

VI.

Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile.

Von

Dr. Hugo de Vries.

Im Anfang des Sommersemesters 1871 legte Herr Professor SACHS mir die Frage zur experimentellen Beantwortung vor, inwieweit sich bilateralsymmetrische Pflanzentheile bei ihren geotropischen und heliotropischen Bewegungen anders verhalten als die gewöhnlichen senkrecht wachsenden Stengel. Unter seiner Leitung habe ich im vergangenen Sommersemester im botanischen Institut der Universität Würzburg eine Reihe von Untersuchungen hierüber angestellt, deren Resultate ich hiermit der Oeffentlichkeit übergebe. Für die vielfache Belehrung und Unterstützung bei dieser Arbeit fühle ich mich Herrn Professor SACHS, meinem verehrten Lehrer, zum lebhaftesten Dank verpflichtet.

Meine Untersuchungen beziehen sich lediglich auf Blätter und nicht-vertikale Sprosse von Gefäßpflanzen. Weder die Beschreibung der Richtungen, welche diese in der Natur einschlagen, noch eine vollständige Erklärung aller bei dem Erreichen dieser, oder bei dem Verlassen künstlich gegebener Richtungen beobachteten Erscheinungen liegt im Zwecke meiner Arbeit; ich beabsichtigte nur einige der wichtigsten Ursachen dieser Erscheinungen experimentell festzustellen. Dass eine solche Auffassung des Gegenstandes bei dem jetzigen Zustande unserer Kenntnisse berechtigt ist, wird, wie ich glaube, die Behandlung der einschlägigen Literatur zur Genüge zeigen.

I. Historisches und Kritisches.

Schon von den ältesten Forschern, welche überhaupt den Richtungen der Pflanzentheile eine wissenschaftliche Betrachtung widmeten, wurde es als eine selbstverständliche, sich durch eine einfache Ueberlegung leicht ergebende Thatsache ausgesprochen, dass bei den Richtungen der nicht-vertikalen Stengelorgane dieselben Ursachen bestimmend mitwirken, denen

auch die vertikal aufwärts oder abwärts gerichteten Pflanzenorgane ihrer Richtung verdanken. Man versuchte die Abweichung von der Vertikale dadurch zu erklären, dass man mit den überall wirkenden Ursachen, in diesen Fällen neue sich combinirt dachte, indem der Gleichgewichtszustand aller wirkenden Ursachen die schiefe Richtung des Organes bestimmte. Da also die senkrecht aufwärts oder abwärts wachsenden Organe den einfachsten Fall bildeten, wurden diese hauptsächlich studirt, und die schiefe wachsenden nur gelegentlich als Anhang oder Erweiterung mit in die Untersuchung hineingezogen. Nur für BONNET bildeten die Blätter den Hauptgegenstand seines Studiums, und auch er verglich ihre Richtung und deren Ursachen mit den Vorgängen in vertikalen Stengeln als mit dem einfacheren Falle.

Bis vor einem Jahre war diese Richtung der Untersuchung die allgemeine, und weil ich hier nicht auf die Literatur über die Ursachen der Richtung senkrechter Pflanzentheile eingehen kann, werde ich mich darauf beschränken müssen, das Wenige hervorzuheben, was bei den Untersuchungen über diese gelegentlich auch über Blätter und nicht-vertikale Sprosse mitgeteilt wurde. Eine eingehendere Besprechung wird dann aber eine im vorigen Jahre von Dr. A. B. FRANK veröffentlichte Abhandlung finden müssen, in der ganz andere, den früheren widersprechende Ansichten vertreten werden.

DODART¹⁾ war der erste, der darauf aufmerksam machte, dass die oberirdischen Pflanzentheile bestimmte Richtungen einschlagen, und diese, wenn sie aus ihnen herausgebracht sind, wieder anzunehmen suchen. Er zog hierbei hauptsächlich nur die Stengel in Betracht.

BONNET hingegen behandelte in der zweiten Abhandlung seines berühmten Werkes „Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes“ ausführlich die Richtungen der Blätter und ihre Eigenschaft diese wieder anzunehmen, wenn sie durch irgend eine äussere Ursache aus derselben abgelenkt worden sind. Auch prüfte er die Abhängigkeit der hierbei beobachteten Erscheinungen von verschiedenen Umständen, und versuchte es auf diese Weise empirisch ihre Ursache aufzufinden. Wenngleich dieses Letztere ihm nicht gelungen ist, so bildeten doch die von ihm beschriebenen und entdeckten Thatsachen eine breite und sichere Grundlage für jede weitere Forschung. Er zeigte, dass die Blätter die Oberseite ihrer Spreite gegen das Licht wenden, oder genauer, dass sie ihre Fläche senkrecht auf die Richtung des stärksten einfallenden Lichtes stellen und dabei ihre Oberseite diesem zukehren; er fand dieses sowohl bei diffussem Tageslicht, bei direktem Sonnenlicht, bei natürlicher oder künstlicher einseitiger Be-

1) Histoire de l'Acad. Roy. d. Sc. 1699. p. 60—62; Ibidem 1700. p. 64—64.

2) Deutsch von ARNOLD: Untersuchungen über den Nutzen der Blätter bei den Pflanzen. 1762. S. 45—94.

Uel
leuchtung
Lichtque
gewaltsa
nehmen,
mehr od
Blätter a
peratur
wegunge
ausgeföh
Die
welcher
dem Ein
ständig
äusseren
Behandl
holte, g
versuche
flüsse d
Stengel.
Blätter
BONNET
wachsen
DUTROCH
artigen Z
das Lieb
dass ger
der Unt
welche
z. B. m
Seite de
Bei
malen S
stiel, ja
dass die
sowohl
ich wer
führen.
1) die A

1) D
animaux.
2) I.
3) D
4) D

leuchtung (im Freien oder am Fenster) als auch bei Benutzung künstlicher Lichtquellen. Werden die Blätter aus dieser, für sie normalen Richtung, gewaltsam herausgebogen, so suchen sie die frühere Lage wieder anzunehmen, und erreichen dieses mittelst Krümmungen oder Achsendrehungen mehr oder weniger vollständig. BONNET fand ferner, dass abwärts gebogene Blätter auch in völliger Dunkelheit sich aufwärts richten, dass höhere Temperatur diese Bewegungen fördert, und dass bei vielen Blättern diese Bewegungen nur mittelst gewisser Theile, z. B. der Blattstiele oder der Polster ausgeführt werden.

Die Erklärung, welche BONNET von diesen Erscheinungen gab, und welcher seine Meinung zu Grunde lag, dass die Unterseite der Blätter zu dem Einsaugen des Thaues bestimmt sei, also diesen aufsuche, wurde vollständig von DUTROCHET¹⁾ widerlegt, der das Licht und die Schwere als die äusseren Ursachen dieser Bewegungen nachwies. Schon durch die kritische Behandlung der Versuche BONNET's, welche er zum grössten Theile wiederholte, gelang es ihm diesen Nachweis zu liefern. Durch seine Rotationsversuche zeigte er, dass viele Blattstiele sich unter dem combinirten Einflusse der Schwere und der Centrifugalkraft ähnlich verhalten wie die Stengel.²⁾ Ferner betonte er, dass es nicht immer die Oberseite der Blätter ist, welche sich gegen das Licht kehrt. Schon DUHAMEL³⁾ und BONNET sahen die Blätter des *Viscum album* in jeder Lage gegen das Licht wachsen, und in jeder ihnen willkürlich gegebenen Lage verharren; DUTROCHET wies aber auf die Blätter mehrerer Gramineen, auf die blattartigen Zweige des *Ruscus aculeatus* u. s. w., welche ihre Unterseite gegen das Licht wenden. Er erklärte dieses Verhältniss durch die Beobachtung, dass gerade bei diesen Arten es die Oberseite ist, welche das sonst auf der Unterseite befindliche luftreiche Gewebe besitzt. Diejenigen Blätter, welche einen solchen Unterschied ihrer beiden Seiten nicht zeigen, wie z. B. manche *Allium*-Arten, richten entweder die obere, oder die untere Seite des Blattes gegen das Licht.

Bei seiner Erklärung⁴⁾ der Eigenschaft der Blätter den verlorenen normalen Stand wieder anzunehmen, berücksichtigt DUTROCHET nur den Blattstiel, ja er betrachtet die Spreite als ganz passiv bei diesen Bewegungen. Dass dieses Letztere nicht richtig ist, lehrt die Betrachtung dieser Bewegungen sowohl bei gestielten Blättern als zumal bei ungestielten ohne Mühe, und ich werde unten mehrfach die Gelegenheit haben, hiervon Beispiele anzuführen. Für die Bewegung der Blatttheile giebt er zwei Ursachen an:

- 1) die Aufwärtskrümmung unter dem Einfluss der Schwere, welche Eigen-

1) DUTROCHET, Mém. pour servir à l'hist. anat. et physiol. d. végétaux et des animaux. I. II. p. 96.

2) l. c. II. p. 53.

3) DUHAMEL, Divers. Obs. sur le Guy; Hist. de l'Acad. Roy. d. Sc 1742, Mémoires p. 483.

4) DUTROCHET, l. c. II. p. 109.

schaft also den Blattstielen und Stengeln gemeinsam ist, und 2) krümmen sich nach ihm die Blattstiele dem Lichte zu, aber nur wenn dieses ihre Unterseite trifft. Beide Angaben sind der Hauptsache nach richtig, bedürfen aber, wie sich im Laufe meiner Abhandlung ergeben wird, einer Vervollständigung um für alle Fälle Geltung zu haben.

Schon dreissig Jahre vorher hatte KNIGHT¹⁾, als er durch seine Rotationsversuche den direkten Nachweis zu liefern suchte, dass es die Schwere sei, welche die Richtung der vertikalen Stengel und Wurzeln bestimmt, eine Erklärung für die Wirkung der Schwere auf nicht-senkrechte Aeste versucht. Er nahm für die Stengel im Allgemeinen an, dass der in ihnen enthaltene Saft, sobald sie sich nicht in der vertikalen Lage befinden, durch die Schwere beeinflusst wird, und sich also auf der unteren Seite anhäuft. Hierdurch würde das Wachstum dieser Seite gefördert, und könne eine Aufwärtskrümmung eintreten. In der Wirklichkeit trete diese nur dann kräftig ein, wenn der Stengel sehr saftreich sei, und verursache einen senkrechten Stand (vertikale Stengel); für die nicht-vertikalen Stengel nahm er an, dass sie nicht saftreich genug seien, um diese Krümmung auszuführen, bei welcher ja das Gewicht des Astes zu überwinden sei. Hiernach betrachtete KNIGHT die Richtung dieser Zweige als die Folge zweier einander entgegenwirkender Kräfte, deren eine sie herabzieht, und deren andere sie aufwärts zu richten strebt.

HOFMEISTER²⁾, der die Wirkungen der Schwerkraft auf die Pflanzen einer ausführlichen Untersuchung unterwarf, benutzte zu seinen Versuchen über Organe mit Gewebespannung sowohl Stengel als auch Blattstiele, und lieferte hierdurch einen erneuten Beweis für den ursächlichen Zusammenhang, der an vertikalen und nicht-vertikalen Pflanzentheilen beobachteten Richtungen und Richtungsänderungen. Einige Fälle von nicht-vertikaler Richtung erläuterte er eingehender.³⁾ Eine Behauptung von DUTROCHET⁴⁾ widerlegend, zeigte er, dass bei der Hängeesche das Herabhängen der Aeste durch ihr Gewicht verursacht wird, indem dieses grösser ist als die Kraft, mit der sie sich geotropisch aufwärts zu krümmen suchen. Die schon von DUTROCHET⁵⁾ angegebene Thatsache, dass die Ausläufer von Typha, Sparganium und Equisetum in wagerechter oder schief abwärtsgeneigter Richtung, ja oft senkrecht abwärts wachsen, erklärt er dadurch, dass sie sich zwar geotropisch aufwärts zu krümmen suchen, daran aber durch verschiedene Widerstände gehindert werden, welche sie in der einmal angenom-

1) KNIGHT, On the direction of the Radicle and Germen during the Vegetation of seeds; Philosoph. Transact. 1806. I. p. 99

2) W. HOFMEISTER, Ueber die durch Schwerkraft bestimmte Richt. v. Pflanzentheilen Ber. d. math.-phys. Cl. d. K. S. Ges. d. Wiss. 1860. S. 175.

3) HOFMEISTER, l. c. S. 205.

4) DUTROCHET, Mémoires. II. p. 90.

5) DUTROCHET, l. c. II. p. 6. 26.

menen Richtung festhalten. Sobald der Widerstand entfernt werde, oder sobald durch gesteigerte Ernährung das Streben zur Aufwärtskrümmung hinreichend erstarkt sei, finde eine Aufwärtskrümmung wirklich statt.

In seinem Handbuch¹⁾ zeigte HOFMEISTER dann weiter, dass auch die heliotropischen Krümmungen der Blattstiele mit denen der Stengel übereinstimmen. Die Resultate der verschiedenen Untersuchungen über die Ursachen der Richtung nicht-vertikaler Sprosse zusammenfassend, spricht er, Seite 286, den Satz aus: „Auf dem Zusammenwirken von positivem Heliotropismus, von Belastung von der Lothlinie abweichender Sprosse durch das krümmungsfähige Endstück und von geocentrischen Krümmungen, beruhen die mannichfachen, specifisch verschiedenen und charakteristischen Richtungen seitlicher Auszweigungen von Bäumen und Sträuchern.“ Die Ursache, durch welche die Blätter ihre Vorderseite gegen das Licht zu wenden suchen, wird von ihm als eine Art negativen Heliotropismus bezeichnet, und darin gefunden, dass „eine Fläche oder Kante des krümmungsfähigen Organs von einem Gewebe gebildet ist, welches bei dem Empfange einer Beleuchtung von bestimmter Intensität sich stärker ausdehnt, stärker wächst, als alle übrigen Gewebe des Organs“.²⁾

Auch SACS vertrat in seinem Handbuch der Experimentalphysiologie³⁾ die Ansicht, dass die bei vertikalen und nicht-vertikalen Organen durch das Licht oder die Schwere entstehenden Krümmungen wesentlich die nämliche Ursache haben. In Bezug auf die Wirkung der Schwere zeigte er, dass bei den geotropischen Aufwärtskrümmungen die Unterseite stärker in die Länge wächst als die Oberseite, und gründete hierauf eine neue Erklärung dieser Erscheinungen, indem er die Ansicht HOFMEISTER's, nach welcher eine erhöhte Dehnbarkeit der Epidermis der Unterseite die Ursache der Aufwärtskrümmung war, widerlegte, und die Krümmungen als reine Wachstumserscheinungen auffasste. Hierdurch wurde eine tiefere Einsicht in die Natur der durch die Schwere in den Pflanzen hervorgerufenen Krümmungen erzielt, und eine empirische Grundlage gewonnen für die von SACS aufgestellte Theorie über die Art und Weise, wie die Schwere diese Erscheinungen verursacht. Was für den hier behandelten Gegenstand bei seinen Untersuchungen noch nebenbei wichtig ist, ist der Umstand, dass er sowohl Blattstiele als Stengel benutzte⁴⁾, und dadurch auch in dieser Richtung ein ähnliches Verhalten für die ersteren darthat.

Auf ein paar Fälle, auf welche SACS die Aufmerksamkeit lenkte, sei hier noch hingewiesen. Um den Einfluss der Ernährung auf die Richtung der Organe zu zeigen, erinnerte er an die Thatsache, dass ein horizontal

1) HOFMEISTER, Handbuch der physiol. Bot. Bd. I. 4. Abth. Die Lehre von d. Pflanzenzelle S. 289.

2) HOFMEISTER, l. c. S. 293. 295.

3) SACS, Handbuch der Experimentalphysiologie d. Pflanzen. S. 505—510.

4) l. c. S. 508.

Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg. II.

oder schief wachsender Zweig nach Wegnahme des Gipfels des Hauptstammes sich aufrichtet, und so gewissermaassen den verlorenen Gipfel durch einen neuen ersetzt, und dass dieses bei sympodialer Stammbildung sogar der natürliche Hergang ist.¹⁾ Das Herabhängen vieler Blüten durch Krümmung ihres Blütenstiels, z. B. von *Borrago officinalis*, erklärte er durch die Annahme, dass die Blütenstiele hinreichend weich und spannungsfrei sind, um unter dem Gewicht sich abwärts zu krümmen.²⁾

Gegen diese Erklärung erhob sich FRANK³⁾, der dieses Herabhängen der Blüten, in Fällen wo kein negativer Heliotropismus die Ursache ist, als eine geotropische Abwärtskrümmung darzuthun suchte. Er stellte Zweige von *Clematis integrifolia*, *C. cylindrica*, *Papaver dubium* und *P. pilosum*, an denen sich Blütenstiele befanden, kurz vor dem Eintreten der Krümmung⁴⁾ dieser Letzteren aufrecht in einen dunklen Raum und sah nach einiger Zeit, dass die Krümmung sich auch hier vollzogen hatte, und dass die Knospen also senkrecht abwärts hingen. In einem zweiten Versuche stellte er Zweige dieser Arten und von *Smilacina racemosa*, nachdem die Krümmung schon eingetreten war, so in's Dunkle, dass sie in einem Winkel von 45° mit der Vertikale mit der Spitze abwärts standen, dass aber die Oeffnung der von den Blütenstielen gemachten Bogen nach oben schaute. Der Erfolg war, dass diese Krümmungen sich ausglich, oder in die entgegengesetzte übergeführt wurden, während in den älteren Theilen der Pflanzen geotropische Aufwärtskrümmungen stattfanden. Durch direkte Messungen überzeugte sich FRANK, dass während dieser Krümmungen ein Wachstum der sich krümmenden Theile stattgefunden hatte.

Aus diesen Wahrnehmungen schliesst FRANK, dass die Ursache der Abwärtskrümmung die ist, dass die Schwere auf die einzelnen Zellen der krümmungsfähigen Strecke so einwirkt, dass in diesen, sobald sie in eine zu der Vertikalen geneigte Stellung gerathen, die Oberseite rascher zu wachsen anfängt als die Unterseite, und dass dadurch die Krümmung des ganzen Organs herbeigeführt werde. Er rechnet also diese Erscheinungen, gleich den Wurzelkrümmungen, zu den Fällen des positiven Geotropismus.⁵⁾ Da nun aber die meisten überhängenden Blütenstiele, und zumal die von FRANK untersuchten Arten in dem gekrümmten Theile Gewebespannung besitzen, und es bisher als ausnahmslose Regel galt, dass nur spannungslose Organe positiven Geotropismus besitzen können, kam mir eine Prüfung von FRANK'S Angaben wünschenswerth vor. Ich theile meine bezüglichen

1) l. c. S. 106.

2) l. c. S. 93.

3) DR. A. B. FRANK, Beiträge zur Pflanzenphysiologie 1868. S. 53.

4) Dass FRANK diese Krümmung Nutation, und dasjenige was Jedermann mit dem Namen Nutation bezeichnet, Inclination nennt (l. c. S. 54), ist eine durch Nichts berechtigte Neuerung, die wohl keine Anhänger finden wird.

5) FRANK, l. c. S. 86.

Versuche hier mit, weil auch ich bei meinen Untersuchungen keine Fälle von positivem Geotropismus in Organen mit Gewebespannung gefunden habe, und weil durch sie FRANK'S Schlussfolgerung vollständig widerlegt wird, und damit die von HOFMEISTER aufgestellte Regel ausnahmslos bleibt.

Nur drei von den von FRANK benutzten Arten habe ich untersuchen können, und zwar: *Clematis integrifolia* ¹⁾, *Papaver pilosum* und *P. dubium*. Mit diesen wiederholte ich FRANK'S Versuche mit dem nämlichen Erfolge. Zu den Versuchen mit senkrecht aufwärts gerichteten Blütenstielen habe ich Exemplare benutzt, in denen schon eine Abwärtskrümmung eingetreten war. Daneben aber wiederholte ich die FRANK'Schen Versuche mit Exemplaren, deren Blütenknospen ich zuvor entfernt hatte. Jetzt glichen sich die Krümmungen der senkrecht gestellten Blütenstiele aus, diejenigen der abwärts gerichteten glichen sich nicht aus, sondern wurden schärfer und die Spitze stellte sich womöglich noch genauer senkrecht. (Die älteren Theile der Blütenstiele befestigte ich so, dass sie keine Krümmungen machen konnten.) Dieses Resultat zeigt, dass die biegsamen Stellen der Blütenstiele, wie alle anderen Organe mit Gewebespannung, negativ geotropisch sind; und dass also die Abwärtskrümmung Folge des Gewichtes der Blütenknospen ist. Von einer grossen Anzahl anderer Arten (z. B. *Geum rivale*, *G. potentilloides*, *Anemone pratensis*, *Papaver somniferum*) stellte ich überhängende Blütenstiele mit und ohne Endknospe (resp. Blüthe) senkrecht in einen dunklen Raum und fand in allen Versuchen, dass diejenigen ohne Endknospe sich geotropisch aufwärts krümmten.

Einen noch schlagenderen Beweis für den negativen Geotropismus der gekrümmten Theile überhängender Blütenstiele lieferte mir folgender Versuch: Von überhängenden Blütenstielen von *Papaver pilosum* und *P. dubium* wurden die Endknospen sammt dem nächsten geraden Theile des Stiels entfernt, dann der ganze untere grade Theil in eine enge Glasröhre hineingesteckt; es blieb also nur der gekrümmte Theil frei. Jetzt wurde der so vorbereitete Stiel mit dem unteren Ende in den feuchten Sand eines dunklen feuchten Raumes horizontal hineingesteckt, und zwar so, dass auch die Krümmungsebene horizontal lag. Nach Verlauf mehrerer Stunden hatte sich der gekrümmte Theil in allen Versuchsobjecten senkrecht aufwärts gekrümmt, an dem Ende des engen Glasrohrs war die Krümmung eine sehr scharfe.

Für die abwärts gebogene Endspitze des noch beblätterten Stengels von *Saxifraga longifolia*, für die überhängende Stengelspitze von *Solidago villosa*, und für die horizontal auf der Erde kriechenden Ausläufer der *Lysimachia Nummularia* hat FRANK ²⁾ den negativen Heliotropismus als die

¹⁾ Die meisten Versuche mit dieser Art stellte ich an der eingewurzelten Pflanze im Freien an, da die Ernährung der Blütenstiele durch das Abschneiden zu sehr beeinträchtigt wird.

²⁾ FRANK, l. c. S. 49 - 53.

Ursache dieser Erscheinungen angegeben. Die übrigen in dieser Abhandlung besprochenen Thatsachen und Ansichten berühren meinen Gegenstand nicht.¹⁾

Die Bewegungen, mittelst deren die Blätter die verschiedenen Stellungen, welche sie während ihrer Entwicklung einnehmen, erreichen, wurden von SACHS²⁾ als Nutationen aufgefasst. Er beschreibt diese Bewegungen und ihre Ursachen folgendermaassen: „Die Knospelage wird durch stärkeres Wachstum der Blatthinterseite bewirkt, das spätere Auseinanderschlagen bei der Entfaltung durch stärkeres Wachstum der Oberseite, bevor das Blatt seine definitive Stellung annimmt, krümmt es sich oft erst rückwärts (Phaseolus). Bei den Farnblättern ist das Wachstum der Hinterseite anfangs so überwiegend, dass sie in der Knospelage nach vorn spiralförmig eingerollt sind; dasselbe ist bei manchen Blattranken (Cucurbitaceen) der Fall, andere sind schon anfangs grade (Pisum u. a.); jene strecken sich vor Vollendung ihres Wachstums nicht nur grade, sondern bei ihnen und allen Ranken überwiegt schliesslich die Verlängerung auf der Oberseite so sehr, dass sie sich rückwärts spiralförmig einrollen.“

Im vorigen Jahre veröffentlichte FRANK eine Abhandlung über die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen³⁾, in der, wie ich schon anfangs kurz erwähnte, ganz andere Ansichten über die Ursachen der Richtung der Blätter und der nicht-vertikalen Sprosse vertreten werden, als die bis hierher auseinandergesetzten. Ohne die Thatsachen und Ansichten, welche bis dahin veröffentlicht wurden, zu widerlegen, ja mit einzelnen Ausnahmen ohne ihrer zu erwähnen, wird ein Erklärungsversuch aufgestellt, der mit ihnen im vollsten Widerspruch steht. Ehe ich dazu übergehe die Richtigkeit der FRANK'schen Ansicht zu prüfen, will ich kurz über die von ihm gemachten Versuche und Beobachtungen referiren.

Um eine kritische und dennoch übersichtliche Darstellung liefern zu können, sei es mir gestattet, die Thatsachen in einer andern Reihenfolge, als der von FRANK gewählten, zu besprechen. Zuerst werde ich die Versuche über den Einfluss der Schwere und des Lichtes auf die morphologische Orientirung horizontaler Aeste behandeln, dann die Beobachtungen nicht-vertikaler Stengel und Blätter, und drittens die Versuche über die

1) Wenn FRANK durch die Angabe der Thatsache, dass an ihrer Spitze befestigte, an der Basis aber bewegliche Stengelgebilden, sich dennoch durch die Schwere nach oben concav krümmen können (l. c. S. 83. 84), meint einen neuen Gesichtspunkt für die Wissenschaft eröffnet zu haben (wie dieses auf Seite 84, und auf Seite 84 seiner bald zu citirenden Abhandlung „Richtung von Pflanzentheilen“ scheint), so möge er die nämlichen Versuche bei BONNET (l. c. S. 72—74) und bei DUTROCHET (l. c. II. S. 6.) nachlesen und sich zumal die bezügliche Tafel bei BONNET ansehen (Tafel XVIII). Auch ist eine Bemerkung von HOFMEISTER (Die Lehre von der Pflanzenzelle. S. 286.) zu beachten.

2) SACHS, Lehrbuch der Botanik, 2. Aufl. 1870. S. 565.

3) DR. A. B. FRANK, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation, Leipzig 1870.

Fragen, wie diese sich im Dunkeln, oder nachdem sie künstlich in unnatürliche Lage gebracht sind, verhalten. In diese drei Gruppen lassen sich sämtliche in FRANK'S Abhandlung mitgetheilten Thatsachen, soweit sie die Stengel und Blätter der Gefässpflanzen berücksichtigen, ohne Zwang zusammenfassen. Versuche mit einseitiger Beleuchtung, Versuche über den Einfluss der Belastung, Versuche mit vom Pflanzenkörper getrennten morphologisch genau umschriebenen Organen hat FRANK in dieser Arbeit nicht angestellt. Ueber seine Versuche im Dunkeln muss im Allgemeinen bemerkt werden, dass sie meistens so lange dauerten, dass die benutzten Pflanzentheile bei der Beobachtung des Resultates gänzlich etiolirt waren. Ueber FRANK'S Schlussfolgerungen lässt sich bemerken, dass er immer nur eine Kraft als ausschliesslich bestimmend für die Richtung der Pflanzentheile betrachtet, und dadurch dazu gelangt ist, diesen Kräften ganz neue hypothetische Wirkungen zuzuschreiben. In vielen von seinen Beobachtungen ist es sehr leicht, die Resultate durch das Zusammenwirken längst bekannter Ursachen (Geotropismus, positiver oder negativer Heliotropismus, Belastung) zu erklären; zu einer vollständigen Erklärung braucht man allerdings meistens noch wenigstens eine andere Ursache, worauf ich aber erst später nach Mittheilung meiner eigenen Untersuchungen werde eingehen können.

In Bezug auf die anatomische Orientirung horizontaler Aeste hat FRANK die wichtige Thatsache aufgefunden, dass bei den Coniferen die Ausbildung eines horizontalen Astes zu einem bilateralsymmetrischen Gebilde während der Entwicklung aus dem Knospenzustand von der Schwere und vielleicht auch dem Lichte beeinflusst wird, und zwar so, dass immer die physikalische Oberseite, resp. die am stärksten beleuchtete Seite zur anatomischen Oberseite wird.¹⁾ Bei den von ihm untersuchten Laubhölzern findet diese Beziehung nicht statt, sondern wird die histologische Differenzirung lediglich durch die in der Knospe schon vorhandenen Verhältnisse bestimmt.²⁾

Die Versuche, woraus er diese Folgerungen schliesst, sind der Hauptsache nach die folgenden: Er befestigte vor dem Treiben der Knospen, Aeste künstlich in verschiedenen Richtungen. Er erhielt dadurch Knospen deren Achse vertikal aufwärts, andere deren Achse vertikal abwärts, und noch andere deren Achse horizontal gerichtet war. Von den die Knospen mit horizontaler Achse tragenden Sprossen standen einige mit ihrer Foliationssebene senkrecht, andere mit dieser horizontal, wobei dann die Unterseite nach oben schaute. Bei dem Austreiben der Coniferen-Knospen beobachtete er nun Folgendes. Die vertikalen Zweiglein richteten sich bald horizontal; ihre Krümmungsebene stand aber in keiner Beziehung zu der Foliationssebene der jährigen, sie tragenden Sprosse, die horizontalen Zweiglein änderten ihre Richtung nicht. Bald scheideten sich bei allen die

1) l. c. S. 24—27.

2) l. c. S. 34.

Blätter und zwar immer auf der physikalischen Oberseite, welche dadurch auch bei der weiteren Entwicklung zur anatomischen Oberseite wurde. Dem entsprechend drehten sich die Blätter in ihrem Basalthetheile so, dass ihre morphologische Oberseite zur physikalischen wurde. Ist diese Differenzirung einmal eingetreten, so kann man durch Aenderung der Richtung des neuen Zweiges keine Umwechslung der Ober- und Unterseite mehr hervorrufen. Von der Thatsache, dass wirklich die physikalische Oberseite zur anatomischen, und nicht etwa durch Torsion die anatomische zur physikalischen geworden ist, kann man sich auch an den ausgewachsenen Versuchszweigen leicht überzeugen. FRANK erhielt diese Resultate bei *Taxus baccata*, *Pinus Picea*, *P. balsamea* und *P. canadensis*. Ich habe seine Versuche mit in umgekehrter Lage horizontalgestellten Aesten von *Taxus baccata*, *Picea nigra* und *Sequoia sempervirens* wiederholt, und seine Angaben genau bestätigt gefunden.

Bei *Tilia parvifolia* und *Carpinus Betulus* beobachtete FRANK in diesen Versuchen, dass immer die Foliationsebene der neuen Zweige durch diejenige des jährigen Astes bestimmt war; bei dem Austreiben der neuen Zweige erhielten diese ihren normalen Stand erst durch Krümmungen und Achsendrehungen. In allen diesen Versuchen wurde der Einfluss des Lichtes nicht ausgeschlossen, doch beobachtete FRANK, dass wenn er Aeste der genannten Coniferen in der normalen horizontalen Lage im Dunkeln treiben liess, die Scheitelung der Blätter und die Ausbildung der anatomischen Ober- und Unterseite auch hier erfolgte.¹⁾

Ein grosser Theil von FRANK'S Arbeit ist der ausführlichen Beschreibung einer Anzahl der in der Natur vorkommenden Fälle horizontaler oder schiefer Sprosse und Blätter gewidmet.²⁾ Es wird hierin gezeigt, wie die morphologische Orientirung allgemein in bestimmter Beziehung zu der physikalischen Richtung steht, wie zumal bei den Blättern diese Beziehung offenbar eine für das Pflanzenleben nützliche, und hauptsächlich durch die Richtung des einfallenden Lichtes bedingte ist, und wie in denjenigen Fällen, wo der Stengel oder das Blatt bei dem Hervortreten aus dem Knospenzustande nicht gleich anfangs die für ihn normale Richtung hat, diese durch Krümmungen und Achsendrehungen erreicht werden. Ferner beschreibt er den Antheil, welchen die Richtung der Aeste an dem Habitus der Bäume und Zweige haben, weist darauf hin, dass in vielen Fällen die Krümmungen und Drehungen fähigen Internodien und Blätter diese Eigenschaft nicht in ihrer ganzen Länge, sondern nur an bestimmten Stellen besitzen, und erläutert zuletzt, wie den getheilten und den zusammengesetzten Blättern durch diese Eigenschaft die Erreichung einer solchen

1) l. c. S. 27.

2) l. c. S. 5—17 für die Sprosse; S. 43—65 für die Blätter; die zwei in diesen letzteren Seiten mit verzeichneten Versuchsreihen werde ich später erwähnen.

Stellung, dass jeder Theil der Spreite senkrecht auf das einfallende Licht steht, bedeutend erleichtert wird. Auf die einzelnen von ihm beschriebenen Fälle näher einzugehen würde mich zu weit führen.

Die Versuche, welche FRANK über die Ursachen dieser verschiedenen Richtungen angestellt hat, lassen sich bequem in zwei Gruppen zusammenfassen, je nachdem es sich herausstellte, dass das Licht einen Einfluss auf die Richtung des untersuchten Pflanzentheils hatte, oder dass diese Richtung auch in der Dunkelheit angenommen wurde. Ich erwähne die Versuche der letzteren Gruppe zuerst.

Junge, noch wachsende, horizontale Zweige von *Taxus baccata*, *Pinus Picea*, *P. balsamea*, *P. canadensis*¹⁾, *Tilia*, *Carpinus*, *Ulmus*²⁾, *Spiraea hypericifolia*³⁾, *Philadelphus colombianus*⁴⁾, wurden in senkrecht aufwärts, und andere der nämlichen Arten in senkrecht abwärts gerichtete Stellung gebracht und künstlich befestigt. Nach einigen Tagen hatte sich das noch wachsende Ende so gebogen, dass es horizontal stand, wobei es meistens, jedoch nicht in allen Fällen seine morphologische Oberseite gegen das Zenith kehrte. Wo die Oberseite bei der Krümmung unten kam, erreichte sie durch eine Torsion des Sprosses bald wieder ihre normale Lage. Im Dunkeln wurden die Versuche mit dem nämlichen Erfolg wiederholt. FRANK erklärt dieses Resultat dadurch, dass er annimmt, dass die Internodien die Eigenschaft besitzen, sich senkrecht auf die Richtung der Schwere zu stellen, und dabei ihre Oberseite nach oben zu richten. Das mag in einigen Fällen richtig sein, in anderen aber besitzt der Ast dieses Streben nur, so lange das Gewicht der Blätter mitwirkt. Als ich bei *Ulmus campestris*, *Picea nigra* u. a. m. die Blätter eines horizontalen kräftig wachsenden Zweiges entfernte, beobachtete ich nach einigen Tagen eine Aufwärtskrümmung dieser Zweige; die horizontale Richtung ist also Folge der Belastung, wahrscheinlich mit gewöhnlichem Geotropismus, und vielleicht auch mit anderen Eigenschaften der untersuchten Organe combinirt.

Ferner befestigte FRANK wachsende horizontale Zweige der genannten Arten, und von *Corylus*⁵⁾, *Lonicera Xylosteum*, und *L. diversifolia*⁶⁾ in horizontaler aber umgekehrter Lage; die Folge war, dass sie durch Torsionen wieder in ihren ursprünglichen Stand geriethen, wobei die schon von Natur tordirten Zweige die neue Torsion in der Richtung der schon vorhandenen ausführten. Bei mehreren dieser Arten stellte er auch Zweige horizontal so auf, dass ihre Medianebene horizontal stand; auch diese erreichten ihre natürliche Stellung durch Torsionen, und zwar wurde dabei immer der kürzeste Weg eingeschlagen. Auch im Dunkeln wurden alle diese Versuche mit dem nämlichen Resultate wiederholt. FRANK nimmt auch hier eine Eigenschaft der Internodien an, sich senkrecht auf die

1) l. c. S. 22—30. 2) l. c. S. 30—37. 3) l. c. S. 37. 4) l. c. S. 38.

5) l. c. S. 35. 6) l. c. S. 39.

Richtung der Schwere, und zwar mit der morphologischen Oberseite nach oben, zu stellen. Da aber die Blätter in diesen Versuchen nicht entfernt wurden, da nicht genau angegeben wurde, ob nicht auch geringe Krümmungen hierbei auftraten, und da, wie ich im Laufe dieser Abhandlung zeigen werde, eine auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung in vielen Fällen die alleinige Ursache beobachteter Torsionen ist, so lehren alle diese Versuche Nichts über die Frage, ob die Ursache der Torsion in dem sich tordirenden Theile, oder ob sie ausserhalb desselben gesucht werden muss. Sie sind also nicht im Stande die von FRANK aufgestellte Hypothese auch nur wahrscheinlich zu machen.

In allen diesen Versuchen verhielten sich diejenigen Blätter¹⁾, welche nicht durch Krümmung oder Drehung der Zweige in ihre normale Lage zurückgeführt wurden, genau ebenso, sie erreichten, insofern ihr Wachstumsstadium dieses gestattete, ihre normale Stellung entweder durch Krümmungen oder durch Achsendrehungen, dabei immer den kürzesten Weg folgend. Da nun auch in diesem Falle, wie ich zeigen werde, das Gewicht der Spreite im Stande ist, je nach der Lage, Krümmungen und Torsionen herbeizuführen, können auch in dieser Hinsicht die Versuche nicht als über die Eigenschaften einzelner Theile entscheidend betrachtet werden.

Noch in einem Versuche²⁾ meint FRANK den Nachweis geliefert zu haben, dass Sprosse sich senkrecht auf die Richtung der Schwere zu stellen suchen. Der Versuch bezieht sich auf die Ausläufer der Erdbeeren, und zwar benutzte FRANK die *Fragaria lucida*. Er fand, dass künstlich vertikal aufwärts oder abwärts gerichtete Ausläufer dieser Art sich sowohl im Lichte als im Finstern wieder horizontal stellen; dass aber die in normaler Lage verdunkelten ihre Richtung nicht ändern, oder dass, wenn auch kleine Abweichungen eintraten, diese doch späterhin wieder ausgeglichen wurden. Die Versuche mit den vertikal aufwärts gestellten Ausläufern lassen die Vermuthung zu, dass das Gewicht der Spitze einen Einfluss hatte, da die Krümmungen nur eintraten, nachdem die Stengel um ein Beträchtliches in die Länge gewachsen waren; die Beschreibung der übrigen Versuche ist nicht genau genug um irgend welche Kritik zu gestatten. Ich habe es daher versucht, über die Eigenschaften der Ausläufer der Erdbeere durch neue Versuche in's Klare zu kommen.

Ich stellte zahlreiche, meist 15 Cm. lange, kräftig wachsende Ausläuferspitzen von verschiedenen Arten, an denen ich die Endknospe und etwaige Blätter entfernt hatte, horizontal in normaler oder umgekehrter Lage in einen dunklen feuchten Raum: nach 24 Stunden hatten sich alle

1) l. c. S. 60—65.

2) l. c. S. 20; den Versuch mit *Deutzia* S. 15 und 40, werde ich erst später besprechen.

deutlich aufwärts gekrümmt, sie waren also negativ geotropisch. Für die Versuche über den Einfluss des Lichtes benutzte ich in Töpfen wachsende Exemplare der *F. canadensis*, da mir die *F. lucida* nicht zur Verfügung stand. Mehrere Ausläufer dieser Exemplare befestigte ich in vertikaler Stellung, so dass die c. 45 Cm. lange Spitze frei und beweglich blieb. Da diese Spitzen nicht alle ganz gerade waren, stellte ich die Pflanzen in's Dunkle, wo sie bald völlig grade und senkrecht wurden. Jetzt stellte ich die Töpfe unter einem Recipienten von schwarzem Pappdeckel, dessen eine vertikale Seite durch eine Glasscheibe gebildet war, vor dem Süd-fenster, so dass die Spitzen direktes Sonnenlicht erhielten. Einige stellte ich mit ihrer morphologischen Oberseite, andere mit ihrer Unterseite gegen das Licht. Nach 4—5 Stunden hatten sich alle Ausläuferspitzen convex gegen das Licht gebogen. Als ich jetzt den ganzen Apparat wieder verdunkelte, stellten sich die Spitzen wieder senkrecht. Ich wiederholte diese Versuche mehrere Tage hindurch. Erst als die Spitzen zu lang geworden waren, um durch den Geotropismus ihres unteren, nicht mehr kräftig wachsenden Theiles gehoben zu werden, wurde die Krümmung in diesem Theile eine bleibende. Im direkten Sonnenlichte sind diese Ausläufer also negativ heliotropisch. Bei sehr diffusem Tageslicht haben sie, wie später gezeigt werden wird, keine heliotropische Eigenschaften. Die horizontale Stellung im Freien kann also als die Lage betrachtet werden, in der Geotropismus und Heliotropismus einander Gleichgewicht machen. Dem entsprechend sieht man an trübem Tagen im Freien nicht selten die wenig belasteten Spitzen dieser Ausläufer sich etwas aufwärts krümmen. Die Nutationen, welche man vielfach an den äussersten, 1—2 Cm. langen Strecken der Spitzen beobachtet, bleiben hier selbstverständlich ausser Betracht.

Einen Einfluss des Lichtes auf die Richtung nicht-vertikaler Pflanzentheile beobachtete FRANK in folgenden Versuchen:

Die horizontalen Stengel von *Polygonum aviculare*, *Atriplex latifolia*, und *Panicum Crus Galli*¹⁾ krümmten sich senkrecht aufwärts, nachdem sie in völlige Finsterniss versetzt worden waren; dagegen stellten sich vertikal aufwärts oder vertikal abwärts gebundene Zweige der ersteren Art im Lichte alsbald wieder horizontal. FRANK schliesst aus ersteren Versuchen richtig, dass die genannten Sprosse negativ geotropisch sind, erklärt aber den zweiten Versuch, indem er annimmt, dass die Stengel die Eigenschaft haben, sich senkrecht auf das einfallende Licht zu stellen. Viel einfacher ist aber die gleich zulässige Annahme, dass sie negativ heliotropisch sind, und dass Geotropismus und Heliotropismus einander bei der wagerechten Stellung Gleichgewicht machen. Einen Versuch, um über die Zulässigkeit der einen oder der andern Annahme zu entscheiden, hat FRANK nicht gemacht.

¹⁾ l. c. S. 18—20.

Bei *Convallaria latifolia* und *C. multiflora*¹⁾ beobachtete FRANK, dass die Sprosse, welche im Licht ihre Spitzen wagerecht stellen, bei der Entwicklung in völliger Finsterniss senkrecht bleiben, und dass sogar bei der ersteren Art die am Lichte schon gekrümmten Sprosse sich in der Finsterniss wieder erheben. Statt der einfachen Erklärung, dass die horizontale Stellung hier Folge des Zusammenwirkens von Geotropismus und negativem Heliotropismus ist, wählt FRANK auch hier, ohne den entscheidenden Grund anzugeben, die Annahme, dass die Stengel die Eigenschaft besitzen, sich senkrecht auf das einfallende Licht zu stellen.

Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Richtung der Blätter stellte FRANK folgende Versuche an.²⁾ In Töpfen stehende Stöcke von *Lappula minor*, *Rumex conglomeratus*, *Capsella Bursa pastoris*, *Plantago major*, *P. lanceolata*, *Primula elatior*, *Cirsium* sp. und *Ranunculus Ficaria*, welche alle noch in der Bildung ihrer Wurzelblätter begriffen waren, wurden in natürlicher Stellung in einen völlig dunklen Raum gestellt. Alle noch wachsenden, und alle neu sich entwickelnden Theile stellten sich dabei vertikal, woraus FRANK schliesst, dass ihre natürliche von der Lotblinie abweichende Stellung nur eine Wirkung des Lichtes ist. Da aber die senkrecht entwickelten Blätter völlig etiolirt waren, somit ihre Ernährung eine unvollständige und das Wachstum zumal ihrer Spreiten ein ganz anderes war als dasjenige der nämlichen Theile im grünen Zustand, so kann man auch diesem Versuch keine Beweiskraft zusprechen für die Behauptung, dass die Spreiten der untersuchten Blätter nur durch die direkte Lichtwirkung ihre normale Stellung erhalten.³⁾

Mit *Allium ursinum*, in dessen Blättern die morphologische Unterseite bekanntlich im Laufe der Entwicklung zur Lichtseite wird, stellte FRANK ganz ähnliche Versuche an.⁴⁾ In diesen tordirten sich die Blattstiele wie gewöhnlich, aber stärker als am Lichte, die Spreite krümmte sich abwärts, wobei aber öfter die Lichtseite unten kam, woraus FRANK schliesst, dass hier auch das Licht einen Einfluss auf die normalen Krümmungen ausübt.

Ich übergehe das Capitel über die Marchantiaceen und Jungermanniaceen, und wende mich jetzt zu dem letzten Capitel, dem FRANK die Ueberschrift „Allgemeine Gesetze“ gegeben hat.

Zunächst fasst er hier das Resultat aller seiner im Vorhergehenden mitgetheilten Beobachtungen und Versuche dahin zusammen, dass das Ziel der beobachteten Bewegungen „diejenige Stellung ist, in welcher die Linie

1) l. c. S. 21.

2) l. c. S. 46.

3) Beobachtet man in der freien Natur die Richtung der jüngsten Wurzelblätter dieser Arten, auch nach ihrer völligen Entwicklung, so wird man leicht erkennen, dass die auf das einfallende Licht senkrechte Richtung der Spreite, welche FRANK ihnen zuschreibt, sich bei vielen nur in sehr unvollkommener Weise vorfindet.

4) l. c. S. 46.

oder Ebene des Wachstums rechtwinklig steht zu der Richtung, in welcher die Gravitation wirkt oder die Lichtstrahlen gehen, wobei, wenn zweierlei morphologisch verschiedene Kanten oder Seiten an den Organen sich finden, immer eine bestimmte der Quelle jener Kräfte zugekehrt wird.¹⁾ Ueber die Ursache dieser Bewegungen habe ich schon im Vorhergehenden bemerkt, dass FRANK annimmt: 1) dass jedesmal nur eine äussere Kraft ausschliesslich die zu erreichende Richtung bestimmt, und 2) dass überall diese äussere Kraft direkt auf den sich krümmenden oder tordirenden Theil einwirkt. Zwar hat FRANK diese beiden Annahmen nicht ausdrücklich hervorgehoben, noch ihre Richtigkeit experimentell geprüft; aus allen seinen Schlussfolgerungen geht aber deutlich hervor, dass er sie als richtig, man möchte sogar meinen, als selbstverständlich voraussetzt. Indem nach diesen Voraussetzungen jedes einzelne Theilchen, welches dieser Bewegungen fähig ist, eine morphologisch in ihm bestimmte Ebene, welche immer die Längsachse des Organs in sich enthält, senkrecht auf die Richtung des Lichtes und der Schwere zu stellen sucht, das Organ sich immer transversal auf die Richtung des Lichtes oder der Schwere stellt, schlägt FRANK vor, der Ursache dieser Bewegungen den Namen Transversal-Heliotropismus, resp. Transversal-Geotropismus zu geben.

Die erste der beiden Annahmen ist eine entschieden willkürliche und logisch unbegründete. Wenn ein Pflanzentheil, wie z. B. die Stengel von *Polygonum aviculare*, *Convallaria latifolia* u. a., sowohl für die Wirkung des Lichtes, als für diejenige der Schwere empfindlich ist, und man weiss, dass er sich unter dem Einfluss des Letzteren senkrecht zu stellen sucht, daran aber durch das Licht gehindert wird, so ist unter allen Bedingungen seine wirkliche Richtung (abgesehen von anderen mitwirkenden Kräften) die Folge des Zusammenwirkens beider Kräfte, und diese Richtung kann nur dann mit derjenigen Richtung zusammenfallen, welche er unter dem alleinigen Einfluss des Lichtes haben würde, wenn dieser Einfluss im Vergleich zu dem der Schwere unendlich gross ist. Zu dieser Annahme besteht aber nicht der geringste Grund, und viele Beobachtungen widersprechen ihr auf das Entschiedenste. Dass die von FRANK angeführten Thatsachen diese Annahme nicht beweisen, habe ich bei der Erörterung dieser erwähnt.

Ueber die Richtigkeit der zweiten Annahme können selbstverständlich nur solche Versuche entscheiden, bei denen jede Belastung des untersuchten Theils entfernt worden ist, da bekanntlich durch künstliche Belastung im Allgemeinen leicht Krümmungen, und durch auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung Torsionen herbeigeführt werden können, welche durch das Wachsthum bleibend werden. Solche Versuche nun hat FRANK nicht gemacht. Näheres über den Einfluss der Belastung werde ich im Laufe

1) l. c. S. 72.

meiner Abhandlung mittheilen; es wird sich da zeigen, wie dieses schon bei dem angeführten Versuche mit *Ulmus* und *Picea* der Fall war, dass auch die natürliche Belastung einen wichtigen Einfluss auf die Richtung und auf die Bewegungen der Pflanzentheile haben kann. Damit ich später nicht hierauf zurückzukommen nöthig habe, erwähne ich hier, dass zumal meine Untersuchungen über die Ursache der Torsionen die Unrichtigkeit der zweiten Annahme beweisen.

Nachdem also beide Annahmen für keinen Fall bewiesen, für viele Fälle aber entschieden unrichtig sind, wird der Schluss erlaubt sein, dass für die Aufstellung der Hypothese, dass die horizontalen Pflanzentheile eine Eigenschaft besitzen, die man mit dem Namen Transversal-Heliotropismus, resp. Transversal-Geotropismus belegen könnte, kein Grund vorhanden ist.

Auch aus rein logischen Gründen ist, wie es mir scheint, jene Hypothese unhaltbar. Denn es giebt im Pflanzenreiche nicht nur vertikale und horizontale Organe, sondern auch jede andere Richtung hat ihre Vertreter. Wenn nun FRANK annimmt, dass horizontale Pflanzentheile die Eigenschaft haben, sich senkrecht auf die Richtung des Lichtes oder der Schwere zu stellen, und zwar durch eine direkte Einwirkung dieser Kräfte auf ihre kleinsten Theilchen, so muss er auch annehmen, dass schiefe Pflanzentheile ebenso die Eigenschaft haben sich schief zu diesen Richtungen zu stellen, und zwar nach bestimmten Winkeln. Es würde also z. B. auch 45° -Heliotropismus oder -Geotropismus u. s. w. geben, ja sogar müsste man für einige Pflanzentheile — 45° -Heliotropismus u. s. w. annehmen, und der Transversal-Heliotropismus wäre nur einer von den vielen möglichen Fällen, und zwar der 90° -Heliotropismus. Ebenso für den Geotropismus. Aus dieser Betrachtung ersieht man, dass die FRANK'sche Ansicht kaum den Namen eines wissenschaftlichen Erklärungsversuchs verdient.

Nach der Aufstellung seiner Hypothese versucht FRANK es, die möglichen Bewegungen aller „transversal-heliotropischen und transversal-geotropischen“ Pflanzentheile in allgemeinen Sätzen auszudrücken. Indem er die auf die Richtung des Lichtes, resp. der Schwere in normalem Zustande senkrechte Ebene der betrachteten Organe Transversal-Ebene nennt, stellt er folgende Sätze auf.¹⁾

1) „Steht die Transversalebene vertikal, resp. in der Richtung intensivster Beleuchtung so, dass die Basis dem Zenith, resp. der Lichtquelle zugekehrt ist, so beschreibt das Organ eine Krümmung von 90° , bei welcher die Vorderseite concav wird.“

2) „Steht die Transversalebene in der nämlichen Richtung, aber so, dass die Spitze dem Zenith, resp. der Lichtquelle zugekehrt ist, so nimmt das Organ ebenfalls eine Krümmung von 90° vor, bei welcher aber die Vorderseite convex wird.“

1. c. S. 78.

3) Steht die Transversalebene so, dass dem Zenith, resp. des Quelle intensivsten Lichtes weder die Basis noch die Spitze, sondern eine Seite zugewendet ist, wobei also die Longitudinale des Organes rechtwinklig liegt zur Vertikale, resp. zur Richtung stärkster Beleuchtung, so erfolgt eine Achsendrehung um $\sim 90^\circ$ und zwar rechtsum wenn die rechte, links um wenn die linke Seite dem Zenith, resp. der Lichtquelle zugekehrt war.

4) Liegt endlich die Longitudinale des Organes abermals rechtwinklig zur Vertikale, resp. zur Richtung stärkster Beleuchtung, aber so, dass die Transversalebene horizontal, resp. rechtwinklig zur Richtung der Beleuchtung steht, jedoch die Hinterseite dem Zenith resp. der Lichtquelle zukehrt, so wird entweder eine Krümmung von 180° beschrieben, wobei die Vorderseite convex wird, oder es erfolgt eine Drehung des Organes um seine Achse im Betrage von 180° .

In diesen vier Formen geschehen die Bewegungen aller der verschiedenen transversalheliotropischen und -geotropischen Pflanzentheile, von denen in der vorliegenden Arbeit die Rede gewesen ist, wie der Leser leicht selbst finden wird, wenn er dieselbe mit diesen Gesetzen vergleicht.“

Ueber diese „Gesetze“, die ihrer Form nach zwar vom theoretischen Standpunkt aus ausgesprochen sind, ihrem Inhalte nach aber, wie der angeführte Zusatz zeigt, durchaus empirische sein sollen, muss ich noch einige Bemerkungen mittheilen. Erstens gelten sie in ihrer scharfen Fassung selbstverständlich nur für Pflanzentheile, welche in normaler Stellung mathematisch genau senkrecht auf die Richtung des Lichtes oder der Schwere stehen, ein Fall der in der Natur vielleicht noch weniger allgemein ist, als die senkrechte Aufwärtsrichtung. Zweitens aber giebt es eine so beträchtliche Anzahl von Ausnahmefällen von diesen Sätzen, dass sie, zumal der erste und der dritte, nicht einmal als empirische Regel gelten können. Es kann nicht meine Aufgabe sein, alle diese Ausnahmen hier anzuführen, nur auf einige wichtige will ich hinweisen.

Die meisten Blätter krümmen sich, wenn sie in den im ersten Satze erwähnten vertikalen Stand künstlich versetzt werden, so, dass ihre Hinterseite concav wird, werden sie hieran durch irgend einen festen Körper verhindert, so drücken sie sich kräftig an diesen an. In zahlreichen hierüber angestellten Versuchen fand ich diese Thatsache ganz allgemein; nur wenn eine ungleiche Belastung der beiden Seiten Torsionen herbeiführte, wurde das Resultat undeutlich. Stellte ich in Töpfen erwachsene Pflanzen umgekehrt so auf, dass sich irgend ein Blatt in der Richtung des einfallenden direkten Sonnenlichtes befand, aber so, dass die Basis der Sonne zugekehrt war, und dass die morphologische Oberseite nach unten schaute, so krümmte sich das betreffende Blatt stets mit der Hinterseite concav. So z. B. bei *Cucurbita Pepo*, *Lupinus hirsutus*, *Dahlia variabilis* (Blattstiele), *Mirabilis Jalappa* (Spreite), *Phaseolus multiflorus* (Blattpolster). Etwaige Krümmungen des Stengels waren hierbei natürlich durch Be-

festigung verhindert. Viele horizontale Aeste krümmen sich nachdem sie in den im zweiten Satze beschriebenen Stand versetzt wurden, mit der Vorderseite concav. So z. B. horizontale (entblätterte) Aeste von *Evonymus verrucosus*, *Picea nigra*. Die im dritten Satze erwähnte Torsion erfolgt bei den meisten Blättern nur, nachdem eine rückwärts concave Krümmung eingetreten ist, und ist, wie ich später zeigen werde, nur eine Folge der durch diese herbeigeführte einseitig stärkere Belastung. In Bezug auf den vierten Satz muss bemerkt werden, dass viele horizontale Zweige sich, nachdem sie in umgekehrter Lage horizontal gestellt wurden, nicht aufwärts, sondern abwärts krümmen. So z. B. *Evonymus verrucosus*, *Abies Pichta*.

Diese Thatsachen zeigen, dass die von FRANK aufgestellten Regeln wenigstens nicht allgemein gültig sind. Da diese Sätze aber logisch aus seiner Hypothese des Transversal-Geotropismus, resp. Heliotropismus abgeleitet sind, so kann diese durch sie als genügend widerlegt betrachtet werden.

In dem letzten Theile seiner „Allgemeinen Gesetze“ versucht FRANK es darzuthun, dass der angebliche Transversal-Geotropismus, resp. Heliotropismus Eigenschaften der Zellhäute sind, wodurch er zu der Annahme einer Polarität in den einzelnen Zellen, ja in den einzelnen Zellhauttheilchen geräth: „es würde nämlich,“ sagt er Seite 80, „so zu sagen, jedes kleinste Zellhautstückchen wissen, wo Vorn und Hinten, wo Spitze und Basis, wo Rechts und Links ist.“ Er stellt ferner die allgemeinen Gesetze auf, nach welchen das Licht und die Schwere das Wachstum polarer Zellhäute in den verschiedenen Richtungen ändern müssen, um die beobachteten Krümmungen und Achsendrehungen herbeizuführen, und unterscheidet später die polaren Zellhäute, je nach der Ursache unter deren Einfluss die Polarität erhalten wurde in autopolare, geopolare und heliopolare. Nach dem was ich über den Transversal-Heliotropismus und -Geotropismus im Allgemeinen angeführt habe, wird es einleuchtend sein, dass diesen Annahmen jede wissenschaftliche Grundlage fehlt, und brauche ich deshalb hier nicht näher auf ihre Erörterung einzugehen.

II. Ursachen der Richtung der Blätter.

Gewebespannung.

Die Spannungen der verschiedenen Gewebeparthien der Blattstiele sind bekanntlich in den Hauptsachen die nämlichen, wie sie bei Stengeln beobachtet werden, und ich brauche daher nicht weiter hierauf einzugehen. Vollkommen stimmen diese Spannungen aber nicht mit denjenigen der

1) Einzelne Beispiele bei SACHS, Experimentalphysiologie S. 466; HOFMEISTER, Pflanzenzelle, S. 285 u. s. w.

Stengel überein, wie dieses schon von SACHS vermuthet worden ist: „Bei den gewöhnlichen Laubblättern scheinen die Gewebespannungen des Stiels, der Lamina, der Nerven in verschiedenem Grade auf Ober- und Unterseite vertheilt zu sein, so dass auch bei sehr ungünstiger Verlegung derselben, die durch Schwerkraft bewirkte Krümmung immer wieder dazu führt, die Oberseite zenithwärts zu wenden.“¹⁾ Zumal bei den Nerven lässt sich diese ungleichmässige Vertheilung der Gewebespannung sehr deutlich zeigen, und ich will diese daher hier näher untersuchen. Hierzu braucht man nur die Mittelrippe von den Seitennerven und dem Mesophyll der Spreite zu befreien, es gleichen sich dann zwar nicht die Spannungen, aber doch die Unterschiede der Spannungen auf den verschiedenen Seiten, wenigstens der Hauptsache nach aus.

Isolirt man eine kräftig entwickelte Rippe aus einem noch stark wachsenden Blatte, so biegt sie sich gewöhnlich mit der morphologischen Unterseite concav. Dieses Verhältniss ist bei den Blättern, deren Rippen deutlich von dem Mesophyll differenzirt sind, ein sehr allgemein verbreitetes; ich untersuchte nahe an zweihundert Arten aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen der Gefässpflanzen hierauf, und fand nur einzelne Ausnahmen, auf welche ich weiter unten zurückkommen werde.

Am besten führt man die Untersuchung so aus, dass man die ganze Rippe oder einen Theil derselben mit einem scharfen Messer von dem Mesophyll so weit lostrennt, dass sie nur noch mit dem unteren Ende dem Blatte angeheftet bleibt; man isolirt die Spitze aber nicht mit, damit durch diese die beiden Hälften der Spreite verbunden bleiben. Hält man jetzt das Blatt in passender Lage gegen den Horizont, so behält die Spreite nahezu ihre ursprüngliche Form, die Rippe aber krümmt sich mit der Unterseite concav. Diese Krümmung ist je nach der Species eine verschieden starke; Beispiele sehr starker Krümmungen lieferten mir u. A. *Asarum europaeum* (wo ich Krümmungen von 2 Cm. Radius beobachtete) und *Veratrum nigrum*; Beispiele sehr schwacher Krümmungen *Silene swerthaeifolia* u. A.; bei sehr vielen Arten ist die Krümmung (bei einem gewissen Alter) an der Spitze stärker als an der Basis, z. B. *Lythrum Salicaria*, *Rumex domesticus*.

Diese Krümmungen und die sie verursachenden Spannungen sind nicht in jedem Alter gleich stark. Anfangs sind sie gar nicht vorhanden, nehmen dann mit zunehmendem Alter zu, erreichen ihr Maximum wenn das Blatt nahezu seine definitive Grösse erreicht hat, und nehmen später wieder allmählig ab. Beim Aufhören des Wachstums hören diese Spannungen natürlich auch auf. Sehr deutliche Beispiele liefern hierfür u. A. *Clematis integrifolia* und *Sorbus alpina*. Bei vielen Blättern, zumal bei denjenigen, wo die Mittelrippe im ausgewachsenen Blatte unten sehr kräftig, am oberen

1) SACHS, l. c. S. 97.

Ende aber ziemlich dünn ist, ist die Abhängigkeit der Spannung von dem Alter etwas verschieden. Während sie zuerst auf der ganzen Länge gleichmässig entsteht und zunimmt, bleibt sie nach dem Erreichen ihres Maximums nicht mehr gleichmässig, sondern hört zuerst an der Basis des Blattes auf; später wird die krümmungsfähige Strecke immer kleiner, indem sie immer den oberen Theil des Blattes einnimmt, dabei werden die beim Isoliren entstehenden Krümmungen immer geringer, bis endlich die ganze Rippe starr geworden ist. Der Uebergang aus dem gespannten in den spannungslosen Zustand schreitet also von der Basis allmählig bis an die Spitze heran. Diese Regel gilt zunächst nur für Blätter mit basifugalem Wachsthum, ein gutes Beispiel liefert *Inula bifrons*.

Das Verhalten derjenigen Blätter, bei denen die morphologische Unterseite die Lichtseite bildet, kenne ich leider nur aus Beobachtungen an Arten aus der Gattung *Alstroemeria*. Die Blätter dieser Gattung drehen sich nach dem Austreten aus dem Knospenzustande an ihrer schmalen Basis so um ihre Achse, dass der grössere Theil der Spreite um 180° gedreht wird, wodurch also in den erwachsenen Blättern die Unterseite nach oben schaut. Diese letztere Seite ist, physiologisch und anatomisch betrachtet, die Lichtseite des Blattes. Bei allen von mir untersuchten Arten dieser Gattung (*A. aurantiaca*, *A. Ehrenbaulti*, *A. haemantha* und *A. psittacina*) zeigte sich, dass die Mittelrippe sich nach dem Isoliren auf der Lichtseite, d. i. also auf der morphologischen Unterseite concav krümmte, vorausgesetzt, dass die Blätter in dem geeigneten Altersstadium untersucht wurden.

Mit den bisher besprochenen Krümmungen, welche bei dem Isoliren der Rippe in einer auf die Blattfläche senkrechte Ebene erfolgen, sind bei vielen Arten solche verbunden, die in einer anderen Ebene stattfinden. Die Rippe biegt sich in diesen Fällen zwar nach unten, krümmt sich aber so, dass eine Seitenkante concav, und also die andere convex wird. Es kann hierbei die Krümmungsebene sich, je nach den Arten, mehr oder weniger der Medianebene des Blattes nähern. Beispiele, wo diese schiefen Krümmungen sehr deutlich sind, lieferten mir u. m. A. *Beta trigyna*, *Hydrangea arborescens*, *Ulmus campestris*. Bei den Einzelblättchen zusammengesetzter Blätter findet man, wo die Krümmungen in schiefer Ebene stattfinden, gewöhnlich eine bestimmte Beziehung zwischen der Richtung dieser Ebene und die Orientirung des Blattes. So ist z. B. bei *Staphylea pinnata* die convexe Seite der isolirten Rippen der Seitenblättchen immer gegen die Spitze des Blattes gerichtet, während die Rippe des Endblättchens sich in der Medianebene krümmt. Bei *S. trifolia* ist es hingegen die concave Seite der isolirten Rippen der Seitenblättchen, welche nach der Spitze des ganzen Blattes hinschaut.

Bei denjenigen Blättern, deren Rippe nur wenig von dem Mesophyll differenzirt ist, oder bei denen der Nerv sogar allseitig von dem Parenchym

umgebe
und w
achtet.
Crassul
Be
ganz v
sind a
betheili
spannu
ich noc
Schnitt
in Verh
Oberse
Streifen
wenige
beobac
Pinsap
mir ab
Di
mit de
der Un
fassen.
Di
weder
sich n
bekann
pyrena
allen
Rippen
nicht
öfters
sich n
Di
Oberse
schiefe
relativ
zu sta
legung
Wachs
muss
vor,
sache
selten
Arbe

umgeben ist, sind Spannungen der hier behandelten Art nicht vorhanden, und werden also bei dem Isoliren der Rippen keine Krümmungen beobachtet. So bei manchen Gräsern, bei der Gattung *Sedum* und andern *Crassulaceen*, bei vielen Arten der Gattung *Saxifraga* u. a. m.

Bei den meisten Coniferen sind bekanntlich die Nerven der Blätter ganz von dem Parenchym umgeben, an den hier stattfindenden Spannungen sind also wahrscheinlich noch andere Gewebepartien der Blätter activ betheilig als die Nerven. Ein sehr deutliches Beispiel der Gewebespennungen der Blätter dieser Gruppe liefert *Pinus Nordmanniana*. Als ich noch wachsende Blätter dieser Art durch zwei der Medianebene parallele Schnitte in drei gleiche Theile theilte, diese aber an der Basis des Blattes in Verbindung liess, so klaffte der mittlere Streifen nach oben, wobei seine Oberseite ziemlich stark concav wurde, während die beiden seitlichen Streifen ihre Unterseite concav krümmten, wenn auch ihre Krümmung weniger stark war als die des mittleren Streifens. Auch bei andern Arten beobachtete ich dieses Verhältniss, obgleich weniger ausgeprägt. z. B. *Pinus Pinsapo*, *Abies firma*. Noch andere Coniferen mit flachen Blättern zeigten mir aber keine derartige Spannungserscheinungen.

Die Ausnahmen von der anfangs erwähnten Regel, dass bei Blättern mit deutlich differenzirten Rippen, diese letzteren sich beim Isoliren mit der Unterseite concav krümmen, lassen sich in zwei Gruppen zusammenfassen.

Die eine Gruppe bilden diejenigen Pflanzen, deren Blätter normal entweder gar keine Spannung besitzen, oder deren Rippen bei dem Isoliren sich mit der Oberseite concav krümmen. Es sind mir nur wenige Arten bekannt, welche dieses Verhältniss zeigen, darunter gehören z. B. *Lonicera pyrenaica* und *L. Ledebouri* (letztere hat aber diese Eigenschaft nicht in allen Blättern). Bei *Vitis vinifera* beobachtete ich meist auch, dass die Rippen beim Isoliren ihre Oberseite concav krümmen, jedoch fand ich nicht selten, dass in der Spitze des Blattes das umgekehrte stattfand, ja öfters klafft die untere Hälfte nach vorne concav, während der obere Theil sich nach hinten concav krümmt.

Die andere Gruppe bilden die kaputzenförmigen Blätter mit convexer Oberseite, welche man bisweilen unter den normalen Blättern an den verschiedensten Arten beobachtet. Die Ursache dieser Form liegt in dem relativ zu geringen Wachstume des Umfangs des Blattes, und dem relativ zu starken der in der Mitte gelegenen Theile, wie leicht aus einer Zerlegung des Blattes hervorgeht. Wodurch dieses abnormale Verhältniss des Wachstums der verschiedenen Theile in jedem einzelnen Falle entsteht, muss hier einstweilen unentschieden bleiben, in einigen Fällen kam es mir vor, als ob ein theilweises Erfrieren des Gewebes am Rande die Ursache war. Bei etiolirten Pflanzen ist die Kaputzenform der Blätter nicht selten; hier ist es das verminderte Wachsthum des Mesophylls und das

gesteigerte der Nerven, welches die Form herbeiführt. Bei den von mir untersuchten kaputzenförmigen Blättern klaffen die stärkeren Rippen immer nach oben, wobei sie öfters gerade werden, öfters sogar ihre Oberseite concav biegen. So z. B. bei *Menispermum dahuricum*, *M. canadense*, *Tilia grandifolia* und *T. rubra*. Bei den kaputzenförmigen Blättern von *Lonicera pyrenaica* klappt die isolirte Rippe stärker aufwärts als bei den gewöhnlichen Blättern dieser Art.

Dass die Thatsache, dass die Oberseite der Rippe in diesen Blättern eine stärkere Spannung besitzt als die Unterseite mit ihrer Form ursächlich zusammenhängt, lässt sich unschwer nachweisen. Man braucht dazu einfach ein noch wachsendes kaputzenförmiges Blatt an der Pflanze selbst so umzukehren, dass die vorher convexe Oberseite concav wird. Isolirt man an einem solchen Blatte die Rippe nach ein oder zwei Tagen, so klappt sie nach unten, und wird meist grade, bisweilen auch auf der Unterseite concav. Sehr deutlich sah ich dieses bei *Menispermum dahuricum*. Man kann auch bei Blättern, deren Oberseite von Natur concav ist, dadurch, dass man diese zur convexen Seite macht, eine nach vorn concave Krümmung der Rippe herbeiführen, wenn letztere nach ein oder zwei Tagen isolirt wird. So bei *Menispermum*-Arten, *Aristolochia Siphon*. Auch bei *Clematis integrifolia*, deren junge Blätter in normalem Zustande alle die Oberseite concav haben, und die isolirte Rippe stark nach hinten concav biegen, gelang es mir durch Umkehrung der Blätter zu verursachen, dass die Rippe beim Isoliren ihre Oberseite concav krümmte.

Nach diesen Untersuchungen darf man es als ziemlich allgemeine, wenn auch nicht ausnahmslose Regel betrachten, dass die kräftig entwickelten Rippen noch wachsender Blätter sich bei dem Isoliren nach hinten concav krümmen. In solchen Blättern strebt also die Rippe immer diese Krümmung anzunehmen, wird aber daran durch die Spreite gehindert. Es leuchtet ein, dass die Ursache dieser Spannung ein stärkeres Wachstum der Rippen auf ihrer Oberseite als auf ihrer Unterseite ist.

Methode der Untersuchungen.

Ehe ich dazu übergehe meine Versuche und deren Resultate aufzuführen, will ich eine ausführliche Beschreibung der von mir benutzten Methode liefern.

Hauptzweck bei sämtlichen Untersuchungen war es, die Versuchsgegenstände so einfach als möglich zu wählen, und sie jedesmal unter solche Umstände zu bringen, dass von den in der Natur auf sie einwirkenden Ursachen so viele wie nur möglich ausgeschlossen waren, die übrigen aber theilweise in ihrer Wirkung schon im Voraus bekannt, theilweise mit diesen so combinirt, dass aus der Vergleichung je zweier Versuchsgegenstände ihre Wirkung erschlossen werden konnte. Zu jedem ein-

zelen Versuch wurden also zwei völlig gleiche Objecte benutzt, auf welche die zu untersuchende Ursache in entgegengesetzter Weise einwirkte; der Unterschied der von beiden ausgeführten Bewegungen konnte dann als Folge dieser Ursache betrachtet werden. In einigen kleineren Versuchsreihen wurde, je nach Umständen, eine Vereinfachung dieser Methode vorgenommen, auf welche ich erst bei der Beschreibung jener Versuche eingehen werde. Um das Speciellere der Methode geläufiger auseinander setzen zu können, halte ich bei der Beschreibung nur den einen Fall im Auge, wo es sich darum handelt, die Wirkung der Schwere auf die Blätter zu untersuchen; die für die Versuche über Heliotropismus, oder für diejenigen mit Stengelorganen stattfindenden Abänderungen werde ich gelegentlich der Behandlung dieser mittheilen.

Ich benutzte stets Blattstiele ohne Spreite, oder Blattrippen an denen die Seitenrippen und das Mesophyll entfernt worden waren. Von den Blattrippen wurde immer der dritte Theil an der Spitze entfernt, weil dieser, wie vorher gezeigt wurde, sich beim Isoliren meistens stark krümmt, und also un bequem für die Untersuchung ist. Die so vorbereiteten Objecte wurden in einen grossen völlig dunklen Zinkkasten, dessen Boden mit feuchtem Sand bedeckt war, und dessen Raum also immer sehr feucht war, horizontal so befestigt, dass das untere Ende in den dazu an den Wänden höher liegenden Sand hineingesteckt wurde, und das Uebrige frei hervorragte, ohne den Sand des Bodens zu berühren. In jedem Versuche dauert der Aufenthalt in diesem dunklen Raum 21—24 Stunden.

Durch diese Einrichtung der Versuche werden die Wachstumsbedingungen andere als sie an der Pflanze in der freien Natur sind. Die feuchte Luft bringt die Organe in starke Turgescenz, die Dunkelheit macht sie etioliren, die Entfernung der Spreite befreit die Rippen von den durch diese hervorgerufenen Spannungen und die Blattstiele von der zu tragenden Last, während sie vielleicht in einigen Fällen die Ernährung beeinträchtigt. Auch die Trennung des Organs von der Pflanze muss schädlich auf die Ernährung wirken. Auf den Einfluss, welchen die Anwesenheit oder Abwesenheit der Spreite auf die Krümmungen ausübt, werde ich später noch zurückkommen. Ueber den Einfluss der Turgescenz und der Dunkelheit habe ich einige Versuche mit vertikalen Sprossen angestellt, da für ihr Studium die Wahl des Materials gleichgiltig ist, und gefunden, dass beide sowohl das Wachstum als die Schnelligkeit der Krümmung fördern, dass aber diese Förderung eine so geringe ist, dass sie meistens schon durch einen Temperaturunterschied von 1—2° C. (bei einer Temperatur von 20—25° C.) aufgehoben oder umgekehrt werden kann. Bei der Betrachtung der Resultate der Hauptversuchsreihen braucht man also nicht weiter Rücksicht auf diese beiden Umstände zu nehmen. Was auch immerhin der Einfluss aller genannten Umstände sein möge, in denen die Versuchsgegenstände von den in der freien Natur wachsenden abweichen, immer waren

sie für die verschiedenen Exemplare eines und desselben Versuches völlig gleich, und somit beeinträchtigen sie die Vergleichbarkeit dieser Exemplare in keiner Beziehung.

Zujedem einzelnen Versuch wurden zwei Blattstiele (resp. Blattrippen) einer Art benutzt, welche einander so genau wie möglich gleich waren, und der eine mit der morphologischen Oberseite nach oben, der andere mit dieser Seite nach unten horizontal hingelegt. Erfordernisse der Gleichheit sind gleiche Grösse aller Theile des Blattes, gleiche natürliche Richtung der beiden Blätter in Beziehung zum Horizont, gleiches Alter, und gleiches Wachstum. Nur wenn diese Erfordernisse erfüllt sind, kann man aus der Vergleichung der Krümmung beider Objecte einen Schluss ziehen. An die nähere Erörterung dieser Bedingungen der Vergleichbarkeit lässt sich die Besprechung einiger zur genaueren Orientirung über die Hauptfrage nothwendigen Verhältnisse von selbst anreihen.

Die gleiche Grösse zweier zu vergleichender Blätter in allen Theilen und die annähernd gleiche Alterstufe sind die Merkmale, nach denen man die zu benutzenden Exemplare aus der Masse des Materials herausuchen kann. Um gleichaltrige Exemplare zu erhalten, kann man sich u. a. zu opponirten Blättern wenden, doch nur wenn diese eine gleiche Neigung zum Horizont besitzen, da sie sonst ungleichmässig entwickelt sind, wie diess von WIESSNER¹⁾ angegeben worden ist, und wie ich vielfach die Gelegenheit hatte zu bestätigen. Aus derselben Ursache ist es auch besser im Allgemeinen Blätter mit gleicher Richtung auszuwählen, weil sonst die Aussicht, dass sie sich gleich verhalten werden, nur eine geringe ist.

Das Alter hat auf die geotropischen Krümmungen einen ziemlich grossen Einfluss. Während bei den meisten Blattstielen und Blattrippen die Fähigkeit sich unter dem Einfluss der Schwere zu krümmen, bei ihrem Auftreten gleichmässig über das ganze Organ vertheilt ist, sondert sich später in vielen Fällen eine stark krümmungsfähige Stelle von dem dieser Bewegung weniger fähigen Theile ab. Diese Stelle befindet sich, bei den basifugal wachsenden Blättern anfangs am Grunde des Organs, und steigt wie das Maximum des Wachstums, selbst an diesem hinauf bis sie den Gipfel erreicht und so die Krümmungsfähigkeit erlischt. Sehr deutlich überzeugt man sich u. a. hiervon, wenn man die Blattstiele eines Sprosses von *Delphinium* (ich untersuchte *D. elatum*) von ihren Spreiten und dem Sprosse trennt, und sie horizontal in dem dunklen feuchten Raum so befestigt, wie dieses oben angegeben ist. Sowohl wenn bei allen die morphologische Oberseite nach oben gewendet ist, als wenn diese Seite bei allen nach unten schaut, sieht man am Ende des Versuchs (also nach

¹⁾ WIESSNER, Beobachtungen üb. d. Einfl. d. Erdschwere auf Grössen- u. Formverhältnisse d. Blätter, Sitzungsber. d. k. Acad. d. Wiss. Wien LVIII. Nov. 1868.

24 Stunden) die jüngeren in ihrer ganzen Länge gekrümmt, die nächst-
 älteren nur an einer Stelle, welche dem Gipfel der Blattstiele desto näher
 liegt, je älter dieser ist, bis die ältesten sich gar nicht mehr gekrümmt
 haben. Gleichaltrige Organe sollen sich also in dem Versuche an der
 nämlichen Stelle krümmen.

Es ist hier der Ort, über die Art der auftretenden Krümmungen und
 die Messung derselben einiges mitzutheilen. Der gekrümmte Theil ist
 zwar, mathematisch betrachtet, kein Kreisbogen, doch in weitaus den
 meisten Fällen kann man ihn ohne erheblichen Fehler als einen solchen
 betrachten. Es wird demnach die Krümmung durch den Krümmungsradius
 gemessen, das ist also durch den Radius des Kreisbogens, welchen der
 gekrümmte Theil bildet. Die in Graden ausgedrückte Grösse des Bogens
 hängt nur von diesem Radius und von der Länge des krümmungsfähigen
 Theiles ab, für eine anschauliche Vergleichung der Krümmungen hat sie
 also keinen Werth. Die Grösse des krümmungsfähigen Theiles ist bei ver-
 schiedenen Arten eine sehr verschiedene, und meistens ist die Krümmung
 desto stärker, der Krümmungsradius also desto kleiner, als dieser Theil
 selbst kleiner ist. Zum Bestimmen des Krümmungsradius benutzte ich
 einen mit concentrischen Kreisen ausgestatteten Carton; die Radien der
 Kreise hatten die Längen von 1, 2, 3 u. s. w. bis zu 25 Cm., von
 zehn zu zehn Grad waren, der Uebersichtlichkeit wegen, radiale Linien
 gezogen. Krümmungen von mehr als 25 Cm. Radius wurden als gerade
 betrachtet, da ihre genauere Messung zum Theil unmöglich, zum Theil
 nutzlos ist. Durch Anpassen des gekrümmten Theiles auf die einzelnen
 Kreise suchte ich jenen heraus mit dem die zumessende Krümmung über-
 einstimmt; der Radius jenes Kreises war der gesuchte Krümmungsradius.
 Die beobachtete Grösse des Bogens betrug in weitaus den meisten Fällen
 nicht 90°. 1)

Eine Hauptsache bei derartigen vergleichenden Untersuchungen ist es,
 dass man die Grösse des Wachstums während des Versuchs bestimmt,
 um einerseits zu wissen, ob überhaupt Wachsthum stattgefunden hat, und

1) Die hier beschriebene Methode giebt ein anschaulicheres Bild von den beobach-
 teten Krümmungen, als die bis jetzt allgemein befolgte, welche die in Graden aus-
 gedrückte Grösse des Bogens in den Tabellen verzeichnete. Es leuchtet ein, dass ein
 Organ um so stärker gebogen ist, je kleiner der Krümmungsradius des von ihm ge-
 bildeten Bogens; umgekehrt kann man in den Tabellen aus einem kleineren Krüm-
 mungsradius immer ohne Weiteres auf eine stärkere Krümmung schliessen. Ist aber
 die Grösse des Bogens in Graden angegeben, so muss auch die Länge des gekrümmten
 Theiles bekannt sein, um eine Vergleichung zu gestatten. Man könnte zwar, in dieser
 Methode, entweder die Länge des Organs oder die Grösse des Bogens für alle zu ver-
 gleichenden Fälle gleich gross nehmen, würde dann aber doch nicht ein so anschau-
 liches Bild von den Krümmungen bekommen, als durch die einfache Angabe des
 Krümmungsradius.

Den einfachen, oben beschriebenen Apparat könnte man Cyclometer nennen.

um andererseits zu controliren, ob beide zu vergleichende Exemplare gleichviel gewachsen sind, denn von dem Wachsthum hängt es ab, ob überhaupt eine Krümmung stattfinden wird, und wie stark diese sein wird. Nur wenn das Wachsthum beider Exemplare gleich stark war, können die Krümmungen unter sich verglichen werden. Alle Versuche, in denen kein gleiches Wachsthum stattfand, sind als ungiltig zu betrachten, und deshalb zu verwerfen; Ausnahme hiervon machen nur diejenigen Versuche, in denen das am stärksten gekrümmte Exemplar am wenigsten gewachsen war. In diesen würde der Unterschied der Krümmungen in dem nämlichen Sinne (und etwas grösser) ausgefallen sein, wenn beide Exemplare gleichviel gewachsen wären, man kann also auch diesen eine Beweiskraft zusprechen. Wo das am stärksten gekrümmte Exemplar am raschesten gewachsen war, kann die stärkere Krümmung stets als eine Folge des stärkeren Wachstums betrachtet werden, solche Versuche lehren also nichts über die Wirkung der untersuchten Kraft.

Um das Wachsthum zu bestimmen, trug ich mit Tusche vor Anfang jedes Versuchs zwei Marken auf das Organ auf, und wählte die Stelle dazu so, dass der muthmaasslich krümmungsfähige Theil zwischen beiden lag, ohne übrigens ihren Abstand grösser zu machen als dieses dazu nöthig war. Bei je zwei zu vergleichenden Exemplaren hatten die Marken eine correspondirende Lage, wodurch sie einen correspondirenden und annähernd gleich grossen Theil des Organes umschlossen. Vor Anfang des Versuchs, und an dessen Ende wurde der Abstand beider Marken an den dazu grade gebogenen Objecten gemessen, die Differenz beider Messungen gab den Zuwachs während des Versuchs. Die Messungen konnten auf 0,5 Mm. genau ausgeführt werden; der Unterschied der Zuwächse zweier zu vergleichenden Exemplare dürfte also nicht 1,0 Mm. erreichen, sonst würde der Versuch als ungiltig betrachtet. Ausnahme hiervon machten nur diejenigen Versuche, wo das am stärksten gekrümmte Exemplar am wenigsten gewachsen war; hier dürfte, wie schon bemerkt, der Unterschied etwas grösser sein, jedoch nicht soviel, dass dadurch die Vergleichbarkeit der beiden Exemplare als unvollständig erschien. Die Marken wurden fast immer auf die morphologische Oberseite, selten auf eine Seitenkante, oder auf die Unterseite aufgetragen.

Etwaige Krümmungen, welche im Anfang eines Versuchs, zumal bei Blattrippen, bisweilen dadurch entstehen, dass die Erhöhung der Turgescenz nicht auf allen Seiten gleich rasch vor sich geht, oder Krümmungen, welche nicht mit Längenzunahme, zuweilen sogar mit Verkürzung, und mit Erschlaffung verbunden sind, müssen natürlich ausser Betracht gelassen werden.

Ueber die Methode habe ich nur noch zu bemerken, dass die zu benutzenden Objecte so viel wie möglich in geraden Exemplaren ausgewählt werden, und dass wo dieses nicht thunlich war, die Anfangskrümmung stets in den Tabellen verzeichnet wurde.

Geotropismus, Epinastie, Hyponastie.

Zwei Ursachen, deren jede für sich eine Krümmung in dem untersuchten Organ veranlassen kann, sind aus keinem Versuche auszuschliessen, und ich werde diese deshalb zuerst der Untersuchung unterwerfen. Es sind diess der Einfluss der Schwere, und ein etwaiger Unterschied in der Wachsthumfähigkeit der morphologisch verschiedenen Seiten, also hauptsächlich der Oberseite und der Unterseite. Die Frage, um welche es sich hier handelt, kann also so gefasst werden: krümmen sich Blattstiele und Mittelrippen unter dem Einfluss der Schwere aufwärts, wenn sie horizontal hingelegt werden, und welchen Einfluss hat es hierauf, ob die morphologische Oberseite dabei oben oder unten liegt.

Im Folgenden will ich diejenige Lage der Organe, wo ihre morphologische Oberseite oben liegt, die normale, diejenige wo diese Seite unten liegt, die inverse nennen.

Die befolgte Methode ist, wie ich schon erwähnte, genau die in der vorhergehenden Abtheilung beschriebene. Meine Versuche enthält die hier folgende Tabelle. Für jeden einzelnen Versuch dienten zwei Exemplare, das normale und das inverse. An diesen wurde bestimmt, 1) die Länge des ganzen, welche für beide die nämliche war (2. Spalte), 2) die im Anfang des Versuchs schon vorhandene Krümmung wenn etwa eine solche da war (3. und 4. Spalte); die am Ende des Versuchs beobachteten Krümmungen (5. und 6. Spalte) und das Wachsthum während des Versuchs. In der letzten Spalte ist angegeben, in welchem Theile der benutzten Organe die Krümmung stattgefunden hatte. In den Doppelspalten der Anfangskrümmung, der am Ende des Versuchs beobachteten Krümmung und des Wachsthum enthält die einzelnen Spalten A die Zahlen, welche die an den normalen Exemplaren beobachteten Werthe angeben, in den Spalten B sind die Zahlen verzeichnet, welche durch die inversen Exemplare geliefert worden sind. Die Zahlen der 3. bis 7. Spalten sind die in Centimetern ausgedrückten Krümmungsradien; diese sind positiv wenn die Krümmung concav nach oben war, negativ wenn sie concav nach unten war. Als Wachsthum ist der direkt durch die Differenz des Abstandes der Marken, vor und am Ende des Versuchs gegebene absolute Zuwachs angegeben und in Millimetern ausgedrückt. Die Reihenfolge der Versuche ist der Uebersichtlichkeit halber so gewählt. Die zu den Versuchen benutzten Exemplare befanden sich alle in dem Altersstadium, das dem Ende des Wachsthum zunächst vorangeht, also die Blattrippe in jenem Stadium, in welchem ich die vorher behandelte Spannung zwischen Rippe und Spreite beobachtete, und zwar war die Krümmung bei der Isolirung meistens nur an der Spitze stark, in den untern zwei Dritteln der Rippe nicht oder kaum bemerklich. Wollte man jüngere Stadien nehmen, so würde die Krüm-

mung der Rippe beim Isoliren vielfach die Resultate des Versuchs ver-
deutlichen.

In der Tabelle führe ich für jede Species nur einen Versuch an, für
die meisten Species habe ich deren zwei bis drei gemacht, in denen das
Hauptresultat das nämliche, wenn auch die Grösse der beobachteten Krüm-
mungen eine verschiedene war.

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachstum während des Versuchs, in Mm. | | | Nähere Be- schreibung des ge- krümmten Theils |
|---|---------------------------------|------------------------|-----|----------|-----|-------|--|-----|-------|---|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | |
| I. Reihe. Epinastie schwächer als Geotropismus. | | | | | | | | | | |
| A. Blattstiele. | | | | | | | | | | |
| <i>Aquilegia speciosa</i> | 5.5 | — | — | 12 | 4 | -8 | 2.0 | 2.0 | 0 | 3 Cm. lange Strecke der Mitte. |
| <i>Delphinium elatum</i> | 10.5 | — | — | 8 | 4 | -4 | 4.0 | 3.5 | -0.5 | 5 Cm. lange Strecke der Mitte. |
| <i>Petasites alba</i> | 24 | — | 24 | 12 | 8 | -4 | 3.5 | 2.0 | -1.5 | 3 Cm. lange Strecke des unteren Theils |
| <i>Tiarella cordifolia</i> | 7.5 | — | — | 40 | 5 | -5 | 4.0 | 4.0 | 0 | 3 Cm. lange Strecke des mittl. Theils |
| <i>Fragaria collina</i> | 4.5 | 20 | -10 | 3 | 2 | -1 | 2.5 | 3.0 | 0.5 | Untere Hälfte. |
| <i>Calla palustris</i> | 10.5 | — | — | 3 | 2 | -1 | 4.0 | 4.5 | 0.5 | Ganz. |
| B. Allgemeine Blattstiele gefiederter Blätter. | | | | | | | | | | |
| <i>Clematis recta</i> | 6 | — | — | 11 | 5 | -6 | 1.5 | 1.0 | -0.5 | Ganz. |
| <i>Sambucus nigra</i> | 3 | — | — | 5 | 4 | -1 | 0.5 | 1.0 | 0.5 | „ |
| <i>Spiraea sorbifolia</i> | 7 | — | — | 15 | 2.5 | -12.5 | 3.0 | 2.0 | -1.0 | Untere Hälfte. |
| <i>Valeriana Phu</i> | 7 | — | — | 9 | 6 | -3 | 2.5 | 1.0 | -1.5 | Obere Hälfte. |
| <i>Spiraea Ulmaria</i> | 24 | — | — | 7 | 5 | -2 | 3.5 | 3.5 | 0 | 6 Cm. lange Strecke der Mitte. |
| <i>Juglans regia</i> | 20 | — | — | 12 | 4.5 | -7.5 | 1.5 | 1.5 | 0 | 5 Cm. lange Strecke des oberen Theils |
| C. Seitenblattstiele doppeltgefiederter Blätter. | | | | | | | | | | |
| <i>Levisticum officinale</i> | 13 | — | — | 8 | 7 | -1 | 2.5 | 4.0 | -1.5 | Ganz. |
| <i>Cimicifuga racemosa</i> | 13 | — | — | 12 | 5 | -7 | 2.5 | 3.0 | 0.5 | Obere Hälfte. |
| D. Blattrippen, welche durch das Mesophyll gespannt waren. 1) | | | | | | | | | | |
| <i>Inula bifrons</i> | 18 | — | — | 18 | 9 | -9 | 2.5 | 4.5 | -1.0 | 7 Cm. lange Strecke des unteren Theils |
| <i>Rumex Patientia</i> | 32 | — | — | 12 | 8 | -6 | 4.5 | 4.0 | -0.5 | Untere Hälfte. |
| <i>Scrophularia nodosa</i> | 4 | 7 | -12 | 5 | 3 | -2 | 2.0 | 0.5 | -1.5 | „ „ |
| <i>Silene swertiaefolia</i> | 3.8 | — | — | 1.5 | 1 | -0.5 | 2.0 | 1.5 | -0.5 | „ „ |
| <i>Ulmus campestris</i> | 8 | — | — | 7 | 3 | -4 | 2.5 | 2.0 | -0.5 | „ „ |
| E. Blattrippen ohne Spannung durch das Mesophyll. | | | | | | | | | | |
| <i>Sedum purpurascens</i> | 4.8 | — | — | 25 | 2 | -23 | 1.5 | 1.5 | 0 | Untere Hälfte. |

1) Die Spannung war meist nur noch in den Spitzen, welche nicht mit zu dem
Versuche benutzt wurden, sichtbar.

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachstum während des Versuchs, in Cm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|---|------------------------------|------------------------|----|----------|-----|-------|---------------------------------------|-----|-------|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | |
| II. Reihe. Epinastie gleich oder grösser als Geotropismus. | | | | | | | | | | |
| A. Blattstiele. | | | | | | | | | | |
| <i>Acer Opalus</i> | 2 | — | — | — | 7 | — | 4.0 | 4.0 | 0 | Ganz. |
| <i>Acer Pseudoplatanus</i> | 3 | — | — | — | 4 | 3 | 4.0 | 4.0 | 0 | „ |
| <i>Macleya cordata</i> | 7 | — | — | — | 9 | — | 4.0 | 4.0 | 0 | „ |
| B. Allgemeine Blattstiele gefiederter Blätter. | | | | | | | | | | |
| <i>Orobus laevigatus</i> | 45 | — | — | — | 16 | — | 3.5 | 3.0 | -0.5 | Ganz. |
| <i>Robus Idaeus</i> | 45 | — | — | — | 5 | — | 4.0 | 4.0 | 0 | Obere Hälfte. |
| <i>Cystopteris alpina</i> | 23 | — | — | — | 2 | — | 3.0 | 2.5 | -0.5 | 3 Cm. lange Strecke unter dem aufgerollten Ende. |
| <i>Sambucus nigra</i> | 40 | — | — | — | 5.5 | — | 4.0 | 4.0 | 0 | 2.5 Cm. lange Strecke des unteren Theils. |
| C. Seitenblattstiele doppeltgefiederter Blätter. | | | | | | | | | | |
| <i>Aralia spinosa</i> | 135 | -16 | 16 | -10 | 5 | -5 | 3.0 | 2.5 | -0.5 | Ganz. |
| <i>Archangelica sativa</i> | 40 | — | — | -20 | 9 | -14 | 4.5 | 4.5 | 0 | „ |
| <i>Levisticum officinale</i> | 7 | — | — | — | 9 | — | 2.0 | 4.5 | -0.5 | „ |
| D. Mittelrippen, welche durch das Mesophyll gespannt waren. ¹⁾ | | | | | | | | | | |
| <i>Stachys lanata</i> | 5.5 | — | — | -3 | 2 | -1 | 4.5 | 4.0 | -0.5 | Obere Hälfte. |
| <i>Saxifraga cordifolia</i> | 16 | — | — | — | 12 | — | 4.5 | 4.0 | -0.5 | Untere Hälfte. |
| <i>Scrophularia nodosa</i> | 40 | — | — | — | 4.5 | — | 4.0 | 0.5 | -0.5 | „ „ |
| <i>Tilia grandifolia</i> | 8 | — | -6 | -14 | 9 | -6 | 4.5 | 4.5 | 0 | „ „ |
| III. Reihe. Keine epinastische Differenz. | | | | | | | | | | |
| <i>Menyanthes trifoliata</i> | 40 | — | — | 5.5 | 5.5 | 0 | 2.0 | 4.5 | -0.5 | Ganze Blattstiele. |

In den, in die erste Reihe zusammengebrachten Versuchen hatten sich alle Exemplare aufwärts gekrümmt; diese Krümmung war immer stärker wenn die Oberseite unten lag, als im umgekehrten Fall. In den Versuchen der zweiten Reihe haben die normalen Exemplare sich entweder gar nicht, oder abwärts gekrümmt; die inversen krümmten sich aufwärts; ihre Krümmung war aber bei jeder Species stärker als die der abwärts gekrümmten Exemplare der nämlichen Art. In dem Versuche der dritten Reihe krümmte sich das normale Exemplar eben so stark aufwärts als das inverse.

Sieht man einstweilen von diesem letzten Versuche ab, so ist die einfachste Erklärung der gefundenen Thatsachen, die Annahme dass

- 1) die Blattstiele und Blattrippen negativ geotropisch sind,
- 2) in den Blattstielen und Blattrippen die morphologische Oberseite eine stärkere Wachstumsfähigkeit besitzt als die Unterseite.

¹⁾ Die Spannung war meist nur noch in den Spitzen, welche nicht mit zu dem Versuche benutzt wurden, sichtbar.

Der zweiten Annahme zufolge muss also das Gewebe der Oberseite unter völlig gleichen Umständen, also wenn alle äusseren Umstände allseitig gleichmässig einwirken, stärker in die Länge wachsen, als das der Unterseite, eben so wie in vertikalen Stengeln das Mark rascher wächst als die Rinde.

SCHIMPER¹⁾ nannte horizontale oder schiefe Pflanzenorgane, deren Oberseite stärker in die Dicke wächst als ihre Unterseite: Epinastische, und man kann die Bedeutung dieses Wortes meiner Ansicht nach auf solche Organe ausdehnen, deren Oberseite stärker in die Länge wächst als ihre Unterseite. Ich will deshalb im Folgenden, die zweite, vorläufig noch unerwiesene Eigenschaft der Blätter Epinastie, etwaige nur durch diese verursachte Krümmungen epinastische Krümmungen, und den Unterschied der Wachstumsfähigkeit beider Seiten die epinastische Differenz nennen.²⁾

Wo in den in der Tabelle verzeichneten Versuchen die Oberseite unten lag, bewirkten diesen beiden Annahmen nach, der Geotropismus und die Epinastie jede für sich eine Aufwärtskrümmung, und ihre Wirkung summirte sich also; wo die Oberseite oben lag wirkten diese beiden Ursachen einander entgegen, da die zweite eine Abwärtskrümmung hervorzurufen suchte. Dementsprechend haben sich alle inversen Exemplare aufwärts gekrümmt; bei den normalen wurde das Entstehen und die Richtung der entstehenden Krümmung durch das Verhältniss beider Ursachen bestimmt. Wo der Geotropismus stärker wirkte als die Epinastie musste eine Aufwärtskrümmung eintreten, die aber geringer war als jene der inversen Exemplare; hierher gehören also die Versuche der ersten Reihe der Tabelle. Wo der Geotropismus der epinastischen Differenz gleich war fand gar keine Krümmung statt, und wo der Geotropismus kleiner war als diese Differenz, musste eine Abwärtskrümmung erfolgen, wie dieses auch in den Versuchen der zweiten Reihe ersichtlich ist.

Einige Arten (*Sambucus*, *Levistium*, *Scrophularia*) sind sowohl in der ersten Reihe als in der zweiten verzeichnet. Dieses deutet darauf hin, dass das Verhältniss zwischen Geotropismus und epinastischer Differenz nicht ein für jede Art bestimmtes, sondern von anderen Umständen (zumal vom Alter) abhängendes ist.

Bei dem Versuche mit *Menyanthes* (III. Reihe) war offenbar keine Epinastie vorhanden. Die Blattstiele dieser Pflanze sind aber, morphologisch betrachtet, keine bilateralen Gebilde; wenn die Scheide und der An-

¹⁾ Amtl. Bericht. Naturforschervers. in Göttingen 1854. S. 87; citirt bei HORNMEISTER, Allg. Morphol. d. Gewächse. S. 604.

²⁾ Wenn die epinastischen, und die später zu erwähnenden hyponastischen Krümmungen, die ihnen entgegenwirkenden Krümmungsursachen überwinden, so entstehen in der freien Natur die Nutationen der Blätter; statt vieler Beispiele sei nur das eine der Farnkräuter genannt, bei denen die Einrollung der Blätter durch Hyponastie, die spätere Entrollung durch Epinastie verursacht wird.

heftungspunkt der Blättchen entfernt sind, kann man an ihnen äusserlich die Oberseite nicht mehr von der Unterseite unterscheiden. Die übrigen untersuchten Pflanzentheile sind alle mehr oder weniger ausgeprägt bilateralsymmetrisch; es gilt also die zweite Annahme nur für die bilateral-symmetrischen Blattstiele und Blattrippen.

Es ist nun nicht schwer den Beweis zu liefern, dass die beiden bis jetzt nur zur Erklärung aufgestellten Hypothesen wahr sind. Man braucht dazu einfach die beiden krümmenden Ursachen auf eine andere Art zu combiniren. Dieses erreicht man z. B. dadurch, dass man die Blattstiele und Rippen horizontal auf die Seite legt, so dass also beim Anfang des Versuchs ihre Medianebene horizontal liegt. Unter diesen Umständen wird der Geotropismus eine Aufwärtskrümmung in vertikaler Ebene hervorzurufen suchen, die Epinastie aber eine Krümmung in horizontaler Ebene. Die Resultirende wird eine Krümmung in schiefer Ebene sein, bei welcher die convexe Seite von der Grenzlinie zwischen der morphologischen Oberseite und derjenigen Seite, welche beim Anfang des Versuchs nach unten schaute, gebildet werden wird. Der Winkel, den die schiefe Ebene mit der Vertikalen macht, wird durch die relative Intensität beider componirenden Ursachen bestimmt.

Die Resultate der von mir hierüber angestellten Versuche entsprechen diesen Forderungen auf das Genaueste, wie die folgende Tabelle zeigt. In dieser enthält die dritte Spalte den Winkel, den die Krümmungsebene am Ende des Versuchs mit der Vertikale bildet. Je kleiner dieser Winkel, je grösser die Intensität des Geotropismus im Verhältniss zu der epinastischen Differenz. Die fünfte Spalte enthält die Radien der Krümmungen, welche die Versuchsobjecte am Ende des Versuchs in der Krümmungsebene besaßen; es sind also in der Tabelle keineswegs die geotropischen Krümmungen, von den epinastischen getrennt, wie dieses etwa durch Projektion auf eine horizontale und auf eine vertikale Ebene hätte geschehen können. Die Zahlen werden jedoch genügen den ausgesprochenen Satz zu beweisen. Die sechste Spalte enthält das absolute Wachsthum der krümmungsfähigen Stelle während des Versuchs, in Millimetern.

Ich habe für jede Art eine Reihe von Versuchen gemacht, führe hier aber immer nur einen an.

Die Versuche sind, mit Ausnahme der oben angegebenen Punkte, genau nach der in der vorigen Abtheilung beschriebenen Methode angestellt.

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Winkel der Krümmungsebene mit der Vertikale. | Krümmungsradien in Cm. | | Wachsthum während des Versuchs, in Mm. | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|------------------------------|------------------------------|--|------------------------|----------|--|--|
| | | | beim Anfang. | am Ende. | | |
| A. Blattstiele. | | | | | | |
| <i>Petasites alba</i> | 12 | 100 | — | 10 | 3.0 | |
| <i>Cimicifuga racemosa</i> | 10 | 450 | — | 5 | 5.0 | Ganz. |
| <i>Macleya cordata</i> | 5 | 900 | — | 9 | 4.5 | Untere zwei Drittel. |
| <i>Spiraea sorbifolia</i> | 8.5 | 700 | — | 4 | 3.3 | Ganz. |
| <i>Rubus Idaeus</i> | 5 | 800 | — | 8 | 4.5 | Ganzer allg. Blattstiel. |
| <i>Clematis recta</i> | 7 | 450 | — | 7 | 4.5 | „ „ „ |
| <i>Cystopteris alpina</i> | 35 | 450 | — | 5 | 2.0 | 4 Cm. des graden Theils der Spitze. |
| B. Blattmittelrippen. | | | | | | |
| <i>Verbascum thapsiforme</i> | 20 | 200 | — | 13 | 3.0 | Ganz. |
| <i>Corylus Avellana</i> | 6 | 900 | — | 6 | | „ ohne die Spitze. |
| <i>Ulmus campestris</i> | 5 | 900 | — | 5 | | „ „ „ |
| <i>Scrophularia nodosa</i> | 9.0 | 900 | — | 12 | 0.5 | Untere Hälfte. |
| <i>Inula Helenium</i> | 18 | 200 | — | 4 | 3.0 | Zweites Viertel von oben. |
| <i>Inula bifrons</i> | 13.5 | 450 | — | 16 | 2.5 | Untere drei Viertel. |

Noch auf eine andere Art kann man die geotropischen Krümmungen mit den durch die Epinastie entstehenden combiniren, und also einen neuen Beweis für die Richtigkeit der beiden Sätze, oder wenigstens für die des zweiten liefern. Stellt man die Blattstiele und Blattrippen nämlich vertikal in den Zinkkasten, so wird die Epinastie eine Krümmung in vertikaler Ebene bewirken, bei welcher die morphologische Oberseite an der convexen Seite liegt. Der Geotropismus wird dahin streben, diese Krümmung zu verhindern, und die bereits eingetretene wieder aufzuheben oder zu verringern. Die hierüber angestellten Versuche zeigten genau die erwarteten Krümmungen; ich führe sie nicht besonders auf, weil man in den Versuchen über den Heliotropismus Beispiele in Menge hierzu finden wird.

Meiner Ansicht nach können also die beiden anfangs gemachten Annahmen als empirisch bewiesene Regel angenommen werden. Sie gelten zunächst nur für die untersuchten Arten, doch hatte ich im Laufe meiner Untersuchungen vielfach Gelegenheit sie für andere Arten bestätigt zu sehen, und niemals fand ich eine wirkliche Ausnahme, wonach ihre Allgemeinheit sehr wahrscheinlich ist; wenigstens, was die zweite Regel betrifft für Blattstiele und für diejenigen Blattrippen, welche bei dem Isoliren aus dem Mesophyll ihre Unterseite concav krümmen. Auf das Verhältniss der Blätter, bei denen dieses nicht der Fall ist, komme ich noch weiter unten zurück.

Es ist vielleicht nicht ohne Interesse darauf hinzuweisen, dass diese beiden Eigenschaften von der normalen Richtung der Organe an der Pflanze unabhängig sind; in der Seite 250 mitgetheilten Tabelle sind sowohl solche Organe enthalten, welche senkrecht, als andere welche schief oder sogar

wagerecht gewachsen waren. Zumal die geotropische Aufwärtskrümmung der letzteren, in dem Falle wo die Oberseite oben liegt (z. B. Ulmus) verdient besondere Beachtung; bei der Besprechung des Einflusses der Belastung werde ich noch mehrere Beispiele hiervon zu verzeichnen haben.

Alle diese Versuche und Folgerungen beziehen sich, wie gleich anfangs hervorgehoben wurde, auf ein bestimmtes Alter, nämlich auf das letzte Wachstumsstadium. Es erübrigt also zu untersuchen, welchen Einfluss das Alter auf diese Erscheinungen hat.

Um diese Frage zu beantworten kann man sowohl die in der ersten als die in der zweiten Tabelle befolgte Methode benutzen. Ich habe mit einigen Arten nach beiden Methoden Versuchsreihen angestellt, und theile die Resultate in der folgenden Tabelle mit. Die Einrichtung der ersten Hälfte der Tabelle ist derjenigen der Seite 250 mitgetheilten gleich, die der zweiten stimmt mit der Seite 254 mitgetheilten überein. In der ersten Hälfte enthalten danach die Specialspalten A die Zahlen, welche die Krümmungsradien und das Wachstum der normalen Exemplare angeben, die Spalten B die gleichen Zahlen für die inversen Exemplare. Die Zahlen der ersten Spalte enthalten in beiden Hälften die Längen der ganzen Organe vor Anfang der Vorbereitung für den Versuch; sie erlauben ein Urtheil über das relative Alter der verschiedenen Versuchsobjecte. In der zweiten Hälfte der Tabelle sind die untersuchten Blattrippen und Blattstiele für jede Art einem (vertikalen) Aste entnommen; in der ersten Hälfte wurden für die Versuche mit *Rumex* und *Inula* zwei gleiche vertikale Aeste ausgewählt, deren einzelne Blätter zu je zwei so genau als möglich mit einander übereinstimmten. Aus den ganzen Versuchsreihen werden, wie immer, nur diejenigen Paare aufgeführt, in denen das Wachstum, während des Versuchs eine genügende Uebereinstimmung zeigte.

Wo in der zweiten Hälfte der Tabelle die Unterseite die convexe war, ist diess dadurch angegeben, dass der Winkel der Krümmungsebene mit der Vertikale als negativ verzeichnet wurde.

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachstum während des Versuchs, in Cm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|------------------------|------------------------------|------------------------|---|----------|----|-------|---------------------------------------|-----|-------|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | |
| <i>Rumex Patientia</i> | 28 | — | — | 24 | 12 | 12 | 2.5 | 2.5 | 0 | Untere Hälfte der Blattrippe. |
| | 20 | — | — | 17 | 7 | 10 | 3.0 | 2.5 | -0.5 | Untere Hälfte der Blattrippe. |
| | 16 | — | — | 7 | 5 | 2 | 2.5 | 2.0 | -0.5 | Unteres Drittel der Blattrippe. |
| <i>Inula bifrons</i> | 12 | — | — | 7 | 7 | 0 | 3.0 | 2.0 | -1.0 | Unteres Drittel der Blattrippe. |
| | 20 | — | — | 20 | 10 | 10 | 2.0 | 1.0 | -0.0 | Untere Hälfte der Blattrippe. |
| | 12 | — | — | 13 | 8 | 5 | 4.0 | 1.5 | 0.5 | Untere Hälfte der Blattrippe. |

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachstum während des Versuchs, in Cm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|------------------------------|------------------------------|------------------------|---|----------|----|-------|---------------------------------------|-----|-------|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | |
| <i>Inula bifrons</i> | 5 | — | — | 6 | — | — | 1.0 | 1.5 | 0.5 | Untere Hälfte der Blattrippe. |
| | 3.5 | — | — | 10 | — | — | 0.5 | 0.5 | 0 | |
| <i>Menyanthes trifoliata</i> | 12 | — | — | 5 | 5 | — | 2.0 | 2.5 | 0.5 | Obere Hälfte der Blattstiels. |
| | 9 | — | — | 4 | 4 | — | 2.0 | 2.5 | 0.5 | 5 Cm. der Mitte. |
| | 7 | — | — | 5 | 5 | — | 2.5 | 2.5 | 0 | 3.5 „ „ „ |
| | 5 | — | — | 5 | 5 | — | 2.0 | 2.0 | 0 | 3 „ „ „ |
| | 2.5 | — | — | 12 | 12 | — | 1.0 | 0.5 | -0.5 | Ganz. |

| Arten. | Totallänge. | Winkel der Krümmungsebene mit der Vertikale. | Krümmungsradien in Cm. | | Wachstum während des Versuchs, in Mm. | Gekrümmter Theil. |
|--------------------------|-------------|--|------------------------|----------|---------------------------------------|-------------------------------------|
| | | | beim Anfang. | am Ende. | | |
| <i>Rumex Patientia</i> | 34 | 35° | — | 20 | 1.5 | Untere Hälfte der Blattrippe. |
| | 26 | 30° | — | 14 | 2.5 | Untere Hälfte der Blattrippe. |
| | 18 | 30° | — | 5 | 2.5 | Untere Hälfte der Blattrippe. |
| | 14 | 40° | — | 5 | 3.0 | Untere Hälfte der Blattrippe. |
| | 12 | 20° | — | 2.5 | 2.0 | Untere Hälfte der Blattrippe. |
| | 9 | -10° | — | 2.5 | 2.5 | Untere Hälfte der Blattrippe. |
| <i>Inula bifrons</i> | 6 | -60° | — | 1.5 | 2.0 | Untere Hälfte der Blattrippe. |
| | 20 | 0° | -20 | 24 | 3.5 | Untere drei Viertel der Blattrippe. |
| | 12 | 10° | — | 16 | 1.0 | Untere drei Viertel der Blattrippe. |
| | 5 | 40° | — | 10 | 0.5 | Untere drei Viertel der Blattrippe. |
| <i>Delphinium elatum</i> | 3 | — | — | — | 0.5 | Untere drei Viertel der Blattrippe. |
| | 5 | 100° | — | 4 | 3.0 | Untere Hälfte des Blattstiels. |
| | 4 | 0° | — | 5 | 2.0 | Ganzes Blattstiel. |
| | 3 | -100° | — | 6 | 2.0 | „ „ |

Diese Tabelle zeigt, dass bei den untersuchten Arten (ausser *Menyanthes*) zuerst die Wachstumsfähigkeit der Unterseite grösser als jene der Oberseite ist, dass dann diese Differenz verschwindet, und später die Wachstumsfähigkeit der Oberseite diejenige der Unterseite überwiegt.

In Uebereinstimmung mit dem Gebrauche des Wortes Epinastie für letzteren Fall, kann man für ersteren das Wort Hyponastie benutzen, das von SCHUMPER ebenso wie „Epinastie“ zur Bezeichnung des analogen Unterschiedes in dem Dickenwachsthume eingeführt wurde.

In wie weit dieses Verhältniss allgemein ist, kann ich bei der geringen Anzahl der untersuchten Arten nicht angeben. Bei *Physalis Alkekengi* und *Helianthus tuberosus* fand ich die Mittelrippe auch in der Jugend hyponastisch, und im letzten Wachstumsstadium epinastisch; bei mehreren anderen Arten beobachtete ich, dass in dem Anfang jenes letzten Stadiums die epinastische Differenz mit dem Alter zunimmt. Für die Wahrscheinlichkeit der Allgemeinheit dieser Verhältnisse sprechen auch die Nutationen der Blätter, denn es muss die Knospenlage durch ein stärkeres Wachstum der Unterseite und das spätere Auseinanderschlagen durch stärkeres Wachstum der Oberseite verursacht werden, wie bereits von SACHS¹⁾ angegeben wurde.

Mit dem Aufhören des Wachsthums, nach einigen Untersuchungen vielleicht schon etwas früher, hört die Epinastie auf zu bestehen.

Bei den Blattstielen von *Menyanthes* ist, der Tabelle zufolge, die Wachstumsfähigkeit der beiden einander gegenüberliegenden Seiten gleich gross, unabhängig von dem Alter des Organs.

Während es bei den Blattstielen Regel ist, dass die am raschesten wachsende Stelle zugleich diejenige ist, welche sich unter dem Einfluss der Schwere am stärksten krümmt, und in welcher die epinastische Differenz am grössten ist, fallen bei den Blattrippen diese beiden letzten Stellen nicht immer zusammen. Bei Versuchen, wo die Spitze der isolirten Rippe nicht entfernt worden war, hatte ich nämlich mehrfach die Gelegenheit, zu beobachten, dass während der untere Theil, bei einer normalen horizontalen Lage, sich aufwärts krümmte, die Spitze ihre beim Isoliren erhaltene rückwärts concave Krümmung noch verstärkte. Dieses deutet darauf hin, dass in der Spitze die epinastische Differenz grösser war als der Einfluss des Geotropismus, während sie im untern Theile kleiner war als dieser. So z. B. bei allgemeinen Blattstielen von *Spiraea sorbifolia*, und Blattmittlerippen von *Scrophularia nodosa*. Auch in einigen Versuchen, in denen die Medianebene des Organs horizontal lag, fand ich dieses Verhältniss bestätigt.

Bei denjenigen Blättern, deren Rippe sich beim Isoliren von der Spreite mit der Oberseite concav krümmt, ist, nach einigen Versuchen, welche ich mit *Vitis vinifera* und *Lonicera pyrenaica* sowohl bei horizontaler als bei vertikaler Anfangsstellung machte, die Unterseite wachstumsfähiger als die Oberseite; sie sind also hyponastisch. Bei denjenigen Blättern von *Vitis*,

¹⁾ SACHS, Lehrbuch der Botanik 2. Aufl. S. 565.

in denen die Spitze der Rippe sich bei dem Isoliren concav krümmt, ist diese in Uebereinstimmung damit, epinastisch.

Bis jetzt habe ich unter den Blattstielen nur diejenigen betrachtet, in denen die Krümmungsfähige Stelle nicht morphologisch von dem Uebrigen differenzirt ist. Bei vielen Blättern ist dieses aber bekanntermaassen mehr oder weniger der Fall. Es ist nicht schwer sich eine ganze Reihe von allmähigen Uebergängen auszusuchen, von denjenigen Blättern, bei denen der Blattstiel allmähig in die Spreite übergeht, durch diejenige wo die Spreite an ihrer Einfügungsstelle einen geringeren oder grösseren Winkel mit dem Blattstiel macht, (wo also jene Stelle viel stärkere Krümmungen macht als der übrige Theil des Blattstiels) bis zu den gelenkartigen Verbindungen von Spreite und Blattstiel, oder von Einzelblättchen mit dem allgemeinen Blattstiel welche die Krümmungen entweder hauptsächlich, oder sogar, wie bei vielen Papilionaceen ausschliesslich vermitteln. Da Nichts der Annahme widerspricht, dass auch hier¹⁾ die Ursachen der Krümmungen die nämlichen sind, wie bei den gewöhnlichen Blattstielen, will ich hier nicht näher auf die Erörterung aller der einzelnen Grade der Differenzirung eingehen, sondern mich auf die Mittheilung einiger Versuche über die durch Polster bewirkte Krümmungen beschränken.

Die Krümmungen welche die Blattstiele von *Phaseolus* machen, werden lediglich von dem grossen Stielpolster ausgeführt. Im Dunklen ist der Achsenwinkel dieser Blattstiele mit dem sie tragenden Stengel stets kleiner als am Lichte. Für die Untersuchung, ob diese Polster epinastisch sind, schnitt ich Stengelstücke an denen sich je ein Blatt befand aus dem Stengel heraus, entfernte die Blättchen, unwickelte das Stengelstück mittelst Eisendraht so, dass es sich nicht krümmen konnte, und stellte die so vorbereiteten Objecte in den mehrfach erwähnten dunklen Zinkkasten. Einige stellte ich so, dass der Blattstiel beim Anfang des Versuchs senkrecht stand, andere so, dass er horizontal lag, und zwar mit horizontaler Medianebene. Die vertikal gestellten bogen sich nach hinten zurück, so dass sie nach 24 Stunden einen Winkel von 20—30° mit der Vertikale bildeten, es war also die Oberseite des Polsters stärker in die Länge gewachsen als die Unterseite. Die Medianebene der horizontal gestellten stand am Ende des Versuchs schief, im Winkel von 45—70° mit der Vertikale, während der Axenwinkel dieser Blattstiele sich von 60—80°, wie er Anfangs war, auf 90—140° erhöht hatte. Im Polster hatte also sowohl eine geotropische Aufwärtskrümmung, als eine epinastische Krümmung stattgefunden. Die zu diesen Versuchen benutzte Art war *Phaseolus multiflorus*.

1) Selbstverständlich habe ich hier zunächst nur diejenigen Fälle im Auge, in denen ich diese Krümmungen in dem nämlichen Apparat und nach der nämlichen Methode entstehen sah, mit denen ich die früher erwähnten Versuche anstellte.

Heliotropismus.

Um die Frage zu beantworten, ob eine einseitig stärkere Beleuchtung Krümmungen in den Blattstielen und Rippen hervorrufen, oder doch wenigstens die aus anderen Ursachen entstehenden Krümmungen wesentlich abändern kann, benutzte ich einen Apparat und eine Methode, die nur in den nothwendigen Punkten von den bei den Untersuchungen über den Einfluss des Geotropismus gebrauchten abwichen.

Der Apparat war ein Zinkkasten, dessen eine aufstehende Seite von einer Glasscheibe gebildet wurde. Die gegenüberliegende Seite enthielt eine Thüre zum Einführen der Objecte und war, wie die übrigen Wände, auf der Innenseite schwarz gemacht. Die Höhe des Kastens war 35 Ctm., die Breite 30 Ctm., die Tiefe 15 Ctm. Den Boden bedeckte feuchter Sand, wodurch der ganze Raum immer sehr feucht war. Die Versuchsobjecte wurden in vertikaler Stellung in den Sand hinein gesteckt; in jedem Versuch schaute das eine der beiden zu vergleichenden Exemplare mit seiner morphologischen Oberseite nach dem Licht, während das andere Exemplar dem Licht die Unterseite zuwandte. Ersteres will ich auch hier das normale, letzteres das inverse nennen. Die Methode der Messung des Wachstums, der Messung der Krümmung, die Wahl der Objecte u. s. w. waren dieselben wie sie in der Abtheilung über die „Methode der Untersuchungen“ im Allgemeinen beschrieben sind. Der Apparat stand vor einem Nordfenster, in einer Entfernung von etwa drei Meter von diesem; es trat also keine Sonne hinzu, und die Exemplare etiolirten während des Versuchs einigermaassen.

Die Ursachen, welche unter diesen Umständen auf die entstehenden Krümmungen einen Einfluss ausüben, sind die Epinastie, der Geotropismus und der Heliotropismus. Da, wie ich im Vorhergehenden auseinander gesetzt habe, diejenigen Blätter, deren Rippe sich bei dem Isoliren mit der Unterseite concav krümmt, — und von Versuchen mit Blättern in denen das Umgekehrte der Fall war, wird hier keine Rede sein — epinastisch sind, so streben die Versuchsobjecte sich so zu krümmen, dass ihre Oberseite convex wird. Der Geotropismus, der nachgewiesenermaassen immer ein negativer ist, strebt die Exemplare in senkrechter Stellung verharren zu machen, oder, wenn sie diese schon nicht mehr besitzen, strebt er sie in diese zurückzuführen. Sein Einfluss ist aber, bei der vertikalen oder nahezu vertikalen Richtung, welche durch den Versuch bedingt ist, eine sehr geringe, und wird er also fast immer von der epinastischen Differenz überwogen. Nach dieser Auseinandersetzung ist die wirklich entstehende Krümmung also die, welche die Epinastie allein herbeiführen würde, um ein Geringes durch den Einfluss der Schwere verringert. Bisher galt das nämliche für alle Versuchsgegenstände. Der Einfluss des Heliotropismus wird aber Unterschiede hervorrufen, je nachdem diese erläuterten Krüm-

mungen gegen das Licht convex oder concav sind, was nach dem Vorhergehenden einfach davon abhängt, ob die morphologische Oberseite dem Lichte zugewendet, oder von diesem abgewendet ist. Ist der Heliotropismus ein positiver, so wird er die gegen das Licht schon concave Krümmungen verstärken, die gegen das Licht convexe aber schwächen; umgekehrt wird man auf positiven Heliotropismus schliessen dürfen, wenn die gegen das Licht concaven Krümmungen am Ende des Versuchs grösser gefunden werden als die gegen das Licht convexe. Beobachtet man keine Unterschiede, so war kein Einfluss des Heliotropismus bemerklich, beobachtet man Unterschiede im entgegengesetzten Sinne, so war negativer Heliotropismus da.

Die einschlägigen Versuche enthält die folgende Tabelle, welche ganz nach dem Schema der auf Seite 250 mitgetheilten eingerichtet ist. Die Spalten A enthalten die denjenigen Exemplaren entsprechenden Angaben, deren morphologische Oberseite dem Lichte zugekehrt war (also die normalen Exemplare); die Spalten B die Angaben der Exemplare, deren Unterseite dem Licht zugekehrt war (die inversen). Gegen das Licht convexe Krümmungen sind als negativ; gegen das Licht concave als positiv bezeichnet worden.

Wie immer führe ich auch hier von den zwei bis drei Versuchen, welche ich mit jeder Art gemacht habe, in der Tabelle nur einen an.

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachstum während des Versuchs, in Mm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|--|------------------------------|------------------------|----|----------|----|-------|---------------------------------------|-----|-------|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | |
| A. Blattstiele. | | | | | | | | | | |
| <i>Delphinium elatum</i> | 5 | — | — | — | 44 | | 4.5 | 2.0 | 0.5 | Ganz. |
| <i>Petasites alba</i> | 15 | — | — | — | 16 | | 4.0 | 4.0 | 0 | „ |
| B. Allgemeine Blattstiele gefiederter Blätter. | | | | | | | | | | |
| <i>Clematis recta</i> | 6.5 | — | — | -5 | 5 | 0 | 2.0 | 2.0 | 0 | Ganz. |
| <i>Agrimonia procera</i> | 6 | — | — | -12 | 10 | -2 | 1.0 | 0.5 | -0.5 | „ |
| <i>Spiraea sorbifolia</i> | 5.5 | — | — | -8 | 6 | -2 | 3.0 | 2.0 | -1.0 | Untere Hälfte. |
| C. Seitenblattstiele doppelt gefiederter Blätter. | | | | | | | | | | |
| <i>Cimicifuga racemosa</i> | 16 | — | 24 | -12 | 6 | -6 | 4.5 | 4.5 | 0 | Obere Hälfte. |
| <i>Aralia spinosa</i> | 7 | — | — | -6 | 5 | -1 | 2.0 | 2.0 | 0 | Ganz. |
| D. Blattrippen, welche durch die Spreite gespannt waren. | | | | | | | | | | |
| <i>Atropa Belladonna</i> | 12 | — | — | — | 45 | | 4.0 | 4.0 | 0 | Untere Hälfte. |
| <i>Rumex domesticus</i> | 13 | — | — | -16 | 5 | -11 | 3.0 | 3.0 | 0 | „ |
| <i>Digitalis purpurea</i> | 15.5 | — | — | -10 | 7 | -3 | 4.5 | 2.0 | 0.5 | „ |
| <i>Corylus Avellana</i> | 6 | — | — | -6 | 6 | 0 | 0.5 | 0.5 | 0 | „ |
| <i>Verbascum thapsiforme</i> | 14 | — | — | -17 | 9 | -8 | 2.0 | 4.5 | -0.5 | Obere Hälfte. |
| <i>Inula bifrons</i> | 16.5 | -24 | 24 | -18 | 18 | 0 | 2.5 | 3.0 | 0.5 | Untere zwei Drittel. |

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachsthum während des Versuchs, in Mm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|---|------------------------------|------------------------|----|----------|-----|-------|--|-----|-------|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | |
| <i>Physalis Alkekengi</i> | 7 | — | — | -11 | 4 | -7 | 1.5 | 1.0 | -0.5 | Untere zwei Drittel. |
| <i>Helianthus tuberosus</i> | 13 | — | 24 | -5 | 2 | -3 | 0.5 | 0.5 | 0 | " " " |
| <i>Althaea officinalis</i> | 8 | — | — | — | 7 | — | 2.5 | 2.5 | 0 | " " " |
| <i>Bryonia alba</i> | 4.5 | — | — | -1.5 | 4 | -0.5 | 2.0 | 2.5 | 0.5 | " " " |
| <i>Macleya cordata</i> | 10 | — | — | -8 | 4.5 | -3.5 | 3.5 | 3.0 | -0.5 | " " " |
| <i>Sonchus palustris</i> | 20 | — | — | — | 8 | — | 3.0 | 3.5 | 0.5 | Mittleres Drittel. |
| <i>Dipsacus fullonum</i> | 17 | — | — | -10 | 8 | -2 | 2.5 | 2.5 | 0 | " " |
| <i>Polygonum cuspidatum</i> | 6 | — | — | -2 | 2 | 0 | 3.5 | 4.0 | 0.5 | Unteres Drittel. |
| <i>Scolopendrium officinarum</i> | 12 | — | — | -6 | 3.5 | -2.5 | 4.0 | 4.0 | 0 | 5 Ctm. lange Strecke des oberen Theils. |
| E. Blattrippen ohne Spannung durch die Spreite. | | | | | | | | | | |
| <i>Sedum purpurascens</i> | 4 | — | — | -3 | 3 | 0 | 1.5 | 1.5 | 0 | Untere Hälfte. |

Aus diesen Versuchen geht hervor, 1) dass in vielen Fällen kein Einfluss des Heliotropismus zu bemerken war, 2) dass in den übrigen Fällen der Heliotropismus immer ein positiver war, und 3) dass er in keinem Falle die Epinastie überwand. Das letztere ersieht man daraus, dass die Exemplare deren Oberseite dem Lichte zugekehrt war, niemals am Ende des Versuchs mit positiver Krümmung verzeichnet worden sind, nur waren in einigen Fällen beide Kräfte mit einander im Gleichgewicht, und blieb der Blattstiel oder die Rippe grade.

Um auch in diesem Falle den direkten Beweis für die Richtigkeit meiner Deutung der beobachteten Krümmungen zu liefern, habe ich eine Reihe von Versuchen angestellt, in denen eine Seitenkante das stärkste Licht empfing, deren Einrichtung aber sonst genau die der vorigen Versuchsreihe war. Es krümmten sich in diesen Versuchen die Blattstiele und Blattrippen mit der Hinterseite concav, bogen sich dabei aber dem Lichte zu. Auch hier war die epinastische Krümmung stärker, meist sogar beträchtlich stärker als die positiv heliotropische (z. B. Allgemeine Blattstiele von *Rhus typhina*, *Aelanthus glandulosa*, *Spiraea sorbifolia*; Mittelrippen von *Physalis Alkekengi*, *Rubus odoratus*).

Ueber den Einfluss des direkten Sonnenlichtes auf diese Erscheinungen habe ich nur wenige Untersuchungen gemacht, in denen das Sonnenlicht mittelst eines Spiegels in horizontaler Richtung auf die Pflanzen fiel. Einige Versuche wurden mit dem nämlichen Apparate ausgeführt, mit dem die im Vorhergehenden beschriebenen gemacht waren, andere mit Organen, welche, ohne von der Pflanze getrennt zu werden, in vertikaler Stellung aufgestellt wurden. Es ergab sich, dass auch hier der Heliotropismus nicht im Stande war die Epinastie zu überwinden. So z. B. mit allgemeinen Blattstielen von *Phaca alpina*, und *Rubus Idaeus* (im Apparate);

mit Blattstielen von *Cucurbita Pepo* und Mittelrippen von *Helianthus annuus* (ohne Trennung von der Pflanze).

Die nämliche Differenzierung der krümmungsfähigen Stelle wie bei dem Geotropismus, findet selbstverständlich auch für den Heliotropismus statt. Auch hier scheint der positive Heliotropismus weit verbreitet zu sein (so z. B. bei den Polstern von *Phaseolus multiflorus*).

Belastung.

In allen meinen in den beiden vorübergehenden Abtheilungen angeführten Versuchen, wurde die Spreite entfernt. Ich will also jetzt versuchen die Frage zu beantworten, wie die dort behandelten Krümmungen sich gestalten, wenn die Spreite nicht entfernt wird, und so den Einfluss bestimmen, den die Anwesenheit der Spreite auf die in der freien Natur beobachteten Erscheinungen besitzt.

Während bei den Rippen die Bewegungen nicht nur durch das Gewicht der Spreite beeinflusst werden, sondern auch dadurch, dass die Rippen durch das Mesophyll gespannt sind, ist bei den Blattstielen dieses letztere Moment ausgeschlossen, und man hat hier also die Gelegenheit nachzuforschen, welchen Einfluss die zu hebende Last der Spreite auf die Aufwärtskrümmung hat. Einige Versuche hierüber enthält die folgende Tabelle deren Einrichtung genau die Seite 249 beschriebene ist. Die Spalten A enthalten die Angaben über die belasteten Blattstiele, die Spalten B jene über die unbelasteten; die morphologische Oberseite war immer oben. Im Uebrigen ist die Versuchsmethode die in der Abtheilung über die Methode im Allgemeinen beschriebene.

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachstum während des Versuchs, in Mm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|--------------------------------|------------------------------|------------------------|---|----------|---|-------|---------------------------------------|-----|-------|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | |
| <i>Aconitum Napellus</i> | 3.0 | — | — | 6 | 5 | -1 | 1.5 | 2.0 | 0.5 | Ganz. |
| <i>Agrimonia proc. ra</i> | 8 | — | — | 12 | 7 | -5 | 4.0 | 2.0 | -2.0 | " |
| " " | 8 | — | — | 13 | 6 | +7 | 7.0 | 1.5 | -5.5 | " |
| <i>Pavia macrostachya</i> | 10 | 14 | — | 10 | 8 | -2 | 5.0 | 3.0 | -2.0 | Obere Hälfte. |
| <i>Rhus typhina</i> | 11 | — | — | — | 3 | — | 5.0 | 5.0 | 0 | " " |
| <i>Sanguisorba officinalis</i> | 22 | — | — | 3.5 | 3 | -0.5 | 13.5 | 8.0 | -5.5 | 3 Ctm. lange Strecke der Mitte des belästerten Theils. |

Wie zu erwarten war, ergeben diese Versuche, dass die Aufwärtskrümmung durch die Last eine schwächere wird. In diesen Versuchen hat der Geotropismus die epinastische Differenz zu überwinden, und werden die Blätter also nur mit einer relativ geringen resultirenden Kraft aufwärts gehoben, was der Sichtbarkeit des Einflusses der Belastung vorthellhaft ist.

Legt man aber die Blätter umgekehrt, so dass der Geotropismus und die Epinastie zusammenwirken, um das Blatt aufwärts zu krümmen, so ist in den meisten Fällen die resultirende Kraft schon so gross, dass die Anwesenheit der Blättchen oder ihre Abwesenheit keinen merklichen Einfluss mehr hat. So z. B. bei *Spiraea sorbifolia*, *Tanacetum roseum*.

An die Betrachtung dieser Tabelle lässt sich noch eine Bemerkung knüpfen über den Einfluss, welchen die Entfernung der Spreite auf die Ernährung der Blattstiele hat. Das Wachstum war nämlich in den belästigten Blattstielen von *Pavia*, *Agrimonia* und *Sanguisorba* ein beträchtlich viel stärkeres als in den unbelasteten. Da aber zu den Versuchen sehr gleiche Blätter ausgesucht waren, so muss man annehmen, dass das stärkere Wachstum der ersteren durch eine bessere Ernährung während des Versuchs verursacht wurde. Bei den beiden anderen Arten fand kein solcher auffallender Unterschied statt. Direkte Untersuchungen über den Einfluss der Spreite auf die Ernährung habe ich nicht gemacht; eine grosse Schwierigkeit bei der Lösung dieser Frage ist nämlich die, dass während bei den sonstigen Versuchen das gleiche Wachstum die Vergleichbarkeit sonst einander sehr ähnlicher Objecte vollständig macht, hier dieses Merkmal der Vergleichbarkeit fehlt. Es bedarf also dieser Punkt noch einer weiteren Prüfung nach einer Methode welche vor Anfang des Versuches die Gleichheit des Wachstums der zu untersuchenden Exemplare feststellt; auch wäre vielleicht eine mikroskopische Prüfung der benutzten Blattstiele auf ihren Gehalt an Nährstoffen von Interesse.

Schon anfangs (Seite 241) wurde die Thatsache behandelt, dass die Blattrippen gewöhnlich durch das Mesophyll gespannt sind. Es lässt sich daher vermuthen, dass, wie in dem normalen Blatte die Rippe die Form und Lage, welche ihr vermöge ihrer eigenen Gewebespannungen zukommen, nicht annehmen kann, so auch die durch die Wachstumsverhältnisse der Versuche bedingten neuen Lagen nicht angenommen werden können. Mit anderen Worten, es ist wahrscheinlich, dass die Spreite die Krümmungen der Rippe in jeder Richtung und in jeder Beziehung vermindern oder sogar ganz verhindern wird. Die Versuche, die ich hierüber gemacht habe, bestätigen diese Vermuthung vollkommen. Die Methode und die Einrichtung der Tabelle sind genau die früher beschriebenen. Von den zwei zu vergleichenden Exemplaren, welche entweder beide normal, oder beide invers lagen, war das eine das ganze Blatt (Spalten A), das andere die aus der Spreite isolirte Mittelrippe (Spalten B).

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachstum während des Versuchs, in Mm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|---|------------------------------|------------------------|-----|----------|-----|-------|---------------------------------------|-----|-------|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | |
| I. Reihe. Morphologische Oberseite oben. | | | | | | | | | | |
| A. Fast vertikale Blätter. | | | | | | | | | | |
| <i>Inula Helenium</i> | 15 | — | -24 | 7 | 6 | -1 | 6.0 | 6.0 | 0 | Unteres Drittel. |
| <i>Dipsacus fullonum</i> | 15 | — | — | 12 | 3 | -7 | 3.5 | 3.0 | -0.5 | „ |
| <i>Rumex Patientia</i> | 16 | — | — | — | 10 | — | 3.0 | 3.3 | 0.3 | Untere Hälfte. |
| B. Fast horizontale Blätter. | | | | | | | | | | |
| <i>Lonicera pyrenaica</i> | 5.6 | — | 8 | — | 5 | — | 0.5 | 0.5 | 0 | Ganz. |
| <i>Coryllus Avellana</i> | 7 | — | — | — | -14 | — | 2.0 | 2.0 | 0 | „ |
| <i>Ulmus campestris</i> | 8 | — | — | — | 8 | — | 2.0 | 1.0 | -1.0 | Untere Hälfte. |
| <i>Lonicera Ledebouri</i> | 8.5 | — | — | — | -2 | — | 2.0 | 1.5 | -0.5 | „ |
| <i>Philadelphus Gordonianus</i> | 7 | — | — | -8 | -6 | — | 2.0 | 2.5 | 0.5 | Untere zwei Drittel. |
| <i>Rubus odoratus</i> | 10 | — | -8 | — | -3 | — | 2.0 | 2.0 | 0 | Mittleres Drittel. |
| C. Fast vertikal abwärts wachsende Blätter. | | | | | | | | | | |
| <i>Vitis vinifera</i> | 5.5 | — | — | — | 1.5 | — | 2.0 | 3.0 | 1.0 | Untere Hälfte. |
| II. Reihe. Morphologische Oberseite unten. | | | | | | | | | | |
| A. Fast horizontale Blätter. | | | | | | | | | | |
| <i>Lonicera pyrenaica</i> | 5 | — | 3 | — | -2 | — | 1.0 | 1.0 | 0 | Untere Hälfte. |
| <i>Lonicera Ledebouri</i> | 7.5 | -14 | -9 | -14 | +8 | — | 1.5 | 1.0 | -0.5 | Ganz. |
| <i>Coryllus Avellana</i> | 5.5 | — | 5 | — | 2 | — | 0.5 | 0.5 | 0 | „ |
| <i>Philadelphus Gordonianus</i> | 6.5 | — | — | 6 | 3 | -3 | 2.0 | 2.5 | 0.5 | Untere Hälfte. |
| B. Fast vertikal abwärts wachsende Blätter. | | | | | | | | | | |
| <i>Vitis vinifera</i> | 6.5 | — | — | — | 2 | — | 2.0 | 2.0 | 0 | Obere Hälfte. |

Man sieht aus der Tabelle, dass sich bei einigen Arten die ganzen Blätter sowohl in normaler als in inverser Lage gar nicht krümmten, während die Rippen sich unter dem combinirten Einflusse der Schwerkraft und der Epinastie (resp. Hyponastie) krümmten. Die Krümmungen der normalen Rippen waren entweder aufwärts oder abwärts concav, je nachdem der Einfluss der Schwere grösser oder kleiner war als die epinastische Differenz. Die Abwärtskrümmung der inversen Rippe von *Lonicera pyrenaica* bestätigt die früher angegebene Thatsache, dass diese Rippen hyponastisch sind. Die Versuche, in denen eine Abwärtskrümmung der Rippen stattfand, sind zumal dazu geeignet, darzuthun, dass es nicht die Last der zu hebenden Spreite ist, welche die Krümmung des Blattes geringer macht als die der freien Rippe, sondern dass es nur die hemmende Wirkung der Spannung zwischen Rippe und Spreite sein kann. Inwieweit bei den übrigen Versuchen die Last der Spreite mitwirkt um die Krümmung zu

verringern, kann hier vorläufig nicht entschieden werden. Dass sie mitwirkt ist wahrscheinlich, und wird dieses noch mehr durch einige Versuche, die ich mit Blättern machte, welche keine oder nur geringe Spannung ihrer Rippen zeigen, und deren Rippen sich dennoch stark aufwärts krümmten während die ganzen Blätter keine Krümmungen zeigten. (So bei Arten von *Sedum* und *Saxifraga* u. m. A.) Neben der Last ist hier vielleicht auch ein Widerstand des weniger krümmungsfähigen Gewebes der Spreite gegen die Krümmung zu überwinden.

Dass die nachtheilige Wirkung der Spreite aber nicht immer so weit geht, die Krümmungen ganz zu verhindern, beweisen die Versuche mit *Dipsacus fullonum* und *Inula Helenium* zur Gentüge.

Torsionen.

Bei meinen im Vorhergehenden mitgetheilten Untersuchungen mit abgeschnittenen, unbelasteten Blattstielen und Mittelrippen beobachtete ich niemals, dass irgend ein Organ sich tordirte, auch dann nicht wenn bei horizontaler Lage im Anfang des Versuchs seine morphologische Oberseite unten lag. Es lag daher nahe zu vermuthen, dass irgend eine äussere Ursache die bei den im Freien angestellten Versuchen vielfach beobachteten Torsionen herbeiführte und zwar eine in den bisher mitgetheilten Versuchen ausgeschlossene Ursache.

Ich steckte in der gewöhnten Weise ganze bandförmige oder fast bandförmige Blätter mehrerer Arten in inverser horizontaler Lage in den Sand des dunklen feuchten Raumes (*Digitalis ferruginea*, *Stellaria Holosteum*, *Hypericum calycinum*, *Arnica Chamissonis*); nach 24 Stunden war bei vielen Blättern dieser Arten eine Torsion der Spreite eingetreten, durch welche die Spitze ganz oder nahezu horizontal mit der Oberseite nach oben lag; hierbei war sie aber bedeutend seitwärts übergebogen. Isolirte Mittelrippen dieser Arten, ebenso untersucht, krümmten sich immer ohne jede Torsion aufwärts. Augenscheinlich war es also die Last der Spreite, welche die Torsion verursacht, und zwar dadurch, dass beim Anfange des Versuchs die sich aufwärts krümmende Mittelrippe nicht genau in einer vertikalen Ebene blieb, sondern sich etwas seitwärts bog, wodurch für den unteren Theil der Rippe eine auf beiden Seiten ungleiche Belastung entstand. Die hierdurch entstandene mechanische Torsion wurde durch das von ihr beeinflusste Wachsthum bleibend und immer grösser, so lange die tordirende Ursache noch da war.

Einen zweiten Versuch stellte ich mit einer kräftigen, in einem Topfe erzogenen Kürbispflanze an. Nachdem der Stengel an einem Stab überall so angeheftet war, dass er keine Krümmungen machen konnte, wurde der Topf in einem finstern Zimmer umgekehrt aufgestellt. Nach einigen Stunden hatten die Blattstiele angefangen sich aufwärts zu krümmen, und sich dabei

so tordirt, dass die Mittelrippen ihrer Spreiten wagerecht standen (bei senkrechtem Stand der Spreite). Jetzt wurde an einem Blatte, wo die Torsion fast genau 90° betrug, die Spreite entfernt; in demselben Augenblick hob sich der nicht mehr belastete Blattstiel ein wenig. Mehrere Stunden später hatte er sich sehr kräftig aufwärts gehoben, dabei aber jede Torsion ausgeglichen, während die übrigen Blattstiele, deren Spreite nicht entfernt worden war, ihre Torsion noch vergrössert hatten.

Eine grössere Versuchsreihe habe ich nach der folgenden Methode an- gestellt. Normal vertikal wachsende, beblätterte Sprosse von verschiedenen Arten wurden, ohne von der Pflanze getrennt zu werden, in horizontaler Lage so befestigt, dass die Medianebene einiger noch wachsender Blätter horizontal wurde. Bei meinen Versuchen war meistens nur der die Versuchsblätter tragende Theil genau horizontal, die oberen und unteren Theile des Sprosses abwärts gebogen, um eine bequeme Befestigung zu ermöglichen. Bei dieser Einrichtung hat die künstliche Unterseite des Sprosses, weil er durch den Geotropismus zu stärkerem Wachsthum als die Oberseite veranlasst wird, und die Befestigung das Entstehen von Krümmungen verhindert, das Streben den Spross so zu tordiren, dass sie zur Oberseite wird; indem die jedesmalige Unterseite dieses versucht, ist fortwährend eine Torsionsursache vorhanden; bei lockerer Befestigung des Sprossendes beobachtete ich diese Torsionen bei sehr vielen (nicht allen) untersuchten Arten; mehr als eine ganze Schraubenwindung sah ich z. B. bei *Sida Napaea*, *Helianthus tuberosus*, *Sanguisorba officinalis* (keine derartige Torsion zeigte mir *Althaea officinalis*). Selbstverständlich muss bei den Versuchen über die Ursache der Torsionen der Blätter die Befestigung eine solche sein, dass die hier angedeuteten Torsionen des Stengels nicht stattfinden können.

An einigen von den Blättern, deren Medianebene auf diese Weise horizontal gestellt war, wurde die Spreite entfernt, und zwar so, dass entweder nur der Blattstiel, oder bei ungestielten Blättern, zwei untere Drittel der Mittelrippe blieben; an anderen Blättern wurde Nichts entfernt. Die ihrer Last befreiten Blattstiele und Rippen krümmten sich in ein oder zwei Tagen in horizontaler oder ein wenig aufwärts geneigter Ebene mit der Hinterseite concav, ohne irgend welche Torsion zu zeigen; auch später trat bei diesen niemals eine Torsion ein. Auch die ganzen Blätter krümmten sich zuerst mit der Hinterseite concav, dann aber fing die Spitze an sich zu senken, bis sie genau oder fast genau nach unten gerichtet war, wobei der Blattstiel, resp. der untere Theil des sitzenden Blattes eine Torsion von 90° erlitt. Die Arten an denen ich diese Resultate erhielt sind: A (Versuche mit ganzen Blättern und entlasteten Blattstielen) *Staphylea pinnata*, *Rubus Idaeus*, *R. odoratus*, *Helianthus tuberosus*. B (Versuche mit ganzen Blättern und entlasteten Blattrippen): *Inula Helenium*, *I. bifrons*, *Salvia*

officinalis, Polygonum tinctorium, Physalis Alkekengi. Diese Versuche zeigen, dass das Gewicht der Spreite die Ursache der Torsion war.

Um einen möglichen Einwand vorzubeugen, dass etwa die Entfernung der Spreite durch die Beeinträchtigung der Ernährung der Blattstiele die Torsionen unmöglich mache, habe ich an von der Spreite befreiten Blattstielen des Helianthus tuberosus durch künstliche einseitige Belastung Torsionen herbeizuführen gesucht. Eine 5 Cm. lange feine Stecknadel, deren Ende mittelst eines Tropfens Ziegellack beschwert war, wurde zu dem Ende in die Spitze des von der Spreite befreiten Blattstieles, senkrecht auf deren Achse und in der Medianebene, so tief hinein gesteckt, dass das einseitige Gewicht augenblicklich kaum eine merkliche Torsion verursachte. Wie im vorigen Versuche standen auch hier die Blattstiele an den horizontal gestellten Sprossen so, dass ihre Medianebene horizontal war. Bei einigen Blattstielen war die Vorderseite belastet, bei anderen die Hinterseite. Nach einigen Tagen zeigten die unbelasteten keine Torsionen, während alle belasteten eine deutliche Torsion ausgeführt hatten, wobei immer die belastete Seite nach unten gekehrt war. Auch bei *Dahlia variabilis* gelang es mir nach Entfernung der Blättchen an dem allgemeinen Blattstiel durch künstliche einseitige Belastung eine Torsion hervorzurufen.

Stellt man vertikale Aeste der *Indigofera Dosua* horizontal, so tordiren sich die Blätter, deren Medianebene horizontal liegt um fast 90°, aber nur dann wenn die Blättchen nicht entfernt worden sind; die Torsion findet fast ganz in und nahe an dem Polster statt.

Es zeigen alle diese Versuche übereinstimmend, dass die unter dem Einflusse der Schwere entstehenden Torsionen nur Folgen der auf beiden Seiten ungleichen Belastung des betreffenden Organes sind.

Ueber die Frage, ob die bei einseitiger Beleuchtung entstehenden Torsionen durch die nämliche Ursache hervorgebracht werden, habe ich keine direkten Versuche gemacht; doch spricht der Umstand, dass ich bei meinen früher mitgetheilten Untersuchungen über Heliotropismus niemals Torsionen beobachtete, sehr für die Wahrscheinlichkeit dieser Vermuthung.

III. Ursachen der Richtung nichtvertikaler Sprosse.

. Geotropismus, Epinastie, Hyponastie.

In den folgenden Untersuchungen habe ich diejenigen Sprosse, welche nicht senkrecht aufwärts, oder bei einseitiger Beleuchtung in der Richtung gegen das einfallende Licht wachsen, welche also wie die Blattstiele eine Oberseite und eine Unterseite unterscheiden lassen, nach derselben Methode behandelt, wie die Blattstiele und Blattrippen in den vorhergehenden Abtheilungen. Wie man später sehen wird bestätigen die Resultate meine Vermuthung, dass sie sich ähnlich wie diese verhalten würden. Dieser Umstand verursacht zunächst, dass die Untersuchungsmethode, nicht allein

in ihren grösseren Zügen, sondern auch in den kleinsten Einzelheiten mit der für die Blattstiele befolgten übereinstimmt. Für die hier zu beschreibenden Versuche verweise ich daher gänzlich auf das in der Abtheilung über die Methode der Untersuchung, und über den Geotropismus der Blätter mitgetheilte, mit der Bemerkung, dass, wo dort von einer Spreite am Gipfel des Blattstiels die Rede ist, hier die Partial-Inflorescenz am Ende eines Seitenzweiges einer Inflorescenz zu verstehen ist; und dass, wo dort die Seitenblättchen eines allgemeinen Blattstiels eines gefiederten Blattes angeführt werden, man hier die einzelnen Blätter eines ganzen beblätterten Sprosses betrachten muss. Die Oberseite ist immer, wie dort, durch die morphologischen Verhältnisse bestimmt.

Die Resultate meiner Versuche über Geotropismus, Epinastie und Hypo-nastie von nichtvertikalen Sprossen sind in der beigegeführten Tabelle verzeichnet, deren Einrichtung genau mit der Seite 250 mitgetheilten übereinstimmt.

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachstum während des Versuchs, in Mm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|---------------------------------|------------------------------|------------------------|-----|----------|-----|-------|---------------------------------------|------|-------|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | |
| I. Reihe. Epinastische Sprosse. | | | | | | | | | | |
| A. Inflorescenz-Zweige. | | | | | | | | | | |
| Isatis tinctoria | 16 | 8 | -8 | 7 | 2 | -5 | 2.0 | 2.5 | 0.5 | Obere Hälfte. |
| Levisticum officinale | 11 | - | - | 16 | 10 | -6 | 2.0 | 1.5 | -0.5 | Ganz. |
| Tanacetum Parthenium | 44 | - | - | 13 | 7 | -6 | 3.5 | 4.0 | 0.5 | " |
| Sinapis nigra | 12 | - | - | 4.5 | 2.5 | -2 | 4.0 | 4.0 | 0 | Untere Hälfte. |
| Sinapis alba | 44 | - | - | 4 | 3.5 | -0.5 | 3.0 | 3.5 | 0.5 | 3 Cm. des unteren Theils. |
| Physiospermum aquilegifolium | 12 | - | - | 5 | 4 | -1 | 2.5 | 2.5 | 0 | 4 Cm. des unteren Theils. |
| Aquilegia spectabilis | 10 | - | -10 | 5 | 3 | -2 | 2.0 | 2.5 | 0.5 | 3 Cm. des mittleren Theils. |
| Archangelica officinalis | 35 | - | - | 15 | 9 | -6 | 9.0 | 9.0 | 0 | 14 Cm. des mittleren Theils. |
| Tanacetum serotinum | 11 | 16 | -16 | 6 | 5 | -1 | 12.5 | 11.0 | -1.5 | Ganz, ohne die Spitze. |
| Crambe cordifolia | 17 | 18 | -13 | 18 | 5 | | 0.5 | 4.0 | 0.5 | 5 Cm. des oberen Theils. |
| B. Horizontale Aeste. | | | | | | | | | | |
| Tilia parvifolia | 9 | - | - | - | 2 | | 2.0 | 2.5 | 0.5 | Zwei jüngste Internodien. |
| Pyrus Malus | 12 | 15 | -15 | 15 | 8 | | 2.0 | 2.5 | 0.5 | Zwei jüngste Internodien. |
| Philadelphus Gordonianus | 8 | - | - | - | 8 | | 2.5 | 2.5 | 0 | Jüngste Internodien. |

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachstum während des Versuchs, in Mm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|---|------------------------------|------------------------|-----|----------|-----|-------|---------------------------------------|-----|-------|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | A | B | Diff. | |
| C. Aufsteigende Aeste. | | | | | | | | | | |
| <i>Asperugo procumbens</i> | 23 | — | -21 | 3 | 2 | -1 | 4.5 | 4.0 | -0.5 | 4 Cm. des oberen Theils. |
| <i>Lasiospermum radiatum</i> | 17 | — | -14 | 8 | 5 | -3 | 7.0 | 6.5 | -0.5 | 8 Cm. des oberen Theils. |
| <i>Calendula arvensis</i> | 25 | 22 | — | 6 | 4 | -2 | 4.0 | 4.0 | 0 | 8 Cm. des oberen Theils. |
| D. Ausläufer und ausläuferartige Gebilde. | | | | | | | | | | |
| <i>Fragaria elatior</i> | 8 | — | — | 12 | 10 | -2 | 3.5 | 3.5 | 0 | Letztes Internodium. |
| <i>Potentilla reptans</i> | 15 | — | — | 7.5 | 2 | -5.5 | 3.0 | 2.0 | -1.0 | 2.5 Cm. der unteren Hälfte. |
| <i>Ajuga reptans</i> | 18 | 14 | -6 | 8 | 2.5 | -5.5 | 4.5 | 2.0 | 0.5 | 4 Cm. des oberen Theils. |
| <i>Convolvulus arvensis</i> | — | — | — | 8 | 6 | -2 | 2.0 | 2.0 | 0 | 6 Cm. der Spitze. |
| <i>Lysimachia Nummularia</i> | — | — | — | 11 | 10 | -1 | 2.0 | 2.0 | 0 | 6 „ „ „ |
| <i>Lithospermum purpureo-coeruleum</i> | — | — | — | — | 4 | — | 2.0 | 4.5 | -0.5 | 7 „ „ „ |
| II. Reihe. Hyponastische Sprosse. | | | | | | | | | | |
| Horizontale Aeste. | | | | | | | | | | |
| <i>Prunus avium</i> | 2.5 | — | — | 16 | — | — | 1.0 | 1.0 | 0 | Drei jüngste Internodien. |
| <i>Cotoneaster vulgaris</i> | 10 | — | — | 15 | — | — | 2.0 | 2.0 | 0 | Drei jüngste Internodien. |
| <i>Ulmus campestris</i> | 11 | 12 | -12 | 5 | -4 | -1 | 2.0 | 2.0 | 0 | Vier jüngste Internodien. |
| <i>Corylus Avellana</i> | 9 | — | — | 4 | -6 | +2 | 1.5 | 1.5 | 0 | Zweites und drittes Internodium. |
| <i>Evonymus verrucosus</i> | 10 | 11 | -11 | 2 | -2 | 0 | 1.5 | 2.0 | 0.5 | Drei Cm. des obersten Theils. |
| <i>Picea nigra</i> | 5.5 | — | — | 2.5 | -4 | +1.5 | 3.5 | 3.0 | -0.5 | Untere Hälfte. |

Aus dieser Tabelle geht hervor:

Bei den untersuchten Seitenzweigen von Inflorescenzen, bei den Ausläufern, und ausläuferartigen Gebilden, bei einigen horizontalen und aufsteigenden Aesten krümmen sich sowohl die normalen als die inversen Objecte aufwärts, und zwar die letzteren kräftiger als die ersteren.

Bei einigen (*Tilia*, *Philadelphus*) krümmt sich der entblätterte normal hingelegte Ast nicht aufwärts, der umgekehrte wohl.

Bei den Objecten der zweiten Reihe krümmten sich die normalen Exemplare aufwärts, die inversen abwärts.

Ebenso wie bei den Blättern kann man auch hier die entstandenen Krümmungen als das Resultat zweier zusammenwirkender Kräfte betrachten, indem man annimmt, dass: 1) die bilateralsymmetrischen Sprosse negativ geotropisch sind; 2) die Wachstumsfähigkeit der Oberseite und die der

Unterseite verschieden sind, und zwar dass jene der Oberseite bei den in der ersten Reihe verzeichneten Arten grösser ist als jene der Unterseite, bei den in der zweiten Reihe zusammengestellten aber kleiner als diese. Nach der früher gewählten Bezeichnung kann man also die Objecte der ersten Reihe epinastisch, die der zweiten Reihe hyponastisch nennen.

Man kann sich leicht von der Wahrheit dieser beiden Sätze überzeugen, indem man die Versuchsgegenstände entweder in horizontaler Stellung auf der horizontalen Medianebene, oder in vertikaler Stellung untersucht; die dann entstehenden Krümmungen entsprechen diesen Sätzen vollkommen. Ich halte es für überflüssig meine hierüber angestellten Versuche einzeln anzuführen, nur muss ich bemerken, dass bei den Ausläufern die vertikal gestellten Exemplare gerade blieben, oder wenn sie vorher gekrümmt waren, diese Krümmung ganz oder fast ganz ausglich, woraus folgt, dass ihre Epinastie jedenfalls eine sehr geringe ist.

Wie aus dem jedesmaligen Verhältnisse dieser beiden Krümmungsursachen in jedem einzelnen Versuche die wirklich beobachteten Krümmungen erklärt werden, wird man sich, nach dem hierüber bei den Blättern Gesagten leicht klar machen können.

Auf Eins möchte ich noch hinweisen. Während ich bei den Blattstielen keine, und bei den Blattrippen im letzten Altersstadium nur einzelne Beispiele gefunden habe, wo die Oberseite eine geringere Wachstumsfähigkeit zeigte als die Unterseite, tritt dieses Verhältniss unter denjenigen bilateralsymmetrischen Sprossen, welche schon in der Knospe in horizontaler Richtung angelegt werden, ziemlich häufig auf. Bei der Besprechung des Einflusses der Belastung komme ich noch auf diese Erscheinung zurück.

Heliotropismus.

Indem ich, wie im vorigen Abschnitt und aus denselben Gründen für die Beschreibung des benutzten Apparates, die Methode der Untersuchung, die Deutung der beobachteten Krümmungen und die Einrichtung der Tabelle auf die entsprechende Abtheilung über den Heliotropismus der Blätter verweise, schreite ich zugleich zu der Mittheilung der Versuche und zu der Betrachtung ihrer Resultate.

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | | Wachstum während des Versuchs, in Mm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|-------------------------------------|------------------------------|------------------------|-----|----------|----|-------|-----|---------------------------------------|-------|---------------------|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | | |
| A. Inflorescenz-Zweige. | | | | | | | | | | | |
| <i>Physiospermum aquilegifolium</i> | 13 | — | — | —16 | 9 | —7 | 4.0 | 4.5 | 0.5 | Ganz. | |
| <i>Lévisticum officinale</i> | 13 | 45 | —19 | —22 | 22 | 0 | 2.0 | 3.0 | 1.0 | „ | |
| <i>Crambe cordifolia</i> | 10 | — | — | —14 | 14 | 0 | 3.0 | 3.0 | 0 | Obere Hälfte. | |
| <i>Brassica nigra</i> | 45 | — | —9 | —11 | 8 | —6 | 3.5 | 3.0 | —0.5 | Obere zwei Drittel. | |

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachsthum während des Versuchs, in Mm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|---|------------------------------|------------------------|-----|----------|-----|-------|--|-----|-------|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | |
| B. Aufsteigende Zweige. | | | | | | | | | | |
| <i>Calendula arvensis</i> | 16 | — | — | —7 | 7 | 0 | 6.0 | 6.5 | 0.5 | 3 Cm. des mittleren Theils. |
| <i>Asperugo procumbens</i> | | — | — | —4 | 3 | —1 | 5.5 | 5.5 | 0 | 3 Cm. des mittleren Theils. |
| C. Ausläufer und ausläuferartige Gebilde. | | | | | | | | | | |
| <i>Lithospermum purpureo-coeruleum</i> | | 18 | —12 | —14 | —14 | 0 | 3.0 | 2.0 | 1.0 | 10 Cm. lange Spitze. |
| <i>Fragaria grandiflora</i> | 9 | 5 | —11 | — | — | 24 | 7.0 | 7.0 | 0 | Letztes Internodium. |
| <i>Convolvulus arvensis</i> | | 4 | —6 | — | — | — | 2.5 | 2.5 | 0 | 10 Cm. lange Spitze. |
| <i>Polygonum aviculare</i> | | 10 | —7 | — | — | — | 3.0 | 4.5 | 1.5 | 10 „ „ „ |
| <i>Lysimachia Nummularia</i> | | 8 | —7 | — | — | — | 0.5 | 1.0 | 0.5 | 10 „ „ „ |

Es ergibt sich, dass in vielen Fällen kein Einfluss des Heliotropismus bemerklich war, dass dieser zumal bei den Ausläufern ganz fehlte, dass in den übrigen Fällen der Heliotropismus immer ein positiver war, und dass er in keinem Falle den Einfluss der Epinastie überwand. Hyponastische Sprosse sind nicht untersucht worden. Wie man sieht, stimmen diese Ergebnisse gänzlich mit den bei den Blättern gewonnenen überein.

Kein Einfluss des Heliotropismus zeigte sich bei den mit Ausläufern und ausläuferartigen Gebilden gemachten Versuchen. Vergleicht man aber was hierüber schon im historischen Theile mitgetheilt wurde, so ergibt sich, dass für diese Gebilde bei direktem Sonnenlicht negativer Heliotropismus entweder nachgewiesen (*Lysimachia*, *Fragaria*) oder doch sehr wahrscheinlich ist (*Polygonum*).

Belastung.

Einige über den Einfluss der Entfernung der Blätter angestellten Experimente theile ich in der Tabelle mit, für deren Einrichtung ich, ebenso wie für die Methode der Untersuchung, auf den Abschnitt über die Belastung bei den Blättern (Seite 262) verweise. Ebenso wie dort wurden belastete (Spalte A) und unbelastete (Spalte B) Zweige verglichen, die Lage war in allen eine normale horizontale.

| Arten. | Totallänge d. Organs, in Cm. | Krümmungsradien in Cm. | | | | | Wachstum während des Versuchs, in Mm. | | | Nähere Beschreibung des gekrümmten Theils. |
|----------------------------|------------------------------|------------------------|----|----------|----|-------|---------------------------------------|------|--|--|
| | | beim Anfang. | | am Ende. | | | A | B | Diff. | |
| | | A | B | A | B | Diff. | | | | |
| <i>Rubus fruticosus</i> | — | — | 24 | 23 | —1 | 5.5 | 5.5 | 0 | 20 Cm. lange horizontale Spitze der Sprosse. | |
| <i>Celtis australis</i> | 44 | — | — | 7 | — | 4.0 | 4.0 | 0 | 4 Cm. der Spitze der horizont. Aeste. | |
| <i>Evonymus verrucosus</i> | — | — | — | 44 | — | 1.0 | 0.5 | —0.5 | Ganze horizontale Aeste. | |
| <i>Taxus baccata</i> | 6.5 | — | — | 7 | — | 2.0 | 1.5 | —0.5 | Untere Hälfte der horizontalen Aeste. | |
| <i>Abies Pichta</i> | 40 | — | — | 10 | — | 0.5 | 4.5 | 4.0 | Ganze horizontale Aeste. | |

Der Versuch mit *Rubus* zeigt nur einen geringen Einfluss der Belastung; die übrigen aber, angestellt mit Arten, deren horizontale Zweige hyponastisch sind, zeigen deutlich, wie das Gewicht der Blätter grade genügt, um der Hyponastie sammt dem Geotropismus das Gleichgewicht zu halten.

Torsionen.

Nach dem, was ich früher über die Torsionen der Blätter mitgetheilt habe, lässt sich mit Wahrscheinlichkeit vermuthen, dass auch bei den horizontalen Sprossen eine auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung die Ursache der Torsionen ist. Ich habe über diesen Gegenstand zwar nur wenige Versuche gemacht, doch bestätigen diese meine Vermuthung völlig.

Horizontale Aeste von *Ulmus campestris*, *Celtis australis*, *Rhodotypos kerrioides* u. A. habe ich im Freien, ohne sie von der Pflanze zu trennen, in horizontaler aber inverser Lage befestigt, nachdem ich bei einigen die Blätter an dem freien wachsenden Theile bis auf die Endknospe entfernt hatte. Die so behandelten Zweige krümmten sich aufwärts, zeigten aber keine Torsionen. Dagegen tordirten sich ebenso befestigte Zweige dieser Arten, deren Blätter nicht entfernt waren, und suchten dadurch ihre morphologische Oberseite oben zu stellen. Wie hier die Blätter auf der einen Seite ein Uebergewicht bilden, und so die Ursache der Torsion darstellen, ist aus dem Hergang der Torsion leicht ersichtlich. Es erheben sich nämlich zuerst die Blätter auf beiden Seiten durch geotropische und epinastische Krümmungen, da aber diese Krümmungen nicht völlig gleich stark sind, wird das mechanische Moment der Last auf der einen Seite bald grösser als auf der andern, und die Ursache der Torsion ist gegeben.

Dass auch in vielen andern Fällen eine auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung die Ursache von Torsionen von Sprossen ist, sowohl wenn diese bei Ausschluss des Lichts stattfinden, als wenn sie durch einseitige

Beleuchtung hervorgerufen werden, dafür spricht der Umstand, dass ich in meinen, in den drei vorhergehenden Abtheilungen mitgetheilten Versuchen ebensowenig wie bei den entsprechenden Versuchen mit Blättern jemals eine Torsion beobachtet habe.

Es ist hier der Ort, einen Fall mitzutheilen, wo in der natürlichen Entwicklung der betreffenden Arten entstehende Torsionen die nämliche Ursache haben, wie die bisher betrachteten. Die horizontalen Aeste vieler Sträucher mit decussirten Blättern stellen ihre Blätter in horizontaler Ebene zweireihig, und zwar dadurch, dass jedes Internodium eine Torsion von bis 90° erleidet. Die Richtung dieser Torsion wechselt in den aufeinander folgenden Internodien regelmässig ab. Eine ins Einzelne gehende Beschreibung dieser bekannten Erscheinung gab FRANK¹⁾, der auch solche Zweige von *Deutzia scabra* sich im Dunkeln entwickeln liess, und fand, dass unter diesen Umständen die (etiolierten) Internodien ebenso gut ihre Torsionen vollendeten.²⁾ FRANK schliesst aus diesem Versuche richtig, dass die Schwere die Ursache dieser Torsionen ist, meint aber, dass man es mit einer direkten Einwirkung der Schwere auf die Internodien zu thun hat. Dem ist nun aber nicht so, wie meine hierüber gemachten Versuche sehr einfach zeigen.

An horizontalen Zweigen von *Philadelphus hirsutus* und *Deutzia crenata* entfernte ich die beiden Blätter eines Blattpaares, das soeben aus der Knospe hervortrat; das sie bildende Internodium hatte noch nicht angefangen, sich zu tordiren. Während der Entwicklung erlitt es nun keine Torsion, so dass, nachdem es völlig ausgewachsen war, die beiden Blattnarben der abgeschnittenen Blätter noch vertikal über einander standen, und ihre Verbindungslinie diejenige der Insertionspunkte der Blätter des vorhergehenden Paares rechtwinklig kreuzte. Hierdurch stand das nächstjüngere Blattpaar von vorne herein horizontal und sein Internodium erlitt also auch keine Torsion. An mehreren horizontalen Zweigen von *Rhodotypus kerrioides* entfernte ich sämtliche Blätter von drei aufeinanderfolgenden Internodien, deren ältestes eben aus dem Knospenzustande heraustrat; nachdem sie völlig erwachsen waren und die ältesten in der Knospe gelassenen Blätter sich völlig entfaltet hatten, war in keinem der vier jetzt nicht von einander durch Blätter getrennten Internodien eine Torsion eingetreten; die Blattnarben standen noch völlig decussirt.

Bei den drei genannten Arten entfernte ich an mehreren horizontalen Zweigen das obere Blatt eines Blattpaares, das vor kurzer Zeit aus dem Knospenzustande heraustrat; das sie biegender Internodium hatte schon einen kleinen Theil seiner normalen Torsion ausgeführt. Das Gewicht des unteren sich entwickelnden Blattes hob aber diese Torsion wieder auf;

1) DR. A. B. FRANK, die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870. S. 15-17.

2) l. c. S. 40.

dieses Blatt stand, als es völlig ausgewachsen war, senkrecht unter der Narbe des entfernten Blattes, also mit dem vorhergehenden Blattpaare decussirt. Wiederholte ich diesen Versuch genau ebenso, aber entfernte ich das untere Blatt statt des oberen, so trat eine sehr bedeutende Torsion (von etwas über 90°) ein.

Die Versuche wurden an den Pflanzen selbst, ohne Abschneiden der Versuchszweige, und ohne Verdunkelung vorgenommen. Es geht aus ihnen hervor, dass das obere Blatt entweder ein grösseres Gewicht, oder doch ein grösseres mechanisches Moment hat, als das untere, und dass die hierdurch entstehende, auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung die Ursache der Torsion ist.

VI. Die Resultate.

In den vorigen Abtheilungen habe ich es versucht, die hauptsächlichsten Ursachen empirisch kennen zu lernen, deren Zusammenwirken die jedesmalige Richtung der bilateralsymmetrischen Pflanzentheile bestimmt. Ich habe diese Ursachen nur in qualitativer Hinsicht untersucht; für eine vollständige Erklärung der in der Natur beobachteten Erscheinungen müsste man sie selbstverständlich auch ihrer relativen Grösse nach kennen. So z. B. bei der Erklärung der horizontalen Richtung der Ausläufer der Erdbeeren. Diese sind, wie ich gezeigt habe, negativ geotropisch und negativ heliotropisch; ihre Epinastie ist, wenn sie besteht, jedenfalls eine sehr geringe. Zu der Erklärung kann man nun annehmen, dass der Geotropismus und der Heliotropismus (wenn man die Epinastie vernachlässigt) in ihnen gleich stark sind: das heisst, dass sie, jeder für sich, in gleicher Richtung auf die Ausläufer einwirkend, gleich starke Krümmungen hervorrufen würden. In der Natur wirken sie in entgegengesetzter, aber nach dieser Annahme gleich starker Weise auf die horizontalen Ausläufer; demzufolge ändern diese ihre Richtung nicht, sondern wachsen immer horizontal weiter. Man sieht aber, dass die genannte Annahme keine experimentell nachgewiesene ist, sondern dass hier nur die qualitativen Ergebnisse der Untersuchung der zu erklärenden Thatsache auch quantitativ angepasst sind.

Von einer Theorie der Ursachen der Richtung nicht-vertikaler Pflanzentheile können also bis jetzt nur einige Grundzüge angegeben werden. Die Grundlage zu einer solchen bilden zwei Hauptsätze, deren erster auch für die vertikalen Organe gilt. Dieser erste Satz ist der, dass alle natürlichen Richtungsänderungen der Pflanzentheile durch Veränderungen in dem relativen Längenwachstume der verschiedenen Seiten und Schichten der sich krümmenden resp. tordirenden Theile verursacht werden. Der zweite ist der schon von den älteren Forschern angenommene Satz: Die Richtung nicht-vertikaler Pflanzenorgane wird durch das Zusammenwirken verschiedener inneren und äusseren Wachstumsursachen verursacht.

Die meisten nicht-vertikalen Pflanzentheile sind schon bei ihrer Anlage nicht vertikal, sie besitzen eine physikalische Oberseite und Unterseite. In einigen Fällen bestimmt diese Lage allein die Ausbildung der anatomischen Oberseite und Unterseite (z. B. bei den Seitensprossen der Coniferen); bei vielen Pflanzen aber wird die Orientirung des bilateralen Organes durch die bei seiner Entstehung eingeschlagene Richtung in Bezug auf die Mutterachse bestimmt (Seitenknospe der horizontalen Aeste vieler Laubbölzer und der Seitenzweige der Cupressineen, Lateralität der Begonien.¹⁾ Ist einmal die Bilateralität vorhanden, so wird durch sie meistens ein beträchtlicher Einfluss auf die Richtung des Pflanzentheils ausgeübt, indem die Wachstumsfähigkeit der anatomisch verschiedenen Seiten eine verschieden starke sein kann. Dieser Einfluss bestimmt, combinirt mit der Wirkung jener Kräfte, welche die Richtung der vertikalen Pflanzentheile bestimmen (Licht und Schwere), die Richtung bilateralsymmetrischer Organe; und indem die relative Grösse dieser verschiedenen richtenden Ursachen eine verschiedene sein kann, schlagen die verschiedenen Organe bald diese, bald jene Richtung ein.

Was ich über die verschiedene Wachstumsfähigkeit der Ober- und Unterseite und über die Wirkung äusserer Kräfte in Bezug auf die Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile im Vorhergehenden Thatsächliches ermittelt habe, will ich jetzt noch einmal kurz zusammenfassen.

Die Wachstumsfähigkeit der Oberseite und der Unterseite bilateralsymmetrischer Pflanzentheile ist eine ungleich starke; diese Ungleichheit ist aber je nach den Arten und Organen mehr oder weniger stark ausgeprägt. Demzufolge würde ein solches Organ, wenn alle äusseren Umstände allseitig gleichmässig einwirken, sich in seiner Medianebene krümmen. Man bekommt solche Krümmungen am Einfachsten, wenn man ein Organ von allen morphologisch verschiedenen mit ihm verbundenen Theilen trennt, und es dann in vertikaler Stellung in einem dunklen feuchten Raum aufstellt.

Eine grössere Wachstumsfähigkeit der Oberseite als der Unterseite — Epinastie — zeigen fast alle Blattheile und Blattrippen, die Seitenzweige der Inflorescenzen, einige Ausläufer und viele horizontale Aeste; diese krümmen sich also in der soeben erwähnten Stellung mit der Oberseite convex.

Eine geringere Wachstumsfähigkeit der Oberseite als der Unterseite — Hyponastie — zeigen einige wenige Blattrippen und mehrere horizontale Aeste. Sie krümmen sich also in der oben erwähnten Stellung und unter den dort angegebenen Umständen mit der Oberseite concav.

Die meisten Blattrippen sind in der Jugend hyponastisch und werden erst bei dem Hervortreten aus dem Knospenzustande epinastisch; die epinastische Differenz steigt allmählig, bis sie kurz vor dem Ende des

¹⁾ SACHS, Lehrbuch d. Botanik. 2. Aufl. S. 185. 188.
Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg. II.

Wachstums wieder geringer wird und endlich erlischt, und das Blatt seine im entwickelten Zustande normale Stellung erreicht hat. In den Blättern, deren Mittelrippe unten sehr kräftig ist, schreitet dieses Erlöschen allmählig von der Basis bis an die Spitze der Rippe hinauf. Die Knospelage der Blätter wird durch das stärkere Wachstum ihrer Hinterseite, das Verlassen dieser Lage durch ein gesteigertes Wachstum der Vorderseite verursacht. Ein sehr anschauliches Beispiel für die Hyponastie der Blätter in der Jugend, für die spätere Epinastie, und für das Aufhören der epinastischen Differenz vor dem Ende des Wachstums liefern auch die von den Blättern der Farrnkräuter gemachten Nutationen.

Die äusseren, auf die Richtung der bilateralsymmetrischen Pflanzentheile einwirkenden Ursachen sind das Licht und die Schwere.

Der Heliotropismus ist meistens nur ein geringer, und zwar, wo er bei den Blattstielen und Rippen beobachtet wurde, immer ein positiver; bei den nicht-vertikalen Sprossen kommt sowohl positiver als negativer Heliotropismus vor. Der Einfluss des Lichts auf die Blätter und auf die positiv-heliotropischen bilateralsymmetrischen Sprosse macht also ihre epinastischen (resp. hyponastischen) Krümmungen geringer, wenn diese gegen das Licht convex sind, verstärkt sie aber, wenn sie gegen das Licht concav sind.

Die Schwere wirkt in doppelter Weise. Einmal beeinflusst sie direkt das Wachstum (Geotropismus). Dann aber beeinflusst sie es indirekt, da das Gewicht der an den betreffenden Organen frei schwebenden Theile diese passiv hinabbiegt, und durch diese Zerrung das Wachstum auf der Oberseite gefördert, auf der Unterseite aber beeinträchtigt wird (Belastung).

Der Geotropismus ist bei den untersuchten bilateralsymmetrischen Organen immer der negative, der auch den aufrechten Stengeln eigenthümlich ist. Er vermindert also die epinastischen Krümmungen bei der natürlichen Stellung oder führt sie sogar in die entgegengesetzte über, und verstärkt die hyponastischen.

Die Belastung biegt die Pflanzentheile herab; das durch sie beeinflusste Wachstum sucht die neue Richtung dauernd zu machen. Der Einfluss der Belastung auf die Richtung der Pflanzentheile ist in vielen Fällen ein geringer, in vielen anderen aber ein mehr oder weniger beträchtlicher. Sehr wesentlich ist er z. B. bei stark beblätterten, biegsamen, horizontalen Aesten von Bäumen und Sträuchern; die Entfernung der Blätter hat bei diesen zunächst eine plötzliche Aufwärtskrümmung durch Elasticität zufolge (z. B. bei *Corylus*), dann aber wird diese Krümmung durch Geotropismus, in vielen Fällen auch durch Hyponastie nachträglich noch vergrössert (z. B. *Abies*).

Die auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung kann in stark wachsenden, nicht-vertikalen Pflanzentheilen Torsionen verursachen, welche durch das Wachstum dauernd und immer grösser gemacht werden. In allen

von mir untersuchten Fällen, worin Pflanzentheile aus künstlichen unnatürlichen Lagen durch Torsion die natürliche Stellung wieder zu erreichen suchen, müssen die Torsionen dieser Ursache zugeschrieben werden. Der einfache anschauliche Beweis dafür ist der, dass die gleichen Theile unter gleichen Umständen sich nicht tordiren, wenn durch Entfernung der Belastung zugleich das einseitige Uebergewicht entfernt worden ist.

Bei horizontalen Zweigen mit decussirten, nachträglich zweireihigen Blättern werden die Torsionen der Internodien, welche in der Natur zu dem Erreichen der zweizeiligen Stellung der Blätter dienen, dadurch verursacht, dass jedesmal das obere Blatt, dessen Medianebene fast niemals genau mit der vertikalen Ebene der Sprosse zusammenfällt, ein grösseres mechanisches Moment besitzt, als das untere; entfernt man vor dem Eintreten der Torsion das obere Blatt oder auch beide Blätter eines Blattpaares, so unterbleibt die Torsion in dem sie tragenden Internodium.

Auf die Bewegungen der Rippen hat die Anwesenheit der Spreite einen Einfluss, der immer dahin zielt, diese Bewegungen geringer zu machen oder ganz zu verhindern. Isolirte Rippen krümmen sich unter gleichen Umständen stärker als die ganzen Blätter. Eine Folge hiervon ist es, dass ein auf beiden Seiten verschiedenes Wachstum der Rippe Spannungen zwischen dieser und der Spreite hervorruft, deren Anwesenheit man leicht dadurch beweisen kann, dass die Rippe sich bei dem Isoliren aus der Spreite krümmt. Da die meisten Blätter epinastisch sind, sind diese letztgenannten Krümmungen in den meisten Fällen nach hinten concav.

Durch Combination dieser verschiedenen Ursachen oder einiger derselben wird man sich leicht, in jedem einzelnen Falle, wenigstens eine ungefähre Erklärung von der Richtung eines bilateralsymmetrischen Organes bilden können. Man muss aber beachten, dass auch die Richtung, welche das Organ bei seiner Anlage hat, und die Richtungsänderung, welche seine Insertionsfläche möglicherweise während seiner Entwicklung erfährt, einen Einfluss auf die betrachtete Richtung haben. Weiter kann die epinastische oder hyponastische Differenz an morphologisch verschiedenen Stellen der Organe eine ungleiche Grösse besitzen (so z. B. ist sie an der Basis und der Spitze vieler Blattstiele längere Zeit grösser als in der Mitte) und hängt die relative Grösse der verschiedenen hier angeführten Kräfte von der Natur und dem Alter des Organs ab. Um Richtungen zu erklären, zu deren Erreichung Torsionen mitgedient haben, genügt es meist nicht, den Endzustand zu kennen, weil vielfach die Krümmungen, welche anfangs die einseitige Ueberbelastung verursachten, später, nachdem die durch sie hervorgerufene Torsion das Organ in eine andere Lage gegen die äusseren Kräfte gebracht hat, durch diese wieder aufgehoben oder durch neue Krümmungen unkenntlich gemacht werden können.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg](#)

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): de Vries Hugo

Artikel/Article: [Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile 223-277](#)