, veranlasst werden, ihre Spitzen gegen das Fenster zu richten, ohne die hellste Ecke aufzusuchen, wenn man bei bedecktem Himmel die weissen Vorhänge herabzog. Mit der Entfernung der letzteren hörte diese Stellung auf, im Freien trat sie niemals ein. Es geht daraus hervor, dass bei relativ starker Verdunkelung des Culturraumes entweder die photometrische Fähigkeit der Pflanze herabgesetzt wurde, oder aber dass die Intensität in der hellsten Ecke noch wesentlich hinter dem Optimum zurückblieb, die Pflanze dasselbe deswegen in der Richtung des Fensters zu finden glaubte[1]) und sich diesem zuneigte. Ich kann demnach diesen Versuchen Strasburger's keine Beweiskraft zuerkennen. Sie würden vermuthlich anders ausgefallen sein, wenn die Schwärmer volle Bewegungsfreiheit in allen Graden der Lichtintensität gehabt hätten.

Die eben genannten Versuche Strasburger's mit dem Huminprisma sind fast die einzigen, in welchen es unternommen wurde, die Abnahme der Lichtintensität in einer von dem Gange der Strahlen abweichenden Richtung erfolgen zu lassen, in allen anderen nahm die Helligkeit in der Richtung der Strahlen entweder ab oder zu, wie z. B. bei der Entfernung der Objecte vom Fenster etc. Lag die gebotene

1) Man gestatte vorläufig derartige Ausdrücke; über die Berechtigung derselben soll in einem späteren Kapitel gesprochen werden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0208-4

Intensität über dem Optimum, so mussten die Schwärmer dieses natürlich in negativer Richtung suchen, sich in dieser bewegen, und, wenn sie durch die Gefässwände aufgehalten wurden, mit dem Mundende abgekehrt sitzen bleiben; umgekehrt suchten die Schwärmzellen das Optimum in positiver Richtung, wenn die Helligkeit hinter diesem zurückblieb. Sie bewegten sich mit dem Mundende voran nach der Lichtquelle und blieben in gleicher Stellung haften, wenn das Optimum nicht erreicht wurde, also der Reiz fortdauerte. Da überall in ähnlicher Weise experimentirt wurde, erklärt es sich, weshalb auf die Richtung der Lichtstrahlen ein so grosses aber nicht völlig berechtigtes Gewicht gelegt wurde.

Ein weiterer Umstand aber hat vermuthlich noch die Erkenntniss des richtigen Sachverhaltes seitens früherer Beobachter verhindert, nämlich die Behandlung der Versuchsobjecte. Famintzin beobachtete die Chlamydomonas und Euglena zunächst in Wasser, das er derselben Pfütze entnommen hatte, in welcher die Organismen wild wuchsen. Damit erhielt er die bereits erwähnten Resultate. Ganz anders aber war der Erfolg, wenn stark euglena- und chlamydomonashaltiger Schlamm in Newa-Wasser gesetzt wurde. Dann waren viele Organismen völlig indifferent, die übrigen sammelten sich zum Theil am positiven, zum Theil am negativen Rande an, obwohl die Gefässe genau den gleichen Bedingungen ausgesetzt waren, wie diejenigen, welche den Querstreifen im Halbschatten zeigten (cf. p. 202). Die Sache wird leicht erklärlich, wenn man berücksichtigt, dass das Pfützenwasser viele Salze gelöst enthielt, die bei längerem Stehen desselben sogar auscrystallisirten. Es trat hier also, wahrscheinlich infolge plötzlicher Concentrationsänderung, eine Schädigung der Pflanze ein, welche die Lichtempfindlichkeit fast aufhob. Dass schon relativ geringe Veränderungen des Salzgehaltes die Algen stark beeinflussen können, habe ich bereits früher gezeigt.[1]) Wenn es sich nun auch in Strasburger's Versuchen nicht um so augenfällige Veränderungen des Mediums handelte, so geschah doch die Züchtung der zu den Versuchen benutzten Schwärmer unter Bedingungen, die wohl den normalen nicht völlig entsprachen. Um möglichst zahlreiche Zoosporen zu erhalten, wurden die mit Haematococcus, Ulothrix etc. besetzten Steine in feuchter Luft aufgehoben, um später in frisches Wasser gebracht zu werden, wo sie dann allerdings grosse Mengen von

1) Oltmanns, Die Bedeutung der Concentrationsänderungen des Seewassers für das Leben der Algen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. W. in Berlin 1891. — Ueber die Cultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. Bd. 23 S. 349 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0209-2

Schwärmern in kürzester Zeit bildeten. Eine solch rapide Bildung von Fortpflanzungszellen ist aber — wie ich auch bei meinen Algenculturen erfahren habe — in den seltensten Fällen etwas Normales, im Freien spielt sich dieser Process gewöhnlich langsam ab. Die Abnormität bestand bei Strasburger's Versuchen wohl darin, dass die Mutterpflanzen plötzlich in Wasser gebracht wurden, welches event. eine ganz andere Temperatur hatte als diese und auch in seiner Zusammensetzung von dem ursprünglichen Wasser abwich. Bei den durch Cultur in kleinen Gefässen von Strasburger erzielten Schwärmsporen der Bryopsis pulmosa dürften die veränderten Beleuchtungsverhältnisse die Entwickelung wesentlich beschleunigt haben.

Alle diese nur kleinen Abweichungen von dem Normalen können bei Strasburger sowohl wie bei anderen Beobachtern die Schwärmzellen alterirt und sie verhindert haben, die optimale Helligkeit richtig anzuzeigen. Bei erneuten Versuchen müsste das vermieden werden. Damit würden sich dieselben freilich ungleich schwieriger gestalten.

Wie ich bereits oben hervorhob, bezeichnete Strasburger als phototaktisch die Organismen, welche durch das Licht eine Richtung ihrer Längsachse und damit zusammenhängend eine positive oder negative Bewegung erfahren. Da er beobachtete, dass einige Schwärmer stets auf die Lichtquelle zueilen, andere sie bei grösserer Intensität fliehen, so unterschied er die ersteren als aphotometrische von den letzteren, den photometrischen. Diese Unterscheidung beanstandete Stahl,[1]) weil er beobachten konnte, dass alle von ihm untersuchten Schwärmer sich bei hoher Lichtintensität abkehrten, und Strasburger[2]) stimmte Stahl's Erörterungen zu, so dass damit der Begriff der Aphotometrie, was mit den Thatsachen auch übereinstimmte, beseitigt war. Die in Frage stehenden Organismen waren demnach phototaktisch und photometrisch zugleich.

Diese Bezeichnungen dürften ein wenig zu ändern sein. Die Photometrie, welche ich fast genau so wie Strasburger als die Fähigkeit der Pflanze verschiedene Grade der Lichtintensität zu percipiren definirte, ist eine ganz allgemeine Eigenschaft aller Pflanzen, wie ich noch weiter zeigen werde. Die Phototaxie im Sinne Strasburger's ist die Form, unter welcher die Photometrie zuweilen aber keineswegs immer in die Erscheinung tritt. Ich möchte daher als

1) Stahl, Einfluss des Lichtes auf die Bewegungen der Desmidien. Würzburger Verhandl. Bd. 14 S. 24.

2) Nach einer Notiz bei Stahl, Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Zeit. 1880 S. 409.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0210-3

phototaktische diejenigen photometrischen Bewegungen bezeichnen, bei welchen Organismen, die ihrer Lichtstimmung entsprechende Helligkeit erreichen resp. zu erreichen suchen durch Ortsveränderung des ganzen Körpers. Ich lasse dabei die Richtung der Längsachse, welche den Individuen bei diesen Bewegungen aufgezwängt wird, als nebensächlich aus dem Spiel, im Allgemeinen wird die Pflanze oder das Thier sich direct mit seinem Vorderende auf das Optimum hin richten.

Alle hier behandelten Organismen haben einen radiären Bau, von diesem hängt das Verhalten gegen das Licht unverkennbar in analoger Weise ab, wie die heliotropischen Bewegungen radiärer Sprosse von ihren Symmetrieverhältnissen, worauf noch später eingegangen werden soll. Hier möchte ich nur betonen, dass es vielleicht zweckmässig ist, die Phototaxie radiärer Organismen als Ortsophotaxie von den sogleich zu besprechenden phototaktischen Bewegungen lateraler Lebewesen zu unterscheiden.

b) Plagiophototaxie.

Die Bewegungen der Chloropyllkörper sind durch Stahl's[1]) Untersuchungen hinreichend bekannt, man weiss, dass bei intensivem Licht Profil-, bei schwachem Licht Flächenstellung eintritt. Betrachtet man nun aber die Verhältnisse im Freien, so ist leicht zu constatiren, dass sehr häufig Beleuchtungsverhältnisse eintreten, unter welchen weder eine präcise Flächen- noch eine volle Profilstellung eingenommen wird; man beobachtet bei Funaria hygrometrica und anderen Moosen sehr häufig, dass die Chloroplasten trotz heller Beleuchtung annähernd gleichmässig durch die ganze Zelle vertheilt sind und an Fäden von Mesocarpus spec. nimmt man wahr, dass die Chlorophyllplatten nicht immer in einer Fläche ausgebreitet, sondern an einer beliebigen Stelle tordirt sind, häufig so, dass die eine Hälfte der Platte gegen die andere um 90° gedreht erscheint (Fig. 5c). Diese Stellungen ohne Weiteres als Unregelmässigkeiten zufälliger Art zu erklären, geht nicht wohl an und unsere Tuscheprismen geben uns denn auch sehr einfach Aufschluss darüber, dass wir es hier mit durchaus normalen Processen zu thun haben.

Die Mesocarpusfäden werden auf Objectträger gebracht und mit grossen Deckgläsern bedeckt. Die letzteren liegen, um das Zerdrücken der Zellen zu vermeiden, auf Glas-Fäden oder -Splittern. Es wird Sorge getragen, dass die Algen quer über den Objectträger möglichst

1) Stahl, Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Zeit. 1880 S. 297.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0211-9

gleichmässig von einer Kante bis zur anderen reichen. Solche Präparate werden 7—8 in einer Reihe neben einander in einen ganz flachen Glaskasten gelegt, so dass damit eine fast ununterbrochene Zone von Mesocarpusfäden auf den Boden des letzteren zu liegen kommt. Die Objectträger werden im Kasten leicht befestigt. Der letztere ist aussen geschwärzt, er wird bedeckt mit einem Tuscheprisma und nun das Ganze so aufgestellt, dass die Sonnenstrahlen senkrecht auf das Prisma fallen. Der Apparat wird mit der Sonne gedreht.

Die Chlorophyllplatten zeigten beim Beginn des Versuches keine bestimmte Orientirung, zum Theil waren sie tordirt oder unregelmässig gekrümmt. Schon nach Ablauf von einer Stunde ergab sich ein ganz auffallendes Resultat, welches auch nach zwei Stunden unverändert war. Die Chloroplasten hatten am hellsten Ende des Apparates eine Orientirung angenommen, welche der Profilstellung sehr nahe kam. Einzelne Platten bildeten mit den einfallenden Strahlen einen ganz kleinen Winkel, wichen also nur sehr wenig von der Parallelstellung ab, andere standen ganz genau in der Richtung der Lichtstrahlen bis auf ein ganz kurzes Stück, welches fast Flächenstellung zeigte; damit erschien die Chorophyllplatte an einem Ende tordirt (a Fig. 5). Das zu den Strahlen senkrechte Stück der Chlorophyllplatte braucht aber nicht an einem Ende derselben zu liegen, sondern kann auch in der Mitte der Platte gegeben sein (Fig. 5 b). Dann hat eine zweimalige Drehung innerhalb des Chlorophyllkörpers stattgefunden. Untersucht man darauf die Präparate, welche etwas dunkler gestanden hatten, so findet man, dass die dem Licht zugekehrte Fläche des Assimilationsapparates sich vergrössert hat; neben unregelmässigeren Biegungen in manchen Platten beobachtet man in anderen, dass etwa $^1/_3$ bis $^1/_2$ des ganzen Chlorophyllkörpers Flächen-, der Rest Profilstellung eingenommen hat (c Fig. 5) und je weiter wir uns dem dunkleren Ende des Prismas nähern, um so mehr nähert sich der Chloroplast der Flächenstellung. Im dunkelsten Theil ist dieselbe fast vollständig erreicht, nur ein ganz kleiner Theil verharrt noch in der Profillage. In Präparaten, welche dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt waren, trat die Profilstellung haarscharf ein.

Versuche wie der beschriebene konnten wiederholt und immer mit dem gleichen Resultat ausgeführt werden. Mehrfach wurde auch, nachdem die geschilderte Stellung seitens der Chloroplasten eingenommen war, versucht, das Prisma umzukehren und so die ursprünglich hellen Mesocarpusfäden relativ stark zu verdunkeln, die dunkleren aber in hellere Beleuchtung zu bringen. Dann müssten sich die Platten-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0212-5

stellungen auch umkehren. Die Versuche gaben zwar Andeutungen, gelangen aber nicht in gewünschter Präcision, weil um die Jahreszeit, in welcher mir Mesocarpus zur Verfügung stand (November), die Sonnenscheindauer an einem Tage nicht ausreichte, um einen vollen Ausschlag herbeizuführen. Indess genügt das Berichtete vollkommen, um das zu zeigen, worauf es hier ankommt.

Es war aber erwünscht, diese Resultate an einer einzelnen Zelle zu prüfen, weil dadurch Fehler, welche etwaige differente Lichtstimmungen herbeiführen könnten, vermieden werden. Zu dem Zweck wurde ein kleiner Dunkelkasten aus Pappe hergestellt, welcher auf den Objecttisch des Mikroskopes aufgesetzt werden konnte. Eine Oeffnung im Deckel gestattete den Durchtritt des Tubus, eine seitliche die Einführung des Präparates. Das directe Sonnenlicht fällt auf den Spiegel des Mikroskops und gelangt durch den Abbe'schen Beleuchtungsapparat, der entsprechend eingestellt werden muss, concentrirt auf die Mesocarpusfäden. Der Spiegel wird entsprechend dem veränderten Stande der Sonne verschoben, so dass das Lichtbild immer auf die gleiche Stelle im Präparat fällt. Unter solchen Umständen rücken die Chlorophyllplatten sehr rasch (in ca. 15 Min.) in eine ausserordentlich scharfe Profilstellung ein, sie erscheinen wie ein schmaler, fast absolut gerader Strich. Wird jetzt eine Tuscheplatte mit ihrem helleren Ende vor den Spiegel gestellt, so ändert sich die Stellung der Chloroplasten nicht, erst wenn man das Prisma etwas weiter verschiebt, so dass dunklere Theile vor den Spiegel kommen, sieht man, dass die Profilstellung nicht mehr so scharf ist, die auf der Kante stehenden Platten erscheinen nicht mehr genau gerade, strichförmig, sie sind etwas unregelmässiger und man bemerkt Andeutungen dafür, dass eine ganz gelinde Drehung der Chloroplasten stattgefunden hat. Bei unveränderter Helligkeit bleibt diese Stellung constant. Verdunkle ich den Spiegel etwas stärker, so treten die oben beschriebenen Erscheinungen ein; ein Stück des Chlorophyllkörpers geht durch Drehung in die Profilstellung über. Die Grösse des flach stehenden Stückes hängt von dem Grade der Verdunkelung ab. Die Lage der Platten bleibt constant, so lange die Beleuchtung sich nicht ändert. War eine bestimmte Helligkeit im Gesichtsfelde hergestellt, so hatten meistens nach Verlauf von 30 Minuten die Chlorophyllplatten die entsprechende Stellung eingenommen, sie veränderten dann ihre Lage nicht mehr nachweisbar. Es war daher völlig ausreichend, wenn ich die eben genannten Veränderungen der Lichtintensität in Distancen von etwa einer Stunde vornahm. Auf diesem Wege konnte ich im

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0213-0

Laufe eines Tages wenigstens einen Versuch beenden. Leider gestattete auch hier das Wetter nicht, eine grosse Anzahl von Experimenten anzustellen, ich musste mich mit wenigen begnügen, die aber alle dasselbe Resultat ergaben und vermöge ihrer Uebereinstimmung mit den vorhin beschriebenen volle Beweiskraft besitzen. Stellt man die Versuche bei trübem Wetter an, oder wird einer der eben genannten durch Bewölkung des Himmels unterbrochen, so begeben sich die Chlorophyllkörper in die Flächenstellung, sie verändern diese nicht, wenn man das Gesichtsfeld mehr oder weniger stark verdunkelt.

Funaria hygrometrica wurde in ganz analoger Weise wie Mesocarpus untersucht. Eine grössere Anzahl von möglichst gleichmässigen Blättern wurde auf Objectträgern unter Deckglas gebracht, sie wurden in einer Reihe angeordnet und mehrere Objectträger wieder so neben einander gelegt, dass durch die ganze Länge des schon früher benutzten Glasgefässes eine Reihe von Blättern vorhanden war. Auch im Uebrigen war die Anordnung des Versuches die gleiche. Das Resultat war das zu erwartende. An den hellsten Stellen constatirte ich die eclatanteste Profilstellung, an den dunkelsten eine ebenso präcise Flächenstellung: Zwischen beiden fanden sich alle Uebergänge und in einer Region war eine vollkommen gleichmässige Vertheilung der Chlorophyllkörper wahrnehmbar. Von dieser Stelle aus nahm die Zahl der in Flächenstellung befindlichen Körner stetig zu, wenn man nach dem dunkleren Prismenende hin fortschritt, sie nahm ständig ab, um schliesslich gleich Null zu werden, wenn man sich nach dem helleren Ende hin bewegte. Es war also ein vollständiger allmählicher Uebergang von der Profil- zur Flächenstellung bei sanfter Abstufung der Beleuchtung, genau so wie bei Mesocarpus zu constatiren. Die in grösserer Zahl angestellten Versuche wichen in ihren Resultaten nur insofern von einander ab, als bei schwacher Bewölkung die volle Profilstellung nicht erreicht und in Verbindung damit die Region, in welcher allseitig gleiche Vertheilung herbeigeführt wurde, mehr nach dem helleren Ende des Prismas hin lag.

Eingehende Versuche mit einzelnen Blättern resp. Zellen konnten wegen des unzureichenden Wetters nicht angestellt werden — jede, auch nur einige Minuten die Sonne verdunkelnde Wolke stört natürlich — und künstliche Lichtquellen lieferten nicht die genügende Helligkeit, enthielten vielleicht auch zu wenige der wirksamen Strahlen. Dagegen konnte unter dem Mikroskop mit Hilfe des kleinen Dunkelkastens constatirt werden, dass die Chloroplasten allen Veränderungen der Helligkeit prompt folgen. Bei heller

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0214-6

Sonne blieb die Profilstellung gewahrt, schwache Wolken liessen sofort eine Anzahl von Chlorophyllkörnern in die Flächenstellung eintreten. Die Profilstellung wurde wieder eingenommen, sobald die Sonne wieder frei war; von Neuem traten Choroplasten auf die Fläche, wenn neue Wolken auftraten, und man konnte leicht wahrnehmen, dass um so mehr Körner auf die zu den Strahlen senkrechte Wand geschoben wurden, je dichter die Bewölkung wurde. Es ist danach auch nicht zweifelhaft, dass im Freien jede Veränderung der Helligkeit innerhalb gewisser Grenzen durch Stellungsänderungen der Chlorophyllkörper beantwortet wird.

Wie bei Mesocarpus konnte auch bei Funaria gezeigt werden, dass die Profilstellung keine Veränderung erfährt, wenn die Intensität des Lichtes noch weiter gesteigert wird, und ebenso ergab sich bei verschiedenen Intensitäten des diffusen Lichtes keine Veränderung der Flächenstellung, vorausgesetzt, dass die Lichtverminderung nicht bis zu dem Maasse getrieben wurde, welches Nachtstellung bedingt.

Weitere Pflanzen wurden nicht untersucht, es ist aber kaum zweifelhaft, dass sich die Mehrzahl aller chlorophyllführenden Zellen analog verhalten wird — das geht aus Stahl's bekannten Untersuchungen zur Genüge hervor.

Unterschiede werden insofern vorhanden sein, als die Form der Chloroplasten differirt und dadurch verschiedenartige Stellungen und Bewegungen zur Erreichung einer fixen Lichtlage nothwendig werden. Weiterhin wird es Zellen geben, welche nicht auf jeden rasch vorübergehenden Helligkeitswechsel sofort antworten, sondern sich aus einer mittleren Stellung nur dann herausbequemen, wenn die Intensitätsänderungen dauernd eintreten. Dass auch die Fälle hierher zu zählen sind, in welchen eine Gestaltsveränderung der Chlorophyllkörper durch verschiedenartiges Licht bedingt wird, versteht sich fast von selbst. Bei geeigneter Versuchsanstellung und Erlangung günstiger Objecte würde es kaum Schwierigkeiten haben, durch Messungen den Nachweis zu liefern, dass die Formveränderungen in analogem Sinne verlaufen, wie die Stellungsänderungen bei Funaria u. A.

In wie weit bestehen nun Aehnlichkeiten dieser Vorgänge mit denen, welche im vorhergehenden Capitel besprochen wurden? und wo liegen die Unterschiede? Wir haben es hier mit Bewegungen des ganzen Plasmaleibes zu thun, daran ist nach den Beobachtungen früherer Autoren nicht zu zweifeln und insofern bestehen unverkennbare Aehnlichkeiten zwischen den Bewegungen freier Plasmodien, den Schwärmerbewegungen etc., die uns auch berechtigen dürften, die in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0215-2

Rede stehenden Processe als phototaktische zu bezeichnen. Ein Unterschied ist in dem Vorhandensein der Zellmembran gegeben, welche dem Plasmakörper nicht die unbeschränkte Bewegungsfreiheit gestattet, wie den in toto beweglichen Organismen. Er kann nicht die seiner Lichtstimmung entsprechende Helligkeit durch Locomotion aufsuchen, ist vielmehr genöthigt, sich in seinem relativ unbeweglichen Käfig so gut es gehen will einzurichten. Da ist nun der Umstand von grosser Bedeutung, dass in den weitaus meisten Fällen der oder die Chloroplasten bilaterale Gestalt besitzen. Diese Thatsache bedingt im Zusammenhang mit der mangelnden Locomotion den wesentlichen Unterschied von der Orthophototaxie. Vermöge der genannten Eigenschaften sind die Chloroplasten in der Lage, das Licht je nach seiner Intensität von der Fläche, von der Kante oder unter einem beliebigen Winkel zwischen 0 und 90° auf sich wirken zu lassen. Diese Fähigkeit mag als Plagiophototaxie bezeichnet werden. Wie Orthotropie und Plagiotropie von dem radiären oder dorsiventralen Bau der Organe abhängen,[1]) ebenso hängt Ortho- und Plagiophototaxie mit der Organisation der betreffenden Zellen resp. Zellcomplexe aufs Engste zusammen.

Recapituliren wir zunächst unsere an Mesocarpus gemachten Beobachtungen, so sehen wir, dass bei sehr grosser Intensität des Lichtes Profilstellung gegeben ist, wir beobachteten weiter, dass diese Lage bei verschiedenen Intensitäten beibehalten wird, so lange als eine gewisse untere Grenze nicht überschritten wird. Ist dies aber erfolgt, so beginnt die Platte Schrägstellungen und es liess sich zeigen, dass jeder Helligkeit eine ganz genau bestimmte Plattenstellung entspricht, indem das dem Licht zugekehrte Stück des Chloroplasten eine für jede Intensität definirte Grösse besitzt. Bei einem gewissen Intensitätsgrade nimmt die Platte sodann gerade eben Flächenstellung ein, und diese bleibt auch bei allen Intensitäten gewahrt, welche unterhalb dieser Grenze liegen; abgesehen von etwaigen Nachtstellungen, welche hier zunächst nicht in Frage kommen.

Während wir bei den orthophototaktischen Organismen diejenige Helligkeit als die optimale ansehen, in welcher dieselben zur relativen Ruhe kommen resp. gegen das Licht scheinbar indifferent sind, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass bei den plagiophototaktischen Zellen alle diejenigen Intensitäten das Optimum darstellen, bei welchen eine zur Lichtrichtung schräge Stellung der Mesocarpusplatten erzielt wird. Denn innerhalb dieses Optimums ist die Zelle im Stande, genau

1) Vgl. Sachs, Orthotrope und plagiotr. Pflanzentheil. Würzburger Arbeiten Bd. 2.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0216-8

das Lichtquantum im Chlorophyllapparat aufzufangen, welches sie vermöge ihrer Lichtstimmung wünschen muss. Die Grenzen der optimalen Helligkeit sind im letzteren Fall ausserordentlich viel weiter auseinandergerückt, als bei den frei beweglichen Pflanzen.

Während für Volvox und Spirogyra die Lichtabsorptionen innerhalb des Optimums nur um wenige Procente auseinander liegen, beginnen die Schrägstellungen der Chlorophyllkörper von Mesocarpus, wenn 40—50% des Sonnenlichtes von den Prismen absorbirt werden, sie nähern sich der Flächenstellung aber erst, wenn 80—90% der auffallenden Strahlen in der Tusche-Gelatine zurückgehalten werden. Das hängt aber, wie wohl des Näheren nicht aus einander gesetzt zu werden braucht, ganz allein mit den in Frage kommenden Gestaltungsverhältnissen derjenigen Organe zusammen, welchen zunächst das Licht dienstbar gemacht werden soll.

Auch die Thatsache bedarf keiner weiteren Erörterung, dass bei der Plagiophototaxie die Richtung der Lichtstrahlen neben ihrer Intensität von entscheidender Bedeutung für die Stellung der Chloroplasten ist.

Ich besprach zunächst Mesocarpus als den einfachsten Fall; die Bewegungen in den Funariazellen haben zwar einen etwas anderen Habitus, als diejenigen bei Mesocarpus, die volle Uebereinstimmung im Princip springt aber sofort in die Augen, wenn man sich die Chloroplasten zu einer der Wandung anliegenden Platte verbunden denkt, wie das u. a. bei Ulothrix thatsächlich vorkommt. Die Versuche zeigen ja auch sehr deutlich, dass der Chlorophyllapparat als ein einheitliches Ganzes functionirt. Wie bei Mesocarpus unter bestimmten Lichtverhältnissen die eine Hälfte der Platte Profil- die andere Flächenstellung aufweist, genau so tritt unter analogen Bedingungen die Hälfte der Chlorophyllkörper bei Funaria in Flächenstellung, während die andere in Profilstellung verbleibt, und auch die übrigen Bewegungen bei veränderter Lichtintensität verlaufen in analoger Weise; je nach der Helligkeit wird dem Licht eine grössere oder geringere Fläche des Gesammtapparates dargeboten.

Wenn bei Intensitäten oberhalb resp. unterhalb des Optimums keine Veränderungen der Profil- bezw. Flächenstellung mehr eintritt, so empfindet das Plasma sicher die höheren und niederen Intensitätsgrade ebenso wie diejenigen des Optimums, aber es besitzt nach der Lage der Dinge kein Mittel, um sich allen Helligkeitsstufen anzupassen. Unterhalb des Optimums ist die Flächenstellung übrigens die einzig mögliche, um alle disponiblen Strahlen völlig auszunutzen und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0217-4

ebenso ist die Profilstellung das denkbar einfachste Mittel, um eine übermässige Insolation zu paralysiren.

Die in mancher Hinsicht scharf geschiedenen, in anderen Punkten aber so völlig übereinstimmenden Erscheinungen der Ortho- und Plagiophototaxie können übrigens vermuthlich an einer und derselben Pflanze vorkommen. Der Fall wäre z. B. gegeben, wenn an Mesocarpusarten dieselben Lichtbewegungen nachgewiesen würden, welche wir an Spirogyrafäden constatirten.

II. Phototropie.

a) Orthophototropie.

Vaucheria sessilis.

Die heliotropischen Erscheinungen vom gleichen Gesichtspunkt aus zu behandelte, von welchem vorher die phototaktischen betrachtet wurden, hat man sich immer gesträubt. Obwohl N. J. C. Müller[1]) ganz präcis hervorgoben hatte, dass alle Pflanzen je nach der Lichtintensität positiven oder negativen Heliotropismus zeigen, wurde das von Wiesner[2]) und auf Grund der Beobachtungen dieses Forschers überhaupt bestritten. Nichts destoweniger sind Müller's Beobachtungen, wie ich zeigen werde, vollkommen richtig.

Nach den an den phototaktischen Organismen gemachten Erfahrungen war anzunehmen, dass auch bei heliotropischen Pflanzen die Lichtstimmung abhängig sein müsse von den äusseren Lebensbedingungen derselben, dass also Pflanzen, welche im Schatten wachsen, weit tiefer gestimmt sein werden, als andere, welche an der hellen Sonne gedeihen. Nun habe ich gezeigt,[3]) dass fast alle Algen zu den typischen Schattenpflanzen gehören; es lag demnach nahe, solche für die Untersuchung zu verwenden. Da Stahl[4]) angibt, dass Vaucheriafäden bei starker Beleuchtung eine zum Lichteinfall senkrechte Wachsthumsrichtung einhalten, bei schwächerem Licht aber normal positiv heliotropisch werden, schienen die Vaucherien für eine Untersuchung im angedeutetem Sinne etwas zu versprechen. Vaucheria sessilis überzieht bekanntlich den Erdboden an geeigneten Lokalitäten

1) N. J. C. Müller, Krümmung der Pflanzen gegen das Sonnenlicht. Botan. Untersuchungen Bd. 1 S. 57 ff. (1872).

2) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. I. Th. Denkschr. der Wiener Akad. Bd. 39 (1879). II. Th. das. Bd. 43 (1882).

3) l. c. p. 406 ff.

4) Stahl, Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Zeit. 1880 S. 412.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0218-9

n dichten Rasen. Es wurde nun ein solcher Rasen mit wenig anhängender Erde zu einer Platte von 20 cm Länge und 2—3 cm Breite zurechtgeschnitten und dann auf einer Glasplatte von gleicher Grösse mit Platindraht oder auch mit gewöhnlichem Bindfaden festgebunden.

Die Glasplatte wurde auf dem Boden eines der oben bereits für Volvox benutzten vierkantigen mit Wasser gefüllten Glasgefässes gelegt, natürlich so, dass der Vaucheriarasen nach oben gekehrt war. Nach einigen Tagen (2—3 bei günstigem Wetter) entwickeln sich neue aufstrebende Sprosse, welche, wenn man das ganze Gefäss auf dem Klinostaten um seine vertikale Achse dreht, vollkommen senkrecht orientirt und durch die ganze Länge des Gefässes gleichmässig vertheilt sind. Zwar kommt es bei manchen Sprossen sehr rasch zur Bildung von Geschlechtsorganen und damit zu einer Sistirung des Wachsthums, es bleibt aber für die Versuche immer noch ein grosser Vorrath übrig. Das Befestigen des Rasens ist erforderlich, weil sich häufig Luftblasen zwischen den Fäden fangen und bei mangelhafter Beschwerung das Ganze emporheben.

Solche auf einem Klinostaten etwa drei Tage gezogene Culturen wurden dann unter die für Volvox bereits verwendeten Kästen gebracht. Die Versuche wurden im Freien angestellt, weil sich die Helligkeit der Zimmer nicht überall als ausreichend erwies.

Ich gebe zunächst einige Versuchsprotokolle:

Vaucheria sessilis I,

am 31. Juli in Cultur genommen, rotirt auf dem Klinostaten.

3. Aug.

8 h Im Freien mit einem Kasten von bekannter Construction bedeckt. Sonne von der Kante.

11 h An einer Stelle von mittlerer Helligkeit stehen die Sprosse völlig vertikal; von links (helleres Ende) sowohl als von rechts (dunklere Seite) neigen die Sprossen gegen die indifferente Stelle zusammen. Die Krümmung der Sprosse auf der rechten Seite nicht so scharf wie links.

1 h Helleres Sonnenlicht seit einiger Zeit. Die Krümmung rechts neben der indifferenten Stelle etwas zurückgegangen.

4 h Dasselbe Bild.
Sonne scheint vertikal gegen die flache Seite des Kastens (gegen die Platten).

7 h Sprosse im dunkleren Theil des Kastens gerade gestreckt, im helleren nach rechts (dunkel) gekrümmt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0219-8

4. Aug.

Morg. 8 h Die Sonne scheint gegen die Kante des Kastens, dieser wird beständig gedreht, so dass er immer dieselbe Lage gegen die directen Strahlen behält.

Ab. 6 h Ein sehr auffälliges Bild. Eine ziemlich scharf umschriebene Stelle enthält nur gerade Sprosse; von beiden Seiten neigen sich die Sprossen nach dieser Stelle hin. Die Krümmung ist um so schärfer, je weiter die Sprosse vom Indifferenzpunkt entfernt stehen.

5. Aug.

Vorm. Der Kasten wird entfernt, statt dessen wird das Gefäss mit einem innen geschwärzten Pappkasten überdeckt, welcher auf einer schmalen Seite geöffnet ist. Der Apparat wird entsprechend dem Gange der Sonne ständig gedreht, so dass die Strahlen auf die offene Kastenseite fallen.

6. Aug.

Vorm. Dieselbe Orientirung des Apparates wie gestern. Gegen Mittag sind alle Sprosse vom Licht abgekrümmt, nur die in der äussersten vom Licht abgekehrten Ecke sind zweifelhaft. Das Gleiche war schon am Abend zuvor bemerkbar, nur weniger deutlich.

Ab. 7 h Der Himmel war am Nachmittag mehrfach bewölkt. Im Zusammenhang damit glaube ich eine Neigung der Sprosse zu erkennen, sich wieder aufzurichten.

Ab. 7 1/2 h Das Gefäss wird ohne Bedeckung in ein nach Nordosten gelegenes Arbeitszimmer des Instituts gebracht und mit der Breitseite gegen das Fenster aufgestellt.

7. Aug.

Abends. Deutliche Neigung der Sprosse gegen das Licht.

8. Aug.

Vorm. Die positive Krümmung ist noch wesentlich verstärkt. Der Versuch wird damit abgebrochen.

Vaucheria sessilis. 2.

Seit dem 8. Aug. auf dem Klinostaten gehaltene Cultur wird am 11. Aug. Morgens unter einen Platten-Kasten gebracht. Die Platten haben einen etwas grösseren Prismenwinkel, als vorher. Sonne von der Fläche.

12. Aug. Mittags.

Sprosse von beiden Seiten gegen eine ziemlich eng begrenzte Stelle, welche indifferent ist, zusammengeneigt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0220-9

12. Aug. Nachmittags.

Starker Regen und dunkle Wolken.

13. Aug. Vormittags 8 Uhr.

Alle Zweige zeigen nach der hellen Ecke. In dieser nur ganz wenige Sprosse vertikal.

Vaucheria sessilis. 3.

13. Aug.

8 h Cultur seit dem 10. Aug. auf dem Klinostaten wird jetzt in bekannter Weise bedeckt. Gefäss ganz nach dem hellsten Ende der Prismen geschoben.

7 h Ab. Die gewohnten Krümmungen, mit einer gut begrenzten indifferenten Zone annähernd in der Mitte des Gefässes.

14. Aug.

8 h Morg. Der Plattenkasten wird verschoben, so dass das Gefäss möglichst weit in die dunkleren Regionen kommt, jeder einzelne Punkt der Cultur also um ein bestimmtes Maass verdunkelt wird.

6 h Ab. Nur die Sprosse, welche an der hellsten Ecke des Gefässes stehen, sind gerade, alle anderen, auch die gestern indifferenten, krümmen sich gegen diese Stelle hin.

Eine grössere Anzahl von Versuchen, welche in derselben Weise angestellt wurden, bestätigte die Resultate, über welche ich soeben das Protokoll vorlegte. Natürlich fielen sie nicht alle absolut gleich aus, sondern zeigten je nach dem Wetter Differenzen, indem bei Bewölkung die indifferente Zone an einer anderen Stelle lag, als bei sonnenklarem Himmel, ja im ersteren Falle konnte häufig nur eine Krümmung nach der hellen Seite und vertikale Stellung daselbst beobachtet werden. An Tagen, wo Sonnenstrahlen und Regen ständig wechselten, waren die Erfolge weniger präcis; unter solchen Umständen konnte nur an dem hellsten und an dem dunkelsten Ende eine Krümmung oft weniger Sprosse beobachtet werden, alle übrigen wuchsen gerade aufwärts, die indifferente Zone war also ganz wesentlich breiter; während sie sonst auf 2—3 cm sich erstreckte, war sie jetzt bis zu 15 cm breit. Auch das ist leicht erklärt; rasch wechselnde Beleuchtung muss wie Klinostatenbewegung wirken, sie muss die Pflanze bald nach der einen, bald nach der anderen Seite zu krümmen streben und schliesslich zu einer Geradestreckung desselben führen. Die Versuche fielen ganz gleichsinnig aus, ob ich die Sonnenstrahlen auf die schmale Seite des Kastens oder auf die breite Fläche fallen liess. Im letzteren Fall schmilzt die Gelatine in den Prismen. Das stört

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0221-5

indess nicht, wenn durch saubere Arbeit für vollkommene Dichtigkeit der Verschlüsse gesorgt wird, und hat den Vorzug, dass die Erwärmung des Culturwassers fast vollständig vermieden wird, weil alle Wärmestrahlen von der dunkel gefärbten Gelatine absorbirt werden.

Es wurden ausserdem noch einige Versuche mit Vaucheriarasen angestellt, welche nicht in Wasser, sondern in feuchter Luft cultivirt waren. Sie ergaben schon im gewöhnlichen Zimmer ein analoges Resultat wie die im Wasser gezüchteten, waren also nicht unwesentlich tiefer gestimmt als die letzteren. Ganz instruktiv war auch ein Fall, in welchem sich unter einer Glasglocke frei in die Luft ragende Triebe entwickelt hatten. Die Cultur stand etwas seitwärts vom Fenster. Die Sprosse aber zeigten alle nach der dem Fenster benachbarten Zimmerecke, unzweifelhaft weil ihnen hier die willkommene Helligkeit winkte. Ein dem letzten ähnliches Resultat hatte wohl auch Stahl in seinen oben citirten Versuchen.

Die beschriebenen Experimente bedürfen kaum eines Commentars, sie zeigen zur Evidenz, dass bei einer bestimmten Intensität des Lichtes trotz einseitiger Beleuchtung ein Indifferentismus eintritt. Wir sehen wieder, dass Vaucheria photometrisch ist, und dass sie infolge der Perception von Lichtdifferenzen Krümmungen ausführt, die um so energischer werden, je mehr die gebotene Helligkeit von der optimalen abweicht. Hier liess sich das, was bei Volvox nur zu vermuthen war, direct sehen, dass nämlich der Reiz mit der Helligkeitsdifferenz wächst; — dies Gesetz in eine bestimmte Formel zu bringen, soll später versucht werden. Schliesslich ist auch hier wieder darauf aufmerksam zu machen, dass die Krümmungen gegen das Optimum hin ausgeführt werden, dass sie aber zu der Richtung der Lichtstrahlen nur indirect in Beziehung stehen.

Phycomyces nitens

wurde als zweites Unternehmungsobject verwerthet. Versuche, denselben nach der Cultur in vierkantigen Gefässen den gleichen Bedingungen zu unterwerfen wie die Vaucheria, misslangen hauptsächlich desswegen, weil die Lichtstimmung des Phycomyces offenbar eine viel höhere ist als die von Vaucheria, und das ist keineswegs wunderbar, wenn man berücksichtigt, dass Phycomyces frei an der Luft gedeiht, also im wilden Zustande jedenfalls meistens in grösserer Helligkeit lebt, als die genannte Alge, die doch in erster Linie Wasserpflanze ist. Ich musste also einen anderen Weg einschlagen, und suchte zunächst einmal festzustellen, dass je nach der gebotenen Helligkeit Phycomyces bald positiv, bald negativ heliotropisch sein

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0222-0

kann; dann war ja nach den Erfahrungen an Vaucheria, Volvox, Spirogyra die Annahme nicht von der Hand zu weisen, dass auch ein Indifferenzstadium vorhanden sein müsse. Es wurden Culturen von Phycomyces einerseits auf Brod, andererseits auf Pflaumendecoct in Erlenmayer'schen Kolben angelegt. Mit diesen wurde im Freien experimentirt, nachdem sie im Zimmer aufgewachsen waren und die Fruchtträger eine Höhe von 1—3 cm erreicht hatten. Ich benutzte hier mit Erfolg Gefässe, welche ursprünglich für die Cultur von Algen bestimmt waren. In ein cylindrisches Glasgefäss von 20 cm Höhe und 17 cm Durchmesser passt ein zweites von annähernd gleicher Höhe derart, dass zwischen den Wänden beider Gefässe überall ein Raum von 2 cm Durchmesser bleibt. Das innere, kleinere Gefäss hat einen horizontalen ca. 2 cm breiten Rand, welcher mit einer abwärts gekehrten Krempe genau über den geraden Rand des äusseren Gefässes passt. Der so um das Innengefäss entstehende Mantelraum wurde mit Alaunlösung oder mit Wasser gefüllt. Als Deckel dient eine mit der gleichen Flüssigkeit beschickte Flasche von nur 2 cm Höhe, aber demselben Durchmesser wie das Aussengefäss. Sie kann mit diesem resp. der Krempe des Innengefässes durch einen Kautschukring, welcher an zwei gegenüberliegenden Stellen dünne Glasröhren luftdicht durchlässt, fest verbunden werden. Die eine derselben reicht oben in den Innenraum hinein, die andere führt mit einer scharfen Biegung über den Rand des Innengefässes auf den Boden des letzteren. Soll ein Versuch in Gang gesetzt werden, so wird die Phycomycescultur in das Innengefäss, welches z. Th. einen Wandbeleg von nassem dunklen Fliesspapier erhalten hatte, meist einige Centimeter über dem Boden desselben, gebracht, der Deckel luftdicht aufgesetzt und nun mit Hilfe einer Wasserstrahlluftpumpe langsam Luft hindurch gesaugt, welche vorher eine Waschflasche mit Wasser passirt hatte, um in dem Raum, in welchem sich der Phycomyces befand, eine möglichst feuchte Atmosphäre zu erhalten, gleichzeitig aber ein Stagniren erwärmter Luft in dem Gefäss zu verhüten. Trotz solcher Vorsichtsmaassregeln stieg die Temperatur noch um 2—4° über die im Schatten wahrnehmbare; auf die Versuche hatte das keinen Einfluss, wie wir später sehen werden.

Ich gebe zunächst wieder einige Versuchsreihen ausführlich.

Phycomyces nitens. I.

28. Juli.

9h Vm. Brodwürfel mit 1 cm langen Fruchtsprossen wird in das Gefäss eingesetzt. Letzteres ist an seiner hinteren

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0223-6

Hälfte mit Pappe umgeben. Die Sonne scheint von vorn direct in den Apparat. Dieser wird dem Gange der Sonne entsprechend gedreht.

12 h 30 Die Fruchtträger sind vom Licht weggekrümmt.

12 h 30 — 2 h Sonne häufig durch graue Wolken verdunkelt.

2 h 30 Stiele gerade.

2 h 30 — 5 h Helle Sonne mit wenigen weissen Wolken.

5 h Negative Krümmung der Fruchtträger, in der Ebene des einfallenden Lichtes.

5 h — 7 h Schatten durch ein Gebäude.

7 h Sprosse aufgerichtet, an manchen bajonnetartige Krümmungen. Länge 4 cm.

29. Juli.

Morgens. Sprosse alle gerade gestreckt und noch erheblich verlängert.

Phycomyces nitens. 2.

29. Juli.

Relativ heller Himmel mit wechselnder Bewölkung.

Hintere Hälfte des Gefässes bedeckt. Die Fruchtträger hatten sich im Zimmer positiv gekrümmt, im Apparat werden sie so gestellt, dass sie nach vorn zeigen. Hier richten sie sich sehr bald vertikal auf und bleiben in dieser Stellung. Gegen Abend ins Zimmer gebracht, zeigen sie schon nach kurzer Zeit positive Krümmungen.

Phycomyces nitens. 3.

30. Juli.

Helle Sonne den ganzen Tag.

10 h Brodwürfel mit etwa 2 cm langen Fruchtträgern eingesetzt. Gefäss bis auf einen 4 cm breiten vertikalen Streifen mit Papier umwickelt. Vor dem Apparat steht ein Planspiegel, mit dessen Hilfe ein Strahlenbündel horizontal durch den Spalt geworfen wird. Durch Drehung von Apparat und Spiegel mit der Sonne wird diese Stellung den ganzen Tag über in möglichst constanter Lage beibehalten.

10 h 30 In den wachsenden Regionen beginnen Krümmungen. Die Spitzen der gekrümmten Sprosse zeigen weder nach vorn, noch nach hinten, sondern rechts und links nach den dunklen Seitentheilen des Versuchsraumes.

12 h Die Krümmungen noch wesentlich deutlicher.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0224-2

6 h Abends. Die Sprosse divergiren nach fast allen Seiten hin, nur nicht nach vorn. (Fig. 6, *A* von oben, *B* von vorn.)

6 h Der Apparat wird mit dem Spalt nach Norden gestellt.

31. Juli.

Morgens 8 Uhr. Positiv heliotropische Krümmung aller Sprosse.

Phycomyces nitens. 4.

31. Juli.

Sehr helle Sonne bis Mittag, dann Wolkenbildung.

9 h Neuer Versuch angesetzt, wie gestern.

12 h Genau das Gleiche wie gestern.

1 h 15 Ein mit weissem, dünnem Leinen überspannter Rahmen wird dicht vor dem Spalt aufgestellt.

3 h 30 Ueberall beginnen positive Krümmungen.

7 h Krümmungen bedeutend verstärkt.

1. August.

9 h Morgens. Viele Fruchtträger stossen mit den Köpfen gegen die vordere Wand des Gefässes vor dem Spalt.

Aehnliche Versuche wie diejenigen, welche ich vorstehend berichtete, wurden noch mehrfach und immer mit demselben Resultat angestellt. Waren alle günstigen Bedingungen gegeben, so konnte schon $^1/_2$ — $^3/_4$ Stunden nach dem Beginn des Experimentes ein Ausschlag wahrgenommen werden, welcher sich bei längerer Dauer des Versuches natürlich noch steigerte. — In allen Fällen war ein ausgiebiges Längenwachsthum zu verzeichnen und die Sprosse, welche am Beginn des Versuches 1—2 cm Länge besassen, waren bei Beendigung desselben bis zu 4, 6 und mehr Centimeter Länge herangewachsen. Dass ich es mit normalen Pflanzen zu thun hatte, glaube ich auch dadurch nachgewiesen zu haben, dass ich sie am Ende des Experimentes in irgend einer Weise die bekannten positiv-heliotropischen Krümmungen ausführen liess. Man könnte nun einwenden, die Krümmungen seien thermotropische, weil die Temperatur nicht völlig constant blieb. Dass dies nicht der Fall ist, geht aus Folgendem hervor. War in dem Apparat durch die Sonnenwirkung die Wärme um einige Grad gestiegen, so blieb die erreichte Temperatur stundenlang constant, sobald directes Sonnenlicht abgeblendet und die Durchleitung von Luft sistirt wurde; trotzdem vollzogen sich die positiven Krümmungen in der geschilderten Weise. Einige Versuche wurden auch mit einem anderen Gefäss ohne Luftdurchleitung vorgenommen, die Temperatur stieg oft um 6 — 8 ° über die Umgebung, blieb aber

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0225-8

dann lange unverändert und die Versuche nahmen genau denselben Verlauf wie immer: Bei gleichbleibender Temperatur im Gefäss fanden Krümmungen statt, sobald die Beleuchtung eine entsprechende Aenderung erfuhr.

Wir haben in dem Phycomyces einen Pilz vor uns, welcher nach allen bisherigen Angaben typischen positiven Heliotropismus zeigt und dessen Verhalten neben dem vieler anderer Pflanzen als ein Beweis für die Auffassung geltend gemacht ist, dass der Heliotropismus auf eine Krümmung hinauslaufe, welche in der Ebene der einfallenden Strahlen vollzogen werde. Diese Auffassung trifft für Phycomyces jedenfalls nicht zu, vielmehr stimmt er in allem mit dem überein, was wir an Vaucheria gelernt hatten. Wir beobachten eine Wegkrümmung vom Licht bei grosser Helligkeit desselben, eine sog. positive Beugung bei Herabsetzung der Lichtintensität. Die negativen Krümmungen waren aber noch besonders dadurch ausgezeichnet, dass sie keineswegs immer in der Ebene des einfallenden Lichtstrahles zu liegen kamen, sondern beliebige Winkel mit derselben bildeten. Fiel das Licht durch den Spalt in das Culturgefäss, so wurde rechts und links von demselben ein Raum mittlerer Helligkeit erzeugt und diese wurde dann von den Fruchtträgern aufgesucht; hier musste das gesuchte Optimum liegen. Es trat also der analoge Fall ein, welchen ich oben von Vaucheria berichtete, deren Sprosse sich nach der vorderen, neben dem Fenster gelegenen Zimmerecke krümmten. Diesen Beobachtungen gegenüber ist es irrelevant, dass nur in relativ seltenen Fällen ein Indifferentismus zur unbestrittenen Wahrnehmung gelangte. Es kann das nicht Wunder nehmen, weil in keinem der Versuche eine so regelmässige Abstufung der Helligkeit erzielt werden konnte, wie in den früheren, wo die Tuche-Prismen so vortreffliche Dienste leisteten. Immerhin wurde in einigen Versuchen, z. B. in dem unter Nr. 1 mitgetheilten, bei annähernd gleichmässig und dünn bewölktem Himmel völlige Geradstellung constatirt. Die Fruchtträger verharrten mehrere Stunden in dieser Stellung, es ist demnach nicht anzunehmen, dass dieselbe ein Durchgangsstadium von der negativen zur positiven Krümmung dargestellt habe. — Aus Versuch 2 und einigen ähnlichen entnehme ich, dass genau wie bei Vaucheria durch stark wechselnde Beleuchtung eine Aufrichtung der Sprosse herbeigeführt werden kann, die nicht ohne Weiteres mit der bei relativ constantem Licht sich ergebenden identificirt werden darf. Sie dient aber ebenfalls dazu, die Uebereinstimmung aller Erscheinungen bei Vaucheria und Phycomyces zu illustriren.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0226-3

Sprosse von Phanerogamen.

War schon die Lichtstimmung bei Phycomyces recht hoch, so stand zu erwarten, dass die häufig im directen Sonnenlicht wachsenden Samenpflanzen noch wesentlich höhere Stimmungen zu erkennen geben würden. Das war denn auch der Fall.

Keimpflanzen von Tropaeolum majus wurden in einem innen geschwärzten Kasten mit ca. 3 cm breitem Schlitz dicht an diesen gestellt und an einem sehr klaren Tage den Strahlen der Sonne ausgesetzt. Durch Drehung des Kastens wurde wieder dafür gesorgt, dass immer annähernd die gleiche Stellung zur Sonne eingehalten wurde. Trotz stundenlanger Besonnung blieb der Spross genau vertikal stehen, positive Krümmungen traten aber nach ganz kurzer Zeit ein, wenn die Pflanzen in irgend ein Zimmer ans Fenster gestellt wurden. Ganz analoge Erscheinungen boten Kressekeimlinge, sie reagirten in hellster Beleuchtung in der heliotropischen Kammer nicht im Geringsten, zeigten aber schon nach einstündigem Verweilen in etwas dunkleren Räumen starke positive Krümmungen.

Um nun auch negative Beugungen zu erzielen, griff ich zu concentrirtem Lichte. Die von einem grossen Planspiegel reflectirten Sonnenstrahlen trafen, nachdem sie dicke Schichten einer concentrirten Alaunlösung passirt hatten, auf eine grosse biconvexe Linse. Hinter dieser wurde ein Topf mit Lepidiumsämlingen aufgestellt. Die Keimlinge waren in eine Reihe gepflanzt und diese wurde zu den vom Brennpunkt der Linse divergirenden Strahlen unter einen Winkel von etwa 45° gestellt. Eine Keimpflanze stand somit nahe am Brennpunkt der Linse, die übrigen in wachsender Entfernung, ohne sich gegenseitig zu beschatten. Der Spiegel musste mit der Hand gedreht werden, um die Strahlen immer in der gleichen Richtung auf die Linse fallen zu lassen; ein geeigneter Heliostat stand mir nicht zu Gebote. In einem Versuch enthielt der Blumentopf 7 Kressesämlinge. Nach 1½stündiger Einwirkung des Lichtes waren das erste sowohl (dem Brennpunkt zunächst stehende), wie das zweite Pflänzchen negativ gekrümmt, Nr. 3 ist vertikal aufgerichtet, 4—7 sind positiv gebeugt (6 ist beschädigt). 4 und 5 sind aber nicht in der Ebene der einfallenden Lichtstrahlen gekrümmt, sondern die Krümmungsebene bildet einen kleinen Winkel mit den Lichtstrahlen. Nur bei Nr. 7 fällt Krümmungsebene und Strahlenrichtung zusammen.

Ein zweiter Versuch ergab ein analoges Resultat; ein dritter wurde zwar bei wolkenlosem Himmel aber doch nicht völlig klarer Luft ausgeführt. Nach 1½ Stunden war noch keine Krümmung an

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0227-9

den drei Versuchspflanzen, welche dicht beisammen standen, bemerkbar; dieselbe wurde aber eine Stunde nach Entfernung der Linse sehr energisch positiv.

Weitere Versuche mit Phanerogamen direct anzustellen, war mir vor der Hand nicht möglich, weil völlig wolkenfreie sonnenklare Tage gar zu selten waren und mir zu der Zeit, wo ich die Beobachtungen anstellte, nicht alle Apparate zur Verfügung standen, welche ein einwandfreies Arbeiten gestatteten. Trotzdem ist nach den wenigen Versuchen nicht daran zu zweifeln, dass sich die Keimpflanzen von Tropaeolum und Lepidium den Sprossen von Vaucheria und Phycomyces durchaus ähnlich verhalten, dass es auch für sie ein Optimum der Lichtintensität gibt, bei welchem trotz einseitiger Beleuchtung keine heliotropische Bewegung ausgelöst wird, dass aber jede Abweichung von dem Optimum, sei sie positiv oder negativ, eine Krümmung herbeiführt.

Man wird die zu Anfang genannten Experimente, in welchen Tropaeolum und Lepidium trotz einseitiger Beleuchtung keine Richtungsbewegungen ausführten, gar nicht anders als in dem angedeuteten Sinne ausbeuten können; sie allein würden, meine ich, hinreichen um die Analogie der heliotropischen Bewegungen dieser Pflanzen mit denen von Vaucheria zu erweisen; die letztgenannten bestätigen nur die gezogenen Consequenzen.

Dass nun aber diese Vorgänge eine ganz allgemeine Verbreitung haben, lässt sich ziemlich leicht an einer Anzahl von Beispielen und Beobachtungen im Freien zeigen.

Im botanischen Garten zu Rostock steht je ein Strauch von Forsythia viridissima und Spiraea opulifolia in der Nähe einer Baumgruppe; diese ist nach Süden hin offen, d. h. von Morgens 9 Uhr bis Nachmittags 2 resp. 3 Uhr scheint die Sonne direct auf diese Sträucher, während die nordwärts stehenden Bäume dann einen dunklen Hintergrund bilden. Die Spiraea fällt nun zunächst dadurch auf, dass alle diesjährigen recht langen Sprosse schräg aufwärts, aber nicht, wie man erwarten sollte, nach Süden, sondern nach Osten gerichtet sind. Sie verhalten sich also unverkennbar analog wie die Vaucheria im Zimmer und Phycomyces in der heliotropischen Kammer. Noch viel auffälliger ist die Forsythia. Die Aeste stehen in ihren oberen Theilen (von 50 — 80 cm Länge) ziemlich genau vertikal, und diese Stellung wird bis in die Spitzen hinein an bewölkten Tagen beibehalten, zuweilen krümmen sich unter diesen Umständen die Spitzen in ihren wachsenden Regionen nach Süden resp. nach Südosten. Ganz anders wird das Bild bei Sonnenschein. So lange in den ersten Morgen-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0228-5

stunden die Büsche im Schatten standen, waren die Spitzen aufgerichtet, ganz kurze Zeit aber, nachdem die directen Sonnenstrahlen auf den Standort fielen, neigten sich die Pflanzen nach Norden oder Nordosten und blieben annähernd in der gleichen Stellung bis zum Nachmittage; die Spitzen richteten sich aber wieder gerade, sobald infolge der Schattenbildung durch benachbarte Gebäude die directe Besonnung aufhörte. Besonders lehrreich waren Beobachtungen am 27. August 1891.

8 h Morgens Schatten.	Alle Sprosse annähernd vertikal.
9 h Sonne.	
10 h desgl.	Einige Sprosse zeigen nach Norden, andere nach NO., zwei stehen ganz gerade.
12 h desgl.	dasselbe.
1 h 30 Schatten durch benachbarte Bäume.	
4 h	Alle vorher gekrümmten Aeste aufgerichtet. Die beiden vorher vertikal stehenden positiv gekrümmt.

In der Litteratur sind nun eine Reihe von heliotropischen Erscheinungen von den verschiedensten Beobachtern angegeben worden, welche nach den bisher gangbaren Vorstellungen vom Heliotropismus nicht so ganz einfach zu deuten waren; wir werden sehen, dass sie mit den hier vorgetragenen Auffassungen durchaus im Einklang stehen.

Die Thatsache, dass die Hauptsprosse unserer im Freien gedeihenden Pflanzen auch bei Sonnenlicht völlig gerade gerichtet sind, obwohl hier doch eine einseitig stärkere Beleuchtung wenigstens bei Sonnenschein nicht zu leugnen ist, wird darauf zurückgeführt, dass die Sonne sich um die Sprosse herum dreht und eine dem Klinostaten ähnliche Wirkung ausübt.[1]) Sehr viel einfacher erklärt sich die Sache, wenn wir uns auf den Boden unserer Auffassung stellen. Die Sprosse würden sich darnach im directen Sonnenlicht nicht krümmen, weil die Helligkeit desselben mit der optimalen zusammenfällt, welche den Indifferentismus bedingt. Ist der Himmel bewölkt, so hört die einseitige Beleuchtung fast völlig auf und infolge dessen bleiben die Sprosse Tag aus Tag ein in der gleichen Lage. So verhalten sich aber keineswegs alle Pflanzen. Wiesner[2]) beobachtete z. B., dass

1) Vgl. u. a. Sachs, Vorlesungen 2. Aufl. S. 732.
2) Wiesner, Heliotrop. Erscheinungen Bd. 2 S. 29.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0229-3

die Gipfeltriebe von Abies excelsa, welche anfänglich gerade waren, nach Norden überhängen und nennt sie negativ heliotropisch. Cichorium Intybus, Verbena officinalis, Sisymbrium strictissimum sind auf völlig freien Standorten trotz einseitiger Beleuchtung nach dem genannten Autor[1]) durchaus gerade, neigen sich aber bei schwächerer Beleuchtung dem Licht zu. Wenige Seiten später[2]) berichtet uns dann derselbe Verfasser, dass Cichorium Intybus ein sehr instructives Beispiel für negativen Heliotropismus abgebe, indem diese Pflanzen, wenn sie im Hochsommer lang andauernder Sonnenbeleuchtung ausgesetzt sind, sich mit der Spitze höchst energisch nach Norden krümmen und die Sprossgipfel fast horizontal stellen. Die Sprosse von Cornus mas und Cornus sanguinea sind bei schwachem Licht gerade gestellt, bei starker Beleuchtung aber negativ heliotropisch; ebenso fand Wiesner die Galiumarten an sehr hell beleuchteten Hecken negativ, an schwach beleuchteten positiv heliotropisch.[3]) Auch von anderer Seite liegen ähnliche Beobachtungen in grösserer Zahl vor, am bekanntesten ist wohl diejenige von Sachs[4]) an Tropaeolum majus. Die Pflanze war am Fenster gezogen im Sommer negativ, im Herbst dagegen positiv heliotropisch.

Wiesner hat in seinem schon mehrfach citirten Werk alles bis dahin über positiv oder negativ heliotropische Pflanzen Bekannte in dankenswerther Weise gesammelt, aus welchem ich nur einige prägnante Fälle herausgegriffen habe. Der Autor kommt auf Grund dieser Zusammenstellung zu dem Schluss, dass der negative Heliotropismus kaum seltener sei als der positive. — Natürlich! sind doch nach unserer Anschauung alle Pflanzen positiv und negativ heliotropisch zugleich.

Wiesner thut sodann noch einiger besonderer Fälle Erwähnung, z. B. des Verhaltens von Helianthus tuberosus. Die Sprosse standen Nachts vertikal, an hellen Tagen beugten sie sich bei Sonnenaufgang gegen Osten, folgten dem Lauf der Sonne bis um 10 Uhr Vormittags, blieben in der um diese Zeit eingenommenen Stellung bis gegen 4 Uhr, um sich dann nach Westen überzuneigen und sich in der Dämmerung aufzurichten. Wiesner erklärt die Erscheinung daraus, dass während der hellsten Zeit des Tages das Wachsthum infolge übermässiger Lichtintensität sistirt wurde. Richtiger dürfte es sein

1) l. c. p. 30.
2) l. c. p. 35.
3) l. c. p. 35.
4) Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg Bd. 2 S. 271. — Experimentalphysiologie S. 41.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0230-4

nzunehmen, dass die Pflanze auf relativ hohe Helligkeit gestimmt nd infolge dessen zunächst in den Morgenstunden der Lichtquelle ugewendet ist. Ueber Mittag aber wird die Helligkeit so weit ge- teigert, dass die Neigung zur Abkehr eintritt, die sich in diesem Falle einfach dadurch äussert, dass die Sprosse der Sonne nicht mehr olgen. Am Nachmittag ist dann die Intensität wieder so weit ge- unken, dass eine positive Krümmung eingeleitet wird. Diesen Fall eingehender zu erörtern, lohnt sich indess kaum, dazu müsste er viel genauer untersucht werden. Das Gleiche gilt für viele analoge Fälle, nsbesondere auch für solche, in welchen Sprosse constante Krüm- nungen nach bestimmten Himmelsrichtungen zeigen. Es würde hierher gehören die nach Wiesner[1]) constante Neigung der Blüthenköpfe von Helianthus annuus nach Südosten, ferner das von mir und wahrschein- ich auch in ähnlicher Weise von Anderen beobachtete Ueberhängen ler dünnen Sprosse von Lycium barbarum nach Osten; Krümmungen, welche die Sprosse von Hippophaë rhamnoides in freien Lagen meistens constant nach Westen oder Nordwesten aber nur bei Sonnenschein ausführen, und vieles andere. Alles dies bedarf genauerer Unter- suchung; es liegt der Gedanke nahe, dass die genannten Pflanzen sich gegen eine Stelle von optimaler Helligkeit krümmen und dann n dieser Lage festgehalten werden.

Das Gewicht der an den verschiedenartigsten Sprossen im Freien gemachten Beobachtungen scheint mir ausreichend, um den an Vau- cheria und Phycomyces unzweifelhaft festgestellten Thatsachen für lie Sprosse aller Pflanzen volle Geltung zu verschaffen. Es liegen aber noch weitere Beweise für die von mir vorgetragene Auffassung vor und diese hat Wiesner ebenfalls geliefert. Der genannte Autor experimentirte im Dunkelzimmer mit Gasflammen und brachte etio- lirte Keimpflanzen von Vicia sativa, Pisum u. A. in grössere oder ge- ringere Entfernung von diesen. Er constatirte auf diese Weise, dass mit der Abnahme der Lichtintensität die Energie der heliotropischen Krümmungen zunimmt. Das geht aber nur bis zu einer bestimmten unteren Grenze; sinkt die Helligkeit unter diese, so werden die Krümmungen schwächer, um bei unendlich kleiner Intensität gleich Null zu werden. Aus dem eben aufgeführten Satze ergibt sich dann weiter, dass bei steigender Helligkeit ein Punkt erreicht werden muss, bei welchem der Heliotropismus ausbleibt. Nach unserer Ausdrucksweise läge hier das Optimum. Dies hat Wiesner

1) l. c. II p. 66.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0231-0

denn auch constatirt; er fand keine Reaction, wenn er Keimpflanzen der Erbse, Wicke etc. in eine Entfernung von etwa 5 cm von seiner Gasflamme brachte. Zur besseren Orientirung reproducire ich Wiesner's Tabelle für Vicia sativa.

E = Entfernung des Keimlings von der Flamme.
I = Intensität des Lichtes, I = 1 bei 1 m Entfernung.
Z = Eintritt der heliotropischen Keimung, vom Beginn des Versuches an gerechnet.
W = Ablenkung des Sprosses von der Vertikalen in Bogengraden ausgedrückt.

E	I	Z	W
0,05 m	400	∞	0°
0,1	100	180 Min.	30
0,2	25	135	40
0,5	4	115	44
1,0	1	90	55
1,5	0,44	70	90
2,0	0,25	110	60
2,5	0,16	130	50
3,0	0,11	160	45

Würden wir uns auf Grund dieser Zahlen eine Curve construiren, so würde, wenn die Intensitäten als Abscissen, die Krümmungsenergien, gemessen aus der Ablenkung der Sprosse oder der Zeit, nach welcher die Krümmung eben sichtbar wird, als Coordinaten auftragen, eine Linie zum Vorschein kommen, welche im Wesentlichen mit derjenigen übereinstimmt, die wir für Volvox aus theoretischen Erwägungen aufgezeichnet hatten (Fig. 2).

Wiesner stellte wenigstens einige Versuche mit Wurzeln an und constatirte, dass solche von Hartwegia comosa und Sinapis alba bei einer Intensität, welche der oben mit dem Werth 1 belegten sehr nahe kommt, keinen Heliotropismus mehr zeigen, bei höheren Intensitäten dagegen sehr energische Abkehr vom Licht zu erkennen geben. Leider scheint er sie bei noch geringerer Intensität nicht untersucht zu haben; ich bin überzeugt, er hätte dann positiven Heliotropismus nachgewiesen.

Wiesner gibt nirgends an, dass er bei seinen Versuchen Vorkehrungen getroffen habe, um eine event. Einwirkung der Wärmestrahlen zu paralysiren. Die Resultate wären indess keine anderen geworden, wenn diese Einrichtungen vorhanden gewesen wären. Ich habe Wiesner's Versuche an etiolirten Erbsen- und Wickenkeim-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0232-6

lingen wiederholt, indem ich einen Argandbrenner verwandte und zwischen diesem und die Versuchsobjecte ein planparalleles Wassergefäss einschaltete, welches vermöge geeigneter Contraction ständig von Leitungswasser durchflossen wurde. Ich bin zu denselben Resultaten gekommen, wie Wiesner; ich finde, dass die Krümmung um so rascher erfolgt, je weiter die Pflänzchen von der Lichtquelle entfernt sind und constatire völlige Geradstreckung in ca. 10 cm Entfernung vom Brenner. Die Sache eingehender zu verfolgen hätte für mich nur dann ein Grund vorgelegen, wenn ich künstliche Lichtquellen von ausreichender Helligkeit und Constanz zur Verfügung gehabt hätte, welche auch die Demonstration negativer Krümmungen ermöglichten.

Ich hob nun schon S. 214 hervor, dass Wiesner[1]) sich sehr energisch gegen die besonders scharf von N. J. C. Müller[2]) ausgesprochenene Meinung gewendet habe, nach welcher der Heliotropismus ausschliesslich von der Intensität des Lichtes abhängig ist; er meint, keine einzige bis jetzt festgestellte Thatsache berechtige zu der Annahme, dass ein und dieselbe Zelle oder ein und dasselbe Organ auf Grund der Wirksamkeit gleicher Zellen sich unter gewissen Beleuchtungsverhältnissen positiv, unter anderen negativ verhalte. Eine Tücke des Geschickes ist es aber, dass Wiesner's Beobachtungen eigentlich nur die Angaben Müller's bestätigen. Müller entwarf mit Hilfe des Heliostaten und einer Linse einen Lichtkegel in dem Dunkelzimmer, in welchem Keimlinge der Kresse parallel zu den einfallenden Strahlen in einer 18 Fuss langen Reihe aufgestellt waren. Die dem Brennpunkt zunächst stehenden Pflänzchen krümmten sich negativ, dann folgte eine indifferente Stelle, worauf die positive Krümmung einsetzte, welche bis zu einem gewissen Punkt mit abnehmendem Licht energischer wurde, in der Nähe völliger Dunkelheit aber wurden die Krümmungen wieder schwächer, um schliesslich ganz auszubleiben. Ich kann mir nicht versagen, N. J. C. Müller's hierauf bezogene Zeichnung in Fig. 7 zu reproduciren, weil sie den Sachverhalt völlig richtig wiedergibt, und mit meinen Wahrnehmungen an Vaucheria durchaus im Einklang steht. Zeichnen wir uns auf Grund der S. 228 gegebenen Tabelle die von Wiesner gefundenen Krümmungen auf, so ergibt sich eine frappirende Uebereinstimmung beider Autoren. Wenn Wiesner den Sachverhalt nicht völlig richtig erkannte, so lag das — abgesehen von vorgefassten Meinungen — darin, dass er nur mit Gaslicht arbeitete, welches nicht die nöthige Helligkeit lieferte;

1) l. c. II. Thl. p. 21.

2) Botan. Untersuchungen I S. 57 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0233-2

hätte er nur einmal im Sonnenlicht die Müller'schen Versuche wiederholt, er müsste zu einer vollen Bestätigung gelangt sein.

Fassen wir die Resultate unserer Besprechungen über die heliotropischen Sprossen und Wurzeln zusammen, so zeigen diese Erscheinungen eine volle Uebereinstimmung mit dem an phototaktischen Organismen Beobachteten; wir haben überall die Photometrie constatirt und haben uns überzeugt, dass entsprechend diesen photometrischen Eigenschaften Bewegungen ausgelöst werden, welche auf die Erreichung einer genau bestimmten (optimalen) Helligkeit abzielen. Nur der Umstand, dass dies Optimum infolge der mangelnden Ortsbewegung durch Krümmungen erstrebt wird, unterscheidet die behandelten Vorgänge von der Phototaxie. Sie mit dem alten Namen des Heliotropismus zu bezeichnen, trage ich Bedenken, schlage daher „Phototropie" vor. Die radiären und dorsiventralen Organe differiren, wie später noch erörtert werden soll, bei aller Uebereinstimmung im Princip doch in manchen wichtigen Punkten; es erscheint daher zweckmässig, die durch Lichtdifferenzen bedingten Richtungskrümmungen radiärer Organe als Orthophototropie zu bezeichnen. Dadurch soll gleichzeitig die ganz unerkennbare Analogie zwischen dieser und der Orthophototaxie ausgedrückt sein, die keiner weiteren Erörterungmehr bedarf.

Ohne mich der Thatsache verschliessen zu wollen, dass die Untersuchungen von Sachs die Kenntniss der heliotropischen Erscheinungen wesentlich gefördert haben, kann ich mich doch — das versteht sich nach dem Ausgeführten von selbst — seiner Auffassung, wonach die heliotropischen Krümmungen in erster Linie durch die Richtung bedingt werden, in welcher die Strahlen das Gewebe resp. die Zelle durchsetzen[1]), nicht anschliessen. Die übermässige Werthschätzung der Strahlenrichtung muss hier sowohl wie bei der Phototaxie nur darauf zurückgeführt werden, dass man früher in unzureichenden Lichtintensitäten, sei es mit natürlichem, sei es mit künstlichem Licht, arbeitete und dass nur infolge dessen Strahlengang und Krümmungsebene zusammenfielen.

Die nach dem früheren Ausdruck positiv oder negativ heliotropischen Organe unterscheiden sich demnach nur durch die Lichtstimmung, ebenso wie die früher als positiv oder negativ phototaktisch bezeichneten Organismen. Stark positiv heliotropische Pflanzentheile sind hoch, negative sind niedrig gestimmt; die Intensität, bei welcher der Indifferentismus zum Ausdruck kommt, ist im ersten Fall eine sehr hohe, im zweiten eine sehr niedrige. Das ist der ganze Unterschied, welcher besonders deutlich zum Ausdruck kommt, wenn wir

1) Vgl. u. a. Vorlesungen 1. Aufl. S. 854.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0234-8

uns die in Fig. 2 gezeichnete Curve vergegenwärtigen. Je weiter wir uns den Nullpunkt derselben nach J_0 verschoben denken, um so mehr nähern wir uns Pflanzentheilen, welche früher als negativ heliotropisch angesehen wurden. Es bleibt schliesslich nur der mit B bezeichnete Ast der Curve übrig.

Was nun die Lichtstimmung betrifft, so ist dieselbe in ganz analoger Weise von äusseren Factoren — sagen wir vom Vorleben der Pflanze — abhängig, wie bei Volvox und Genossen. Wir fanden Schattenpflanzen niedriger gestimmt als Sonnenpflanzen und constatirten für Wurzeln und wurzelähnliche Sprosse in der Regel, wenn überhaupt eine grosse Empfindlichkeit vorhanden ist, eine ausserordentlich tiefe Stimmung. Von der vorgängigen Beleuchtung sehen wir die Sprossen ebenso abhängig, wie die phototaktischen Pflanzen. Etiolirte Sprossen sind so tief gestimmt, dass sie schon bei Lampenlicht ihr Optimum erreichen, während im Licht erzogene Pflanzen unter solchen Verhältnissen noch starken positiven Heliotropismus zu erkennen geben. Schon eine 12stündige Beleuchtung schraubt bei etiolirten Pflanzen die Lichtstimmung bedeutend herauf; die positiven Krümmungen waren nach Wiesner[1]) an solchen Pflanzen wesentlich intensiver, als an ständig verdunkelten.

Es ist nun mehrfach, zuerst wohl von Sachs, für Tropaeolum angegeben worden, dass die positiven Krümmungen in anderen Zonen des Sprosses erfolgen, als die negativen. Mag das für specielle Fälle zutreffen, so glaube ich doch betonen zu müssen, dass sowohl bei Vaucheria und Phycomyces als auch bei Lepidium und Forsythia die Beugungen allemal in denselben Regionen stattfanden, mochten sie positiv oder negativ verlaufen. Demgemäss sehe ich zunächst keinen zwingenden Grund für Wiesner's Annahme, dass jeder Pflanzentheil aus positiven und negativen Elementen aufgebaut sei.

b) Plagiophototropie.

Robinia pseudacacia.

Seit langer Zeit weiss man[2]), dass die Blättchen der Robinien sowie vieler anderer Leguminosen sich bei diffusem Tageslicht flach ausbreiten, bei directer Insolation dagegen aufrichten, indem sie ihre Oberseiten gegen einander kehren. Betrachtet man die Blätter im Freien etwas eingehender, so ergibt sich, dass fast zu jeder Tagesstunde eine andere Stellung der Blättchen wahrnehmbar ist und dass ebenso an verschiedenen Tagen bei veränderter Beleuchtung die mannigfaltigsten Lagen

1) l. c. II. p. 9.

2) Litteratur bei Pfeffer, Period. Bewegungen der Blattorgane S. 62.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0235-3

vorkommen. Im Allgemeinen konnte ich Ende September und Anfang Oktober vorigen Jahres an sonnigen Tagen beobachten, dass bis Morgens um 8 Uhr die Foliola ausgebreitet waren, d. h. die paarweise gegenüberstehenden einen Winkel von 180° mit einander bildeten. Mit steigender Sonne verringerte sich dieser Winkel, er betrug 40° und weniger etwa um 12 oder 1 Uhr, um später von 3 Uhr ab wieder deutliche Vergrösserung zu erfahren. Tage, an welchem zwar wolkenloser Himmel, aber „diesige" d. h. ganz schwach nebelige Luft zu verzeichnen war, liessen auch über Mittag den Blättchenwinkel nicht unter 90° sinken. Jede Wolke, die kaum ½ Stunde die Sonne verdeckt, bewirkt eine Vergrösserung des genannten Winkels. Natürlich blieb an den beschatteten Stellen jedes Zusammenneigen der Blättchen aus, ebenso wie bei dauernder Bewölkung die Flächenstellung nicht verändert wurde. Vergleicht man die Blätter, welche sich in verschiedener Stellung befinden, mit einander, so kann man je nach der Lage der Blattspindel auch verschiedene Orientirungen der Foliola wahrnehmen. Steht die Spindel senkrecht zu den Sonnenstrahlen, indem sie gleichzeitig gegen den Horizont um 30—60° geneigt ist, wobei es gleichgiltig bleibt, ob die Spitze oder die Basis nach unten gekehrt wird, so erfolgt ein ganz normales Zusammenklappen der Blättchen, wie es soeben beschrieben ist, vorausgesetzt natürlich, dass das ganze Blatt seine Oberseite der Sonne zukehrt. Nicht wesentlich anders wird die Sache, wenn die Blattspindel zu den Sonnenstrahlen zwar senkrecht, ausserdem aber horizontal steht; dann ist der Winkel, welchen die Blättchenpaare mit einander und mit den Sonnenstrahlen bilden, derselbe wie im ersten Falle; der Unterschied besteht nur darin, dass die Flächen der Blättchen sich der Horizontalen mehr oder weniger nähern. Scheinbar wesentlich verschieden von den beiden ersten Fällen wird das Bild, wenn die Spindel des Blattes parallel mit den Sonnenstrahlen verläuft, gleichviel, ob die Basis oder die Spitze gegen die Lichtquelle hingewandt ist. Unter solchen Umständen beobachtet man niemals das Zusammenneigen der Oberseiten, sondern die Blättchen drehen sich in ihren Gelenken etwa wie die Platten der bekannten Klapp-Jalousien und sind so im Stande, die Blattfläche mit einem beliebigen, der momentanen Beleuchtung angepassten Winkel gegen die Sonne zu stellen. Hierbei ist nun eine andere Eigenthümlichkeit nicht unwesentlich, welche bislang keine Erwähnung fand. An freistehenden Robinien fällt meistens sofort auf, dass die an der Südseite sitzenden Blätter sich von den nordwärts gerichteten dadurch unterscheiden, dass die Foliola der Letzteren voll-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0236-9

kommen plan erscheinen, diejenigen der ersteren dagegen in der Mittelrippe, welche gleichsam als Charnier fungirt, gefaltet sind, so dass die beiden Hälften der Blättchen häufig einen Winkel von fast 90° mit einander bilden. Die Oberseite des Blattes befindet sich auf der Innenseite des Winkels. Diese Faltung kommt offenbar durch stärkeres Wachsthum der Unterseite zu Stande. Soweit meine Beobachtungen reichen, verändert sich der Winkel beider Blättchenhälften nicht in kürzeren Zeitabschnitten (wenigen Tagen). Befindet sich ein Blatt in der zuletzt genannten Lage, dann stellen sich die Blättchen so, wie es Fig. 8 andeutet. Demnach steht eine Hälfte der Foliola annähernd parallel zu den einfallenden intensiven Sonnenstrahlen, die andere Hälfte senkrecht, aber die vorderen Blätter spenden den hinteren Schatten und es ist also auch hier für Abschwächung des directen Sonnenlichtes gesorgt.

Es ist fast selbstverständlich, dass nicht alle Blätter genau eine von den als typisch herausgegriffenen Lagen einnehmen; demgemäss zeigen auch die Foliola alle Zwischenstellungen, die hier zu besprechen unnöthig ist. Nur mag noch hervorgehoben werden, dass ein Blatt zu verschiedenen Tageszeiten gegebenen Falls die verschiedenen Phasen der Blättchenstellung durchmachen kann. So würde z. B. ein Blatt, dessen Spindel von Nordost nach Südwest gerichtet ist, dabei aber im Nordost etwas tiefer steht als im Südwest, zunächst am frühen Vormittag bestrebt sein, die Blättchen der Horizontalen mehr oder weniger zu nähern, gegen Abend aber die Jalousie-Stellung einzunehmen.

Mögen die Blattspindeln auf der Sonnenseite des Baumes orientirt sein wie sie wollen, zu jeder Stunde des Tages bilden alle Blättchen einen bestimmten, überall annähernd gleichen Winkel mit den Strahlen der Sonne. Das ergibt schon eine oberflächliche Schätzung; diese kann man noch unterstützen, wenn man ein 10—20 cm langes und etwa 3 mm weites Glasrohr so richtet, dass die Strahlen dasselbe in paralleler Richtung passiren. Man erkennt die richtige Stellung leicht daran, dass auf den Blättern ein heller, genau kreisförmiger Fleck, umgeben von einem dunklen Ringe, sichtbar wird. Auf diesem Wege sieht man leicht, dass zwar die Foliola die mannigfaltigste Stellung im Raum einnehmen, dass aber ihre Fläche überall den gleichen Winkel mit den einfallenden Strahlen einschliesst. Diese Wahrnehmungen im Freien machen es schon in hohem Grade wahrscheinlich, dass wir es auch bei den Robiniablättchen mit photometrischen Organen in ganz analoger Weise zu thun haben, wie bei den Sprossen der Vaucheria, der Kresse etc. Es lässt sich mit Sicher-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0237-5

heit voraussetzen, dass die beobachteten Blattstellungen zurückführbar sind auf die Fähigkeit der Blättchen, eine Stellung anzunehmen, welche der augenblicklich herrschenden Lichtintensität entspricht. Unsere Gelatine-Tusche-Prismen gestatten uns dafür auch den exacten Beweis zu liefern und zwar mit grosser Einfachheit und Leichtigkeit.

Wir experimentiren wieder im Freien mit Blättern, welche noch intakt am Baum sitzen und befestigen bei hellem Sonnenschein ein Blatt der Robinia so, dass seine Längsachse senkrecht zu der Richtung der Sonnenstrahlen steht, und dass es ausserdem einen Winkel von ca. 45° mit der Horizontalen bildet. Die Oberseite ist der Sonne zugekehrt, die Blättchen neigen sich daher mehr oder weniger zusammen, etwa unter einem Winkel von 60°. Jetzt bringen wir vor das Blatt eine Tuscheplatte, welche ebenfalls rechtwinkelig von der Sonne getroffen wird; wir orientiren dieselbe derart, dass das dickere, dunklere Ende der Basis, das hellere der Spitze des Blattes gegenübersteht. Nach ½ bis 1 Stunde, je nach den Witterungsverhältnisssen, hat sich das Bild völlig verändert. Die obersten Blättchen divergiren um ca. 70°, die unteren (dunkleren) um 130—140°. Die zwischenliegenden Paare vergrössern allmählich ihre Divergenz, wenn wir von der Spitze zur Basis fortschreiten. Die ganze Stellung bleibt bei Constanz der Beleuchtung ebenfalls constant. Jetzt wird die Platte umgekehrt, die dunkle Seite steht der Spitze, die helle der Basis gegenüber. Es dauert nicht lange, so hat sich auch der Divergenzwinkel der Blättchenpaare umgekehrt. Wir finden an der Basis ca. 70°, jedes folgende Paar divergirt etwas mehr, das oberste schliesst einen Winkel von ca. 130° ein. Variation in den häufig wiederholten Versuchen trat nur insofern ein, als bei gelinder Trübung in der Luft der Divergenzwinkel der Blättchen sich am ganzen Blatt vergrösserte, zuweilen so weit, dass die dunkelsten Paare fast gerade d. h. unter einem Winkel von 180° standen. Bei weiter gehender Verdunkelung der Sonne traten mehr Blättchen in die volle Flächenstellung ein, nur die unter dem hellsten Theil der Platte befindlichen divergirten noch etwas. Schliesslich, bei weiterer Verminderung der Helligkeit durch Wolken oder durch Auflegen eines weissen Leinentuches kann man die sämmtlichen Blättchen, welche sich hinter einem Tusche-Prisma befinden, zur vollen Ausbreitung bewegen. Bei länger dauernder Stellung hinter der beschatteten Platte trat mehrfach eine schwache Torsion in den Gelenken derjenigen Blättchen ein, welche am dunkelsten standen. Diese wurden dadurch schräg gegen den helleren Theil gedreht, offenbar weil von dort das meiste Licht kam.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0238-1

Bei genauer Betrachtung verschiedener Blätter ergibt sich sofort, dass die Foliola nicht an allen unter denselben Lichtverhältnissen befindlichen Blättern gleichmässig divergiren. In der Regel war die Neigung zur Profilstellung der Blättchen um so grösser, je geringer die voraufgegangene Beleuchtung war. Auf der Nordseite des Baumes stehende Blätter neigten demnach, in die Sonne gebracht, sich stärker zusammen als diejenigen, welche täglich auf der Südseite den Sonnenstrahlen ausgesetzt gewesen waren. Die Lichtstimmung wechselt also hier in analoger Weise, wie bei phototaktischen und orthophototropischen Pflanzen. Es war nun wünschenswerth, die genannten Resultate durch Zahlen zu belegen. Ich bestimmte daher den Winkel, welchen zwei Blättchen eines Paares mit einander bilden, dadurch, dass ich zwei Messingstreifen wie die Schenkel eines Zirkels mit einander vereinigte und dieselben von aussen an die Mittelrippen anlegte. Die Stellung der beiden Schenkel, welche relativ schwer gegen einander beweglich waren, wurde auf Papier abgezeichnet und dann der Winkel gemessen. Das Verfahren ist roh, man erhält aber trotzdem bei einiger Uebung ziemlich genaue Werthe; complicirtere Methoden anzuwenden war schon deswegen nicht rathsam, weil es unbedingt erforderlich war, die 10—12 Paare eines Blattes rasch hinter einander zu messen. Vergeht lange Zeit von der Messung des unteren bis zu der des oberen Paares, so können inzwischen schon merkliche Veränderungen wegen ab- oder zunehmender Helligkeit eingetreten sein. Ich gebe hier einige der so gewonnenen Zahlen.

Am 3. Oct. wurden 2^h 45 Nachmittags zwei Blätter durch Tuscheplatten verdunkelt. A war an der Spitze hell, an der Basis dunkler, B umgekehrt an der Basis hell. 3^h 30 wurde gemessen. Blatt C war nicht verdunkelt, die Blättchenwinkel derselben wurden um 4^h bestimmt.

Blattpaar	A	B	C
1	86^0	118^0	107^0
2	101^0	114^0	102^0
3	113^0	116^0	98^0
4	116^0	105^0	102^0
5	125^0	104^0	101^0
6	126^0	101^0	94^0
7	123^0	100^0	97^0
8	128^0	95^0	101^0
9	129^0	81^0	102^0
10	132^0	70^0	
11	132^0		

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0239-9

Betrachten wir zunächst C, so finden wir zwischen den oberen, unteren und mittleren Blättchen keine wesentliche Differenz, die vorhandenen Abweichungen in den Divergenzwinkeln sind indess nicht in erster Linie auf Messfehler zurückzuführen, sondern sie sind, wie die blosse Betrachtung lehrt, in Wirklichkeit vorhanden. Die Spindel ist nämlich nicht immer lang genug, um allen Blättchen das Ausbreiteu resp. die Einstellung genau in derselben Ebene zu gestatten; sie greifen mit den Rändern etwas über einander und daraus resultirt dann ein etwas verschiedener Winkel benachbarter Blätterpaare. So erklärt es sich, dass unter Umständen heller beleuchtete Blättchen etwas mehr divergiren, als nebenstehende wenig stärker beschattete. Das stört aber das Resultat nicht, man sieht auf den ersten Blick, dass vom helleren zum dunkleren Ende bei A und B sich die Divergenz successive vergrössert. Wenn C trotz der Besonnung relativ weit geöffnete Winkel zeigt, so ist das darauf zurückzuführen, dass dies Blatt zu einer Zeit gemessen wurde, wo bereits die Sonne etwas tiefer stand als in dem Augenblick, in welchem die Winkel bei A und B bestimmt wurden. Viel beweiskräftiger noch sind die Versuche, in welchen die Platten vor ein und demselben Blatt umgekehrt wurden. Die folgenden Tabellen geben Beispiele von derartigen Experimenten. Eine Expositionszeit von $^1/_2$—1 Stunde genügte vollständig, um die Blätter in die Ruhelage überzuführen. Messungen, welche provisorisch etwa $^1/_4$ Stunde vor der definitiven Winkelbestimmung vorgenommen wurden, lieferten dafür den Beweis.

I.

Blattpaar Nr.	Basis hell v. 11—12 h Messung 12 h	Spitze hell von 12—1 h Messung 1 h	Differenz
1	108 °	92 °	— 16 °
2	112 °	94 °	— 18 °
3	109 °	98 °	— 11 °
4	114 °	106 °	— 8,0 °
5	93 °	99 °	+ 6,0 °
6	102 °	101 °	— 1 °
7	100 °	105 °	+ 5 °
8	89 °	105 °	+ 16 °
9	86 °	103 °	+ 17 °
10	91 °	110 °	+ 19 °

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0240-0

II.

Blattpaar Nr.	1^h—2^h 30 Basis hell Messung 2^h 30	2^h 30—3^h 10 Spitze hell Messung 3^h 10	Differenz
1	142°	121°	— 21°
2	129°	103°	— 26°
3	104°	99°	— 5°
4	90°	94°	+ 4°
5	83°	84°	+ 1°
6	74°	87°	+ 13°
7	75°	90°	+ 15°
8	73°	94°	+ 21°
9	67°	92°	+ 25°
10	66°	92°	+ 26°

Die Tabellen geben keine ganz glatten Zahlen, was ohne weiteres aus dem hervorgeht, was wir auf Grund der Beobachtungen an dem Blatt C (S. 236) erörterten. Dazu kommen individuelle Differenzen der Blättchen etc. Nichts destoweniger zeigen sie höchst evident, dass bei Umkehrung einer Tuscheplatte vor einem Blatt die mittleren Foliola annähernd ihre Stellung behalten, während die Winkel um so stärker verändert werden, je weiter die Blättchen von dieser bezüglich ihrer Helligkeit unveränderten Zone entfernt stehen. Man sieht höchst deutlich, dass auf der verdunkelten Seite der Winkel genau um so viel vergrössert wird, als er auf der stärker beleuchteten sinkt. In dem unter II. mitgetheilten Versuch divergirten trotz gleichmässiger Beleuchtung aus nicht zu ermittelnden Gründen die Blättchen an der Spitze vor dem Versuch wesentlich stärker als an der Basis. Gerade desshalb wurde das betr. Blatt ausgewählt, aber auch hier zeigt die Winkeldifferenz eine völlige Uebereinstimmung mit dem, was wir oben auf Grund blosser Beobachtung im Freien forderten.

Obwohl Niemand daran zweifeln dürfte, dass die geschilderten Bewegungen durch die leuchtenden, nicht aber durch die Wärmestrahlen hervorgerufen werden, habe ich doch eine Reihe von Controlversuchen in dieser Richtung angestellt, welche das zu erwartende Resultat gaben, dass die Blätter hinter parallelwandigen Wassergefässen und bei constanter Temperatur die Lichtbewegungen zeigten, im Schatten einer Jod-Schwefelkohlenstofflösung dagegen sich ausbreiteten resp. zurückkrümmten.

Es ist häufiger die Frage aufgeworfen worden, ob etwa eine Beeinflussung der einzelnen Theile eines Blattes stattfände. Die Ver-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0241-6

suche ergeben ohne Weiteres, dass ein Paar von Blättchen das benachbarte nicht beeinflusst. Jedes Paar nimmt für sich seine Stellung ein. Es ist das ohne Weiteres auch dann ersichtlich, wenn die obere Hälfte eines Blattes besonnt, die untere beschattet ist resp. umgekehrt. Die beschatteten Theile stehen dann ausgebreitet, die besonnten in Profilstellung. Möglich wäre noch eine Wechselwirkung zwischen den beiden Blättchen eines Paares in der Weise, dass die Beschattung des einen eine Veränderung in der Stellung des gegenüberstehenden herbeiführte. Auch dafür konnte kein Beweis erbracht werden; indess waren die Versuche, bei welchen die eine Längshälfte eines Blattes beschattet wurde, nicht präcis genug, um hier eingehendere Besprechung zu verdienen.

Als wesentliches Resultat aus den Beobachtungen ergibt sich die Thatsache, dass die Blätter der Robinia in hervorragendem Maasse photometrisch sind; jede Veränderung der Lichtintensität beantworten sie mit einer veränderten Stellung der Spreite. Es entspricht demnach zunächt jeder im Versuch zur Geltung kommenden Helligkeit eine bestimmte Blattlage, oder präciser ausgedrückt, das Blatt lässt Licht von bestimmter Intensität unter einem genau definirten Winkel auf sich wirken. Der Lichteinfallswinkel hängt wieder von der Stimmung der Blätter ab; bei gleicher Intensität haben niedrig gestimmte Blätter einen kleineren Einfallswinkel als höher gestimmte. Die Profilstellung der Robiniablättchen tritt bei einer gewissen Lichtintensität ein; sie bleibt auch dann unverändert, wenn die Helligkeit überschritten wird, welche eben gerade genügte, um die Foliola den Sonnensstrahlen parallel zu richten. Das geht genügend aus allen Betrachtungen im Freien hervor. Sinkt die Intensität unter die genannte Schwelle, so stellt sich das Blättchen unter einem Winkel gegen die einfallenden Strahlen, welcher sich um so mehr einem Rechten nähert, je mehr die Helligkeit an eine zweite untere Grenze herankommt. Mit Erreichung dieser letzteren stellt sich jedes Blättchen senkrecht zum einfallenden Strahl; es verharrt auch in derselben, resp. sucht die rechtwinkelige Stellung auf, wenn die Intensität weiterhin sinkt. Das geht wieder bis zu einer gewissen unteren Grenze; an dieser hört die Flächenstellung der Foliola auf, sie biegen sich rückwärts und begeben sich in die Nachtstellung. Ob auch hier wieder jeder Helligkeit eine bestimmte Stellung der Blättchen entspricht, wurde nicht untersucht; nach den Erfahrungen in hellerer Beleuchtung ist dies nicht unwahrscheinlich.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0242-2

Phaseolus multiflorus.

Die Bewegungen der Foliola des Bohnenblattes sind zwar schon häufig beschrieben, immerhin mögen noch einige Punkte hervorgehoben werden, wenn auch Experimente mit den Tuscheprismen an dieser Pflanze nicht angestellt werden konnten. Eingehende Beobachtung ergab, dass ebenso wie bei Robinia das untere Stielgelenk an den Bewegungen völlig unbetheiligt ist. Die Blättchen stehen im Schatten horizontal resp. nach der Seite gerichtet, von welcher das stärkste Licht kommt, das ist bekannt genug. Sobald aber Morgens die Sonnenstrahlen merkbar werden (Mitte September, wo ich die Beobachtungen anstellte, schon um 6 Uhr), stellen sich die einzelnen Blättchen unter einen bestimmten Winkel gegen die Sonne. Das wird noch auffälliger gegen 8 Uhr, dann steht ein Blättchen mit seiner Fläche ziemlich genau senkrecht zu den Sonnenstrahlen, ein zweites bildet einen Winkel von 30—45° mit denselben, ein drittes steht annähernd in Profilstellung. Die Einfallswinkel der Strahlen verringern sich gegen Mittag an allen 3 Blättchen und zwischen 12 und 1 Uhr sind alle in die Profilstellung eingerückt. Gegen 3 Uhr beginnt die rückläufige Bewegung, zunächst ist dieselbe an einem Blättchen bemerklich, welches rascher als die beiden anderen sich erhebt, um wieder etwa um 4 Uhr senkrecht zu den Sonnenstrahlen zu stehen. Die beiden übrigen folgen langsamer. Um 4¼ Uhr wurde der Standort der Bohnen durch Bäume beschattet, um 4¾ h waren alle Blättchen ausgebreitet. Diese Erscheinungen wiederholten sich an allen hell sonnigen Septembertagen. Standen Wolken am Himmel, so begann die Profilbewegung (der Ausdruck sei der Kürze halber gestattet) sofort nach dem Verschwinden derselben. War die Luft trotz des Sonnenscheins dunstig, so wurden die Blättchen auch über Mittag nicht vollvollständig in die Profilstellung übergeführt. An solchen Tagen nehmen die Foliola zwischen 12 und 1 Uhr häufig dieselbe Stellung ein, wie an ganz hellen Tagen etwa um 9 Uhr.

Das alles stimmt also ganz unverkennbar mit den Vorgängen bei Robinia überein und bedarf kaum einer weiteren Discussion, auch ohne Experimente liegt das klar. Man könnte hier einwenden, dass die z. B. um 9 Uhr beobachteten Stellungen nicht etwa Blattlagen seien, welche der mometan herrschenden Helligkeit entsprechen, sondern nur Durchgangsstadien zur vollen Profilstellung. Das wird indess durch die Beobachtung widerlegt, dass die Blätter schon nach ½stündiger Beschattung die Flächenstellung zeigen. Wäre das Licht am Morgen um 9 Uhr im Stande, eine wirkliche Profilstellung herbeizuführen, so

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0243-7

würde dieselbe demnach auch um diese Zeit eintreten und nicht erst um 12 Uhr.

Auf einen Umstand noch etwas eingehender hinzuweisen, erscheint nicht ganz überflüssig. Ich erwähnte bereits, dass in den Morgenstunden die drei Blättchen von Phaseolus keineswegs den gleichen Winkel mit den Lichtstrahlen bilden. Man erkennt leicht, dass in Analogie mit Robinia die Lage des eigentlichen Blattstieles einen Unterschied in den Stellungen der Blättchen gegen die Sonne bedingt. Zeigt der Blattstiel nach Norden, so ist das Endblättchen dasjenige, welches am längsten einen relativ grossen Einfallswinkel besitzt, während die beiden Seitenblättchen früher die Profilstellung annehmen. Zeigen die Blattstiele nach Osten oder Westen, so pflegt das linke oder rechte Seitenblättchen (das von der Sonne abgekehrte) noch um 9 Uhr Morgens senkrecht zu stehen, während sich das Endblättchen und das andere Seitenblättchen um dieselbe Zeit bereits der Profilstellung, das eine mehr, das andere weniger, nähern. Weist endlich der Blattstiel nach Süden, so nimmt das Endblättchen zuerst die Profilstellung ein, die beiden Seitenblättchen folgen erst später. Als Regel ergibt sich daraus, dass stets das der Sonne nächststehende (vordere) Blättchen zuerst die Profilstellung annimmt, das am weitesten abgekehrte (hintere) zuletzt, wobei es vollständig gleichgiltig bleibt, ob gerade ein Endblättchen oder ein Seitenblättchen vorn liegt. Die drei Foliola sind also jedenfalls in dieser Richtung völlig gleichwertig. Damit hängt weiter zusammen, dass bei mittlerer Helligkeit, etwa 9 Uhr Morgens im September, die Vorderblättchen aller Blätter unter einander parallel stehen, die mittleren ebenfalls und besonders die hinteren, so lange sie noch annähernd in Flächenstellung sind. Das an einem Bohnenbeet sich bietende Bild ist oft so augenfällig, dass es sofort zu der Frage drängt: Woher kommt das? Eine sehr nahe liegende Antwort wäre: Wechselwirkung zwischen den drei Blättchen. Ob diese sehr bequeme Meinung den Thatsachen entspricht, müssen weitere Versuche lehren.

Tropaeolum majus.

Die Primärblätter dieser Pflanze sind in analoger Weise lichtempfindlich wie die Blättchen von Robinia und Phaseolus. Stellt man Keimpflanzen des Tropaeolum, welche nur die beiden ersten Blätter entwickelt haben, in die Sonne, so dass sie möglichst den ganzen Tag den Strahlen derselben unbeschattet ausgesetzt sind, dann beobachtet man am frühen Morgen oder bei leichter Bewölkung, dass die Blätter

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0244-3

sich mit ihrer Vorderseite gegen die Sonnenstrahlen ziemlich genau senkrecht stellen; wenn aber die Sonne, und damit auch die Intensität des Lichtes, steigt, so folgen sie der Sonne nicht mehr, sondern der Einfallswinkel der Lichtstrahlen verringert sich in dem Maasse, als die Sonne sich über dem Horizont erhebt, er ist über Mittag am geringsten, um gegen Abend wieder zuzunehmen und schliesslich auf den Werth von 90° zu steigen. Diese Erscheinungen sind schon deutlich erkennbar an Exemplaren, welche man unbeweglich an einem sonnigen Platz stehen lässt. Es kommen aber hier allerlei Complicationen vor, bestehend in Seitwärtsbiegungen der Blätter etc., welche die Beurtheilung erschweren. Viel deutlicher tritt das alles in die Erscheinung, wenn man die Töpfe mit dem Tropaeolum ständig dem Gang der Sonne entsprechend dreht. Dann bleiben im günstigsten Fall seitliche Biegungen der Blätter resp. des Blattstieles aus und man beobachtet weit klarer, dass die Blätter anfangs unter einem Winkel von 50—60° gegen den Horizont und damit senkrecht zu den Sonnenstrahlen gestellt sind, dass sie aber gegen Mittag sich in entgegengesetzter Richtung wie die Sonne bewegen. Während die letztere steigt, wird der Winkel, welchen das Blatt mit dem Horizont bildet, stetig auf fast 90° und mehr vergrössert, damit aber der Einfallswinkel der Strahlen verkleinert. Dieser letztere Winkel steigt am Nachmittag oder wenn leichte Wolken, Vorhänge etc. die Sonne verdecken.

Auch hier versuchte ich Messungen, wenigtens in den Experimenten, in welchen die Pflanzen mit der Sonne gedreht und damit seitliche Verschiebungen der Blätter thunlichst vermieden wurden. Unter den Blättern wurde eine Glasplatte in genau horizontaler Lage hingelegt. Dann stellte ich ein Stück Cartonpapier, dessen unterer Rand gerade geschnitten war, auf die Glasplatte, richtete dasselbe mit der Vorderkante gegen die Sonne, brachte das Auge in gleiche Höhe mit dem Blattrande, so dass das Blatt möglichst genau von der Kante gesehen wurde und markirte dann auf dem Carton die Lage des Blattes durch einen Strich; dieser letztere gab in Verbindung mit dem Unterrand des Cartons die Neigung der Blattfläche gegen den Horizont an. In Verbindung mit der Erhebung der Sonne über den Horizont, die für alle Orte bekannt resp. leicht zu bestimmen ist, lässt sich daraus der Winkel, welchen Sonnenstrahlen und Blattfläche bilden, leicht berechnen.

Diese Berechnung liefert indess nur dann halbwegs brauchbare Resultate, wenn die durch Sonne und Beobachtungsobject gelegte vertikale Ebene mit der Blattfläche einen rechten Winkel bildet. In

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0245-9

jedem anderen Fall wird zwar die Bestimmung der Blattlage zu den Sonnenstrahlen nicht unmöglich, immerhin aber soweit erschwert, dass ich sie zunächst nicht ausführen konnte.

Da die Versuche an Tropaeolum nur im Freien ausgeführt werden können, misslangen die genannten Messungen bei einigem Wind mehr oder weniger vollständig, auch stellten sich dann die auf dünnen Stielen leicht begweglichen Blattflächen nicht so glatt auf die verschiedenen Intensitäten ein. Immerhin konnte ich einige Bestimmungen durchführen, von welchen ich hier zwei wiedergebe. Leider hielt die Sonne niemals den ganzen Tag aus, insofern sind also die Tabellen nicht vollständig. Ausreichendes ist eben, wenn man nicht complicirte Vorkehrungen treffen will, nur an windstillen Tagen mit heller Sonne vom frühen Morgen bis zum späten Abend zu erlangen.

I.

2 Tropaeolumkeimlinge mit je 2 Blättern wurden am 20. Aug. 1891 im Freien aufgestellt und stets in der eben beschriebenen Weise entsprechend dem Gange der Sonne gedreht.

	Einfallswinkel für Blatt Nr.			
	1^a	1^b	2^a	2^b
8^h Vorm. Schwache Wolken	90^0	90^0	90^0	90^0 [1]
9^h 45 Schwache Wolken	92^0	90^0	99^0	97^0
11^h 45 Seit 10^h helle Sonne	59^0	60^0	64^0	59^0
1^h 30 Helle Sonne	63^0	63^0	69^0	28^0 [2]
3^h Seit 1^h 40 mässig dichte Wolken	86^0	89^0	92^0	78^0

Später wurden die Wolken so dicht, dass der Stand der Sonne nicht mehr genau erkennbar war.

---

1) Nach Schätzung.

2) Blattstiel durch Unvorsichtigkeit verbogen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0246-5

II.

21. Aug. 1891 2 Pflanzen wie am Tage zuvor.

	Einfallswinkel für Blatt Nr.			
	1a	1b	2a	2b
6h 15 Vm. Sonne	95°	88°	92°	97°
7h 15 Sonne	85°	64°	82°	75°
8h Sonne	57°	74°	68°	71°
9h 30 ganz schwache Wolken	49°	65°	58°	62°
10h 15 helle Sonne	45°	54°	45°	45°
11h 15 ganz schwache Wolken	40°	51°	40°	40°
1h 15 mässige Bewölkung	56°	61°	46°	46°
2h 30 desgl.	55°	68°	53°	53°
4h 30 dicke Wolken	44 (?)°	79°	57 (?)°	83°

Die Tabellen ergeben sehr deutlich eine Bestätigung des oben Betonten, besonders zeigen sie, wie in den Morgenstunden oder bei schwacher Bewölkung der Einfallswinkel 90° beträgt, um mit steigender Sonne sich zu vermindern. Die Vergrösserung desselben am Nachmittage mit sinkender Sonne ist wegen der häufig dichten Wolken nicht immer zur Geltung gekommen. Man erkennt unter solchen Umständen, dass die Blätter sich beliebig gegen den Himmel richten weil überall gleichmässige Beleuchtung herrscht. Die auffallende Stellung gegen den Horizont, welchen Blatt 1a und 2b um 4h 30 bei relativer Verdunkelung zeigen (die Blätter standen vertikal, was in der Tabelle nicht zur Anschauung kommt), dürfte die von Darwin[1]) beschriebene nyctitropische Bewegung der Blätter repräsentiren, wie überhaupt vielleicht ein Theil der bei dichter Bewölkung eintretenden Blattlagen auf Rechnung dieser Vorgänge zu setzen ist. Es galt weiter, diese

1) Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen S. 287.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0247-1

Resultate durch Versuche mit Tuscheprismen zu bestätigen. Ganz junge Keimpflanzen von Tropaeolum wurden in gleichmässigen Abständen in einen Kasten von ca. 25 cm Länge und 8 cm Breite eingepflanzt. Nachdem sie gut angewachsen waren, wurde eine solche Cultur mit dem schon bei der Untersuchung von Volvox etc. benutzten an zwei Seiten mit Tuscheprismen versehenen Kasten überdeckt. Derselbe wurde so orientirt, dass die Sonnenstrahlen fast senkrecht auf das eine der beiden Prismen fielen. Die Helligkeitsabstufung war eine ziemlich starke. Der Kasten enthielt 6 Pflänzchen mit je 2 Blättern. Die im dunkelsten Theil des Kastens stehenden Blätter wendeten sich gegen das helle Ende so, dass Sie fast senkrecht zu den Tuscheplatten orientirt waren, die folgenden kehrten sich mehr nach vorn und schliesslich zeigten die am hellen Ende befindlichen mit ihrer Vorderseite gegen die Sonne, die hellsten einen Winkel von weniger als 90° mit den Sonnenstrahlen bildend. Das alles wiederholte sich in vielen Versuchen; bei bedecktem Himmel war die Neigung gegen die helleren Theile des Keils grösser, als bei Besonnung. Für diese Zwecke reichte das kleinere Plattenformat nicht immer aus, ich verwandte daher grössere von 55 cm Länge und 45 cm Breite. Eine solche Platte wurde schräg aufgestellt, so dass die Sonnenstrahlen senkreckt auf dieselben fielen. Unter die Platte kam eine Reihe von Tropaeolumkeimlingen, welche in Kästen ausgepflanzt waren. Bis zu 12 Pflanzen mit je 2 Blättern fanden hinter dem Prisma Platz. Alles Seitenlicht wurde durch ein schwarzes Tuch, welches von den Rändern der Tuscheplatte bis auf den Tisch herabhing, abgeschlossen. Das Bild, welches sich bot, wenn Platten gewählt wurden, in welchen die Helligkeit vom dünneren nach dem dicken Ende relativ rasch abnahm, war ein sehr instructives. Am dickeren Ende des Prismas war eine unverkennbare Neigung der Blätter vorhanden, sich dem dünneren Ende zuzukehren, allmählich folgten Blätter, welche sich parallel dem Prisma, aber senkrecht zu den Sonnenstrahlen stellten und schliesslich, am hellsten Ende, war der Einfallswinkel der Strahlen kleiner als 90°. Wird die Lichtabsorption im Prisma durch die Veränderung der Gelatine-Tusche-Füllung mehr oder weniger verringert, so wird das Bild insofern verändert, als bei geeigneter Auswahl der Helligkeit die Wendung der dunkelsten Blätter nach der helleren Seite unterbleibt. Dann ist das Resultat fast noch lehrreicher als im vorhergehenden Fall. Am dunkleren Ende steht eine Anzahl von Blättern genau senkrecht zu den Sonnenstrahlen, je mehr wir uns aber dem helleren Ende nähern, um so mehr weicht der Einfallswinkel von 90° ab und am

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0248-6

hellsten Ende kommt die Orientirung des Blattes derjenigen frei an der Sonne stehender Exemplare ziemlich nahe, bei welchen ebenfalls der Einfallswinkel weit kleiner war als 90°.

Hier sind Winkelbestimmungen noch schwieriger, weil man diese Messungen nur vornehmen kann, nachdem die Pflanzen unter der Platte hervorgeholt sind; es stört also nicht bloss etwaiger Wind, sondern man muss sich auch sehr beeilen, wenn Veränderungen der Blattstellung infolge veränderter Beleuchtung vermieden werden sollen. Immerhin glückten wenigstens die zwei im Folgenden mit getheilten Bestimmungen soweit, dass sie zur Bestätigung dessen dienen, was auch schon der blosse Augenschein unzweideutig lehrt.

I.

3 neben einander stehende Pflanzen, von welchen ein Blatt (1^a) beschädigt und verbogen war, standen bis $12\frac{1}{2}{}^h$ unter dem helleren Ende eines Tuscheprismas von sehr geringem Absorptionscoëfficienten, so dass 1^a das meiste Licht empfing. Nachdem die Winkel bestimmt waren, wurden die Pflanzen nach dem dunkleren Ende um 20 cm verschoben, worauf wieder um $1^h\,15$ die Winkel gemessen wurden. Die folgende Tabelle zeigt die erhaltenen Werthe, welche einfach die Neigung des Blattes gegen die Erdoberfläche angeben, ohne auf die Stellung der Sonne Rücksicht zu nehmen. Letztere ist übrigens unschwer zu berechnen, wenn man berücksichtigt, dass am 4. Sept., an welchem Tage der Versuch angestellt wurde, die Erhebung der Sonne über den Horizont etwa 45° betrug.

Blatt Nr.	$11^h\,30$ hell	$1^h\,15$ dunkler	Differenz
1^a	85°	84°	1°
1^b	82°	79°	3°
2^a	75°	68°	7°
2^b	68°	61°	7°
3^a	81°	70°	11°
3^b	75°	68°	7°

Da durch die Anstellung des Versuches alle Blätter um gleiches Maass verdunkelt waren, ist auch überall annähernd die gleiche Winkelveränderung erfolgt, welche, wie ohne Weiteres ersichtlich, den Einfallswinkel vergrössert hat.

II.

7 Pflanzen standen in einer Reihe unter einem Keil, welcher an seinem dickeren Ende dunkler war, als der im vorigen Versuch verwendete. Um 11^h wurden zum ersten Mal die Winkel bestimmt,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0249-5

um 1 h 15 zum zweiten Mal, nachdem seit 12 h mässige Bewölkung die directen Strahlen abhielt. Nr. 1 stand am hellsten, Nr. 14 am dunkelsten. Ich gebe auch hier einfach die Winkel, welche das Blatt mit der Horizontalebene einschliesst; da die Sonnenstrahlen mit derselben Ebene zur Zeit der Beobachtung einen Winkel von etwa 45 ° bildeten, so ist durch eine einfache Ueberlegung ersichtlich, dass die Blätter zu den Sonnenstrahlen senkrecht standen, wenn sie gegen die Erdoberfläche um etwa 45 ° geneigt waren.

	11 h	1 h 15	Differenz
1 (hell)	70 °	49 °	— 21 °
2	65 °	45 °	— 20 °
3	72 °	60 °	— 12 °
4	64 °	55 °	— 9 °
5	63 °	46 °	— 17 °
6	59 °	51 °	— 8 °
7	51 °	41 °	— 10 °
8	52 °	38 ° (?)	— 14 °
9	54 °	56 °	+ 2 °
10	45 °	44 °	— 1 °
11	50 °	48 °	— 2 °
12	49 °	50 °	+ 1 °
13	41 °	47 °	+ 6 °
14 (dunkel)	50 °	53 °	+ 3 °

Ohne allen Commentar zeigt die Tabelle, dass die Blätter bei hellem Sonnenschein unter dem dunkleren Theil des Prismas senkrecht zu den einfallenden Strahlen stehen, unter dem helleren aber einen Winkel mit denselben bilden, welcher geringer ist als ein Rechter. Sobald die Helligkeit sinkt, nehmen alle Blätter eine zum Strahlengang rechtwinkelige Stellung ein.

Ich meine, es bedarf nach dem Gesagten keiner weiteren Erörterung mehr, um zu zeigen, dass die Blätter von Tropaeolum in allen Punkten mit Robinia übereinstimmen; sie weichen nur in der Lichtstimmung ab. Die Tropaeolumblätter sind höher gestimmt als diejenigen von Robinia und Phaseolus, deswegen kommt eine vollständige Profilstellung nicht zu Stande. Könnte man die Intensität des Lichtes hinaufschrauben, so würde man, daran ist nicht zu zweifeln, volle Profilstellung erzielen. Tropaeolum zeigt aber besonders deutlich, wie die Blätter die Flächenstellung einnehmen, sobald die Intensität unter ein gewisses Maass sinkt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0250-6

Andere dorsiventrale Pflanzentheile.

Die an Tropaeolum, Robinia und Phaseolus nachgewiesene Photometrie ist natürlich nicht auf diese Pflanzen beschränkt, sondern stellt eine ganz allgemeine Eigenschaft dorsiventraler Organe überhaupt dar. Ueberblicken wir alle hier in Frage kommenden Erscheinungen, so wird man unterscheiden müssen zwischen denjenigen Blättern resp. Sprossen, welche im Stande sind, ihre Lage rasch zu ändern und demgemäss jede kleine Veränderung der Lichtintensität mit einer Stellungsänderung zu beantworten, und solchen, welche träger sind, indem sie im Lauf eines Tages ihre Stellung kaum ändern, trotzdem aber auf die Beleuchtungsverhältnisse ihres Standortes prompt reagiren.

Zu der erstgenannten Gruppe gehören wohl alle mit Gelenkpolstern begabten Blätter und deren ist eine grosse Zahl. Ich selbst konnte durch Anwendung der Tuscheprismen an Acacia lophantha und Cassia marylandica dieselben Erscheinungen hervorrufen, wie an Robinia. Ausserdem sind Gelenkblätter, welche im diffusen Licht Flächenstellung, im Sonnenlicht aber Profilstellung annehmen, sei es durch Hebung oder Senkung der Blattfläche, so häufig beschrieben worden, dass es nicht einmal nöthig erscheint, die Litteratur zu citiren. Nur darauf sei hingewiesen, dass selbst diejenigen mit Stielpolstern versehenen Organe hierher gehören dürften, von welchen angegeben wird, dass sie sich auch zu den directen Sonnenstrahlen senkrecht stellen. Solche Blätter sind entweder so hoch gestimmt, dass unser normales Licht nicht ausreicht, um den Einfallswinkel unter 90° herabzusetzen, oder aber die Beobachter haben den Einfallswinkel und die Lichtverhältnisse nicht richtig beurtheilt. Das war z. B. der Fall bei Vöchting.[1]) Derselbe beobachtete, dass die Blätter von Malven sich im Freien Morgens mit einer nicht unerheblichen Neigung gegen den Horizont gen Osten kehrten, Mittags ziemlich genau horizontal standen, um sich am Nachmittag gegen Westen zu wenden. Da in unseren Breiten die Erhebung der Sonne über den Horizont am Mittage während des Juli etwa 50—60° betragen mag, so ist ersichtlich, dass der Winkel, unter welchem die Sonnenstrahlen Vöchting's Malvenblätter am Mittag trafen, von einem Rechten nicht unerheblich (um 40—30°) abwich. Das stimmt aber mit meinen Beobachtungen an Tropaeolum durchaus überein. Irrelevant ist es natürlich, dass sich die Tropaeolumblätter der Vertikalen, die Malvenblätter der Horizontalen nähern. Immerhin sind die Malven höher gestimmt als Robinia und Phaseolus.

1) Vöchting, Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeit. 1888.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0251-2

Viele derjenigen Blätter, welche Stellungsänderungen durch Wachsthumsdifferenzen herbeiführen, sind unzweifelhaft auf gewissen jugendlichen Entwicklungsstadien nicht minder beweglich als die Gelenkblätter und bei vielen bleibt auch die rasche Beweglichkeit sehr lange erhalten (Tropaeolum). Andere dagegen werden mehr oder weniger rasch träge, manche sind es von Jugend auf. Die ersteren bilden den Uebergang zu der zweiten obengenannten Gruppe, als deren Vertreter zunächst die Compasspflanzen genannt sein mögen[1]). Bei diffusem Licht stellen sich die Blätter von Lactuca Scariola, Silphium etc. senkrecht zu den einfallenden Strahlen, im Sonnenlicht nehmen sie die Meridianstellung ein. Diese wird tage- und wochenlang beibehalten, kann aber durch veränderte Beleuchtung modificirt werden so lange die Blätter wachsthumsfähig sind. Die Pflanze sucht sich also, um einmal anthropomorphistisch zu reden, die Stellung aus, welche für ihre Lichtstimmung am günstigsten ist, lässt sich aber durch kleine Lichtschwankungen nicht stören.

Die Compasspflanzen sind relativ niedrig gestimmt, auf höhere Intensitäten sind wohl die meisten Blätter geaicht, welche u. a. Frank[2]) untersucht hat. Er constatirte meistens eine senkrechte Stellung zu den Lichtstrahlen, da aber die Versuche meistens bei diffusem Licht angestellt wurden, bezweifle ich gar nicht, dass bei entsprechender Steigerung der Helligkeit analoge Erscheinungen eintreten würden, wie bei den von uns untersuchten Pflanzen.

Unter dem Capitel „Einfluss des Standortes auf die Orientirung der Blätter" hat Stahl in seiner Arbeit „Ueber den Einfluss des Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter"[3]) eine Anzahl von Fällen namhaft gemacht, in welchen die Blätter auf sonnigem Standort Profilstellung erstreben und z. Th. auch erreichen, auf schattigen Localitäten dagegen Flächenstellung einnehmen. Die Wurzelblätter vieler Compositen, Coniferen etc. erstreben im Sonnenlicht Vertikal-, im Schatten Horizontalstellung. Die Blättchen der Umbelliferen variiren in ihrer Stellung je nach Sonne oder Schatten; Faltungen der Spreite (Cirsium, Tanacetum) haben analoge Effecte, die Equiseten richten ihre Seitenäste in der Sonne mehr auf, die kleinen Blätter der Calluna vulgaris sind auf besonnten Haiden dem Stamm angedrückt, im Schatten nicht u. s. w.

Ich möchte noch hinzufügen, dass die Faltung der Blättchen, welche wir an Robinia wahrnahmen, unzweifelhaft hierher zu rechnen

1) Stahl, Ueber sog. Compasspflanzen. Jen. Zeitschr. Bd. 15 (1882) S. 381.
2) Frank, Die natürl. wagrechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870.
3) Jen. Zeitschr. Bd. 16 (1883) S. 187.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0252-7

ist. Ausserdem bieten die Blätter von Prunus Cerasus, Pyrus, Syringa etc. analoge Erscheinungen dar. Es ist leicht zu verfolgen, dass die Sonnenseite freistehender Bäume Blätter beherbergt, welche gekrümmt resp. in der Mittelrippe gefaltet und mit der stets concaven Oberseite gegen Südost bis Südwest, wenn auch ziemlich unregelmässig, orientirt sind. Die Krümmungen der Lamina können so weit gehen, dass die Blattränder fast auf die Sonne zugekehrt sind. An den Schattenblättern fehlt jede Spur einer Krümmung, die Blattfläche ist durchaus plan.

Wiesner[1]) hat ebenfalls eine Reihe von eigenartigen Fällen aufgeführt. Zudem hat er entgegen den Angaben anderer Autoren durch aufmerksame Betrachtung der Blattlagen im Freien constatirt, dass die Blätter sich nicht auf das stärkste Licht überhaupt, sondern auf das stärkste zerstreute Licht senkrecht stellen; er ist damit dem wirklichen Sachverhalt relativ nahe gekommen, sahen wir doch auch, dass bei stark diffusem Licht die Flächenstellung der Blätter noch gerade gewahrt bleibt.

Es gibt somit kaum ein Blatt, welches im directen Sonnenlicht senkrecht zu den Strahlen stände. Die Einrichtungen, durch welche eine Regulirung des Einfallswinkels erreicht wird, sind ebenso mannigfaltig wie die Bestäubungseinrichtungen der Blüthen, und das eben Gesagte erschöpft die Verhältnisse auch nicht im Entferntesten, sie seien daher eingehender Untersuchung empfohlen, die gewiss manches Interessante zu Tage fördern würde.

Aber nicht bloss für Blätter gilt das Gesagte, es muss wohl auf alle oder doch viele dorsiventrale Organe übertragen werden. Sachs[2]) Beobachtungen an Marchantia, Prothallien von Farnen, am Protonema von Funaria etc., welche sich bei diffusem Licht senkrecht zu den einfallenden Strahlen stellten, weisen darauf hin, dass diese und viele analoge Gebilde mit in die grosse Zahl der photometrischen Pflanzen eingereiht werden müssen, wenn auch die Einzelheiten noch näherer Erforschung bedürfen.

Eine weitere Frage wäre nun: Weshalb reagiren nicht alle dorsiventralen Pflanzentheile ebenso rasch wie Tropaeolum und Robinia? Hat die Trägheit der zweiten eben charakterisirten Gruppe ihren Grund in einer verminderten Lichtempfindlichkeit oder in der veränderten Beweglichkeit? Ich glaube, das Letztere ist der Fall. Wenn wir beobachten, dass die grünen Zellen ihre Lichtempfindlich-

1) l. c. p. 40 ff.

2) Sachs, Ueber orthotrope u. plagiotrope Pflanzentheile. Arb. d. bot. Inst. Würzburg II. S. 226 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0253-3

keit in fast allen Altersstufen durch Bewegung der Chlorophyllkörper documentiren, so ist kaum anzunehmen, dass die Lichtempfindlichkeit der ganzen Organe schon im relativ frühen Alter erlischt. Ausserdem zeigen die Compasspflanzen und viele andere, dass die Blätter so lange sie überhaupt noch irgendwie wachsthumsfähig sind, auf Beleuchtungsveränderungen prompt antworten, falls dieselben eine gewisse Zeit constant bleiben. In Meridianstellung befindliche Blätter gehen im Schatten in Horizontalstellung über, umgekehrt Schattenblätter in die Meridianstellung, wenn sie mehrere Tage dieselbe Beleuchtung erfahren, und ähnlich ist es mit vielen anderen. Wenn also solche Organe eine mehrstündige Beleuchtungsverschiebung noch nicht durch Stellungsänderungen beantworten, so würde zwar nach unserer Auffassung die veränderte Intensität empfunden werden, aber die Bewegungsorgane geben dieser Empfindung nicht so rasch nach, die Lichtintensität erfährt einen erneuten Wechsel, ehe die infolge des ersten Impulses gegebenen Bewegungen ausgeführt sind, und so muss schliesslich eine Stellung zum Vorschein kommen, welche der in der Versuchszeit dominirenden Helligkeit entspricht.

Im gewissen Sinne analog werden sich diejenigen Blätter verhalten, welche anfangs leicht beweglich sind, später aber diese Beweglichkeit mehr oder weniger einbüssen, um eine fixe Lichtlage anzunehmen. Das Blatt führt gleichsam Schwingungen um die für jeden Standort mittlere Helligkeit aus, die Amplitude derselben ist gross, so lange das Organ eine volle Beweglichkeit besitzt, welche ihm gestattet, allen Intensitätsänderungen prompt zu folgen. Mit der Zeit aber wird die Schwingungsamplitude verringert, um schliesslich gleich Null zu werden. Damit ist die fixe Lage erreicht und zwar der mittleren Helligkeit des Standortes ziemlich genau entsprechend. Diese Ueberlegung macht es in Verbindung mit den bekannten Thatsachen ohne weiteres verständlich, weshalb wir auch unter den Blättern, welche im Alter fast unbeweglich sind, kaum einen Fall vorfinden, in welchen die Fläche senkrecht zu den Strahlen der Mittagssonne gestellt wäre.

Das zuletzt Erörterte gilt zunächst nur für solche Fälle, in welchen der Pflanzentheil sich unter Intensitätsgraden befindet, welche denselben in Lagen zwischen Profil- und Flächenstellung zu richten streben. Ist die Helligkeit dauernd so gering, dass sie das Blatt unter allen Umständen in Flächenstellung bringt, so wird es fixirt, ohne vorher pendelartige Bewegungen um die definitive Lage ausgeführt zu haben. Beispiele hiefür bieten an Waldrändern etc. wachsende Pflanzen in hinreichender Zahl. Das Analoge trifft natürlich zu, wenn die Inten-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0254-9

sität das für Profilstellung gegebene Maass dauernd überschreitet, dann wird das Blatt sofort in eine Lage eingeführt, welche durch Sistirung der Bewegungsfähigkeit zur fixen wird. Ob dieser letztere Fall in Praxis häufig realisirt ist, mag dahingestellt sein.

Nachwirkungen treten bei den besprochenen Blattbewegungen nicht in dem Maasse hervor, wie bei dem Nyctitropismus. Vollständig fehlen sie indess keineswegs, auch nicht bei Robinia und Tropaeolum, wenn sie auch hier meistens nur für wenige Minuten bemerkbar sind. Zu untersuchen wäre auch noch, wie weit sie bei der dauernden Stellung der Blätter von Compasspflanzen ein Wort mitzusprechen haben.

Frank[1]) hat die Thatsache, dass die Blätter etc. sich senkrecht zu den einfallenden Strahlen zu stellen bestrebt sind, Transversalheliotropismus genannt, Darwin[2]) bezeichnete dieselbe Erscheinung mit dem Namen Diaheliotropismus, nannte aber diejenigen Fälle, in welchen Profilstellung auftritt, Paraheliotropismus[3]). Nachdem ich gezeigt habe, dass alle dorsiventralen Organe bei hohen Intensitäten Profil-, bei schwachen Flächenstellung und bei mittleren schräge Lagen einnehmen, dass also alle Blätter etc. jederzeit sowohl diaheliotropisch als auch paraheliotropisch sind, erscheint es zweckmässig, eine neue Bezeichnung einzuführen. Ich möchte das Wort Plagiophototropie einführen und damit die Thatsache zum Ausdruck bringen, dass alle dorsiventralen Organe eine besondere Lage zum Licht einnehmen, indem sie demselben eine ganz bestimmte Seite zukehren, welche ausserdem einen für jede Intensität des Lichtes bestimmten Winkel mit den einfallenden Strahlen bildet. In der Plagiophototropie ist eine der Eigenschaften gegeben, welche die dorsiventralen Organe namentlich von den radiären unterscheiden, worauf Sachs zuerst klar hingewiesen hat[4]). Radiäre Organe sind in ihren phototropischen Krümmungen von der Richtung der Lichtstrahlen unabhängig, sie sind ausserdem nach allen Seiten hin gleichmässig krümmungsfähig, die dorsiventralen dagegen werden innerhalb gewisser Grenzen von dem Gange der Strahlen beeinflusst. Der Stand der Sonne oder allgemein der dominirenden Lichtquelle und die von dieser ausgehenden Strahlen bestimmen durch ihre Richtung einerseits, durch ihre Intensität anderseits die Stellung des Blattes resp. Sprosses. Ein Unterschied zwischen radiären und dorsiventralen Sprossen besteht auch darin, dass erstere deutlich eine

1) Natürl. wagrechte Richtung von Pflanzentheilen S. 77.
2) Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen, 1881, S. 4.
3) dass. S. 357.
4) Orthotrope u. plagiotrope Pflanzentheile. Würzburger Arb. Bd. II.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0255-5

bestimmte Helligkeit anzeigen, bei welchen sie gegen das Licht indifferent sind, während man dies von den dorsiventralen Organen kaum sagen kann; ich wüsste nicht wo der Indifferenzpunkt zu suchen wäre, und das erscheint mit Rücksicht auf ihren Bau durchaus erklärlich, ihre Function ist eben eine ganz andere. Denken wir uns einen Spross von Vaucheria, welcher im Optimum der Beleuchtung vertikal steht, plötzlich zu einer dorsiventralen Fläche verbreitert, so müsste er jetzt unbedingt auf seinen Indifferentismus verzichten und zu den Lichtstrahlen „Stellung nehmen" indem er seine Fläche in eine vorgeschriebene Lage zum Licht bringt. Eine indifferente Stellung ist demnach nur möglich bei physiologisch vollkommen radiären Organen.

Dagegen kann man bei dorsiventralen Organen sehr wohl von einem Optimum der Lichtintensität sprechen, und zwar wird man hier unter der optimalen Beleuchtung alle die Helligkeitsgrade verstehen, bei welchen das betr. Organ einen zwischen 0 und 90° liegenden Einfallswinkel herbeiführt. Die Grenze des Optimums nach unten ist gegeben, wenn das Blatt gerade eben die volle Fläche zeigt, die obere Grenze wird mit der Profilstellung überschritten. Innerhalb des Optimums sind alle Intensitätsgrade für die Pflanze deswegen gleichgiltig, weil sie es in der Hand hat, von jeder so gebotenen Lichtmenge ein gewisses Quantum gleichsam aufzufangen. Sind die Grenzen des Optimums für radiäre Organe sehr eng gesteckt, so sind sie für dorsiventrale Organe um so weiter gezogen. Auch das hängt wieder, wie ohne Weiteres ersichtlich, mit dem Bau und der Function der fraglichen Pflanzentheile zusammen und braucht nicht weiter erörtert zu werden. Betonen möchte ich aber die ungemein grosse Uebereinstimmung der plagiophototaktischen und plagiophototropischen Bewegungen, sie stimmen Punkt für Punkt so sehr überein, dass ich oben bereits fast genau dasselbe hervorheben konnte wie hier. Man könnte daher auch die photometrischen Bewegungen zergliedern in orthophotometrische und plagiophotometrische. Indess schien mir die vorgeschlagene Benennung die zweckmässigere zu sein.

III. Resultiren die photometrischen Bewegungen aus einer Combination verschiedener Kräfte?

Auf die Frage: Wie sind die photometrischen Bewegungen zu erklären? muss unsere Antwort lauten: eine volle mechanische Erklärung gibt es für dieselben vorläufig nicht. In Uebereinstimmung mit der heute fast allgemein vertretenen Anschauung zeigen auch meine Versuche, dass die Ursachen für die phototaktischen und photo-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0256-0

tropischen Bewegungen lediglich im Protoplasma zu suchen sind. Der auf dieses ausgeübte Lichtreiz wird in Ortsveränderungen oder in Krümmungsbewegungen umgesetzt. Damit wird dem Plasma eine Lichtperception zuerkannt, deren Räthsel heute nicht mechanisch zu lösen sind. Ob sie es später sein werden, mag dahingestellt sein. Denkbar wäre z. B., dass man sie einmal auf Processe zurückführte, welche der Zersetzung von Silbersalzen durch das Licht analog sind. Auch hier hängt ja die Umsetzung der Verbindungen von der Lichtintensität ab. Ist die Lichtperception unerklärt, so ist auch die Kette von Vorgängen, welche von dem im Protoplasma wirksamen Reiz bis zu der für uns wahrnehmbaren Bewegung führt, kaum besser bekannt. Zwar wissen wir, dass bei Sprossen und Blättern Wachsthums- und Turgordifferenzen in letzter Instanz die Mittel sind, deren sich die Pflanze zur Ausführung der Bewegungen bedient, auch sind Hypothesen in hinreichender Zahl aufgestellt worden, von welchen die eine oder die andere ein weiteres Eindringen in die Erscheinungen eventuell ermöglicht. Aber volle Klarheit ist hier keineswegs geschaffen und ebenso wenig dürften die bezüglich des mechanischen Zustandekommens der Lichtbewegungen von protoplasmatischen Gebilden aufgestellten Hypothesen ausreichen, um die Kluft zu überbrücken, die in unseren Kenntnissen zwischen der primären Wirkung des Reizes und der schliesslich sichtbaren Reaction besteht.

Da auch meine Versuche auf die genannten Vorgänge kein Licht werfen, kann hier eine Discussion der bezüglich des mechanischen Zustandekommens von heliotropischen Krümmungen eruirten Thatsachen und Hypothesen füglich unterbleiben. Nur so viel mag betont sein, dass die von mir neugefundenen Thatsachen der Phototropie einer Reihe von Auffassungen nicht gerade günstig sind.

Wir nehmen also hier als Thatsache hin, dass sich die Photometrie in Ortsveränderungen einerseits, in Krümmungen andererseits äussert, mögen die letzteren nun durch Wachsthums- oder Turgordifferenzen bedingt sein. Dagegen halte ich es für nothwendig, kurz die Frage zu behandeln, ob die in meinen Versuchen zu Stande kommenden Stellungen und Bewegungen einzig und allein der Ausdruck der Lichtempfindlichkeit sind oder ob z. B. die Blattlage die Combination mehrere Kräfte darstellt.

Was zunächst die phototaktischen Organismen betrifft, so hat Engelmann[1]) gezeigt, dass die Diatomeen und manche andere in

1) Engelmann, Licht- und Farbenperception niederer Organismen. Pflüger's Archiv Bd. 29 S. 387.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0257-6

ihren Bewegungen ungemein abhängig sind von dem Sauerstoffgehalt des Wassers und unter normalen Bedingungen kaum auf Licht reagiren; er gibt ferner an, dass chlorophyllhaltige Ciliaten, wie Paramaecium Bursaria bei Sauerstoffmangel ganz anders gestimmt sind als bei Sauerstoffanwesenheit, und findet schliesslich in Euglena einen Typus, bei welchem die Lichtreaction vom Sauerstoff in weiten Grenzen unabhängig ist. Demnach würde man sich fragen müssen, ob die bei vielen Pflanzen beobachteten photometrischen Bewegungen thatsächlich solche waren oder ob sie durch Sauerstoff veranlasste chemotaktische Locomotionen darstellten. Die Frage ist hier nicht völlig zu erledigen, weil keine speciellen Experimente vorliegen. Allein ich möchte betonen, dass Verworn,[1]) welcher nach Engelmann Navicula u. a. untersuchte, entgegen den Angaben des letzteren, bei dieser Pflanze unter normalen Sauerstoffverhältnissen Phototaxie constatirte. Es ist demnach für mich nicht zweifelhaft, dass alle oben auf S. 201 aufgezählten Organismen rein phototaktische Eigenschaften besitzen, andererseits wird auf Grund der Angaben Engelmann's des Näheren zu untersuchen sein, wie weit gegebenen Falls die photometrischen Eigenthümlichkeiten durch Chemotaxie und ähnliche Processe verdeckt werden können, resp. wie weit die Lichtstimmung vom Sauerstoff beeinflusst wird. Eventuell würde es auf diesem Wege gelingen, der bis dahin recht räthselhaften Photometrie etwas näher zu kommen.

Werden die phototaktischen Bewegungen durch die Schwere beeinflusst? Die Verdunkelung führt bei Volvox eine durchaus gleichmässige Vertheilung im ganzen Culturgefäss herbei, eine bestimmte Richtung der Kugeln zur Erdoberfläche war nicht zu erkennen. Auch bei Aufsuchung der optimalen Helligkeit zeigte sich keine Beeinflussung der Bewegung durch die Geotaxie.[2]) Dagegen wäre es möglich, dass die Reihenbildung der weiblichen Individuen unter optimaler Beleuchtung und die Orientirung derselben mit dem Mundende nach oben, bis zu einem gewissen Grade von der Schwere abhängig ist. Einen wesentlichen Einfluss aber hat die Anziehungskraft der Erde auf den ganzen Verlauf der Lichtbewegungen bei Volvox keineswegs. Dass die aufrechte Stellung der Spiragyrafäden ein Resultat negativer Geotaxie

---

1) Max Verworn, Psycho-physiologische Protistenstudien, Jena 1889, S. 46 ff.

2) Vgl. F. Schwarz, Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von Chlamydomonas und Euglena. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 2. — Aderhold, Beitrag zur Kenntniss richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jen. Zeitschr. Bd. 22 (1888) S. 310.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0258-2

sei, darauf hat schon Hofmeister[1]) hingewiesen. Auch ich konnte beobachten, dass die Vertikalstellung unter sehr verschiedenen Bedingungen äusserst häufig eintrat und halte eine Einwirkung der Schwere auf Spirogyren nicht für unwahrscheinlich. Nichts destoweniger besitzen die genannten Pflanzen eine typische Phototaxie, denn nur auf diese ist die eigenartige Bündel- und Colonnenbildung unter den verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen zurückführbar. Es dürfte also auch hier das wesentliche Resultat unserer Versuche durch andere Einflüsse nicht getrübt sein.

Bezüglich der Bewegungen der Chloroplasten sind keine Anhaltspunkte vorhanden, welche eine Beeinflussung durch die Schwere erkennen liessen.

Wir kommen zu den orthophototropen Organen. Die vertikale Stellung derselben im Optimum der Beleuchtung ist wohl nur als eine Wirkung des Geotropismus aufzufassen. Würde man, was freilich nicht ganz leicht sein dürfte, solche Sprosse unter der geeigneten Beleuchtung auf den Klinostaten bringen, so müssten dieselben beliebige Lagen im Raum einnehmen, falls nicht andere Factoren („Substratrichtung" etc.) dies verhinderten. In wie weit die Krümmungen gegen das Optimum combinirte Wirkungen des Geotropismus und der Phototropie sind, lehren Versuche Wiesners[2]), in welchen vertikal stehende Keimlinge mit solchen verglichen wurden, welche bei einseitiger Beleuchtung um eine horizontale Achse rotirten. Pflanzen, welche von der Lichtquelle, die hier annähernd das Optimum darstellte, relativ weit entfernt waren, krümmten sich gleich energisch, ob sie auf dem Apparat gedreht wurden, oder ob sie vertikal standen. In der Nähe des Optimums dagegen war der Eintritt der phototropischen Krümmung an den aufrechten Pflänzchen verzögert, die Ablenkung des oberen Sprossendes von der Vertikalen war an diesen innerhalb der Versuchszeit nicht immer so gross, wie an den rotirenden. Je mehr also die Energie der phototropischen Krümmungen wächst, um so mehr tritt der Geotropismus in den Hintergrund, er wird völlig überwunden, gleichsam latent; nur bei geringer Energie der Phototropie macht er sich zum Mindesten in einer Verzögerung der Richtungsbewegung bemerkbar. Ob er er hier im Stande ist, die durch eine specifische Intensität gebotene Lichtlage dauernd zu beeinflussen, ist mir trotz Wiesner's scheinbar widersprechender Ver-

1) W. Hofmeister, Bewegungen der Fäden der Spirogyra princeps. Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturkunde in Württemberg 30. Jahrg. (1874) S. 211.

2) l. c. I. p. 194.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0259-0

suche zweifelhaft. Uebertragen wir das auf unsere Versuche, so unterliegt es keinem Zweifel, dass die Sprosse, welche sich vom Optimum weit entfernt in horizontaler Lage direct auf dieses zuwandten (vgl. auch N. J. C. Müller's in Fig. 7 wiedergegebene Zeichnung), rein phototropische Krümmungen aufwiesen. Die schwächeren Krümmungen in der Nähe des Optimums sind zeitlich sicher von Geotropismus beeinflusst, ob die difinitive Lage der Sprosse gegen das Optimum nicht aber doch ausschliesslich durch das Licht bestimmt wird, müssen weitere Versuche zeigen. Ich halte das für sehr wahrscheinlich.

Wiesner hat dann Versuche angestellt über die Beziehungen zwischen Lichtintensität, Heliotropismus und Längenwachsthum. Er fand, dass die grösste Intensität, bei welcher — allseitige Beleuchtung verausgesetzt — eben noch Längenwachsthum stattfindet, bei manchen Pflanzen über, bei manchen unter derjenigen Helligkeit liegt, bei welcher phototropische Krümmungen ausbleiben. Mit anderen Worten, die optimale Helligkeit für phototropische Objecte hat zu derjenigen, welche das Längenwachsthum sistirt, keinerlei Beziehungen. Aehnlich konnte Wortmann[1]) nachweisen, dass thermotropische Krümmungen selbst dann auftreten, wenn eine Erwärmung über die Temperatur hinaus erfolgte, bei welcher sonst unter allseitiger Erwärmung die Verlängerung aufhört. Auch die Wurzeln zeigen ja hinreichend, dass zwischen dem negativen Heliotropismus derselben und ihrem Längenwachsthum keine directen Beziehungen nachweisbar sind.[2])

Dass die plagiophototropische Bewegungen als der Ausdruck einer specifischen Lichtempfindlichkeit dorsiventraler Gebilde aufzufassen seien, hat man vielfach geleugnet. Frank[3]) hatte bekanntlich den Blättern etc. einen Transversalheliotropismus zuerkannt. Gegen diese Auffassung ist de Vries[4]) aufgetreten und Wiesner[5]) hat ihm später ebenso wie Sachs[6]) zugestimmt. Allein Noll[7]) und Vöchting[8]) haben bereits darauf hingewiesen, dass es durchaus unzulässig ist aus der Reaction, welche die Blattrippen, Blattstiele etc. in de Vries'

1) Wortmann, Einfluss der strahlenden Wärme auf wachsende Pflanzentheile.

2) Vgl. Fr. Darwin, Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. III S. 521. Bot. Zeit. 1883.

3) Frank, Natürl. wagrechte Richtung von Pflanzentheilen.

4) H. de Vries, Ueber einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile. Würzb. Arb. I. S. 223.

5) Wiesner, l. c. I. p. 165.

6) Sachs, Orthotrope u. plagiotrope Pflanzentheile. Würzb. Arb. II.

7) Noll, Normale Stellung zygomorpher Blüthen. Würzb. Arb. III.

8) Vöchting, Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeit. 1888.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0260-1

Experimenten ergaben, auf die Eigenschaften des Ganzen zu schliessen. Die genannten Autoren betonen mit Recht ausdrücklich, dass die fraglichen Organe nur als Ganzes handeln und nur im unverletzten Zustande experimentelle Fragen richtig beantworten. Mögen auch einzelne der von Frank als transversalheliotropisch bezeichneten Gebilde ihre Lichtlage der Combination verschiedener Kräfte verdanken, so ist doch für die meisten Fälle durch de Vries der Transversalheliotropismus keineswegs widerlegt worden, und in neuerer Zeit haben sich die Beweise gehäuft, welche für eine dem Transversalheliotropismus ähnliche Eigenschaft der Pflanze sprechen, also für das, was ich Plagiophototropie genannt habe. So kommt Noll in seiner eben citirten Arbeit, in welcher er auch die fixe Lichtlage behandelt, zu dem Schluss, „dass sonst geotropisch recht empfindliche Blätter ihrer fixen Lichtlage zu Liebe alle denkbaren abnormen Lagen zum Erdradius annehmen, als ob sie ihren Geotropismus bei dem Lichtgenuss gänzlich verloren oder umgewandelt hätten". Ebenso kommt Vöchting zu dem Resultat, dass die Lichtstellung der Laubblätter ausschliesslich durch das Licht bedingt sei, und Krabbe[1]) bestätigt dies in vollem Umfange. Nach diesen Untersuchungen brauche ich kaum noch hervorzuheben, wie auch meine Versuche auf das Deutlichste das Vorgetragene bestätigen. Mochten die Blätter von Phaseolus, Robinia, Tropaeolum orientirt sein wie sie wollten, unter allen Umständen treten dieselben Erscheinungen ein, überall bildeten die Blattflächen einen für jeden Helligkeitsgrad bestimmten Winkel mit den einfallenden Strahlen und documentirten damit auf das Unzweideutigste, dass den Pflanzen eine specifische Fähigkeit — eben die Phototropie —, sich in eine bestimmte Lage zum Licht zu versetzen und in dieser Lage zu verharren, solange keine Beleuchtungsveränderungen eintreten, innewohnen müsse.

Die vorstehenden Erörterungen sollten nur zeigen, dass die Plagiophototropie eine specifische Eigenthümlichkeit der Pflanzen, speciell der dorsiventralen Gebilde ist, und dass demgemäss der gewählte Ausdruck seine Berechtigung hat. Dagegen kann es hier nicht meine Aufgabe sein, den ganzen Mechanismus zu besprechen, welcher zu der bestimmten Lage in jedem Fall führt, schon aus dem Grunde nicht, weil mir eigene Beobachtungen hierüber fehlen. Ich möchte nur betonen, dass ich natürlich mit dem Gesagten den in Rede stehenden Organen nicht alle anderen Eigenschaften als da sind, Geotropismus, Epinastie, Exotropie und wie sie sonst noch heissen mögen,

1) Krabbe, Zur Kenntniss der fixen Lichtlage der Laubblätter. Pringsh. Jahrb. XX. S. 211.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0261-7

absprechen will und kann, diese beeinflussen, unterstützen eventuell die Bewegungen, welche zur fixen Lichtlage führen, ganz unverkennbar; nur das möchte ich festgehalten wissen, dass sie das Endresultat, d. h. kurz gesagt den Einfallswinkel, nicht alteriren. Ich kann mich dabei auf Klinostaten-Versuche von Krabbe stützen, welche Folgendes ergaben: „Der Geotropismus vermag wohl die zur Lichtlage nothwendigen Bewegungen etwas zu beeinflussen, ist aber ausser Stande, das schliessliche Resultat der Lichtwirkung, nämlich die rechtwinkelige Stellung der Blattflächen zum Lichteinfall irgendwie zu modificiren".

Trotz der vorliegenden guten Untersuchungen dürfte über die Mechanik der plagiophototropischen Bewegungen noch nicht das letzte Wort gesprochen sein. Spätere Untersuchungen hätten sich wohl unter Berücksichtigung von Stahl's[1]) Beobachtungen mit der Frage zu beschäftigen, was denn eigentlich unter dem zu verstehen sei, was wir meistens als eine „Ueberwindung" des Geotropsmus durch die Phototropie bezeichnet haben. Alle Versuche deuten auf eine Wechselbeziehung zwischen beiden Erscheinungen hin; sie näher aufzudecken, wäre von hohem Interesse.

Die bisherigen Versuche, welche die fixe Lichtlage der Blätter zu klären bestimmt waren, wurden meistens bei schwachem Licht angestellt, so dass der Einfallswinkel der Strahlen ein Rechter war. In Zukunft wird man wohl die gesammten Erscheinungen in Rechnung ziehen müssen. Daran würde sich dann u. a. die Frage anknüpfen können, ob es heliotropische Torsionen gibt. Krabbe hat in seiner mehrfach citirten Arbeit diese Frage verneint. Dieser Autor hat nun gezeigt, dass in den oberen Gelenkpolstern von Phaseolus weder Epinastie noch Geotropismus nachweisbar ist. Wir sahen aber, dass mit zunehmender Lichtintensität die Blättchen sich in den Gelenken drehen um in Profilstellung zu gelangen. Wie kommt diese Torsion zu Stande? Will man keine völlig unbekannten Grössen einführen um die Krabbe'sche Auffassung zu retten, so wird man kaum umhin können zuzugestehen, dass hier Phototropie allein wirkt. Und warum soll eine vom Plasma veranlasste verschiedene Ausdehnung bestimmter Zellcomplexe keine Drehung herbeiführen können? Ambronn[2]) hat theoretisch gezeigt, dass solches durchaus denkbar ist, und Uhlitzsch[3]) hat ebenfalls auf Grund einiger Versuche betont,

1) Stahl, Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. d. bot. Ges., 1884, S. 383.

2) Ambronn, Ueber heliotropische und geotropische Torsionen. Ber. d. d. bot. Ges. II. S. 183.

3) Uhlitzsch, Untersuchungen über das Wachsthum der Blattstiele. Diss. Leipzig 1887, S. 40.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0262-3

dass Torsionen durch die ausschliessliche Wirkung des Lichtes in den Blattstielen hervorgebracht werden können.

Ein Analogon zu derartigen Torsionen bieten jedenfalls die Drehungen der Chlorophyllplatte, welche wir bei Mesocarpus wahrnahmen. Ich kann mir nicht vorstellen, wie hier differente Kräfte wirksam sein sollen; es liegt doch gewiss viel näher, anzunehmen, dass das Protoplasma hier direct infolge der Reizwirkung des Lichtes Kräfte frei macht, welche die Torsion besorgen.

Pfeffer[1]) hat als photonastische Bewegungen diejenigen, welche durch steigende oder fallende, übrigens allseitig gleichmässige Beleuchtung hervorgerufen werden, als heliotropische, in gewohnter Weise, die durch einseitigen Lichtangriff erzeugten und in ihrer Richtung hiervon abhängigen Krümmungen bezeichnet. Auf das Zusammenwirken beider Factoren führt er die günstige Lage plagiotroper Organe zurück, offenbar in der Erkenntniss, dass der gewöhnliche Heliotropismus als Erklärung für diese Vorgänge nicht ausreicht. Nachdem ich zeigen konnte, dass alle bis dahin Heliotropismus genannten Vorgänge in erster Linie von der Intensität des Lichtes abhängen, dürfte es zweckmässig sein, den Begriff der Photonastie fallen zu lassen.

IV. Die Zweckmässigkeit der photometrischen Bewegungen.

Die ausserordentliche Präcision, mit welcher alle im Vorstehenden behandelten Bewegungen ausgeführt werden, legt unwillkürlich die Frage nach deren Zweckmässigkeit nahe. Ich hatte schon in der Einleitung hervorgehoben, dass wohl alle Pflanzen auf eine gewisse Helligkeit insofern angewiesen sind, als für sie eine specifische Lichtintensität *während der Dauer der Vegetation* unerlässlich ist. Wir haben nun des Weiteren in unseren Experimenten verfolgen können, wie jede Pflanze resp. jeder Pflanzentheil die Erreichung einer gewissen Helligkeit mit den verschiedensten Mitteln erstrebt. Gibt nun die im Experiment zum Ausdruck kommende Lichtstimmung auch diejenige Lichtmenge an, welche *dauernd* ein normales Gedeihen bedingen würde? Eine präcise und allgemein giltige Antwort lässt sich darauf kaum geben, weil ausreichende Experimente, welche über die *dauernd* erforderliche Lichtmenge Aufschluss geben, weder von meiner, noch von anderer Seite vorliegen; immerhin mag auf einige hierbei in Betracht kommende Punkte hingewiesen werden.

1) Pflanzenphysiologie II. S. 287.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0263-9

Sehen wir Volvox u. a. auf eine bestimmte Helligkeit im Freien sowohl wie in der Cultur zusteuern, so liegt der Gedanke nahe, diese Helligkeit auch als die dauernd gedeihliche anzusprechen. Für Spirogyra könnte dasselbe gelten, allein diese Gattung liess sich bislang nicht vollständig cultiviren, auch wenn man ihr volle Bewegungsfreiheit in den verschiedenen Intensitätsgraden liess, was mit Hilfe des oben beschriebenen Apparates ja nicht schwer war. Berücksichtigen wir ferner die Thatsache, dass bei meinen Algen-Culturversuchen Schwärmsporen von Monostroma, viele Ectocarpusarten etc. auf eine Helligkeit zustrebten, in welcher sie nachher relativ rasch zu Grunde gingen, so muss es fraglich erscheinen, ob die erstrebte Helligkeit diejenige ist, welche den Pflanzen dauerndes Wachsthum gestattet. Vielmehr scheint in vielen Fällen die in der photometrischen Bewegung aufgesuchte Lichtstärke über der dauernd zuträglichen zu liegen. Man würde demnach diese Pflanzen etwa mit den Vögeln etc. vergleichen können, welche gegen das Licht fliegen, gleichgültig, ob sie dabei zu Grunde gehen oder nicht. Dabei könnten aber diese Bewegungen indirect zweckmässig sein. Es könnte z. B. eine hohe Lichtstimmung der Spirogyren, welche über der im Wasser gewöhnlich gegebenen liegt, bedingen, dass dieselben sich stets nahe der Oberfläche halten. Ich zeigte in einer früheren Arbeit, dass die kleinen Ectocarpeen sich mit Vorliebe auf der Unterseite der Fucus- etc. Thallome ansiedeln. Die relativ hohe Lichtstimmung der Schwärmer dürfte es bedingen, dass dieselben auf ihrem Wege aus der Tiefe nach der Oberfläche an Fucusthallome anstossen, hängen bleiben und sich damit an einem günstigen Ort entwickeln.

Analoges gilt wohl für die orthophototropischen Bewegungen. Wenn wir z. B. beobachten, dass die Keimlinge von Lepidium sativum sich erst im concentrirten Sonnenlicht abkehren, resp. indifferent sind, so ist kaum anzunehmen, dass dies die für das Gedeihen der Kresse optimale Lichtintensität anzeigt. Bestätigt wird diese Vermuthung durch Beobachtungen, welche ich an Polysiphonia nigrescens häufig machen konnte. Die Sprossen wachsen auch dann energisch dem Fenster zu, wenn sie relativ hell stehen, also unter Intensitätsgraden leben, unter welchen sie auf die Dauer ein abnormes Wachsthum zeigen. Das alles lässt vermuthen, dass vielen photometrischen Bewegungen nur eine indirecte Zweckmässigkeit zukomme. Dieselbe könnte bei Polysiphonia z. B. darin liegen, dass auf diesem Wege die Sprosse sich in die Richtung des einfallenden Lichtes stellten um dasselbe so gleichsam in Profilstellung aufzufangen. Auf diese

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0264-5

Weise würden auch die Blattbüschel dieser Species, welche fast nur an den Spitzen auftreten, am besten als Schattendecke wirken. Auch von den Sprossen, welche breite Blätter tragen, wird man annehmen können, dass sie ihre Lichtkrümmungen in erster Linie mit Rücksicht auf die Blätter ausführen, und es wäre die Aufgabe weiterer Untersuchungen, festzustellen, in wie weit hier Correlationen gegeben sind.

Die plagiotropischen und plagiophototaktischen Bewegungen wird man geneigt sein als direct zweckmässige anzuerkennen. Indess fehlen hier jegliche experimentelle Anhaltspunkte.

Mit dem hier in den letzten Zeilen Vorgetragenen halte ich die Sache selbstverständlich nicht für erledigt; ich wollte nur darauf hinweisen, dass hier noch ein Feld für weitere Beobachtungen gegeben ist.

V. Allgemeines.

Vergleichen wir die photometrischen Bewegungen mit anderen Reizerscheinungen, so springt die ausserordentliche Aehnlichkeit derselben mit vielen derselben sofort in die Augen. Eine besonders auffallende Analogie weisen die chemotaktischen Bewegungen[1]) auf, speciell diejenigen, welche Massart[2]) als tonotaktische bezeichnet hat. Er zeigte, worauf übrigens Pfeffer schon hingedeutet hatte, dass viele Salzlösungen weniger vermöge ihrer chemischen Beschaffenheit als vermöge ihrer Concentration anziehend oder abstossend wirken. Massart wies nach, dass bei einer für jedes Salz bestimmten Concentration Indifferentismus gegeben ist; unterhalb dieser erfolgt Anziehung, oberhalb derselben Abstossung. Weitere Untersuchung zeigt, dass die verschiedenen Salze proportional ihrem isotonischen Coëfficienten wirken. Wie also jeder Intensität des Lichtes (innerhalb gewisser Grenzen) eine specifische Wirkung auf die Bewegungen der Pflanzen zukommt, so hängt die tonotaktische Bewegung von der Energie der Wasseranziehung seitens der Salzlösungen ab. Es herrscht in dieser Beziehung also volle Uebereinstimmung. Diese geht aber noch weiter, die Tonotaxie ist ebenfalls von der „Salzstimmung“ ababhängig, wenn der Ausdruck gestattet ist, denn Organismen, welche in Salzlösungen längere Zeit verweilt hatten, erforderten eine höhere Concentration zur Erreichung des Indifferenzpunktes. Während wir

1) Pfeffer, Locomotrische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Tübinger Arb. I. S. 263 ff. — Pfeffer, Chemotaktische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen. Das. II. S. 582 ff.

2) Massart, Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines. Archives de Biologie T. IX (1889) p. 515.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0265-0

in der Lage sind, im einen Fall diese Erscheinung direct auf den Turgor zurückzuführen, vermögen wir im anderen leider nur ganz allgemein von einem „Gewöhnen" an eine veränderte Helligkeit zu sprechen.

Für den Thermotropismus gilt Gleiches. Wortmann[1]) konnte zeigen, dass die Plasmodien von Fuligo varians in einer Temperatur von 36° keine thermotropischen Bewegungen ausführten, bei höheren Wärmegraden dagegen negative, bei niederen positive Richtung einschlugen; auch manche Wurzeln[2]) zeigten völlig analog einen „Grenzpunkt", bei welchem die positive in die negative Bewegung umschlug, nicht ohne dass auch hier häufig Indifferentismus zur Beobachtung gekommen wäre. An Sprossen constatirte Wortmann entweder negativen (Lepidium) oder positiven (Zea) Thermotropismus, fand aber in beiden Fällen bei bestimmten Temperaturen das Ausbleiben der Krümmungen. Dass damit der Indifferenzpunkt erreicht war, liegt um so näher anzunehmen, als Wortmann für Lepidium fand, dass die Zeitdauer bis zum Eintritt der Krümmung der Intensität der Wärmestrahlen umgekehrt proportional ist. Das ist dasselbe Gesetz, welches Wiesner für die sogen. positiv heliotropischen Sprosse constatirte.

Liegen auch für den Hydrotropismus nicht so eingende Untersuchungen vor, so ist doch nach dem ganzen Verlauf der bis dahin angestellten Versuche kaum zu bezweifeln, dass die Bezeichnung derselben als psychometrische Bewegung berechtigt ist. Diese und andere Reizbewegungen mögen unerörtert bleiben, weil nicht hinreichendes Material über dieselben vorliegt.

Bei allen genannten Vorgängen handelt es sich um das Aufsuchen von der augenblicklichen Stimmung entsprechenden optimalen Verhältnissen, und in den meisten Fällen hat das Optimum eine mittlere Lage, so dass nach dem früheren Ausdruck positive und negative Bewegungen je nach der Versuchsanstellung wahrgenommen werden können. Nothwendig ist das indess nicht. Wir können uns z. B. eine Pflanze so hoch gegen das Licht gestimmt denken, dass für uns die Intensität, bei welcher Indifferentismus eintritt, nicht mehr herstellbar ist, andererseits kann die Stimmung so niedrig sein, dass das

1) Wortmann, Thermotropismus der Plasmodien von Fuligo varians. Ber. d. d. Ges. III. (1885). — Ders., Einfluss der strahlenden Wärme auf wachsende Pflanzentheile. Bot. Zeit. 1883.

2) Ders., Ueber den Thermotropismus der Wurzeln. Bot. Zeit. 1885.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0266-6

Optimum annähernd oder vollständig mit obsoluter Dunkelheit zusammenfällt. Es käme dann im ersten Fall nur der Ast A der Curve in Fig. 2 zur Beobachtung, im zweiten nur der Ast B, wie die Skizze andeutet. Um specielle Fälle dem allgemeinen Schema zu subsumiren würde es z. B. genügen, wenn der Nachweis erbracht würde, dass mit steigender Intensität die Reizenergie abnimmt oder zunimmt, damit wäre dann gesagt, ob wir den Ast A oder B der genannten Curve vor uns hätten und wo das Optimum zu suchen sei. Diese Ueberlegungen gelten für alle obgenannten Reizerscheinungen und demnach stellt die in Fig. 2 gezeichnete Curve die Verhältnisse für alle diese dar.

Ein weiterer Vergleich der in Rede stehenden Reizerscheinungen lehrt uns, dass die Abweichung von der optimalen Lichtintensität, Temperatur, Concentration etc. für das Zustandekommen einer Bewegung durchaus unerlässlich ist, und weiterhin wird erfordert, dass diese Abweichung von der Pflanze auch empfunden wird. Das genügt aber noch nicht; allseitig gleiche Helligkeit, Temperatur etc. wird zwar von der Pflanze empfunden, aber sie gibt noch keinen Grund für eine Bewegung ab, diese wird erst ausgelöst, wenn die Abweichung vom Optimum auf verschiedenen Seiten des fraglichen Gebildes ungleichmässig erfolgt, und zwar muss die Differenz so gross sein, dass sie von der Pflanze percipirt werden kann. Sind diese Bedingungen erfüllt, dann tritt eine äusserlich sichtbare Reaction ein, das Organ richtet sich nach der Seite, welche dem Optimum am nächsten liegt, gleichgiltig, ob dasselbe unter den gegebenen Verhältnissen völlig erreichbar ist oder nicht. Daraus ergibt sich aber ohne Weiteres, was ich schon mehrfach betonte, dass nicht die Richtung, in welcher sich die als Licht, Wärme etc. bezeichneten Schwingungen fortpflanzen, das Massgebende ist, sondern die Lage des Optimums resp. die Richtung, in welcher sich die Intensität resp. Concentration auf das Optimum hin abstuft. Solches gilt direct für die radiären Gebilde im weitesten Sinne.

Dass die dorsiventralen Organe, die bilateralen Chloroplasten etc. bei allseitig vollkommen gleichmässiger Beleuchtung keine Lichtbewegungen ausführen werden, ist wohl zweifellos, thatsächlich dürfte aber bisher in keinem Versuch dies wirklich erfolgt sein, und ich wüsste vorläufig nicht, wie man es anzufangen hätte, um etwa ein am Spross befindliches Blatt genau allseitig zu beleuchten. Sobald eine Helligkeitsdifferenz in verschiedenen Richtungen gegeben ist, beginnt wie bei radiären Organen die Reaction, gleichzeitig tritt aber

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0267-2

der Unterschied gegen die letztgenannten hervor, indem die Flächenausbreitung der fraglichen Gebilde ihre Rechte fordert. Besonders bei dorsiventralen Pflanzentheilen wird es deutlich, dass stets eine morphologisch bestimmte Seite den helleren, die entgegengesetzte (Unterseite) den schwächeren Intensitätsgraden zugekehrt wird. Damit ist dann schon gesagt, dass hier mehr als bei radiären Pflanzen die Lage der dominirenden Lichtquelle in Frage kommt, und wir wissen, dass die Fläche sich gegen diese in bestimmter Weise einstellt. Insofern kann man hier correct von einem Einfluss der Strahlenrichtung sprechen. Wie sich dorsiventrale Gebilde gegen andere als Lichtreize verhalten, ist mir nicht bekannt, vor der Hand liegt aber kein Grund vor, anzunehmen, dass sie anders reagiren würden.

Die besprochenen Reizerscheinungen haben nach allem ihren letzten Grund in dem Empfindungsvermögen des Protoplasmas, nur wenn dieses Intensitätsunterschiede gleichsam wahrnimmt, dann erfolgt eine Reaction. Darauf hat Pfeffer[1]) besonders scharf auf Grund seiner Beobachtungen an den chemotaktischen Samenfäden hingewiesen und meine Experimente an den photometrischen Pflanzen bestätigen das vollauf. Damit schreiben wir aber den Pflanzen ein Empfindungs- und Unterscheidungsvermögen zu, welches von dem Empfindungsvermögen der Thiere nicht wesentlich abweicht, und ich trage kein Bedenken, die durch unbewusste Empfindungen herbeigeführten Reflexe in eine Linie mit den hier beobachteten Erscheinungen zu stellen, halte z. B. die Verengerung und Erweiterung der Pupille unseres Auges infolge verschiedener Helligkeiten für eine Erscheinung, welche den photometrischen Bewegungen der Pflanzen durchaus in den wesentlichen Grundlagen analog ist.

Auch Engelmann[2]) hat den niederen Organismen einen den höheren Thieren analogen Licht- und Farbensinn zuerkannt. Er sieht in den Resultaten seiner Untersuchungen über Bacterium photometricum mit vollem Recht einen vortrefflichen Beweis für die Einheit der organischen Natur, für die Uebereinstimmung dieser und ähnlicher Erscheinungen im Thier- und Pflanzenreich.

Auf das Gleiche weisen die Untersuchungen von Loeb[3]) über

1) l. c. p. 478.

2) Engelmann, Licht- und Farbenperception niederer Organismen. Pflüger's Archiv Bd. 29 S. 387. — Ders., Bacterium photometricum das. Bd. 30 S. 95.

3) Loeb, Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890. — Ders., Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Thiere etc. Pflüger's Archiv Bd. 47 (1890) S. 391.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0268-8

den Heliotropismus der Thiere hin. Der Autor sucht nachzuweisen, dass die vom Licht inducirten Bewegungen der Thiere genau den gleichen Gesetzen folgen wie die der Pflanzen; unter etwas einseitiger Betonung des Sachs'schen Standpunktes, dass die Richtung der Strahlen das Maassgebende sei, will er Aehnliches für die Thiere darthun. Seine Experimente sind nicht überall, wie auch schon von Wortmann[1]) in seinem Referat über diese Arbeit betont wurde, völlig beweiskräftig und vor allem liefern sie nicht den Nachweis, dass die Richtung der Strahlen das Maassgebende sei. Nach dem Schema der bisherigen Untersuchungen über Phototaxie und Heliotropismus angestellt, mussten sie freilich das angedeutete Resultat liefern. Ich habe einige Versuche mit Mehlwürmern angestellt und konnte mich durch dieselben überzeugen, dass eine Lichtempfindlichkeit unzweifelhaft vorhanden ist, konnte aber auch ebenso sicher nachweisen, dass die Strahlenrichtung nur insofern Einfluss hat, als dadurch event. die Helligkeit beeinflusst wird. Ich bezweifle demnach nicht, dass die heliotropischen Erscheinungen der Thiere — und darauf legt auch Loeb das Hauptgewicht — mit denen der Pflanzen übereinstimmen, ja man wird auch hier, wenn man will, phototaktische und phototropische Bewegungen unterscheiden können und mit ersteren Namen die freien Ortsbewegungen bezeichnen, mit letzterem aber die Fälle, in welchen nach Loeb die festsitzenden Thiere auf irgend eine Art eine durch das Licht inducirte Krümmung ihrer Gehäuse ausführen. Ist hier also wieder eine genaue Uebereinstimmung von Thier und Pflanze constatirt, so wird man Loeb auch zustimmen müssen, wenn er leugnet, dass diese Erscheinungen auf einem Instinkt und Willen der Thiere beruhen. Die Bewegungen werden ihnen durch äussere Factoren aufgezwungen und sind — wenn sie auch bei höheren Thieren zum Bewusstsein kommen mögen — doch von diesen zunächst unabhängig, und als solche verdienen sie wohl am besten den Namen Reflexbewegungen. So hat auch Verworn[2]) die Reizerscheinungen bezeichnet, welche er und viele vor ihm an den Protisten beobachteten. Man wird dieser Auffassung auch dann zustimmen können, wenn man nicht mit dem genannten Autor annehmen will, dass diese Vorgänge primitive psychische Processe darstellen. Wäre das der Fall, so müsste man auch den höheren Pflanzen auf Grund ihrer Reizbarkeit eine Psyche zuerkennen. Dazu nöthigen aber die vorliegenden Beobachtungen kaum, selbst, wenn man den Begriff der Psyche in dem

1) Bot. Zeit. 1889.

2) Max Verworn, Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0269-6

erweiterten Sinne fast, in welchem Verworn ihn aufgefasst wissen möchte. Mag dem sein wie ihm wolle, so viel scheint mir festzustehen, dass das Empfindungsvermögen bei Thieren und Pflanzen auf derselben Basis ruht.

Ist das aber der Fall, so müssen auch die allgemeinen Gesetze, welchen das Empfinden unterworfen ist, die gleichen sein, es muss das psychophysische oder Weber'sche Gesetz, welches besagt, dass die Empfindung wächst proportional dem Logarithmus des Reizes überall, wo es sich um Empfindungen handelt, seine Giltigkeit bewahren. Nachdem es zunächst für menschliche Empfindungen aufgestellt und erwiesen war, hat Pfeffer[1]) die gleichen Beziehungen zwischen Reiz und Reaction an den chemotaktischen Organismen erkannt. Dass es auch für andere Reizerscheinungen sich bewahrheiten wird, bezweifle ich um so weniger, als ich nach den Resultaten meiner Versuche die Giltigkeit des Gesetzes auch für die photometrischen Bewegungen für zweifellos halte. Den völlig exacten Beweis hoffe ich demnächst liefern zu können, verzichte daher hier auf Widergabe einiger Thatsachen, die für das eben Gesagte sprechen.

Nicht unterlassen möchte ich es, hier noch auf einen Punkt hinzuweisen; es betrifft die Reizerscheinungen im Allgemeinen. Pfeffer[2]) hat als Reiz „auslösende Wirkungen auf den und in den Organismen" definirt und auch Sachs hat in seinen Vorlesungen sich an einen ähnlichen Gedankengang gehalten. Letzterer hat die Sache so dargestellt, als ob die Pflanze sich in einem labilen Gleichgewicht befände, welches durch den Reiz gestört würde. Gegen die Erörterungen genannter Autoren ist nicht das Geringste einzuwenden, soweit sie sich auf Mimosa und ähnliche Fälle beziehen. Dagegen glaube ich aber betonen zu müssen, dass die photometrischen Bewegungen und analoge Fälle etwas anders beurtheilt werden müssen. Berücksichtigen wir z. B. die Bewegungen von Volvox, von Mesocarpusplatten und Blättern, so ergibt sich leicht, dass hier die Lichtintensität nicht bloss die Bewegung auslöst, sondern dass auch dieselbe Lichtintensität wieder die Bewegung sistirt, nämlich dann, wenn sich das Blatt etc. auf eine ganz bestimmte Helligkeit einstellt. Man wird also hier die Reizerscheinung etwas anders auffassen müssen als bei Mimosa, und es dürfte der Reiz nicht als ein einfacher Auslösungsprocess, sondern vielmehr als ein äusserer Factor erkannt werden, welcher ganz allgemein den Gang gewisser Bewegungen vom Anfang bis zum Ende beeinflusst.

1) l. c.

2) Locomot. Richtungsbewegungen. Tübinger Arb. I. S. 473.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0270-7