X.

Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile.

Von

Julius Sachs.

(Hierzu Tafel VI.)

Wenn ein Pflanzenkörper, gleichgiltig ob er zu den anatomisch einfachst gebauten oder zu den histologisch hoch organischen gehört, während seines Wachsthums Auszweigungen verschiedener Art erzeugt, so wachsen diese bekanntlich in verschiedenen Richtungen, sowohl verglichen unter sich, als auch in Bezug auf den Horizont des Standortes. Die Richtungsverschiedenheit wird bekanntlich durch äussere Einflüsse, Licht, Gravitation, auch Feuchtigkeit, dauernde Berührung, aber auch z. Th. durch die gegenseitige Abhängigkeit der wachsenden Theile von einander bestimmt; dabei ist die Thatsache von ganz hervorragender Bedeutung, dass verschiedene Theile derselben Pflanze unter ganz gleichen äusseren Bedingungen verschiedene Wachsthumsrichtungen einschlagen. Es ist daher nicht zweifelhaft, dass die innere Organisation (wenn auch nicht die sichtbare anatomische Structur) der verschiedenen Theile es ist, welche die Art ihrer Reaction auf gleiche äussere Einflüsse entscheidend bestimmt. Diese verschiedene Reactionsfähigkeit der Pflanzentheile gleichen äusseren Einflüssen gegenüber will ich, um eine kurze Bezeichnung zu haben, die Anisotropie der Pflanzentheile nennen. In diesem Sinne sind also z. B. der aufrecht wachsende Hauptstamm und die abwärts wachsende Hauptwurzel einer Pflanze unter sich anisotrop (in diesem Falle antitrop); aber ebenso sind auch der verticale Hauptstamm und seine schiefen oder horizontalen Aeste unter sich anisotrop; ganz dasselbe gilt von den verticalen Hauptwurzeln und ihren schiefen oder horizontalen Nebenwurzeln. Um noch ein davon möglichst verschiedenes Beispiel anzuführen, sind der kriechende Stamm einer Caulerpa, ihre aufrechten Blätter und ihre abwärts wachsenden Wurzeln anisotrop unter sich, was zugleich zeigt, dass die Theile einer »einzelligen« (besser nicht cellulären) Pflanze diese Eigenschaft ebenfalls besitzen; ganz dasselbe würden die aufrechten Fruchtträger und das horizontal oder abwärts wachsende Mycelium eines Mucor beweisen (s. oben pag. 222).

Es wird die Aufgabe der folgenden Zeilen sein, einige Erfahrungen und theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Anisotropie mitzutheilen. Bevor ich aber in speciellere Darlegungen eintrete, möchte ich noch eine Classification der anisotropen Theile vorschlagen, nämlich die in der Ueberschrift bezeichnete Eintheilung derselben in orthotrope und plagiotrope. Orthotrop will ich diejenigen Theile nennen, welche sich unter ganz normalen Vegetationsbedingungen vertical stellen, die aber unter Umständen zumal bei ungleichseitiger Beleuchtung auch schiefe Stellung annehmen können; dahin gehören also die gewöhnlichen aufrechten Hauptstämme, manche Blattstiele (z. B. von Sauromatum u. a.) und die abwärts wachsenden Hauptwurzeln. Letztere sind im Vergleich mit ersteren zwar anisotrop, aber doch ebenso wie jene orthotrop. Die orthotropen Theile sind im Allgemeinen solche, welche dem Licht und der Schwere[1]) gegenüber eine um die Längsaxe herum allseitig gleiche Reactionsfähigkeit besitzen, sich daher immer so zu stellen suchen, dass sie auf allen Seiten ihrer Längsaxe gleichmässig beleuchtet und gleichmässig von der Schwere afficirt werden, was bei horizontaler Unterlage und allseitig gleicher Beleuchtung eben die senkrechte Stellung oberirdischer Theile bewirkt. Im Allgemeinen sind die orthotropen Organe zugleich diejenigen, deren Querschnitt radiär gebaut ist, d. h. so, dass von dem organischen Mittelpunkt ausgehend jedem Radius ein gleichartig organisirter, aber symmetrisch entgegengesetzter entspricht; doch werde ich weiterhin zeigen, dass unter Umständen auch solche Organe plagiotrop sein können.

Sind nun an einer gegebenen Pflanze die orthotropen Theile bekannt, so folgt sofort, dass alle unter gleichen äusseren Bedingungen anders gerichteten Theile plagiotrope sein müssen. Gewöhnlich sind plagiotrope Organe bilateral, aber nicht alle bilateralen sind plagiotrop. Man muss nämlich, um hier ins Reine zu kommen, zwei Arten der Bilateralität unterscheiden, einerseits diejenige, die sich überhaupt nur in der Bildung zweier symmetrischer Hälften des Organs ausspricht, wie es z. B. bei den Blättern der Irisarten der Fall ist, wo eine rechte und linke Verticalfläche zu einander symmetrisch sind; ein derartiges Organ ist wenigstens bezüglich dieser beiden Flächen orthotrop. Andererseits ist die bei Weitem grösste Zahl der bilateralen Organe zugleich dorsiventral, womit ich die Eigenschaft bezeichne, dass ausser einer rechten und linken (meist symmetrischen) Hälfte eine Bauchseite und eine Rückenseite zu unterscheiden ist, deren Organisation mehr oder minder Verschiedenheit zeigt, wie bei dem Thallus der Marchantien und den meisten Laubblättern. Derartige dorsiventrale Organe sind immer plagiotrop, weil sie gegen gleichartige äussere Einflüsse auf Bauch- und Rückenseite verschieden reagiren. Doch giebt es auch Beispiele, dass radiär gebaute Organe plagiotrop werden,

[1]) Auch wohl der Feuchtigkeit und Berührung gegenüber.

wie die Laubsprosse von Tropaeolum, wo das Zusammenwirken von negativem Heliotropismus und negativem Geotropismus die schiefe oder horizontale Lage verursacht.

Es ist nun jedenfalls eines der Hauptprobleme auf dem Gebiet der Anisotropie im Pflanzenreich, zu untersuchen, worin denn genauer betrachtet der Unterschied zwischen orthotropen und plagiotropen Theilen liegt.

Bekanntlich glaubte FRANK [1]) (1870) die Lösung des Problems in der Annahme zu finden, dass plagiotrope Theile eine eigenthümliche Polarisation der Zellhäute besitzen, vermöge welcher sie von Schwere und Licht so afficirt werden, dass die Wachsthumsaxe des betreffenden Organes sich zum einfallenden Licht oder zur Richtung der Schwere quer stellt. Er unterschied daher zwischen longitudinalem und transversalem Geotropismus und Heliotropismus. Abgesehen von dem auffallenden Umstand, dass nach FRANK eine solche Polarisation zwar für den transversalen, nicht aber für den longitudinalen Geotropismus und Heliotropismus nöthig sei, lässt sich der von ihm aufgestellte Unterschied also etwa in ähnlicher Weise auffassen, wie der Unterschied zwischen paramagnetischen und diamagnetischen Körpern.

Diese Ansicht erfuhr bald darauf von DE VRIES eine eingehende und, wie ich überzeugt bin, durchschlagende Widerlegung [2]), die im Wesentlichen darauf hinausläuft, dass FRANK's Annahme zweier ganz verschiedener Arten von Geo- und Heliotropismus in den von FRANK citirten Fällen ganz unnöthig ist, da der Plagiotropismus der betreffenden Theile durch dieselben geotropischen und heliotropischen Eigenschaften sich erklären lasse, wie diese den orthotropen Theilen zukommen; nur werden in diesen Fällen durch gleichzeitige Einwirkung von longitudinaler Epinastie zuweilen durch Belastung und tordirende Ursachen den Theilen plagiotrope Richtungen aufgenöthigt. Diese letzteren sind nach DE VRIES *resultirende* Richtungen aus verschiedenen krümmenden Componenten. Als Princip machte DE VRIES überhaupt geltend, dass wachsende Pflanzentheile im Allgemeinen gleichzeitig verschiedenen krümmenden Einwirkungen ausgesetzt sind, und dass daher die wirklich zu Stande kommende Krümmung oder Richtung eines Theils als eine aus verschiedenen Ursachen resultirende aufzufassen ist, ein Princip, welches dadurch keine Ausnahme erleidet, dass in einzelnen Fällen gewisse Einflüsse nur unmerklich, in anderen aber so überwiegend sich geltend machen, dass andere dagegen vernachlässigt werden können, nur ist es natürlich Aufgabe der Forschung, zu untersuchen, ob dies in einem gegebenen Falle sich so verhält.

---

1) FRANK, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzen-Theilen. Leipzig 1870.

2) Arbeiten d. bot. Instituts in Wurzburg. Bd. I. p. 223, worauf FRANK's Erwiderung bot. Zeitg. 1873 erfolgte, die durch DE VRIES Flora 1873 beantwortet wurde.

Von seiner Untersuchung über die Ursachen des Plagiotropismus hat DE VRIES die von FRANK für seine Theorie ebenfalls herbeigezogenen Marchantien und Jungermannien ausdrücklich ausgeschlossen. Dieser Umstand, in Verbindung mit manchen neueren Wahrnehmungen über das Verhalten plagiotroper Theile [1]), veranlasste mich, gerade die Marchantien, die, wie sich bald herausstellte, als Typus für zahlreiche Thallophyten und Muscineen gelten können, einer genaueren Untersuchung zu unterziehen, deren Resultate abermals gegen FRANK's Theorie vom transversalen Geotropismus und Heliotropismus sprechen und das von DE VRIES vertheidigte Princip zu erweiterter Geltung bringen. Aber ganz abgesehen davon bieten Marchantia und die betreffs der Anisotropie ähnlichen Formen so viel des Lehrreichen und bisher nicht Beachteten, dass das hier Mitzutheilende einiges Interesse beanspruchen darf.

Indem ich aber zugleich einige Phanerogamen, besonders den Epheu, betreffs ihres Plagiotropismus untersuchte, fanden sich eine Reihe von Thatsachen, die bisher nicht näher untersucht sind und manche neue Gesichtspunkte darbieten.

Indem ich andererseits diese Ergebnisse theoretisch zu bewältigen suchte, waren es ganz besonders zwei Fragen, die ich einer Lösung näher gebracht zu haben glaube; nämlich zuerst die Frage, warum plagiotrope Pflanzentheile oft wirklich oder nahezu rechtwinkelig zum einfallenden Licht oder zur Richtung der Schwere gestellt sind, ohne doch im Sinne FRANK's transversal heliotropisch zu sein; und zweitens, wie es geschieht, dass ganz unbedeutende Veränderungen in der äusseren Form plagiotroper Organe im Stande sind, dieselben orthotrop zu machen, und vice versa.

I.

Marchantia polymorpha und ähnliche Formen.

§ 1. Anisotropie der Theile von Marchantia unter normalen Vegetationsverhältnissen.

Wenn die Pflanze auf horizontalem oder wenig geneigtem Boden bei allseitig gleicher oder doch beinahe gleicher Beleuchtung im Freien wächst, so sind die bekannten breiten Thalluslappen dem Boden mit ihrer Unterseite dicht angepresst, also in der Hauptsache horizontal oder quer gestellt zur Resultante des einfallenden Lichts und zur Richtung der Schwere; sie

[1]) Besonders interessant waren mir STAHL's weiter unten ausführlich mitzutheilende Beobachtungen an Endocarpon pusillum, die ihn zu der Vermuthung führten, »dass die zu dem einfallenden Licht senkrechte Richtung eines Pflanzentheils durch den positiven Heliotropismus seiner einzelnen Componenten bedingt würde«; eine Ansicht, die ebenso wie das von DE VRIES geltend gemachte Princip gegen die Hypothese des Transversal-Heliotropismus gerichtet ist.

sind also plagiotrop. Die Wurzelhaare dagegen sind streng orthotrop, senkrecht abwärts in den Boden eindringend; fructificirt die Pflanze, so steigen die annähernd stielrunden Träger der männlichen und weiblichen Hüte senkrecht empor, sie sind ebenfalls orthotrop, aber im entgegengesetzten Sinne wie die Wurzeln. Auch die Antheridien und Archegonien sind entgegengesetzt anisotrop, jene stehen aufrecht in ihren Höhlungen des Hutes; die Archegonien dagegen sind abwärts gekehrt; letzteres gilt auch von den Sporogonien. — Die Brutknospenbehälter, welche besonders reichlich auf den nicht fructificirenden Thalluslappen entstehen, den fructificirenden zuweilen ganz fehlen, stehen aufrecht, sind orthotrop. Die Brutknospen selbst, solange sie noch auf ihren Stielen sitzen (mit dem plagiotropen Thallus verbunden sind), sind, wenn man auf ihre beiden Vegetationspunkte Rücksicht nimmt, weder plagiotrop, wie der Thallus, noch orthotrop wie die Hutstiele; sie sind vielmehr in dieser Beziehung neutral, indem sie die beiden flachen Seiten, deren eine später zur Unterseite wird, vertical haben und zugleich die Verbindungslinie ihrer Vegetationspunkte horizontal liegt; sie sind eben nicht dorsiventral, wie der Thallus, sondern nur bilateral, da die beiden flachen Seiten gleichartig beschaffen sind und es, wie Pfeffer gezeigt hat[1]), ganz von äusseren Umständen abhängt, welche Seite später Wurzeln treibt. Auch die beiden organischen Enden, die beiden Endpunkte der Wachsthumsaxe, welche die beiden Vegetationspunkte der Brutknospe verbindet, sind einander gleich (nicht wie Basis und Scheitel verschieden); dies zeigt die sichtbare Organisation und die Thatsache, dass Brutknospen, auf günstigem Boden ausgesäet, regelmässig aus beiden Einbuchtungen gleich starke, nach entgegengesetzten Richtungen wachsende Sprosse erzeugen. Die Anisotropie der Marchantia lässt sich also durch folgende Tabelle übersichtlich darstellen:

1. Thallus	—	plagiotrop und dorsiventral;
2. Wurzeln	—	orthotrop abwärts und radiär;
3. Träger	—	orthotrop aufwärts u. durch Einrollung fast radiär;
4. Archegonien	—	orthotrop abwärts und radiär;
5. Antheridien	—	orthotrop aufwärts und radiär;
6. Brutkörbchen	—	orthotrop aufwärts und radiär;
7. Brutknospen	—	neutral, weder orthotrop noch plagiotrop (Längsaxe isopolar); Symmetrieebene vertical.

§ 2. Wachsthum auf verschieden geneigten Flächen.

So lange man die Anisotropie der verschiedenen Theile nur an der unter normalen Vegetationsbedingungen wachsenden Pflanze kennt, lässt sich

1) Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. I. p. 77.

darüber weiter nichts aussagen, als was soeben mitgetheilt wurde. Kommt es darauf an, die Ursachen der Anisotropie aufzufinden, so müssen die Pflanzen unter Umständen cultivirt werden, wo die resultirende Lichtrichtung mit der Schwere oder der an ihre Stelle zu setzenden Centrifugalkraft unter verschiedenem Winkel auf die Pflanze einwirkt. Abgesehen von zahlreichen aus Brutknospen und Sporen erzogenen Culturen auf Gartenerde in Töpfen wurden zu diesem Zweck zahlreiche Aussaaten von Brutknospen auf Torfstücken gemacht, welche mit Nährstofflösung getränkt, dann in Quellwasser gewaschen und endlich ausgekocht waren. Derartige Culturen gedeihen vortrefflich und liefern sehr kräftige, fructificirende, auch mit Körbchen reich besetzte Pflanzen. Die Torfstücke hatten immer, und dies ist die Hauptsache, die Form von gewöhnlichen parallelepipedischen Ziegeln von 14—15 cm Länge, 4—5 cm Höhe und Breite, welche so gelegt wurden, dass eine Langseite vertical, eine andere (Oberseite) horizontal lag und zwar so, dass das Licht diese beiden Seiten ungefähr unter 45° Neigung traf. Diese beiden Seiten des Ziegels wurden mit Brutknospen besäet; ebenso aber auch die rechte und linke kleinere Fläche (Flanke) des Ziegels, die so lag, dass das einfallende Licht parallel mit diesen Flächen neben ihnen hinstrahlte.

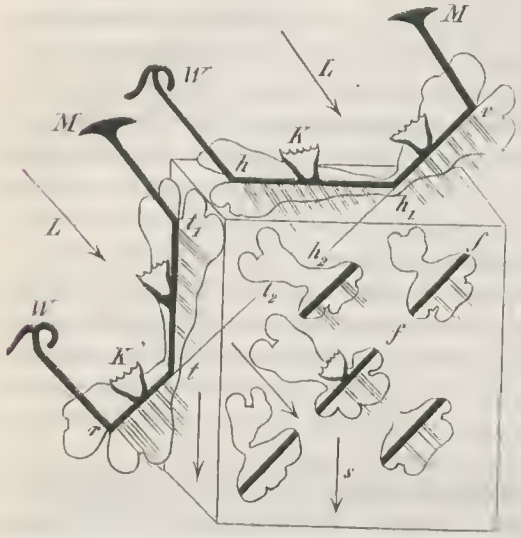
Jeder derartig vorgerichtete Torf-Ziegel lag auf einer viereckigen Zinkschale (auf einer dicken Glastafel, um den Ziegel mit dieser abheben zu können, ohne ihn zu berühren) und wurde mit einem kubischen Zinkkasten von ca. 25 cm Seite bedeckt, um feuchte Luft zu erhalten und die Beleuchtung zu reguliren; an den Zinkkästen besteht nämlich je eine der Seiten aus Glas; durch diese Scheibe allein fällt Licht ein, und um das im Kasten selbst reflectirte Licht möglichst zu schwächen, ist dieser innen schwarz angestrichen.

So hergerichtet standen die Apparate meist vom April bis in den August vor oder im geöffneten Nordfenster, zuweilen an Südfenstern. Um die aus dem Geotropismus und Heliotropismus resultirende Richtung von Pflanzentheilen, welche in Bezug auf beide sehr empfindlich sind, kennen zu lernen, liess ich öfter auf den Torfziegeln kleine Gräser keimen, die sich so stellten, dass sie mit dem Horizont einen Winkel von ungefähr 45° bildeten; auf der Oberseite sowohl wie auf der beleuchteten Vorderseite des Ziegels hatten sie daher ebenfalls eine Neigung von ungefähr 45°. Es ist hierbei vorausgesetzt, dass die Beleuchtung während der Sommermonate eine recht kräftige, wenn auch nicht näher bestimmte war. Die Cultur der Marchantien wurde immer so lange fortgesetzt, bis die Thallusla ppen 3—5, auch 6 cm lang, 1—2, auch 2,5 cm breit waren, und meist trat schliesslich die Bildung von Hüten ein.

Vorausgesetzt, dass die Apparate während dieser Zeit von 4—6 Wochen ruhig und unverrückt stehen blieben, ergab sich nun ganz übereinstimmend ein Resultat, welches sich wohl am einfachsten durch die schematische

Figur 1 veranschaulichen lässt. Das Quadrat repräsentirt die eine verticale Flanke des Torfziegels, welche von dem schief einfallenden Licht nur gestreift wird. Die Vorder- und Oberseite des Ziegels sind in feineren Linien perspectivisch angedeutet; ebenso die Umrisse der Thalluslappen-Paare von zwei Pflanzen, deren Jedes aus einer Brutknospe erwachsen ist, die eine Pflanze auf der Vorderseite, die andere auf der Oberseite des Ziegels. Ebenso sieht man auf der dem Leser zugekehrten Flanke (Quadrat) einige perspectivisch verkürzte Figuren von Thalluslappen, die man sich so zu denken hat, dass sie dem Ziegel theils anliegen, theils aber frei (gegen den Beschauer) vorspringen; letzteres sind die mit den schwarzen Strichen bezeichneten. Uebrigens soll der in dünnen Strichen gehaltene perspectivisch gezeichnete Theil der Figur nur zur besseren Orientirung dienen. Das, was eigentlich dargestellt werden soll, liegt in den dicken schwarzen Strichen, die so aufzufassen sind, als ob sie Längsschnitte durch die zwei fructificirenden Pflanzen darstellten; die durch die abstehenden Thalluslappen der uns zugekehrten Ziegelflanke gelegten dicken Striche würden dagegen Querschnitte derselben darstellen. Oder mit anderen Worten: die dicken Striche bezeichnen überall die Projection der Pflanzen auf eine durch den Ziegel vertical gelegte Ebene. Die männlichen und weiblichen Hüte, Wurzeln und Brutkörbchen sind hinreichend kenntlich. Die senkrechten Pfeile bezeichnen die Richtung der Schwere und die schiefen ungefähr die resultirende Lichtrichtung.

Fig. 1.



Unter diesen Bedingungen besagt nun unser Schema betreffs der Anisotropie der einzelnen Theile Folgendes:

1. Die orthotropen Theile der Marchantien, nämlich die Inflorescenzenträger, die Wurzelschläuche und die Körbchen sind dem schief einfallenden Licht entsprechend schief gerichtet; also ziemlich genau so, wie auch ein Graskeim neben den Pflanzen sich richten würde, der gleichzeitig dem Geotropismus und dem Heliotropismus bei schiefer Beleuchtung unterliegt. Man bemerkt, dass die Träger unmittelbar unter dem Hut ein wenig mehr aufwärts gekrümmt sind, offenbar in Folge der durch den Hut

selbst bewirkten Beschattung, wodurch die heliotropische Wirkung geschwächt und die geotropische Aufrichtung weniger gehindert wird. Die Brutkörbchen stellen ihre Längsaxe ähnlich wie die Stiele der Fruchtträger; doch oft etwas mehr der Verticale angenähert, was besonders an den Thalluslappen der Vorderseite oft deutlich zu sehen ist.

In wieweit die schiefe Richtung der Wurzelschläuche als Resultirende von Geotropismus und Heliotropismus erklärt werden kann, oder ob hier noch andere Factoren mitwirken, kann ich gegenwärtig nicht bestimmen. Diese Frage mag ebenso, wie die nach den Richtkräften der Archegonien und Antheridien späterer Beobachtung vorbehalten bleiben.

2. Die plagiotropen Thalluslappen nehmen, soweit es die feste Unterlage gestattet, bei kräftiger Beleuchtung eine Lage an, welche ungefähr rechtwinkelig zu der Richtung der orthotropen Träger steht; so der hintere Lappen auf der Oberseite des Ziegels (Fig. 4) und der untere Lappen auf der Vorderseite desselben; ebenso die frei abstehenden Lappen der (zugekehrten) Flanke. Diese Lappen haben sich in Folge der schiefen Beleuchtung aufgerichtet, also vom Substrat abgelöst, so dass ihre Wurzeln nicht in dieses eindringen, sondern frei in die Luft wachsen.[1] Unser Schema zeigt nun ferner, dass der dem Licht zugekehrte Thalluslappen auf der horizontalen Oberseite des Ziegels ebenso wie der aufwärts gerichtete Lappen auf der verticalen Vorderseite desselben dem Substrat fest anliegt, so dass auch die Wurzeln ohne Weiteres in dieses eindringen[2]. Sowohl die anliegenden wie die abstehenden Lappen auf der Ober- und auf der Vorderseite des Ziegels sind so gerichtet, dass ein Querschnitt horizontal liegen würde; dagegen haben die frei abstehenden Lappen auf der Flanke des Ziegels, wie man sieht, eine solche Lage, dass der Querschnitt schief steht, aber nahezu rechtwinkelig zum Licht und zu der Richtung der orthotropen Theile. Die aufwärts wachsenden, dem Substrat theilweise anliegenden Thalluslappen auf der Flanke des Ziegels heben die hintere Längshälfte von dem Ziegel ab und stehen diese ebenfalls rechtwinkelig zum Licht zu stellen, während die vordere Längshälfte sich ihm dicht anschmiegt.

Diese Thatsache, dass sich gewisse Thalluslappen dem Substrat möglichst fest anschmiegen, andere sich unter derselben schiefen Beleuchtung davon abheben, giebt dem Gesammtbild einer derartigen Cultur etwas anscheinend Unregelmässiges, anfangs scheinbar Unerklärliches. Allein aus-

---

1) Frank's Angabe (l. c. p. 66), dass die Marchantien und Jungermannien sich der Oberfläche des Substrats in jeder Richtung anschmiegen, mag für andere Beleuchtungsverhältnisse zutreffen; allgemein richtig ist sie aber nicht, wie aus einer späteren Bemerkung von Frank selbst hervorgeht.

2) Ob diese ganz im Substrat verborgenen, also nicht beleuchteten Wurzeln die in der Figur angedeutete Richtung haben, ist fraglich, nur hypothetisch angenommen.

gehend von dem Satze, dass bei hinreichend heller schiefer Beleuchtung die plagiotropen Thallusla ppen sich mit der Oberseite rechtwinkelig zum resultirenden Strahl zu stellen suchen, wenn sie daran nicht durch das feste Substrat gehindert werden, findet man bald, dass sich alle Sprosse so verhalten, wie es die Umstände eben gestatten. Man denke sich einen Thalluslappen von einer Nadel senkrecht durchbohrt; man stelle die Nadel schief (unter etwa 45°) auf die Vorderseite oder Oberseite des Torfziegels so, dass die Nadel den Lichtstrahl repräsentirt, und drehe nun die Nadel, auf welcher der Thallus festsitzt, um ihre Axe; dabei kommt der Lappen bald in solche Lage, dass er sich dem Substrat fest anschmiegen, bald in solche, dass er davon frei abstehen muss. Ebenso erhält man die entsprechenden Lagen, wenn man die Nadel mit dem daran befestigten Lappen neben die Flanke des Ziegels so stellt, dass sie dieser parallel und gegen den Horizont um 45° geneigt ist. Bei diesem Verfahren vertritt die Nadel gewissermassen den resultirenden Lichtstrahl, auf welchem der Thallus so lange senkrecht bleibt, als er nicht durch das Substrat gehindert wird.

Dasselbe lehren Sporenaussaaten auf rauher Erde bei schiefer Beleuchtung (Fig. 2 *A B*). Zwar stehen alle die jungen herzförmigen Pflänzchen so, dass sie ihre organische Oberseite dem Lichte nahezu rechtwinkelig zukehren, sonst aber ist ihre Lage sehr mannigfach. Die Mehrzahl steht mit der Einbuchtung schief aufwärts nach hinten (Schattenseite), andere aber kehren dieselbe seitwärts, noch andere vorwärts (nach der Lichtseite). Auch hier erhält man die allgemeine Regel, wenn man sich eines der herzförmigen Pflänzchen rechtwinkelig an eine Nadel befestigt denkt, diese in die Richtung des einfallenden Strahles stellt und um ihre eigene Axe rotirt. Das Pflänzchen nimmt so verschiedene Lagen an, bleibt aber immer rechtwinkelig zum einfallenden Licht [1].

Fig. 2.

Dem Gesagten entspricht es auch, dass, wenn der angeschmiegte Thalluslappen der Oberseite in Fig. 1 über die Kante des Ziegels hin fortwächst, er weder horizontal bleibt, noch sich mit seinem über die Kante hinausragenden Theile der verticalen Vorderseite des Ziegels abwärts an-

1) Vergl. hiermit LEITGEB, »Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Licht« in Sitzungsber. der Wiener Academie. Bd. 74. 1876.

schmiegt; beides geschieht nicht; vielmehr krümmt sich der über die Kante vorragende Theil schief abwärts, bis er ungefähr rechtwinkelig zum Licht steht; ganz entsprechend verhält sich mutatis mutandis der aufwärts wachsende Lappen auf der Vorderseite des Ziegels, wenn er über die Kante hinaufwächst; er legt sich schief über die Oberseite des Substrats, ohne ihr angeschmiegt zu sein, ungefähr rechtwinkelig zum Licht. Denkt man sich daher, unser Torfziegel wäre sehr weich und nachgiebig oder gar nicht vorhanden, so würden die beiden in Fig. 1 ihm angeschmiegten Thalluslappen sich so stellen, dass sie in die Lage der Linie $h^1 h^2$ und $t t^2$ kämen; d. h. beide Pflanzen würden dann ihrer ganzen Länge nach rechtwinkelig zum Lichtstrahl stehen. Wäre nun die Vorderseite des Ziegels nicht vertical, sondern etwa unter 45° geneigt, so würde die ganze Pflanze bei unveränderter Beleuchtung dem schiefen Substrat angeschmiegt sein, was entsprechende Culturen auch wirklich zeigen.

Bevor ich den Plagiotropismus des Thallus weiter beschreibe, möchte ich auf eine Thatsache aufmerksam machen, die anfangs überrascht, sich aber, wie ich glaube, genügend erklären lässt. Es zeigt sich nämlich bei älteren Culturen immer, dass die angeschmiegten Thalluslappen kräftiger fortwachsen, zumal länger werden, als die frei abstehenden, die übrigens anfangs auch sehr kräftig wachsen. Vom Licht oder einem Einfluss der Schwere auf das Wachsthum unmittelbar kann die Erscheinung nicht herrühren, wie die Richtungsverhältnisse sofort zeigen. Ich glaube, es liegt einfach an der Ernährung durch die Wurzeln. Die angeschmiegten Lappen senken dieselben tief in das nährende Substrat und wachsen daher auf die Dauer (wenn auch nicht anfangs) kräftiger, als die frei ragenden Lappen, deren Wurzeln nur anfangs das Substrat erreichen, später aber frei in die Luft ragen.

Betreffs der Beurtheilung der Anisotropie der Pflanzentheile können wir ausserdem aus dem bisher Gesagten eine Regel ziehen. Wächst ein Spross auf horizontalem Substrat diesem angeschmiegt mit seinem Scheitel dem schief einfallenden Lichte zu, so ist dies nicht etwa als ein Zeichen von positivem Heliotropismus zu betrachten, denn ich werde zeigen, dass die Marchantiasprosse in gewissem Sinne negativ heliotropisch sind.

§ 3. Versuch einer Erklärung des Plagiotropismus von Marchantia.

Die Thatsache, dass die Thalluslappen bei günstiger, d. h. ziemlich intensiver Beleuchtung sich dem resultirenden Lichtstrahl nahezu rechtwinkelig entgegenzustellen suchen, könnte in der That auch einen Gegner des transversalen Heliotropismus stutzig machen; die Erscheinung hat etwas ungemein Frappantes. Bei langer Beschäftigung mit unserer Pflanze macht man aber freilich Wahrnehmungen, welche jeden Gedanken an den Transversalheliotropismus vernichten müssen. Sinkt z. B. die Lichtstärke auf

eine gewisse Tiefe herab, so stellen sich die aufragenden Sprosse auf der Oberseite des Torfziegels im Kasten nicht mehr schief, d. h. rechtwinkelig zum einfallenden Licht, sondern sie werden senkrecht, dabei auf der Oberseite etwas concav. Dies geschieht bei einer Lichtintensität, welche zur Ernährung noch ausreicht, und wobei kein Zeichen von Etiolement eintritt. Sinkt die Lichtstärke noch tiefer hinab, so werden die sonst 10—20 mm breiten Thalluslappen an den weiter wachsenden Theilen sehr schmal, 2—3 mm breit und diese schmalen Theile, die aber noch satt grün gefärbt sind, krümmen sich nunmehr dem schief einfallenden schwachen Lichte so entgegen, wie es sonst die orthotropen Fruchtträger thun, sie verhalten sich wie gewöhnliche positiv heliotropische Pflanzentheile. Dass vollständig etiolirte, im Finstern erwachsene Marchantiasprosse ebenfalls schmal und rinnig (nicht flach) werden, dabei vertical aufwärts gerichtet, also negativ geotropisch sind, hat schon FRANK gefunden, so wie er auch angiebt, dass diese etiolirten Sprosse einseitiger Beleuchtung ausgesetzt sich verschieden verhalten, je nachdem ihre morphologische Unter- oder Oberseite beleuchtet wird;[1]) im ersteren Falle wird die beleuchtete Seite concav, im anderen nicht.

Der hier nun zu machende Versuch, den Plagiotropismus der Thalluslappen von Marchantia als Resultat verschiedener äusserer Einwirkungen zu erklären, würde nur dann zu einem ganz befriedigenden Resultat führen, wenn man die einzelnen hier thätigen Kräfte nach Richtung und Intensität genau messen könnte. Die Richtung und Intensität der Schwere ist zwar in jedem Falle bekannt und direct zu verwerthen; aber die Intensität der Schwere ist nicht mit der Grösse des Geotropismus zu verwechseln; diese hängt von specifischer Empfindlichkeit des Pflanzentheils für die Gravitation ab; ebenso wie die Wahrnehmung eines Tones durch das menschliche Ohr nicht nur von der Stärke des ersteren, sondern auch von der Empfindlichkeit der Hörnerven; oder wie die photographische Wirkung nicht nur von der Intensität des Lichts, sondern auch von der Empfindlichkeit der Substanz abhängt. Mit anderen Worten, der Geotropismus wird durch die Schwere gereizt, aber die Grösse des Reizes kann je nach dem Pflanzentheil bei gleicher Schwere sehr verschieden sein. Bei der Lichtwirkung wird die Sache noch complicirter; hier ist es schon schwierig, ohne weitläufige Vorrichtungen, die ich aus guten Gründen vorerst nicht anwenden wollte, die wahre Richtung der wirkenden Lichtstrahlen zu bestimmen; zudem ist das Licht nicht, wie die Schwere, von constanter Intensität, die Thatsache, dass es sich ferner nur um Strahlen von gewisser Brechbarkeit handelt, ist ebenfalls zu beachten; viel mehr aber fällt ins Gewicht, dass die Rückenseite und die Bauchseite sich dem gleichen Licht gegenüber sehr verschieden verhalten; und endlich haben wir auch hier,

1) Ich war leider nicht in der Lage, diesen Versuch selbst anzustellen.

geradeso wie bei dem Geotropismus, sehr sorgfältig zu unterscheiden zwischen der Intensität des wirksamen Strahls und der Grösse des Heliotropismus, welche letztere keineswegs nur von jener, sondern vorwiegend auch von der Empfindlichkeit der Pflanze abhängt. Man sieht hieraus, dass eine eigentlich messende Behandlung unseres Problems auf grosse Schwierigkeiten stösst. Hier begnüge ich mich jedoch, einige principiell und methodisch wichtige Punkte hervorzuheben, welche nur überhaupt den Plagiotropismus im Gegensatz zum Orthotropismus betreffen.

In dieser Hinsicht muss bei Marchantia und ähnlich reagirenden Pflanzen vor Allem die qualitativ ganz verschiedene Wirkung intensiven und schwachen Lichtes beachtet werden. Bei schwachem Licht bleiben die Marchantiasprossen, wie schon erwähnt, sehr schmal, ihre Dorsiventralität wird wenigstens functionell nicht ausgebildet; sie verhalten sich wie gewöhnliche orthotrope Stengel und sind positiv heliotropisch. Der Plagiotropismus ist also eine Eigenschaft nur der breiten, normalen Marchantiasprosse, bei denen auch die Dorsiventralität zu voller Ausbildung gelangt, was nur bei hinlänglich intensivem Lichte geschieht. Dieses bewirkt, dass die grüne Oberseite der Sprosse stark in die Breite wächst und zugleich dahin strebt, die Unterseite concav zu machen, wenn diese nicht durch andere Kräfte daran gehindert wird.

Dass die breiten normalen Marchantiasprosse negativ geotropisch sind, dass sie ebenso positiv heliotropisch reagiren, wenn sie von der Unterseite her beleuchtet werden, ist leicht zu constatiren. Dass aber der positive Heliotropismus gerade bei starker Beleuchtung der Oberseite breiter Sprosse nicht in Action tritt, darin liegt eigentlich das Problem, gerade so wie bei den gewöhnlichen flachen Laubblättern zumal der Dicotylen; auch diese pflegen sich bei Lichtmangel nicht flach auszubreiten, sie bleiben rinnig und faltig, bis intensives Licht das stärkere Flächenwachsthum, die Epinastie, der Oberseite hervorruft, wodurch das Blatt flach ausgebreitet wird. Noch ähnlicher sind in dieser Hinsicht dem Marchantiaspross die bandförmigen Blätter der Monocotylen und mancher Dicotylen (Tragopogon), welche bei Lichtmangel schmal und rinnig bleiben und, so lange sie dies sind, sich auch orthotrop verhalten. Marchantiasprosse und grüne Laubblätter kehren bei starker Beleuchtung ihre Oberseite dem Lichte zu und diese wird durch das Licht in ihrem Flächenwachsthum so begünstigt, dass sie die Unterseite concav zu machen strebt. Ob diese Lichtwirkung die einzige Ursache der von DE VRIES constatirten Epinastie der grünen Blätter ist, mag dahin gestellt bleiben; bei den Marchantiasprossen dürfte dies aber kaum zweifelhaft sein. Damit ist aber auch gesagt, was ich von dem sogenannten negativen Heliotropismus derselben halte. Soweit ich die Thatsachen gegenwärtig übersehe, ist dieser negative Heliotropismus der Marchantiasprosse und zahlreicher ähnlich reagirender Pflanzen dieselbe Erscheinung, wie die von DE VRIES constatirte Epinastie der Laubblätter. Ob nun aber der soge-

nannte negative Heliotropismus anderer Organe, wie der plagiotropen Sprossaxen des Epheus, der Kletterssprosse von Tecoma radicans u. a. mit der Epinastie der Blattoberseiten und Marchantialappen übereinstimmt, bleibt vorerst noch fraglich und komme ich darauf weiterhin zurück. Nehmen wir noch die negativ heliotropischen Ranken von Vitis und Ampelopsis, die Wurzeln von Chlorophytum, Monstera [1]), Philodendron, Vanda u. a. hinzu, so haben wir eine Reihe von Erscheinungen, die bisher als negativer Heliotropismus bezeichnet worden sind, die sich aber untereinander, wie es scheint, nicht ganz gleichartig verhalten und von denen man nicht so ohne Weiteres sagen kann, dass sie einfach das Gegentheil des positiven Heliotropismus sind in dem Sinne, wie der negative Geotropismus einfach das Gegentheil des positiven Geotropismus ist. Der positive Heliotropismus ist bei starker und schwächster Beleuchtung vorhanden; positiv heliotropische Organe reagiren auf das Licht sofort, nach sehr kurz dauernder Beleuchtung und die Lichtwirkung bezieht sich ausschliesslich auf das Längenwachsthum des Organs; manche der sogenannten negativ heliotropischen Organe (Marchantia-, Tropaeolumsprosse) bedürfen dagegen eines ziemlich intensiven Lichtes und einer sehr langen Dauer der Einwirkung, um die Krümmung zu zeigen.

Ich erwähne diese Dinge hier, um zu zeigen, dass der Begriff des negativen Heliotropismus einer wissenschaftlichen Reinigung bedarf und dass es bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse sehr fraglich ist, ob man die breiten normalen Marchantiasprosse negativ heliotropisch nennen darf. Jedenfalls sind sie in diesem Falle nur dann negativ heliotropisch, wenn starkes Licht die Oberseite trifft; die Unterseite ist selbst für schwaches Licht positiv heliotropisch und Marchantiasprosse, welche überhaupt bei schwachem Licht erwachsen sind, sind allseitig positiv heliotropisch, gerade so, wie die weiterhin zu beschreibenden Laubsprossaxen von Tropaeolum. Soll also mit dem Ausdruck negativer Heliotropismus ein bestimmter Sinn verbunden werden, so ist es vielleicht besser, die durch das intensivere Licht bewirkte stärkere Ausdehnung der Oberseite von Marchantia und ähnlichen Flachssprossen davon auszuschliessen, bis weitere Untersuchungen über den negativen Heliotropismus zu tieferer Einsicht und richtiger Begriffsabgrenzung führen; es würde doch sehr sonderbar klingen, zu sagen: die Marchantiasprosse (und zwar nur die normalen breiten) sind auf der Oberseite negativ, auf der Unterseite positiv heliotropisch. Um nicht abermals ein neues Wort einzuführen, will ich das durch stärkeres Licht verursachte Ausbreitungsstreben der Oberseite von Marchantia als einen besonderen Fall von Epinastie bezeichnen, die hier nachweislich eine Lichtwirkung ist.

Nach dieser vorläufigen Verständigung können wir nunmehr den Pla-

1) Vergl. MULLER (Thurgau) in Flora 1876. p. 92 u. 95.

giotropismus der Marchantiasprosse als eine aus dem Geotropismus, dem positiven Heliotropismus (der Unterseite) und der Epinastie der Oberseite (Lichtseite) resultirende Richtung bezeichnen. Jede dieser Kräfte wird nun aber mit verschiedener Energie einwirken, je nach der Richtung, in welcher das Licht den Thallus trifft, und nach der Intensität des Lichts (die der Schwere bleibt ja constant); das Zusammenwirken derselben wird demnach je nach Umständen verschiedene Richtungen der Sprosse, horizontale, schiefe, verticale hervorrufen, wie dies in der That beobachtet wird.

Da aber, wie oben erwähnt, eine eigentliche Messung dieser Kräfte, ja sogar eine genaue Bestimmung der Richtung des wirksamen Lichts einstweilen ausgeschlossen ist, so können wir uns nur im Allgemeinen darüber orientiren, was unter gewissen Voraussetzungen eintreten muss. Hierbei kommt man zu dem Ergebniss, dass man aus der Ruhelage eines plagiotropen Sprosses die Grösse der Epinastie im Verhältniss zu der des Geotropismus bis zu einem gewissen Grade beurtheilen kann.

Zum Verständniss des Folgenden möchte ich nur noch die Bemerkung vorausschicken, dass Epinastie, Heliotropismus und Geotropismus nur so lange an einem wachsenden Pflanzentheil Krümmungen bewirken, als ein Gleichgewichtszustand nicht erreicht ist; ist dieser jedoch einmal erreicht, so wächst das Organ in der Gleichgewichtslage gerade, ohne weitere Krümmung fort, obgleich die betreffenden Kräfte auch jetzt noch thätig sind. Ein gewöhnlicher orthotroper Stengel, z. B. wenn er schief beleuchtet wird, krümmt sich an der wachsenden Stelle nach Massgabe seines Heliotropismus und Geotropismus, in Folge dieser Krümmung kommt aber das fortwachsende Ende in eine Lage, welche dem Gleichgewicht von Heliotropismus und Geotropismus entspricht, und nun wächst der jüngere Theil des Stengels in dieser schiefen Richtung gerade aus weiter.

Um dieses Verhalten eines Sprosses unter dem gleichzeitigen Einfluss des Lichts und der Schwere überhaupt näher erläutern und speciell die Gleichgewichtslage eines plagiotropen Marchantiasprosses genauer beurtheilen zu können, ist es jedoch nöthig, uns zuvor über einige Hilfsbegriffe zu verständigen.

Bezeichnen wir mit dem Worte »specifischer Geotropismus« nicht eine zufällig durch die Schwerkraft entstandene Aufwärtskrümmung eines geotropischen Sprosses, sondern die innere Eigenschaft des Letzteren, vermöge welcher er unter dem Einfluss der Schwerkraft bei horizontaler Lage in der Zeiteinheit eine bestimmte Krümmung erfährt; so wird diese Krümmung in der Zeiteinheit eine geringere sein, wenn der Spross nicht mehr horizontal liegt, also seine Längsaxe[1]) nicht mehr einen rechten Winkel

1) Bei den plagiotropen Marchantiasprossen scheint sich der Querschnitt ähnlich wie die Längsaxe zu verhalten, wie aus der Gleichgewichtsrichtung der von den Flanken der Torfziegel wachsenden Exemplare hervorgeht (Holzschnitt Fig. 1). Wo oben im

mit der Richtung der Schwerkraft, sondern einen schiefen Winkel γ bildet. Denn, da die Schwerkraft überhaupt nur so lange krümmend wirkt, als sie mit der Längsaxe des Sprosses einen Winkel bildet und, wie die Erfahrung lehrt, die Krümmung um so stärker ist, je mehr sich dieser Winkel einem rechten nähert, so darf man annehmen, um zu einer klaren Vorstellung zu gelangen, dass es überhaupt nur die auf der Längsaxe des Sprosses rechtwinkelige Componente der Schwere ist, welche hier als wirksam in Betracht kommt. Bei schiefer Stellung wird also nicht die dem oben definirten specifischen Geotropismus entsprechende Krümmung in der Zeiteinheit hervorgerufen, sondern eine Krümmung, welche dem durch $G \sin \gamma$ (Taf. VI, Fig. 12) ausgedrückten Theil der Schwerkraft entspricht. Wird $\sin \gamma = 0$, d. h. wird die Richtung des Sprosses vertical, so wird auch der Werth $\gamma = 0$ und die krümmende Wirkung hört, wie die Erfahrung zeigt, ebenfalls auf; wird $\sin \gamma$ sehr klein, so wird auch die geotropische Krümmung in der Zeiteinheit eine sehr kleine, zuletzt kaum merkliche sein. Diese Ueberlegung findet ihre Bestätigung in der Thatsache, dass Hauptwurzeln der Keimpflanzen von Bohnen, Eicheln u. dgl., wenn man ihnen eine Neigung von 8—10° gegen die Verticale giebt, nur äusserst langsam oder selbst niemals ihre Spitze senkrecht stellen, während sie, horizontal gelegt, ihre Spitze binnen wenigen Stunden um 80—90° abwärts krümmen; dieselbe Folgerung habe ich schon früher aus der Form des gekrümmten Theils einer horizontal gelegten Wurzel gezogen (diese »Arbeiten« Bd. I. p. 454), und zu ähnlichem Resultat führt auch das Studium der Krümmungen, welche negativ geotropische Stämme zeigen (Flora 1873, p. 325); damit ist jedoch nicht gesagt, dass die krümmende Wirkung an einem gegebenen geotropischen Organe einfach proportional sei dem Werth $G \sin \gamma$; vielmehr könnte die krümmende Wirkung rascher oder langsamer abnehmen als dieser Werth. Zu einer solchen Annahme verleitet die Thatsache, dass manche Organe, obgleich allseitig geotropisch und nur dem Geotropismus unterliegend, doch niemals vertical werden; so verhalten sich, wie ich (Bd. I. p. 617 ff.) zeigte, die Nebenwurzeln erster Ordnung und, wie ich weiter unten zeigen werde, auch die plagiotropen Epheusprosse. In diesen Fällen bewirkt der Geotropismus, obgleich keine andere äussere Kraft entgegenwirkt, nur eine schiefe Auf- oder Abwärts-Richtung, so dass also die krümmende Wirkung nicht erst mit dem Neigungswinkel 0, sondern mit einem Neigungswinkel γ von beträchtlicher Grösse (20° — 60°) aufhört. Ich suchte mir schon bei meiner Arbeit über die Nebenwurzeln dieses Verhalten aus der Annahme zu erklären, dass die krümmende Wirkung rascher abnimmt als der Neigungswinkel und dass jene bereits unmerklich wird, wenn dieser noch eine beträchtliche Grösse besitzt, die ich als den geotro-

Text »Längsaxe« gesagt ist, kann betreffs der flachen Sprosse und Blätter wohl einfach »Fläche« gesetzt werden.

pischen Grenzwinkel bezeichnete. Es wird speciellen Untersuchungen vorbehalten bleiben, diese Frage für Organe versehiedener Art zu beantworten, um auf diese Weise einen tieferen Einblick in die Natur des Geotropismus zu gewinnen.

Aehnliche Erwägungen sind über den Heliotropismus zu machen, wobei ich einstweilen jede krümmende Lichtwirkung mit diesem Worte bezeichnen will, sei es der gewöhnliche positive oder negative Heliotropismus oder die durch starkes Licht hervorgerufene Epinastie. Auch hier verstehe ich unter »specifischem Heliotropismus« zunächst diejenige innere Eigenschaft eines Organs, vermöge welcher dasselbe von dem rechtwinkelig einfallenden Licht in der Zeiteinheit eine bestimmte Krümmung erfährt. Jedoch ist hier, was bei der Schwerkraft nicht nöthig war, sogleich die Intensität des rechtwinkelig einfallenden Lichts selbst näher zu bestimmen, da dieselbe in weiten Grenzen wechseln kann. Halten wir uns aber der Einfachheit wegen zunächst an eine beliebige und constant gedachte Lichtintensität, etwa die des Tageslichts an heiteren Sommertagen. Da auch das Licht nur insofern krümmend auf die Organe einwirkt, als die Längsaxe derselben mit der Richtung des Strahles einen Winkel bildet, so wird man auch hier sagen dürfen, dass nur die auf der Organaxe (resp. Organfläche) rechtwinkelige Componente des Strahls als krümmende Kraft in Betracht kommt; ist also der Einfallswinkel des Strahles λ, so wird, wenn H die Lichtintensität bezeichnet, die krümmende Wirkung allgemein von dem Werthe $H \sin \lambda$ abhängen; ob eine einfache Proportionalität zwischen der Krümmung und diesem Werthe besteht, ist aber ebenso fraglich und weiter zu untersuchen, wie vorhin bei dem Geotropismus.

Kommt es nun, nach diesen Erwägungen, darauf an, die Wachsthumsrichtung eines plagiotropen Marchantiasprosses bei gegebener Lichtintensität, wie sie etwa bei meinen Culturen im Sommer herrschte, zu beurtheilen, so ist zunächst zu beachten, dass hier die durch das Licht bewirkte Krümmung der durch die Schwere bewirkten der Richtung nach entgegengesetzt ist; das Licht bewirkt, sowohl wenn es die Unterseite trifft, wie wenn es die Oberseite epinastisch macht, eine Convexkrümmung der Oberseite, die Schwere strebt, diese Oberseite concav zu machen. Wächst nun der Spross ohne eine Krümmung gerade aus, so bedeutet das, dass die geotropische Aufwärtskrümmung von der durch Licht veranlassten Abwärtskrümmung gerade ausgeglichen wird. Dies geschah aber bei der in meinen Culturen herrschenden Beleuchtung dann, wenn die Sprosse eine bestimmte Neigung gegen die Richtung der Schwere und des Lichtes gewonnen hatten. Ich will, um zu einem bestimmten Ausdruck zu gelangen, nur hypothetisch annehmen, die Richtung des Lichts sei um 45° gegen den Horizont geneigt und die Sprosse in ihrer Gleichgewichtslage rechtwinkelig dazu gewesen, so dass sie also auch gegen die Richtung der Schwere unter 45° geneigt waren, und es sei diese Neigung der Sprossaxe in Fig. 11 Taf. VI durch

die Linie AB angedeutet, während die Linie H die Richtung und Intensität des Lichts, G die Richtung und Intensität der Schwere anzeigt. In diesem Falle würden wir also sagen können, der Marchantiaspross wuchs bei diesen Culturen gerade aus, d. h. der specifische Heliotropismus und specifische Geotropismus hielten einander das Gleichgewicht, als die krümmende Wirkung des rechtwinkelig auffallenden Lichtes H der krümmenden Wirkung der Schwere G sin 45° entgegenstand.

Bei geringerer Lichtintensität im Herbst erhoben sich die Sprosse und wurden mehr senkrecht, wie AB in Fig. 12, Taf. VI; als sie diese Neigung erreicht hatten, wuchsen sie gerade fort, befanden sich also wieder in einer Gleichgewichtslage zwischen Geotropismus und Heliotropismus, und zwar war nunmehr die durch H' sin λ hervorgebrachte Lichtwirkung ebenso gross wie die durch G sin γ bewirkte geotropische Krümmung.

Unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen nahmen plagiotrope Epheusprosse (s. unten § 7) die horizontale Gleichgewichtslage AB in Fig. 10, Taf. VI an; in diesem Falle hielt also die durch H sin 45° hervorgerufene negative heliotropische Krümmung der durch G hervorgerufenen geotropischen Krümmung gerade das Gleichgewicht.

Bedeutet also AB in Fig. 11 die Gleichgewichtslage eines Marchantiasprosses und AB in Fig. 10 die eines Epheusprosses bei gleicher Beleuchtung, so zeigt sich, dass jener sich rechtwinkelig zum Licht, dieser sich rechtwinkelig zur Schwere gestellt hat, dass also der specifische Geotropismus des Epheus zum specifischen Heliotropismus in einem anderen Verhältniss steht als bei der Marchantia. Zugleich leuchtet ein, dass, wenn AB in Fig. 11 die Gleichgewichtslage eines Marchantiasprosses bei meinen Culturen war und man einem solchen künstlich die Richtung AB Fig. 12 gegeben hätte, so hätte er sich so lange zurück krümmen müssen, bis er wieder die Lage AB in Fig. 11 erreicht hätte, und dann wäre er wieder gerade fort gewachsen.

Diese Betrachtungen sollen nicht mehr beanspruchen, als sie werth sind; sie sollen nur zeigen, dass die Gleichgewichtslage eines Sprosses als Mittel benutzt werden könnte, das Grössenverhältniss der Krümmung durch den specifischen Geotropismus zu dem durch den specifischen Heliotropismus eines Organs experimentell aufzusuchen, wenn es gelingt, Intensität und Richtung des Lichtstrahls hinreichend genau zu messen. Dass dieses Verhältniss auch zwischen positivem Heliotropismus und negativem Geotropismus ein sehr variables ist, lehrt schon die alltägliche Beobachtung, insofern verschiedenartige Pflanzen, neben einander am demselben Fenster wachsend, sehr verschiedene Neigung zum Horizont annehmen, und wurde bereits durch H. MÜLLER (Thurgau) [1]) auf andere Art für einige Pflanzen constatirt. Es ist ja ebenso denkbar, dass eine Pflanze stärker auf Licht,

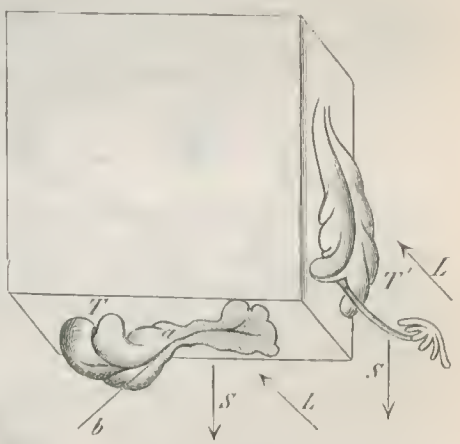
1) MÜLLER in Flora 1876. p. 94.

eine andere stärker auf die Einwirkung der Schwere reagirt, wie dass ein Thier ein besseres Auge, ein anderes einen feineren Tastsinn hat. Im Grunde sind Geotropismus und Heliotropismus einer Pflanze als verschiedene Qualitäten unter sich incommensurabel; nur insofern ihre Reaction nach aussen sich in Krümmungen geltend macht, sind ihre Wirkungen quantitativ vergleichbar.

Ich lasse nun noch einige mit Marchantia angestellte Versuche folgen, die geeignet sein dürften, das Zusammenwirken ihrer eigenthümlich complicirten Lichtempfindlichkeit mit ihrem Geotropismus im Sinne obiger Betrachtungen weiter zu erläutern.

Beleuchtung schief von unten. Ein Torfziegel, auf welchem in gewöhnlicher Weise Marchantien bei einseitig schiefer Beleuchtung bereits bis zur Bildung von halbwüchsigen Fruchtständen erwachsen waren, wurde mit der bisherigen Oberseite abwärts gekehrt und auf ein 20 cm hohes Drahtgestell gelegt, so dass die bisherige Vorderseite wieder nach vorn (dem Fenster zu) gekehrt war, wobei aber die Pflanzen auf jener ihre Oberseite abwärts kehrten. Unter dem Gestell lag horizontal ein grosser Spiegel und über dasselbe wurde ein Zinkkasten gestellt; die dem Fenster zugekehrte Seite des Kastens war an der oberen Hälfte ebenfalls mit Zink verschlossen, die untere Hälfte aber durchsichtig, um das vom offenen Fenster her schief auf den Spiegel einfallende und hier reflectirte Licht schief aufwärts so eintreten zu lassen, dass es die beiden mit Pflanzen besetzten Seiten des Torfziegels schief von unten traf. Während also die Pflanzen ihre organische Oberseite der Erde schief zukehrten, wurden sie auch in dieser Stellung von dem aufwärts gespiegelten Licht so getroffen, dass es, wie früher das directe Licht, ihre Oberfläche fast rechtwinkelig traf. Schon nach zwei Tagen hatten die Thalluslappen ihre flache Form verloren; ihre Oberseite war convex geworden und zwar so, dass die Vorder- und Seitenränder jedes Lappens (Fig. 3) wie Hutkrämpen aufgekrümmt waren; eine Form, welche sie auch 14 Tage später mehr ausgeprägt beibehielten. Diese Krümmung der wachsenden Thallustheile entspricht den oben gemachten Voraussetzungen; sie ist offenbar bewirkt durch den negativen Geotropismus, der die abwärts gekehrte Oberseite convex machte, wobei er in diesem Falle noch durch die Lichtwirkung

Fig. 3.



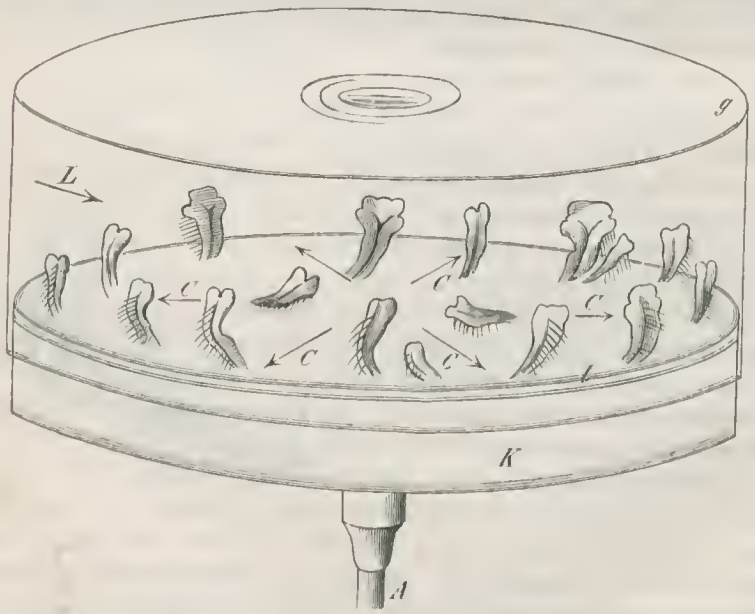
(Epinastie) unterstützt wurde, während dieser sonst dem Geotropismus entgegenwirkt.

Ein entspreehendes Resultat ergab ein anderer Versuch mit derselben Einrichtung, wo aber der benutzte Torfziegel erst mit Brutknospen besäet wurde. Aus diesen entwickelten sich auf den beiden beleuchteten Seiten (unten und vorn) in 3 Wochen zahlreiche Pflanzen; die der senkrechten Vorderseite sowohl wie der horizontalen Unterseite kehrten ihre Wurzelseite dem Substrat, die Rückenfläehe dem reflectirten Liehte zu. Dabei waren auf der verticalen Vorderfläehe des Ziegels alle Scheitelausbuchtungen abwärts, auf der horizontalen Unterseite dagegen rückwärts (vom Fenster weg) gekehrt. Die Pflanzen der Vorderseite waren dem Substrat ganz dicht angeseh miegt, die der Unterseite thaten dies weniger, wohl in Folge der geotropischen Aufwärtskrümmung ihrer Ränder.

Wirkung der Centrifugalkraft.

Eine mit Brutknospen besäete Torfscheibe wurde im Recipienten des Laufwerks horizontal befestigt. Die Entwicklung der Sprosse aus den Brut-

Fig. 4.



Einrichtung siehe Arbeiten d. bot. Instituts I. p. 607.

knospen fand unter beständiger rascher Rotation statt, welche am Umfang der Torfscheibe eine Beschleunigung der Fliehkraft lieferte, die ungefähr = 3,5 g war. Die Beleuchtung war leider nicht so kräftig, wie ich ge-

wünscht hätte, da durch die fixirte Stellung des Laufwerkes der Recipient etwa 2 m vom nächsten Südfenster entfernt war. Doch war das betreffende Zimmer ausserdem noch von zwei andern Fenstern (Süd und Ost) erhellt und zudem wurde durch einen grossen Spiegel das Südlicht noch auf den Recipienten reflectirt. Um den beständig im Recipienten eingeschlossenen Pflänzchen CO_2 zuzuführen, wurde ab und zu eine abgeschnittene Blüthe hineingelegt, deren CO_2-Entwicklung jedenfalls hinreicht.

Der Erfolg des Versuchs war ein durchschlagender. Von ihrer ersten Entwicklung an richteten sich die der Peripherie näheren Pflänzchen vertical auf und behielten während der ganzen Dauer von drei Wochen, wo sie etwa 1 cm hoch und 2—5 mm breit wurden, diese Stellung, indem sie zugleich alle ihre grüne Oberseite dem Rotationscentrum, ihre farblose Wurzelseite der Peripherie zukehrten. Nur gegen die Mitte der Scheibe hin legten sich einige der Pflanzen schief oder horizontal, die Wurzelseite abwärts, einige mit der Scheitelbucht auswärts, andere einwärts oder sonst wie gerichtet. Die etwas zu geringe Beleuchtung bewirkte, dass die Pflänzchen weniger breit wurden, die gleich anfangs eintretende Aufrichtung ihrerseits bewirkte, dass die Wurzeln nur zum kleinsten Theile in das Substrat eindrangen, die Ernährung also eine unvollkommene war. Aus dieser Ursache wuchsen die Pflanzen nicht so kräftig, wie sie es sonst bei den Culturen thaten; doch hatten sie ein sehr gesundes Aussehen.

Zieht man nun die Längsaxe der Pflanzen in Betracht, so standen sie also unter dem gleichzeitigen Einfluss der Centrifugalkraft und der allseitigen Beleuchtung vertical, ein gewöhnlicher orthotroper Stengel oder eine Hauptwurzel würde sich aber unter diesen Umständen fast horizontal gelegt haben. So giebt sich also der Plagiotropismus des Marchantienthallus unter diesen Umständen gerade durch verticale Stellung der Längsaxe zu erkennen.

Betreffs der weiteren Erklärung müssen wir jedoch noch etwas näher auf die hier wirkenden Kräfte eingehen: Das Licht fiel von den Fenstern und vom Spiegel her sehr schief in den Recipienten. Bei der raschen Drehung (3—4 Rotationen in der Sec.) wurde jede Brutknospe und später jeder Spross in je 1 Secunde also 3—4 Mal von allen Seiten her beleuchtet, was (mit Rücksicht auf die heliotropische Nachwirkung) auf die Pflanzen so einwirkt, als ob sie allseitig gleich beleuchtet wären. Dies würde bei einem orthotropen Stengel (von der Centrifugalkraft abgesehen) geraden Wuchs, d. h. Ausschluss jeder heliotropen Krümmung bewirken. Bei einem Thalluslappen von Marchantia aber bewirkt diese allseitig gleiche Beleuchtung im Gegentheil Krümmung, und zwar concav auf der Wurzelseite; indem das Licht die grüne Seite convex, die Wurzelseite concav zu machen sucht, muss diese nothwendig concav werden. Ohne die Einwirkung der Centrifugalkraft hätten also die Sprosse im Recipienten alle auf der nach

aussen gerichteten Wurzelseite concav werden müssen, so dass ihre Scheitelbucht auswärts gerichtet wäre. Dass dies nun nicht geschieht, ist offenbar, die Wirkung der Centrifugalkraft, die also dahin wirken muss, die Sprosse auf der Aussenseite convex zu machen, d. h. die Sprosse müssen sich gegen Centrifugalwirkung so verhalten, wie gewöhnliche Keimstengel, und diese Folgerung aus dem Versuch ist richtig, denn sie verhalten sich auch der Schwere gegenüber negativ geotropisch. Es ist aber zu beachten, dass die Centrifugalkraft, welche 3,5 Mal die Schwere übertraf, gerade hinreichte, die Krümmung zu verhindern, welche durch die auf Unter- und Oberseite gleichsinnig wirkende Beleuchtung hervorgerufen war.

Man kann sich das Verhalten der Marchantia im Rotationsapparat auch so klar machen. Denkt man sich aus einem Marchantiathallus ein sehr kleines Stückchen, etwa 0,1 mm breit quer herausgeschnitten, so etwa, dass dieses Stückchen auf der Oberseite eine Luftlücke mit grünen Zellen, auf der Unterseite einen Wurzelschlauch besitzt. Ein solch kleines Stück gleicht dann einer orthotropen Pflanze, der grüne Obertheil dem Stengel, der untere Wurzeltheil der Hauptwurzel derselben. Nun denken wir uns dieses kleine Stückchen lebensfähig und im rotirenden Recipienten in geeigneter Weise befestigt. Alsdann würde sich das Thallusstückchen mit der Wurzel nach der Peripherie, mit dem grünen Gewebetheil nach dem Centrum hinwenden, sich also ganz so verhalten wie eine kleine phanerogame Keimpflanze. Diese Vorstellungsweise ist übrigens zur Orientirung über das Verhalten streng dorsiventraler Pflanzentheile mit sehr verschiedener Rücken- und Bauchseite überall anwendbar.

Leider musste ich es bei diesem einen Versuch mit dem Rotationsapparat bewenden lassen, da die Jahreszeit zu weit vorgerückt war.

§ 4. Beziehungen zwischen Bilateralität und Plagiotropismus.

Der Plagiotropismus des Marchantienthallus lässt sich, wie wir gesehen haben, auf das Zusammenwirken solcher Kräfte zurückführen, welche auch die Richtung der orthotropen Organe bestimmen; zumal sind wir nicht genöthigt, transversalen Heliotropismus und Geotropismus zu diesem Zwecke vorauszusetzen.

Wie geht es nun aber zu, dass dieselben Kräfte, welche den Fruchtträger vertical aufrichten, den Thallus horizontal legen, welche jenem eine schief aufrechte Stellung geben, diesen ebenfalls schief richten, aber so, dass er mit jenem einen nahezu rechten Winkel bildet? Denn die Lage der verschiedenen Theile zum Horizont mag sein, welche sie will, die gegenseitige Lage, der Winkel, den die orthotropen und plagiotropen Theile unter sich bilden, bleibt immer nahezu derselbe, so lange die Pflanze sich in sonst günstigen Bedingungen befindet, zumal solange sie nicht étiolirt.

Die Lösung des Problems liegt in der verschiedenen Form der orthotropen und plagiotropen Theile oder, besser gesagt, in dem Umstand, dass jene auf allen Seiten der Längsaxe für äussere krümmende Einflüsse in gleicher Art und Stärke reactionsfähig sind, während die plagiotropen dorsiventral sind, d. h. auf der einen Seite anders als auf der andern gegen gleiche Einflüsse reagiren können.

Ob der Marchantiathallus in verschiedenem Grade geotropisch reagirt, wenn er die Unterseite oder die Oberseite der Erde zukehrt, weiss ich nicht. Dass er aber dem Licht gegenüber ganz verschieden reagirt, je nachdem dieses die Ober- oder die Unterseite trifft, wurde oben gezeigt.

Ist nun diese Ueberlegung richtig, so kommt man zu einer ebenso naheliegenden wie merkwürdigen Folgerung.

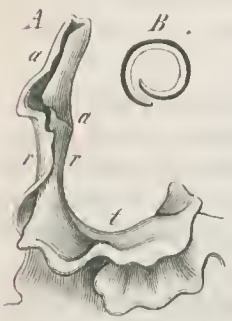
Denken wir uns einen Thalluslappen der Längsaxe parallel zusammengerollt, so dass er eine hohle Röhre bildet, gleichgiltig ob dabei die Unterseite aussen oder innen zu liegen kommt: so muss ein solches Rohr nicht mehr plagiotrop, sondern orthotrop sein, es muss sich unter dem Einfluss des Lichts und der Schwere verhalten wie ein aufrechter Stengel oder wie ein Fruchtträger von Marchantia. Die logische Richtigkeit dieser Behauptung, zu der ich auf rein theoretischem Wege gelangt bin, liegt auf der Hand. Wenn ein Thalluslappen deshalb plagiotrop ist, weil er auf den beiden Seiten verschieden vom Licht afficirt wird, so wird ein völlig eingerollter Thallus nicht plagiotrop sein können, weil er der allseitig gleichen Beleuchtung überhaupt nur eine Seite, die Aussenseite der Rolle darbietet: es ist dabei gleichgiltig, ob die Unterseite oder Oberseite aussen liegt, auch gleichgiltig, ob die Rolle conisch oder cylindrisch wäre. Eine solche Rolle bietet der Schwere wie dem Licht allseitig gleiche Empfänglichkeit dar und wird also eine Gleichgewichtslage annehmen, sobald sie vertical oder so steht, dass das die Oberfläche treffende (heliotropisch wirksame) Licht auf allen Seiten gleich stark ist. Wäre das einfallende Licht vertical oder allseitig horizontal, so müsste die Rolle in Folge des Heliotropismus und Geotropismus in der verticalen Lage zur Ruhe kommen.

Natürlich muss der Versuch oder die Beobachtung entscheiden. Einen Marchantiathallus in geeigneter Weise zu rollen, ist mir freilich nicht gelungen. Aber die dünnen Stiele der Fruchtträger von Marchantia sind ja annähernd etwas Aehnliches, wie ein zusammengerollter Thallus: freilich so, dass dabei noch deutlich die eine Längshälfte als Unterseite, die andere als Oberseite erscheint; trotz dieser blossen Annäherung an unsere theoretische Forderung sind sie entschieden orthotrop. Vielleicht dürfen wir die Brutkörbchen als eine vollständigere Annäherung betrachten, wenn wir, was sehr wahrscheinlich ist, ihre Innenseite und Aussenseite mit verschiedener Reactionsfähigkeit begabt denken. Was ich bei Marchantia vergeblich suchte, fand ich bei einer ganz anderen Pflanze, deren Thallus in seinem plagiotropischen Verhalten sonst genau mit jener übereinstimmt. Der

Thallus von Peltigera canina ist auf ebenem, horizontalem oder schiefem Waldboden der Unterlage fest angedrückt; an steilen Wänden von Hohlwegen dagegen sind nur die aufsteigenden Lappen angedrückt, die absteigenden dagegen lösen sich vom Substrat ab und stehen, je nach der Beleuchtung, schief abwärts oder selbst horizontal frei in die Luft hinaus, ganz wie die Sprosse von Marchantia Fig. 4.

Ich habe nach Beobachtung sehr zahlreicher kräftig wachsender Exemplare dieser Flechte in den Wäldern der Röhn keinen Zweifel, dass sich der Thallus ganz ebenso verhält wie der von Marchantia. Nun zeigt sich aber, dass die Apothecien am Rande des Thallus von aufrechten Trägern emporgehoben werden (Fig. 5), die weiter nichts sind, als verlängerte Thalluslappen, welche parallel ihrer Längsaxe eingerollt sind, wobei die grünliche Oberfläche nach aussen gekehrt ist. Hier ist also die oben gestellte Forderung von der Natur selbst auf das Vollständigste erfüllt. In gewissem Sinne das entgegengesetzte Verhalten, wie bei Peltigera canina, findet man bei Cetraria islandica. Der aufrechte, strauchförmig verzweigte Thallus dieser Flechte ist bekanntlich eine dünne bandförmige Lamelle, deren Ober- und Unterseite äusserlich und anatomisch nur wenig verschieden sind, aber doch an ihrer verschiedenen Färbung und am Plagiotropismus der flach ausgebreiteten, schiefen oder horizontalen Endlappen die dorsiventrale Bilateralität erkennen lassen. Dass die Hauptsprosse trotzdem aufrecht wachsen, verdanken sie offenbar der Einrollung parallel der Längsaxe. Der Gegensatz zu Peltigera liegt aber darin, dass hier bei der Einrollung die Unterseite des Thallus nach aussen zu liegen kommt, was deutlich zeigt, dass es sich eben nur um die Einrollung und nicht darum handelt, welche Seite aussen oder innen zu liegen kommt; in beiden Fällen wird das plagiotrop-dorsiventrale Gebilde orthotrop.

Fig. 5.



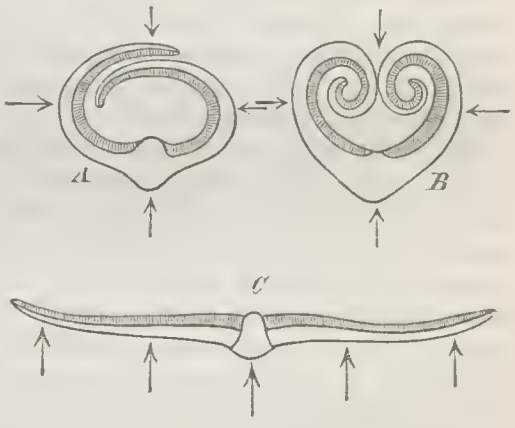
A Ein Apothecium *a* von Peltigera canina, auf dem gerollten Träger *r*, der aus dem flachen Thallus *t* entspringt; *B* Querschnitt von *Ar*.

Bei Cladonia pyxidata verhält sich der eigentliche flache Thallus genau wie der von Marchantia; an senkrechten Erdabhängen wachsend steht er von der Unterlage frei, fast horizontal ab. Die auf den Thallusschuppen stehenden, einem hohen Champagnerglas ähnlichen Becher (Podetien), die in mancher Hinsicht mit den Brutknospenkörbchen der Marchantien übereinstimmen, sind dagegen, wie diese, streng orthotrop; sie suchen sich, wie auch die Thallusschuppen stehen mögen, vertical zu stellen, wobei deutlich hervortritt, dass sie mehr vom Geotropismus, als vom Heliotropismus afficirt werden, denn auch bei einseitiger Beleuchtung an fast senkrechten Abhängen wachsen sie fast vertical empor. Wenn nun auch die Cladoniabecher nicht wie die Träger der Peltigeraapothecien durch blosse

Einrollung des bilateralen plagiotropen Thallus entstehen, sondern aus diesem als geschlossene Röhren hervorwachsen, so kann doch die Wand einer solchen Röhre anatomisch als ein zusammengerollter Thallus angesehen werden, dessen Wurzelseite nach innen gekehrt ist.

Dass dorsiventrale und deshalb plagiotrope Gebilde durch blosse Zusammenrollung im morphologischen Sinne radiär und deshalb orthotrop werden, dafür liefern auch die Blätter der Phanerogamen zahlreiche Beispiele. Zunächst sind alle becherförmigen Blätter der Saracenien, die Schläuche der Cephalotus und Nepenthes orthotrop; sie lassen sich in ihrem Verhältniss zum flachen bilateralen Blatt dieser Pflanzen mit den Cladoniabechern im Verhältniss zu deren Thallus sehr wohl vergleichen. Noch viel auffallender aber bestätigt sich die oben gezogene Folgerung, wenn wir den Jugendzustand vieler Blätter beachten. Es giebt bei den Phanerogamen Blätter, welche schon in sehr früher Jugend, wenn sie kaum den 100. Theil ihrer definitiven Grösse erreicht haben, ihre kleine Lamina ganz flach ausbreiten; so ist es z. B. bei Idesia polycarpa und ebenso bei Tropaeolum; in minderem Grade, wenn auch noch immer deutlich, zeigt sich dasselbe bei den Cucurbitaceen. In diesen Fällen ist die Lamina schon frühzeitig plagiotrop, wie es alle flachen, dorsiventralen Blätter sind. Dagegen giebt es andere Phanerogamen, deren Blätter bis zu der Zeit, wo sie fast ihre definitive Grösse erreicht haben, ihrer Längsaxe parallel zusammengerollt bleiben (Fig. 6), entweder so, dass die ganze Lamina gleichsinnig (*A*), oder so, dass die beiden symmetrischen Hälften gegensinnig (*B*) gerollt sind. Wo dies nun der Fall ist, bleiben die Blätter so lange orthotrop, bis sie sich aufrollen und flach werden, wobei sie die plagiotrope Stellung einnehmen. Sehr schöne Beispiele für dieses Verhalten geben die Blätter von Nuphar, von Pinguicula, Gräsern u. a.

Fig. 6.



Ganz so wie die Einrollung eines einzelnen dorsiventralen Organs muss aber auch die Zusammenrollung von mehreren solchen wirken. Die durch Schwere und Licht bewirkten Krümmungen werden dieses Convolut so afficiren müssen, wie einen gewöhnlichen orthotropen Stengel. Beispiele dieser Art liefern die meisten Monocotylen an ihren Knospen: vor allem die dichten Knospen der Agave-Arten, deren Blätter den Knospenkegel vor

ihrer Entfaltung nur theilweise umgeben, dann sich ablösen und, sobald ihre Oberfläche frei wird, sich plagiotrop zurückkrümmen.

Bisher wurde nur der Fall ins Auge gefasst, dass ein bilateral-plagiotropes Gebilde wie der Marchantiathallus oder ein Phanerogamenblatt parallel seiner Längsaxe zusammengerollt sei. Es lassen sich aber noch zwei andere Fälle denken, wie die Reactionsfähigkeit eines solchen Gebildes so abgeändert werden kann, dass es orthotrop wird.

Man denke sich einen Thalluslappen von Marchantia längs der Mittelrippe einfach so zusammengefaltet, dass entweder die beiden Oberseiten, oder auch die Unterseiten beider Längshälften aufeinander zu liegen kommen, eine Form, welche die jungen Blätter vieler Phanerogamen vor der Entfaltung darbieten. Es leuchtet nach dem früher Gesagten sofort ein, dass ein so zusammengefaltetes dorsiventrales Gebilde seinen Plagiotropismus betreffs der beiden symmetrischen Hälften einbüssen muss; indem nunmehr das Organ rechts und links von der Mittellinie zwei gleichartige, nach aussen gewendete Flächen besitzt, welche vom Geotropismus und Heliotropismus in ganz gleicher Art und gleichem Grade afficirt werden, kann eine Krümmung weder nach rechts noch nach links eintreten, so lange Geotropismus und Licht auf der rechten und linken Seite gleich sind. Ein solches Organ wird also sich so stellen, dass rechte und linke Flanke verticale Ebenen bilden. In der That ist dies bei vielen jungen Phanerogamenblättern (z. B. Papilionaceen) so lange der Fall, bis sie sich aus einander schlagen und plagiotrop werden.

Einen ähnlichen Fall repräsentiren die sogenannten schwertförmigen Blätter, wie die der Iris- und Xyris-Arten; auch diese Blätter sind bilateral, aber nicht dorsiventral; vielmehr sind hier statt einer flachen Ober- und Unterseite zwei flache, rechts und links liegende Seiten vorhanden, die symmetrisch gleichartig organisirt sind. Licht und Schwere afficiren ein solches Blatt daher auf der rechten und linken Seite gleichartig und gleich stark; die Folge ist, dass diese beiden Seiten unter normalen Verhältnissen vertical stehen. Dabei kann aber ein solches Blatt schwertförmig, d. h. in der verticalen Medianebene gebogen sein, weil die Aussenkante morphologisch anders beschaffen ist, daher anders reagiren kann als die Innenkante.

Endlich können wir uns ein dorsiventrales Gebilde, anstatt parallel seiner Längsaxe, auch quer zu derselben eingerollt denken und auch in diesem Fall wird der Plagiotropismus, solange die Einrollung dauert, aufgehoben sein müssen. Beispiele hierfür bieten die Blätter der echten Farne. Die Blattspindeln sind hier bekanntlich in der Jugend spiralig eingerollt; auch die daran sitzenden Laminatheile von aussen nach innen gerollt. Das junge Blatt bildet also eine Scheibe, deren Medianfläche aber bei allseitig gleicher Beleuchtung vertical steht, weil die rechte und linke Seite der Scheibe symmetrisch gleich und gleich reactionsfähig sind. Die vertical

einwirkenden Kräfte der Schwere und des Lichts treffen aber bei der Art der Einrollung jederzeit einen Querschnitt des Blattstiels von hinten nach vorn, einen jüngeren von vorn nach hinten. In Folge der Lichtwirkung wächst nun die organische Oberseite aller eingerollten Theile stärker, als die ihr gegenüberliegende organische Unterseite; die Folge ist, dass die Spindel sich langsam aufrollt, bis das ganze Blatt flach ausgebreitet ist und die plagiotrope Stellung annimmt, eine Bewegung, welche in verticaler Ebene stattfindet.

Die Gesammtheit dieser und zahlreicher anderer Thatsachen zeigt nun also, dass dorsiventrale Organe deshalb plagiotrop sind, weil ihre beiden organisch verschiedenen Seiten auch verschieden reagiren, wenn sie von Licht und Schwere gleichartig getroffen werden; dass dagegen orthotrope Organe ihren Orthotropismus dem Umstand verdanken, dass sie allseitig der Längsaxe oder vorwiegend auf zwei Seiten derselben (schwertförmige Blätter) gleichartig reagiren.

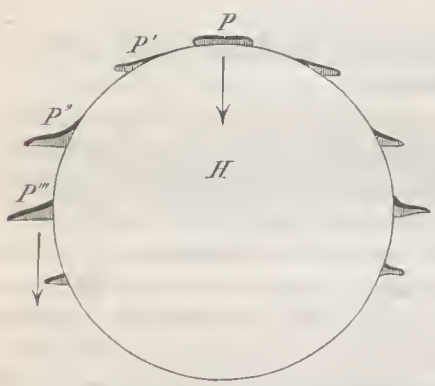
§ 6. Thallophyten und Muscineen, welche sich ähnlich verhalten wie Marchantia.

Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass sich zunächst alle Marchantieen ebenso verhalten, wie Marchantia selbst, was ich wenigstens an Lunularia, Preissia commutata und Fegatella conica zu sehen Gelegenheit hatte, scheint diese Meinung zu bestätigen. Von Ricciеen habe ich Riccia glauca 5 Monate lang auf der oberen Horizontal- und vorderen Verticalfläche eines feuchten Lehmklumpens mit bestem Erfolg genau in der Art wie sonst die Marchantien cultivirt und am Thallus dasselbe Verhalten gefunden: nur fiel auf, dass die Ricciеen bei gleicher Beleuchtung sich weniger von dem Substrat abhoben, als die Marchantien, was vielleicht auf ein geringeres Lichtbedürfniss für gleiche Ausdehnung der Oberseite hinweisen könnte. Ebenso in der Hauptsache wie Marchantia verhielt sich bei Cultur auf Lehmklumpen und Erde unter schiefer Beleuchtung auch Aneura multifida und verschiedene foliose Jungermannien. Bei Anthoceros ist der Thallus entschieden plagiotrop, die stielförmigen Früchte sind orthotrop und stark positiv heliotropisch. — Indem ich weiterhin auf die Laubmoose zurückkomme, möchte ich zuvor einige Wahrnehmungen über Pilze und Flechten einschalten. Besonders klar liegen die Verhältnisse der Anisotropie bei den gestielten Hutpilzen unter den Hymenomyceten, bei denen ich schon 1860 die Thatsache constatirte[1], dass die Stiele der Fruchtkörper ihren aufrechten Stand einem sehr entwickelten negativen Geotropismus verdanken, wodurch zugleich der ihm rechtwinkelig aufgesetzte Hut horizontal gestellt wird, während die Hymenialvorsprünge (Zapfen von Hydnum, Röhren von Boletus, Lamellen von Agaricus) den positiven Geotropismus besitzen und sich immer

1) Vergl. darüber Hofmeister in Berichten der K. Sächs. Gesellsch. 1860. p. 191.

vertical abwärts zu stellen suchen. Dasselbe geschieht offenbar aber auch bei den ungestielten halben Hüten vieler Boletus, Trametes u. s. w., welche aus Baumstämmen und Aesten hervorwachsen, bei denen es jedoch zweifelhaft bleibt, welchen Ursachen in diesen Fällen das sterile Hutgewebe seine Richtung zum Horizont und zur Unterlage verdankt und ob dabei das Licht mitwirkt. Dass viele Pilze auch positiv heliotropisch sind (neben ihrem Geotropismus), ist bekannt; von den Fruchtkörpern der Sordarien wurde es zuerst von Woronin angegeben, bei den Fruchträgern der Mucorineen und vieler Agarici (z. B. den auf Pferdemist wachsenden Coprinus) ist es leicht zu constatiren; und wenn keine Bilateralität mit ins Spiel kommt, verhalten sich die Pilze wie andere orthotrope Pflanzen unter dem gleichzeitigen Einfluss von Heliotropismus und Geotropismus, die gestielten Hutpilze speciell so, wie die Träger der Marchantia. Entschieden plagiotrop sind die Telephoren, von denen ich ein lehrreiches Beispiel auf einer alten, zum Glätten der Erde benutzten Holzwalze fand, die seit Monaten (im Winter) ruhig gelegen hatte. Fig. 7 stellt einen idealen Querschnitt derselben mit den darauf wachsenden Telephoren dar. Die auf der Oberseite der Walze liegen dieser mit ihrer organischen Unterseite dicht an, ohne ein Hymenium zu entwickeln, und sind kreisrund; die weiter unten an der Böschung sitzenden stellen einen um so grösseren Theil ihres Hutes horizontal, je mehr sie sich dem verticalen Theil des Kreises nähern, und verlieren dabei ihre Kreisform, während die freie Unterseite Hymenien bildet. Ganz eben solche Verhältnisse beobachtet man bei Polyporus fomentarius, der, wenn er auf der horizontalen Schnittfläche eines Baumstumpfes wächst, so dass seine Unterseite dieser ganz aufliegt, auch keine Hymenien bildet. Ob und wie hier das Licht etwa neben der Schwere auf die Richtung des Hutes einwirkt, muss ich dahin gestellt sein lassen, da ich Culturen dieser Pilze nicht angestellt habe.

Fig. 7.



Zu den Flechten übergehend, lasse ich hier zunächst die Beobachtungen STAHL's [1]) über Endocarpon pusillum folgen: »Die im Freien an den der Sonne ausgesetzten Rainen wachsenden Lager von Endocarpon pusillum zeigen einen nahezu kreisförmigen Umriss. Die ältesten Theile des Thallus sind die mittleren dem centralen Rhizinenstrang genäherten; durch Marginal-

1) E. STAHL, Beiträge zur Entwickelungs-Geschichte der Flechten. II. p. 18. 1877.

wachsthum nimmt der Thallus an Umfang zu, und zwar ungefähr gleichmässig nach allen Richtungen, wodurch die oben erwähnte circuläre Gestalt des Lagers bedingt wird. Ganz gleich verhalten sich Culturexemplare, welche während ihrer Entwickelung einer von allen Seiten sehr gleichmässigen Beleuchtung ausgesetzt worden waren.«

»Trägt man aber Sorge, dass die Culturen constant nur von einer Seite und zwar durch schief auf die Lehmfläche auffallendes Licht beleuchtet werden, so findet das Randwachsthum nicht mehr gleichmässig nach allen Richtungen statt. Die Thallusfläche vergrössert sich fast ausschliesslich nach der von der Lichtquelle abgekehrten Seite; an der entgegengesetzten, dem Lichte zugewendeten Seite hört das Wachsthum auf oder wird wenigstens auf ein Minimum reducirt. Dadurch kommt an unter solchen Bedingungen herangewachsenen Lagern der Rhizinenstrang und mit ihm der Anheftungspunkt des Lagers nicht mehr in das Centrum, sondern an die eine (der Lichtquelle zugekehrte) Seite desselben zu liegen. Zugleich bleibt der Thallus nicht mehr dem horizontalen Substrate angeschmiegt, sondern hebt sich von demselben unter Bildung eines mehr oder weniger steilen Winkels ab, dessen Scheitel die Anheftungsstelle des Lagers bildet. Auf diese Weise wird die Thallusoberfläche der Lichtquelle zugewendet und kommt in eine für die Assimilation günstige Lage.«

»Die vom Lichte abgekehrte Seite zeigt die Beschaffenheit der im gewöhnlichen Falle dem Substrat angeschmiegten Thallusunterseite; sie ist reichlich mit Rhizinen versehen, Geschlechtsorgane werden nur an der Lichtseite erzeugt. An älteren Exemplaren von Endocarpon, welche bereits die normale Thallusstructur zeigen, macht sich der schädliche Einfluss übermässiger Feuchtigkeit in einer Aufgedunsenheit des Lagers bemerkbar, wobei vorzugsweise die Thallusränder verunstaltet werden. Der äusserste gonidienfreie Rand, welcher an gesunden, unter normalen Bedingungen gewachsenen Lagern blos einen schmalen weissen Saum bildet, schwillt unter diesen Umständen hypertrophisch an zu einem weissen schwammigen Hyphengeflecht, in welchem nur wenige Gonidien enthalten sind.«

»In noch auffallenderem Maasse werden diejenigen Thallusanlagen verändert, bei welchen die Rinde noch auf eine einfache Zelllage beschränkt ist. Die einzelnen Zellen dieser Schicht, welche bei normalem Entwickelungsgang papillenartig auswachsen, um durch ihre Vereinigung die aus zur Thallusoberfläche senkrechten Zellreihen bestehende Rinde zu bilden, verlängern sich unter dem Einfluss zu grosser Feuchtigeit abnormer Weise und wachsen zu langen quergegliederten Fäden aus, die, bei gleichmässiger Beleuchtung, nach allen Richtungen von der Thallusanlage ausstrahlen, bei einseitiger Lichtzufuhr dagegen, wie viele andere Pilzhyphen (Sporangienstiele von Mucor, Pilobolus u. s. w.) der Lichtquelle entgegenwachsen. Wenn aber die Wachsthumsrichtung dieser abnorm sich verlängern-

den Hyphen in so auffallendem Maasse durch das Licht beeinflusst wird, so ist anzunehmen, dass dieselben auch dann, wenn sie sich normaler Weise zu Rindenzellen ausbilden, diesem Einfluss folgen und dazu beitragen, die Oberfläche des sich aufbauenden Thallus dem Lichte zuzukehren. Sollte sich diese Vermuthung durch weitere Versuche bestätigen, so hätten wir hier den Fall, dass die zu dem einfallenden Lichte senkrechte Richtung eines Pflanzentheils durch den positiven Heliotropismus seiner einzelnen Componenten bedingt würde.«

Es ist aus dieser Darstellung zu ersehen, dass sich Endocarpon pusillum ähnlich verhält wie der Thallus von Marchantia; warum die dem Lichte zugekehrte Hälfte der Scheibe, die sich dem Boden dicht anlegen sollte, hier verkümmert, ist wohl noch weiter zu untersuchen. STAHL's Bemerkung am Schluss des Citats zeigt, dass er auf ganz anderem Wege als früher DE VRIES zu der Ansicht gelangt ist, dass plagiotrope Organe aus Elementen zusammengesetzt sein können, welche an sich die Eigenschaften orthotroper Organe (hier den positiven Heliotropismus) besitzen. Indessen genügt diese Thatsache noch nicht, zu erklären, warum ein aus solchen Elementen zusammengesetztes Organ plagiotrop ist, sich vom Boden abhebt und zum Lichte quer stellt. Dazu bedarf es einer dorsiventralen Bilateralität des ganzen Organs, die man sich so denken kann, dass die einzelnen orthotropen Elemente auch einen Gegensatz von »Spitze und Basis« besitzen und dabei so geordnet sind, dass alle Elemente des Organs ihre Spitze nach einer, ihre Basis nach der anderen Seite kehren und dabei quer zur Längsaxe des ganzen Organs stehen, so dass an dem Organ eine Rücken- (Licht-) und eine Wurzel- (Schatten-) Seite zu Stande kommt; oder anders gesagt, man kann sich eine plagiotrope Scheibe auch so vorstellen, als ob man sie aus einem orthotropen Organ durch zwei Querschnitte herausgeschnitten hätte, wenn man nur beachtet, dass eine Querscheibe eines orthotropen Organs eine basale und eine akroskope Fläche hat, die nothwendig eine gewisse, wenn auch nicht sichtbare Verschiedenheit, eine Art polaren Gegensatzes darbieten müssen, wie das ganze Organ selbst; eine solche Querscheibe (z. B. aus einem orthotropen Stamm oder einer Hauptwurzel) ist also in dem Sinne dorsiventral, dass sie eine basiskope und eine akroskope Seite (Querschnittsfläche) besitzt. Es hat denselben Sinn, ob man sagt, ein dorsiventrales Gebilde, wie die Thallusscheibe von Endocarpon pusillum, sei aus orthotropen Elementen zusammengesetzt, oder die Querscheibe eines orthotropen Organes sei ein plagiotropes Gebilde. Man könnte hier einwenden, dass diese theoretische Folgerung experimentell nicht zu bestätigen sei, da eine Querscheibe genannter Art bei schiefer Beleuchtung wohl kaum die entsprechende Krümmung (wie ein Marchantiaspross) annehmen würde; allein es bedarf dieses Versuchs gar nicht; man denke sich die fragliche Scheibe aus einem unter schiefer Beleuchtung heliotropisch gekrümmten Stengel herausgeschnitten und dabei in der ihr

zukommenden Lage belassen, so hat die Scheibe eben die Lage, welche sie als plagiotropes Gebilde unter gleicher Beleuchtung annehmen würde.

Um nun wieder zu den Flechten zurückzukehren, wurde schon oben über Peltigera canina, Cetraria islandica und Cladonia pyxidata das Nöthige gesagt. Gerade so verhält sich auch Sticta pulmonacea; auf horizontaler oder schiefer Unterlage fest angewachsen, erheben sich die abwärts gerichteten Thalluslappen, wenn die Flechte an senkrechten Baumstämmen wächst, frei in die Luft, während die aufwärts wachsenden Lappen dem Baume fest angedrückt sind, also ganz wie Marchantia in Fig. 1. Nicht so ist es bei vielen Imbricarien und Parmelien (z. B. parietina); sie sind auch an senkrechten Baumstämmen oder Mauern diesen überall dicht angewachsen; und ebenso verhalten sich unter den Lebermoosen Radula und Frullania Tamarisci. Ob hier noch die schwache Lichtcomponente, welche die Oberseite der Pflanze horizontal oder selbst von unten her trifft, hinreicht, sie an das Substrat anzudrücken, oder ob andere Kräfte mitwirken, wird weiter zu untersuchen sein.

Den Formen, welche ihren Typus in Marchantia finden, sind, um das hier einzuschalten, die Prothallien der Farne[1]) beizuzählen. Auf Torfziegeln ausgesäete Sporen von Ceratopteris, Aneimia, Woodwardia radicans und Ceratodactylis osmundacea ergaben Prothallien, die in jeder Beziehung den aus Sporen erwachsenen Marchantien betreffs ihres Plagiotropismus glichen. Alte und grosse Prothallien rollen sich oft so zusammen, dass sie einen auf der Spitze stehenden Hohlkegel darstellen, dessen Axe vertical steht, entsprechend dem oben über die Einrollung Gesagten.

Unter den Laubmoosen sind die Laubstämmchen der acrocarpen vorwiegend radiär gebaut und orthotrop (Polytrichum, Funaria, Pottia, Bryum, Mnium u. s. w.); manche haben orthotrope Hauptsprosse und plagiotrope Ausläufer (wie Mnium undulatum); andere wieder bilden bilaterale dorsiventrale Verzweigungssysteme, wie Thuidium tamariscinum und Hylocomium splendens, die sich betreffs ihres Plagiotropismus wie Thalluslappen von Marchantia verhalten, soweit ich nach den Vorkommnissen in Wäldern, auf horizontalem, schiefem und vertical abschüssigem Standort urtheilen kann. Etwas genauer, doch keineswegs erschöpfend, habe ich den Plagiotropismus von Fissidens adiantoides studirt. An steilen, fast senkrechten Grabenrändern in Wäldern sind die zweizeilig beblätterten Stengel so gestellt, dass ihre Spitze schief abwärts ragt (wie die abwärts gerichteten Lappen von Marchantia, Fig. 1), wobei die eine flache Seite des Laubes abwärts, die andere (Lichtseite) aufwärts gekehrt ist. Die Früchte (wie wohl die meisten Laubmoosfrüchte) sind dagegen orthotrop und ragen über das Laub so hervor, dass sie auf der Ebene desselben nahezu recht-

---

[1]) Vergl. über diese Wiegand, Botan. Untersuch. 1854. p. 25, u. Sachs, Botan. Zeitg. 1863. Beilage p. 8.

winkelig aufwärts stehen, den Schnabel nach aussen, dem Licht zugekehrt. Bei der Cultur auf sehr abschüssigem Boden vor dem Fenster gelang es mir jedoch noch nicht, diese Stellung der Pflänzchen zu erzielen, sie standen vielmehr schief aufwärts, fast rechtwinkelig auf dem schiefen Substrat; doch waren diese Culturen nicht sehr kräftig. F. taxifolius auf ebenem Boden in einem Blumentopf, bedeckt mit einem jener Zinkkästen und mit der Glasscheibe desselben nach Norden gekehrt, wächst seit etwa 4 Monaten recht kräftig; die jetzt lebenden Pflanzen sind sämmtlich während der Cultur neu entstanden. Sie alle kehren die eine flache Seite dem Licht, die andere dem Schatten zu, stehen dabei aber beinahe senkrecht, nur schwach rückwärts geneigt. In der Hauptsache verhält sich Fissidens also wie ein Marchantiaspross; es scheint aber das Grössenverhältniss zwischen negativem Heliotropismus (oder Epinastie der Lichtseite) und negativem Geotropismus ein anderes zu sein, denn bei der letztgenannten Cultur war die Beleuchtung genau dieselbe, wie bei den Marchantien, deren Sprosse dabei eine Neigung von circa 45° rückwärts hatten.

Ein sehr merkwürdiges, in gewissem Sinne an das der Pflänzchen von Fissidens sich anschliessendes Verhalten zeigt das oberirdische Protonema der von mir beobachteten Funaria hygrometrica. Auf Torfziegeln wurden die Sporen in möglichst geringer Zahl (mittels einer Nadelspitze) ausgesäet; die Ziegeln dann genau in derselben Art, wie die mit Marchantien besäeten behandelt, unter Zinkkästen einseitiger schiefer Beleuchtung ausgesetzt. Die über das Substrat hinaus wachsenden sehr kräftigen Protonemasprosse bildeten nun bilaterale Verzweigungssysteme der Art, dass diese auf der Oberseite und Vorderseite des Torfes die eine Fläche dem Lichte, die andere dem Schatten zukehrten; solche Systeme standen meist mehrere coulissenartig hintereinander und vollkommen parallel; die Cultur machte in Folge dessen den Eindruck etwa wie ein Roccocogarten in Miniatur mit seinen geraden, mauerähnlichen regelmässigen Hecken. Die Hecken standen aber nicht senkrecht, sondern alle schief, so dass das einfallende Licht ihre Vorderfläche nahezu rechtwinkelig traf, also die auf der horizontalen Oberseite des Torfes schief rückwärts, die auf der verticalen Vorderseite schief abwärts geneigt. Diese Uebereinstimmung mit den Marchantiasprossen zeigte sich auch an der rechten und linken Flanke des Ziegels, die vom Licht nur gestreift wurden; die bilateralen Verzweigungssysteme bildeten auf den verticalen Flanken schief aufsteigende Hecken, die vom Licht ebenfalls nahezu rechtwinkelig getroffen wurden, geradeso wie die entsprechend gestellten Marchantiasprosse.

In diesem Zustande hält sich das Protonema wochenlang, dann entsprossen ihm tausende von Laubstengeln, die sich streng orthotrop zeigen und (bei der schiefen Beleuchtung) schief aufsteigend dem Licht entgegenwachsen, wie die Fruchtträger der Marchantia.

In der vierten Auflage meines Lehrbuchs p. 360 (auch in früheren

Auflagen, findet man einen solchen oberirdischen Protonemaspross von Funaria abgebildet, doch waren die meiner Culturen viel reicher verzweigt und die Zweigsysteme nach rechts und links flach ausgebreitet, etwa so wie bei Thuja. Ich habe leider versäumt, nachzusehen, ob die Seitenzweige der aufrechten Hauptsprosse ausschliesslich rechts und links an diesen entspringen, wie die Blätter von Fissidens aus ihrem Stamm, oder ob sie vielleicht erst durch Drehung zweireihig werden; doch glaube ich, ist das Erste der Fall, worauf auch die citirte Figur des Lehrbuches hindeutet. Wir hätten, wenn dies so ist, also einen der Fälle, wo das Licht nicht krümmend einwirkt, sondern den Ort der ersten Anlage neuer Theile bestimmt. Jedenfalls ist das Protonema von Funaria (und wohl auch anderer Moose) ein des sorgfältigsten Studiums werthes Object.

So wie bei diesen nun wahrscheinlich die Seitenzweige der aufrechten Protonemaäste rechts und links unter den Segmentwänden hervorsprossen, so wachsen auch am Stammscheitel von Fissidens die Blätter rechts und links aus den Segmenten der Scheitelzelle hervor. Diese ist bei Fissidens bekanntlich eine zweischneidige, so lange der Stamm am Licht wächst, und nach dem oben Gesagten liegt die beide Segmentreihen des Stammes halbirende Ebene rechtwinkelig zum Licht. Es zeigt dies, dass in Folge des Einflusses, den das Licht auf die Gestalt des Vegetationspunktes ausübt, auch (nach dem Princip der rechtwinkeligen Schneidung) die Zellwände eine bestimmte Orientirung zum Licht haben müssen, obwohl dieses unmittelbar auf die Entstehung der Wände nicht einwirkt. Ganz dasselbe würde sich bezüglich der Blattstellung und Form der Scheitelzelle bezüglich der Lichtrichtung bei Selaginella ergeben.

II.

Plagiotropismus einiger Phanerogamen.

§ 7. Hedera Helix.

Der Epheu theilt mit Marchantia die Eigenthümlichkeit, dass die rein vegetativen Sprosse (hier freilich belaubte Axen, dort Thalluslappen) sämmtlich dorsiventral gebaut und plagiotrop gerichtet sind, wogegen diejenigen Sprosse, welche in späteren Lebensjahren der Pflanze die Fructification vorbereiten und tragen, entschieden radiär organisirt und orthotrop gerichtet sind. — Bei genauerer Vergleichung finden sich jedoch Unterschiede, welche für die Kenntniss der Anisotropie der Pflanzen von Interesse sind; vor Allem, um dies sogleich zu erwähnen, ist bei dem Epheu die Dorsiventralität nicht so scharf ausgeprägt, wie bei Marchantia; sie lässt sich durch Beleuchtung umkehren, wenn auch nicht an ausgewachsenen, so doch an den neu zuwachsenden Partien eines plagiotropen Sprosses.

Einige Keimpflanzen, die ich seit drei Monaten in Töpfen am Fenster cultivire (leider eine zu geringe Anzahl, nur drei) und deren Stellung zum Licht seit dem Auftauchen der Cotyledonen aus der Erde niemals verändert wurde, zeigten Folgendes: Das hypocotyle Glied war bei allen bis zur völligen Entfaltung der Cotyledonen und zum Erscheinen der ersten Laubblätter dem Fenster concav zugeneigt, also positiv heliotropisch und dabei selbstverständlich negativ geotropisch. Die drei Pflanzen waren dabei zufällig so orientirt, dass die beiden Cotyledonen rechts und links standen, die verticale Krümmungsebene also zwischen dieselben fiel. — Einige Wochen später hatte sich die Keimknospe zwischen den Cotyledonen bei allen dreien so weit entwickelt, dass der neue Spross 5 und 6 Blätter besass.

An dem schwächsten fünfblätterigen Spross waren die Internodien zusammen nur etwa 3—4 mm lang, die dicht übereinander stehenden Blätter zweireihig alternirend so gestellt, dass die Foliationsebene zwischen die Cotyledonen fiel, also mit der heliotropischen Krümmungsebene identisch war. Das sehr geringe Längenwachsthum dieses Sprosses scheint durch eine Abnormität der Cotyledonen veranlasst, welche mit ihren hinteren (dem Zimmer zugekehrten) Rande verwachsen sind, so dass die Knospe, deren erstes Blatt auf der nicht verwachsenen Seite (der Lichtseite) hervortrat, sich auf der Lichtseite herausdrängen musste. Auch nach drei Monaten war der kurze Spross ebenso wie das hypocotyle Glied noch ein wenig concav zum Fenster gekrümmt.

Der Hauptspross der zweiten Pflanze hatte seine fünf Laubblätter ebenfalls alternirend vorn und hinten erzeugt, das erste derselben auf der Schattenseite; die Foliationsebene lag also auch hier in der Richtung der heliotropen Krümmungsebene. Die früher positiv heliotropische Krümmung des hypocotylen Gliedes hatte sich unterdessen verloren, dasselbe war an seinem untersten Theil rückwärts gekrümmt, so dass die ganze übrige Axe etwa unter 45° rückwärts (nach der Schattenseite) hinneigte; dabei war die Axe aber ein wenig nach links gekrümmt und, wie es scheint, ein wenig tordirt; so dass das 4. und 5. Blatt nicht mehr genau hinten und vorn standen; auch ein späteres 6. Blatt verhielt sich so.

Der Hauptspross der dritten kräftigsten und offenbar ganz normal entwickelten Keimpflanze war gleichzeitig mit jenen auf 5,5 cm Länge herangewachsen; auch hier stand das erste Laubblatt auf der Schattenseite (hinten), das zweite auf der Lichtseite, das dritte wie das erste, das vierte wie das zweite; die Foliationsebene dieser 4 ersten Blätter lag also auch hier wie bei den beiden anderen Pflanzen rechtwinkelig mit der Mediane der Cotyledonen und gleichsinnig mit der heliotropischen Krümmungsebene. In der Zeit, wo die ersten sechs Laubblätter völlig entwickelt waren, zeigte das früher positiv heliotropische hypocotyle Glied seiner ganzen Länge nach die entgegengesetzte Krümmung convex gegen das Fenster, wodurch

die drei ersten Internodien bereits eine Neigung nach rückwärts (zum Schatten) erhielten; an der Insertionsstelle des vierten, auf der Lichtseite stehenden Blattes machte der Spross plötzlich ein Knie, so dass die nun folgenden Internodien gerade horizontale Richtung erhielten, in welcher der Spross auch fortgewachsen ist; die Knospe ist gerade gegen das Zimmer gewendet. Das hinter dem Knie entspringende fünfte Blatt steht schief nach links unten, das sechste schief nach rechts oben, ebenso das siebente und achte Blatt; erst das neunte und zehnte stehen genau links und rechts. Die Foliationsebene, anfangs vertical, dreht sich also langsam so, dass sie horizontal (am horizontalen Sprosse) wird. Ob dies bereits in der Knospe oder durch eine Drehung der wachsenden Axe geschieht, lässt sich nicht entscheiden, daher auch die etwaige Mitwirkung des Lichtes nicht genau ermessen. Dass die Rückwärtskrümmung des hypocotylen Gliedes und der Sprossaxe jedoch eine Lichtwirkung ist, leidet keinen Zweifel; ebenso, dass die später horizontale Lage der Foliationsebene der rechts und links alternirenden Blätter (hinter dem 5. und 6. Blatte) eine wenigstens mittelbare Folge der Beleuchtung ist. Die Anfangs ihrer inneren Symmetrie nach radiär und orthotrop angelegte Keimpflanze wird also an ihrem Hauptspross dorsiventral und plagiotrop, dieser gleicht genau den an Mauern und Bäumen emporkletternden Sprossen älterer Pflanzen.

Ich will hier sogleich noch hinzufügen, dass die Axelsprosse, welche unter Umständen an plagiotropen Epheuzweigen entspringen, genau dieselbe Bilateralität besitzen, wie ihre Muttersprosse. Der Seitenspross (Taf. VI, Fig. 7) bildet ein oder zwei Vorblätter, von denen das erste immer dem Muttersprosse adossirt, das zweite dem Tragblatt zugekehrt ist; die folgenden Laubblätter setzen diese Alternation fort und der Seitenspross ist nun genau so wie der Muttersprosse orientirt, ohne dass er nöthig hätte eine Drehung zu machen.[1])

Die oben beschriebenen Keimpflanzen legen den Gedanken nahe, dass es vielleicht möglich sein wird, Epheupflanzen an langsam drehender Horizontalaxe so zu cultiviren, dass der Hauptspross radiär bleibt und nicht plagiotrop und dorsiventral wird.

Ob man bei dem Epheu mehr, als bei Marchantia berechtigt ist, die vom Licht bewirkte Rückwärtskrümmung eine negativ heliotropische zu nennen (vgl. oben p. 238), will ich hier nicht entscheiden; um jedoch dem hier bereits eingeführten Sprachgebrauch nicht entgegenzutreten, will ich (ohne jede Voreingenommenheit in der Sache selbst) die betreffende Lichtwirkung an den plagiotropen Epheusprossen hier als negativen Heliotropismus bezeichnen, um eben einen Namen für eine Erscheinung zu haben,

1) Vergl. damit Begonia (in meinem Lehrb. II Aufl. p. 188), wo die Foliationsebene des Axelsprosses rechtwinkelig oder schief auf der des Muttersprosses steht und bei plagiotropem Wuchs eine Drehung des Axelsprosses nöthig wird.

die hier nicht in ihren Ursachen, wohl aber in ihren Wirkungen weiter verfolgt werden soll. Zudem zeigen die fraglichen Epheusprosse noch Epinastie im Sinne von DE VRIES auf der dauernd beleuchteten Seite.

Wächst eine Keimpflanze, wie die dritte vorhin beschriebene, in der Nähe einer Mauer oder Felswand u. dgl., so muss der Laubspross sich nach dieser hinkrümmen, weil das stärkere Licht von der anderen Seite kommt; die Schatten- oder Bauchseite des Sprosses legt sich fest an die verticale Wand, da ja die negative heliotropische Krümmung so stark ist, um den Spross, wenn kein Hinderniss da wäre, horizontal hinüberzudrücken. Zudem wird der Spross auch bald durch Haftwurzeln an der Wand befestigt und steigt nun, dieser bis an die Spitze angeschmiegt, senkrecht empor; letzteres offenbar in Folge eines dem Spross inwohnenden Geotropismus, der ihn verhindert, nach links oder rechts zu neigen. Die nun entstehenden Seitensprosse aber wachsen unter einem schiefen, nach oben spitzen Winkel[1], und da sie, wie oben gesagt, genau so wie der Muttersprоss, betreffs ihrer Dorsiventralität orientirt sind, schmiegen sie sich sofort ebenfalls der Mauer an. So wird diese nach und nach von verschiedenen Sprossgenerationen, die ein fächerförmiges Strahlensystem bilden, bedeckt und die Sprosse wachsen nun hinauf bis an die Kante der Mauer, wo sie dann mit ihrem Gipfel sofort umbiegen, ihre bisherige Schattenseite der horizontalen Oberfläche der Mauer fest andrücken und so quer hinüberwachsen, bis sie wieder an die andere Kante kommen: hier biegen sie aber nicht etwa scharf abwärts, um nun der andern Verticalfläche dicht angeschmiegt abwärts zu wachsen; vielmehr wachsen sie über diese Kante der Mauer gerade aus fort, oft ganz horizontal in die Luft hinaus bis 50 cm weit, worauf sie bei weiterer Verlängerung durch ihr eignes Gewicht hinabsinken, oder sie biegen ein wenig abwärts oder endlich kommt es in seltnen Fällen vor, dass sie beinahe vertical abwärts gehen, doch ohne sich anzuschmiegen, was, nach dem später zu Sagenden, wohl von der Lichtintensität abhängen dürfte.[2]

Wenn nun die eine Seite der Mauer mit solchen angeschmiegten Sprossen dicht bedeckt ist, dann tritt eine andere Erscheinung auf; es entstehen sehr zahlreiche Sprosse, welche genau so wie jene organisirt sind, sich aber von der Mauer hinweg wenden, indem sie horizontal oder etwas schief abwärts gerichtet sind und ihre Schatten- (Wurzel-) Seite abwärts kehren (Fig. 4, Taf. VI). Man bemerkt jedoch, dass auch ihr Ursprungsort an der Mauer einen Einfluss auf den Winkel übt, unter welchem sie gegen den Horizont geneigt sind; die oben auf der Mauer entspringenden

1) Dieser in verticaler Ebene schiefe Wuchs weist darauf hin, dass die Wirkung des Geotropismus durch eine Gegenkraft auf der Innenflanke, die dem Muttersprоss zugekehrt ist, gehindert wird.

2) Ein in mancher Beziehung ähnliches Verhalten beschreibt FRANK (Bot. Zeitg. 1873. p. 36, 37) bei Polygonum aviculare.

»Schwebesprosse,« wie ich sie nennen will, bleiben lange horizontal, je tiefer unten an einer hohen Mauer sie auftreten, desto schiefer sind sie mit der Spitze gleich anfangs abwärts gerichtet. Uebrigens gilt das soeben Gesagte nur für Sprosse, welche 30—50 cm Länge noch nicht überschritten haben; werden sie länger, so biegen sie unter ihrer eignen Last abwärts, dabei bemerkt man aber, dass die Sprossenden wieder mehr aufwärts wachsen und ihre ursprüngliche Richtung einzunehmen suchen, was meist zu einer Bogenform führt, deren Convexität nach unten gekehrt ist. — Dass diese Schwebesprosse übrigens von derselben Natur und Organisation sind, wie die angeschmiegt kletternden, zeigt sich, wenn man sie abschneidet, in Erde setzt und an einer Mauer emporklettern lässt.

Um nun das Gesammtbild des normal wachsenden Epheus zu vervollständigen, ist noch zu erwähnen, dass nach einigen Jahren die ersten orthotropen Sprosse gewöhnlich am höchsten Punkt, den die plagiotropen erreicht haben, eintreten; man sieht daher mit Epheu überkleidete Mauern oben mit den characteristisch geformten Fruchtsprossen besetzt; doch kommen später solche auch aus dem Sprossgewirre der verticalen Mauerseite hervor, aber meist ohne hier zu fructificiren.

Diese radiär gebauten orthotropen Sprosse unterscheiden sich von den dorsiventralen Kletter- und Schwebesprossen bekanntlich auch durch die Rautenform, dunkle Färbung und radiäre ($^2/_5$) Stellung ihrer Blätter, wogegen jene drei- oder fünflappige, oben helladerige, zweireihige Blätter tragen.

Sollte die Schwere oder das Licht einen Einfluss auf die Entstehung der orthotropen Sprosse ausüben, so müsste dieser doch durch besondere Eigenschaften vermittelt sein, die erst bei höherem Alter der Epheupflanze sich einstellen. Jedenfalls zeigt die Beobachtung, dass die orthotropen Sprosse als solche unmittelbar aus den Blattaxeln von dorsiventralen Kletter- oder Schwebesprossen entstehen können, dass aber auch die Endknospe der letzteren selbst plötzlich oder nach und nach in einen orthotropen Spross sich umwandelt. Geschieht dies, wie ich wiederholt beobachtete, so verhält sich der plagiotrope, später orthotrop weiter wachsende Spross ganz ähnlich wie der dorsiventrale Thallus von Marchantia, der ja auch unmittelbar aus seinen Vegetationspunkten die orthotropen Fruchtträger erzeugt.

Uebrigens lassen sich für diesen directen Uebergang eines dorsiventralen Sprosses in einen radiär gebauten wohl zahlreiche andere Beispiele finden. Ich will nur einige sehr verschiedene nennen. Vor Allem die Ausläufer der Erdbeeren, welche der Erde dicht aufliegend dorsiventral und plagiotrop sind; soweit sie dies sind, bestehen sie aus 2—3 langen Internodien mit Niederblättern; plötzlich aber richtet sich die Endknospe des Ausläufers auf, bildet an kurzer Axe eine Rosette von aufsteigenden Laubblättern und absteigenden Wurzeln und aus dem letzten Niederblatt

entspringt als Axelspross ein neuer Ausläufer. Ein anderes Beispiel liefert Castanea vesca; an den strauchförmigen Exemplaren unseres Gartens finde ich zahlreiche schief aufsteigende Sprosse, deren erste 5—11 Laubblätter streng zweizeilig (links und rechts) stehen, worauf ein oben oder unten stehendes Blatt auftritt und der Spross nun mit $^2/_5$ Stellung weiter wächst, also radiär wird, jedoch ohne sich immer aufzurichten. Ganz ähnlich verhalten sich die schief aufsteigenden Sprosse von Colutea-Arten.

Diese und zahlreiche ähnliche Vorkommnisse zeigen deutlich genug, dass die Entscheidung darüber, ob ein Spross radiär und orthotrop oder ob er dorsiventral und plagiotrop werden solle, nicht so unmittelbar vom Licht und der Schwere abhängen kann, wie HOFMEISTER[1]) früher dachte; diese seine Ansicht habe ich übrigens auf Grund eingehender Untersuchungen an Coniferen, Begonien und dicotylen Bäumen schon 1870 in der II. Auflage meines Lehrbuchs p. 183 ff. (und in den späteren Auflagen) widerlegt[2]); speciell auch seine unrichtige Angabe, dass die Foliationsebene der bilateralen Winterknospen der dicotylen Hölzer eine causale Beziehung zur Schwere oder zum Licht zeige.

Zur weiteren Erhärtung der Thatsache, dass dieselbe Sprossaxe anfangs dorsiventral und später radiär gebildet ist, daher anfangs plagiotrop und weiterhin in ihrer Verlängerung orthotrop wird, möchte ich hier noch einige specielle Beobachtungen an Hedera Helix beibringen.[3])

Ein ziemlich genau zweizeiliger Schwebespross war vor drei Jahren von der Wand weggewachsen; als im folgenden Jahre seine Endknospe weiter wuchs, begann sofort $^2/_5$ Stellung der Blätter und dieser Theil der Axe krümmte sich schief aufwärts; die diesjährige Fortsetzung des Sprosses beginnt ebenfalls sofort mit $^2/_5$ Divergenz und ist so aufgekrümmt, dass die Endknospe fast vertical steht; mit Eintritt der radiären Blattstellung trat auch die Rautenform der Blätter ein; ein Axelspross des diesjährigen (dorsiventralen) Stückes der Axe ist radiär gebildet und hat rautenförmige Blätter.

Ein etwa 100 cm langer anderer dreijähriger Spross kommt aus einer Wandspalte und ist an seiner älteren Partie sehr schief abwärts geneigt; dieser Theil ist dorsiventral gebildet. Als der Spross sich verlängerte, richtete er sich um $^1/_4$ Kreis auf, um mit leichter Rückwärtskrümmung

---

1) HOFMEISTER, Morphologie 1868. p. 579.

2) KNY scheint diese ausführliche Darlegung in meinem Lehrbuch in seinen viel späteren Arbeiten (Sitzungsber. der Ges. natf. Freunde, Juli 1876. p. 106 u. März 1877. p. 7) übersehen zu haben.

3) Betreffs der Vertheilung des Plagiotropismus und Orthotropismus auf eine und dieselbe Axe oder auf verschiedene Axengenerationen findet man übrigens weiter zu verwerthende Angaben auch in BRAUN's »Individuum der Pflanze« (Tafeln und ihre Erklärung), ferner sehr schätzbare Bemerkungen bei IRMISCH, »Beiträge zur vergl. Morphologie« zerstreut, besonders in »Labiaten«.

horizontal fortzuwachsen; dieser Theil ist ebenfalls zweireihig beblättert. Die diesjährige Verlängerung des Sprosses endlich hat sich am unteren Theil aufwärts gekrümmt, so dass die Endknospe vertical steht; die neun ersten Blätter dieses Stückes sind zweireihig, die folgenden sieben aber nach $^2/_5$ gestellt. Die Axelsprosse des drei- und des zweijährigen Theiles sind alle schief aufgerichtete Kurztriebe, meist radiär, mit $^2/_5$ Stellung der Blätter, manche mit 2—3 zweireihigen ersten Blättern; diese Sprosse haben vorwiegend rautenförmige Blätter, doch sind einige der älteren auch mit dreilappigen versehen.

Diese Sprosse zeigen also einen bald plötzlichen, bald allmähligen Uebergang aus dem bilateralen in den radiären Bau, wobei auch die Blattform Uebergänge zeigt und die plagiotrope in die orthotrope Richtung rasch oder langsam übergeht.

§ 8. Versuche mit plagiotropen Schwebesprossen des Epheus.

Es ist nicht meine Absicht, das Verhalten der orthotropen, die Fruchtbildung einleitenden Sprosse hier weiter zu verfolgen, und kehre nunmehr zu den plagiotropen Schwebesprossen zurück, die mir das Material zu zahlreichen Versuchen über die Ursachen des Plagiotropismus lieferten. Ich liess dieselben z. Th. an der Mutterpflanze, um Beobachtungen im Freien zu machen, die meisten aber wurden abgeschnitten, mit der Basis in Blumentöpfe gesetzt und nach 6—8 Wochen, wenn sie kräftig bewurzelt waren, zu den Versuchen benutzt. Der Gärtner hatte diese Setzlinge vertical eingepflanzt und dann neben eine Mauer gestellt; sie hatten sich nach dieser hingekrümmt, so dass der unterdessen zugewachsene Theil des Sprosses nahezu horizontal frei schwebte.

Die Versuche zeigen nun zunächst, dass an der wachsenden Region dieser dorsiventralen Sprosse dreierlei Arten von Krümmungen vorkommen; nämlich 1) solche, die auf keine unmittelbare äussere Einwirkung zurückzuführen sind, aber immer dahin streben, die Oberseite des wachsenden Theils ein wenig convex zu machen; dass jedoch diese Krümmung (welche im Sinne DE VRIES' eine epinastische ist und hier so genannt werden soll) eine mittelbare Wirkung (eine Nachwirkung) der Beleuchtung der Oberseite ist, folgt ohne Weiteres aus der unten zu constatirenden Thatsache, dass die Entscheidung darüber, was Oberseite und Unterseite an einem solchen Sprosse sein soll, lediglich von dauernder Beleuchtung abhängt. Das Licht erzeugt an diesen Sprossen einen inneren Unterschied der beiden Sprosshälften und zwar so, dass (neben andern Eigenschaften) die stärker beleuchtete nun auch ohne directe Lichtwirkung immer fort convex zu werden strebt, was freilich nur unter bestimmten Umständen sichtbar wird. Hier haben wir also einen weiteren Fall, wo die Epinastie im Sinne von DE VRIES eine durch vorausgegangene dauernde Beleuchtung

verursachte Eigenschaft des Organs ist[1]), gerade wie bei Marchantia. Uebrigens ist die Epinastie der plagiotropen Epheusprosse von sehr geringer Intensität, d. h. sie bewirkt nur schwache Convexitäten der wachsenden Region auf der organischen Oberseite.

Bindet man die vorher horizontalen Sprosse an einen verticalen Stab, so dass der Gipfel von 8—10 cm Länge frei bleibt, so beobachtet man gewöhnlich nach 8—10 Stunden, zuweilen auch viel später die convexe Krümmung der Oberseite; dies geschieht sowohl im Finstern, wie bei allseitig gleicher Beleuchtung und sogar dann, wenn die organische Unterseite etwas stärker beleuchtet ist, was ganz besonders deshalb von Interesse ist, weil im letzten Fall bei längerer Dauer die epinastische Krümmung wieder ausgeglichen wird und in die entgegengesetzte übergeht, indem nunmehr die negative heliotropische Convexkrümmung der Unterseite eintritt (s. weiter unten). Reiner als in diesen Fällen erscheint die Epinastie, wenn man die Sprosse so horizontal in den finsteren Raum legt, dass die Foliationsebene senkrecht steht, also die eine Flanke des Sprosses unten, die andere oben liegt; in diesem Falle liegt die Ebene der epinastischen Krümmung horizontal, wenn man von der gleichzeitig eintretenden schwachen geotropischen Hebung absieht. Die epinastisch gekrümmte Stelle umfasst eine Länge von 2—3 cm und zwar so, dass die Mitte des gekrümmten Stückes etwa 1,5—2 cm von der Spitze des Sprosses entfernt liegt. Der Krümmungsradius ist dabei ziemlich gross, 2—3 cm, und der Bogen dürfte $^1/_8$ Kreis selten überschreiten.

Viel kräftiger ist die epinastische Krümmung z. B. bei den sehr schief oder horizontal wachsenden Sprossen von Atropa Belladonna, einer Pflanze, welche sich deshalb zu Vorlesungsdemonstrationen eignet. Im Juli abgeschnittene Sprosse von 25—30 cm Länge aufrecht in hohe Cylindergläser so gestellt, dass der 8—10 cm lange Gipfel vertical herausragt, krümmen sich im Finstern in 10—15 Stunden so stark zurück, dass der 3—4 cm lange Gipfeltheil vollkommen horizontal wird, also bis zu der Lage, wo der Geotropismus seine maximale Wirkung erreicht. Auch bei allseitiger Beleuchtung und sogar dann, wenn die Ober- oder Unterseite etwas stärker beleuchtet wird, tritt diese Wirkung ein. Abgeschnittene Atropasprosse, in feuchten Sand horizontal so gesteckt, dass die eintretende epinastische Krümmung in horizontaler Ebene erfolgt (Flankenstellung), zeigen noch stärkere Krümmungen; die stärkste aber tritt ein, wenn man den Spross

---

1) CARL KRAUS (Flora 1878, p. 366) sagt: »Die sogenannten hyponastischen Krümmungen sind nichts Anderes als Nachwirkungen des Geotropismus, die sogenannten epinastischen Folge der Belastung und ihrer Nachwirkung.« — Die obigen Auseinandersetzungen betreffs des Epheus und das früher über Marchantia Gesagte zeigen aber, dass in diesen Fällen die Epinastie eine »Nachwirkung« (wenn man so will) des Lichtes ist. Uebrigens ist der Ausdruck »Epinastie« eine Bezeichnung für einen durch Krümmung sich kundgebenden Zustand, der sehr verschiedenen Ursachen entspringen kann.

mit der Oberseite abwärts horizontal legt; die krümmungsfähige Stelle beschreibt jetzt (wie in Fig. 7 Taf. VI) einen jähen Bogen von 120—180°, so dass der Gipfeltheil wieder horizontal oder schief aufwärts zu liegen kommt, mit der Oberseite oben. Die Epinastie dieser Sprosse ist so gross, dass sie durch Geotropismus und Heliotropismus nur wenig verdeckt wird.

Die zweite Art der Krümmungen, welche man an den plagiotropen Epheusprossen beobachtet, sind die geotropischen; jedoch ist die Reaction gegen die Schwerkraft eine sehr unbedeutende und derjenigen sehr ähnlich, die ich an den schiefen (plagiotropen) Nebenwurzeln beschrieben habe[1]). Legt man eingewurzelte Sprosse sammt ihren Töpfchen im finstern Raume horizontal, so dass die Ober- oder Unterseite, oder auch eine Flanke abwärts gekehrt ist, so bemerkt man bei gebührender Rücksicht auf die gleichsinnige oder gegensinnige Wirkung der Epinastie in 1—2 Tagen eine immer ziemlich flach bleibende Krümmung der wachsenden Region, die einen Bogen von etwa $^1/_8$ bis $^1/_{10}$ eines Kreises von 3—4 cm Radius darstellt (Taf. VI Fig. 3). Im besten Falle wird die Spitze des Sprosses so weit aufgerichtet, dass sie gegen den Horizont um circa 45° geneigt bleibt; niemals sah ich sie vertical aufgerichtet; also eine ganz ähnliche Erscheinung, wie der geotropische Grenzwinkel bei den plagiotropen Nebenwurzeln, den ich mir (l. c. p. 621) durch die Annahme zu erklären suchte, dass die geotropische Wirkung rascher als der Sinus des Neigungswinkels ($\sin \gamma$) abnimmt; eine Annahme, die vorläufig auch für die Epheusprosse festgehalten werden kann.

Wird der Winkel γ (s. oben p. 240) kleiner als 45°, so scheint die Sinuscomponente der Schwere schon zu klein, um noch fernere Krümmung zu bewirken oder die in der Pflanze selbst liegenden Widerstände gegen die Krümmung zu besiegen. Es mag indessen diese Ansicht einer Bestätigung oder Widerlegung durch weitere experimentelle Untersuchung unterworfen werden.

Viel energischer krümmend als die Epinastie und der Geotropismus wirkt auf die plagiotropen Schwebesprosse des Epheus das gewöhnliche Tageslicht, wie es im Hochsommer bei heiterem Wetter gewöhnlich ist; nur von solchem Licht ist hier die Rede, da ich keine Gelegenheit hatte, mit bestimmt abgestuften Lichtintensitäten zu operiren. Die stärker beleuchtete Seite aufrecht befestigter Sprosse wird convex, der Gipfel richtet sich schief oder horizontal nach der schwächer leuchtenden Seite des Raumes hin. Die Krümmung wird aber erst nach 8—10 Tagen[2]), oft noch später

1) Vergl. diese »Arbeiten« Bd. I. p. 617 ff.

2) Dutrochet (Mm. II. 68) löste einen Kletterspross des Epheus vom Baumstamm ab, so dass der Gipfel um 1 Zoll von diesem entfernt war, und fand, dass er sich nach 6 Stunden wieder an diesen angelegt hatte; dies ist also bestimmt eine Wirkung der Epinastie und nicht des negativen Heliotropismus gewesen.

deutlich (vergl. Fig. 4 u. 5 Taf. VI) und braucht noch mehrere Tage, um ihr Maximum zu erreichen, d. h. dem nicht gekrümmten Gipfeltheil eine horizontale Lage zu geben (Fig. 6 Taf. VI); tritt dieser Zustand ein, so ist der Gipfel bereits soweit verlängert, dass die stark gekrümmte Stelle 5—8 cm von ihm entfernt liegt. Dieser negative Heliotropismus macht sich also viel langsamer, wenn auch mit grösserer Energie geltend, als die Epinastie und der Geotropismus. Ob diesem negativen Heliotropismus, der sich durch eine Krümmung entfernt vom Scheitel des Sprosses so langsam geltend macht, ein positiver Heliotropismus des jüngsten Gipfeltheils der Axe gegenüber steht, wie ich vor 13 Jahren angab, ist mir später zweifelhaft geworden. Man findet an Mauern angeschmiegte Kletterspросse, die bis zum äussersten Gipfel der Mauer fest anliegen; oft freilich bemerkt man auch das Sprossende abgehoben und concav auf der beleuchteten Aussenseite, aber immer sehr schwach; in vielen solchen Fällen ist aber die Axe selbst nur scheinbar gekrümmt; die Krümmung gehört vielmehr dem jüngsten Blattstiel, der scheinbar die Axe fortsetzt, und die Blattstiele des Epheus sind ja sehr stark positiv heliotropisch. Endlich giebt es wirklich Fälle, wo das letzte sichtbare Ende der Sprossaxe selbst ein wenig concav zum Licht gekrümmt ist. Diesen Beobachtungen gegenüber ist nun aber auch zu erwähnen, dass das hypocotyle Glied der Epheukeimpflanze anfangs sehr deutlich positiv heliotropisch ist und erst viel später negativ wird, dass hier also wirklich dasselbe Organ seine Reactionen verändert; es ist also wenigstens der Analogie nach nicht unmöglich, dass dies auch an den Axenenden der plagiotropen Sprosse so sein könnte und dass vielleicht nur die Dorsiventralität derselben das entsprechende Verhalten verdeckt. Ich wollte die Frage übrigens hier nur anregen und nicht entscheiden: für die Erklärung des Plagiotropismus dieser Sprosse ist sie ziemlich gleichgiltig. Obgleich bei dem Epheu die Verhältnisse sonst wesentlich anders liegen, als bei Marchantia, erklärt sich doch auch bei ihm das Verhalten der plagiotropen Sprosse aus dem Zusammenwirken der Epinastie, des Heliotropismus und Geotropismus.

Die an Stäben aufrecht befestigten Sprosse[1]) mit frei überragenden, 8—10 cm langen Gipfelstücken befanden sich z. Th. im Freien an den Mutterpflanzen an einer 1 Meter hohen Mauer, über welche sie hinausragten, so dass das Ostlicht die Unterseite, das Westlicht die organische Oberseite traf; ich will sogleich erwähnen, dass sie sich alle nach Osten hin krümmten, obgleich die Epinastie für die entgegengesetzte Krümmung hätte entscheiden müssen; ich schliesse daraus, dass die westlich gekehrte

1) An diesen aufgerichteten Sprossen treten nach 15—20 Tagen immer Axelsprosse aus 3—5 jüngeren Blattscheiden hervor, die jüngsten 2—3 Blätter produciren, da ihre Internodien bald horizontal werden, keine; diese Axelsprosse wachsen oft sehr kräftig fort. Es ist dieses Verhalten sehr merkwürdig, da bei orthotropen Sprossen das Austreiben von Axelknospen dem entgegen durch Abwärtsbiegen begünstigt wird.

Bauchseite beträchtlich stärker beleuchtet wurde als die östlich gekehrte Rückenseite (frühere Lichtseite); denn wie wir sogleich sehen werden, sind alle Seiten des Sprosses negativ heliotropisch. — Eine bei Weitem grössere Zahl von Versuchen wurde jedoch mit in Töpfen eingewurzelten Sprossen an den Nord- und Südfenstern gemacht; hier krümmten sich alle Sprosse nach dem Zimmer zurück, bis sie horizontal wurden (Fig. 6 Taf. VI); es war dabei im Schlussresultat ganz gleichgiltig, ob die Bauchseite (Schattenseite, Wurzelseite) oder die Rückenseite (bisherige Lichtseite) nach aussen gekehrt, also dem stärkeren Licht ausgesetzt[1]) war (Fig. 4 u. 5 Taf. VI). Durch dieses Verhalten unterscheidet sich der plagiotrope Epheuspross ganz wesentlich von dem der Marchantia; wird der letztere auf der Unterseite beleuchtet, so wird diese concav und niemals tritt in diesem Falle eine Rückwärtskrümmung des Sprosses ein, weil eben der Marchantiathallus bei Beleuchtung der Wurzelseite entschieden positiv heliotropisch und eine Umkehrung der Dorsiventralität nicht möglich ist. Diese aber findet bei dem Epheu so vollständig statt, dass Sprosse, welche seit 3—4 Wochen auf ihrer früheren Wurzelseite beleuchtet sind, auf der früheren Rückenseite Wurzeln bilden (Fig. 6 Taf. VI), während die Blätter sich so zurückkrümmen, dass man an dem Spross gar nicht mehr sieht, dass er sich in einer seiner früheren gerade entgegengesetzten Lage befindet; dies tritt auch dann sehr schön hervor, wenn man horizontal schwebende Sprosse im Freien so tordirt und befestigt, dass die Oberseite nach unten sieht; binnen einigen Tagen haben alle Theile das Aussehen, als ob nichts geschehen wäre, und die frühere Lichtseite bildet (jetzt als Unterseite) Wurzeln. Die Dorsiventralität des Epheus ist also viel abhängiger von äusseren Einflüssen, zumal dem Licht, als die der Marchantia und der Selaginella, deren Umkehrung Pfeffer vergeblich versucht hat (Bd. I, p. 94).

§ 9. Erklärungsversuche.

Betrachten wir nun das Zustandekommen der plagiotropen Stellung der Epheusprosse als das Resultat des Zusammenwirkens der verschiedenen krümmenden Kräfte, indem wir zunächst von den aufrecht befestigten Sprossen ausgehen, so muss anfangs vorwiegend die geringe Epinastie mit dem negativen Heliotropismus der Ober- oder Unterseite in Action treten; später aber, wenn der Spross bereits eine schiefe oder horizontale Lage angenommen hat, muss ein Conflict zwischen Epinastie und negativem Heliotropismus einerseits und dem Geotropismus andererseits eintreten.

Am vertical aufgerichteten Spross kommt der Geotropismus zunächst kaum in Betracht, da wir oben sahen (§ 7), dass er schon bei einem Nei-

1) Einmal trat jedoch unter etwa 30 Fällen auch der ein, dass die beleuchtete Wurzelseite sich concav krümmte, statt convex.

gungswinkel von circa 45° unwirksam wird. Was die anderen beiden Kräfte betrifft, so handelt es sich zunächst darum, ob die Rückenseite oder die Wurzelseite des Sprosses stärker beleuchtet ist. Da das Licht jederzeit Convexität der von ihm längere Zeit hindurch getroffenen Seite, sei diese Bauch oder Rücken, bewirkt, da andererseits die Epinastie immer nur die Rückenseite convex zu machen sucht, so muss der Erfolg verschieden ausfallen, je nachdem bei sonst ganz gleichen Verhältnissen die Rückenseite oder die Bauchseite beleuchtet wird. Die Verschiedenheit zeigt sich darin, dass diejenigen Sprosse, welche auf der Bauchseite beleuchtet sind, um 3—4 Tage später ihre negativ heliotropische Krümmung zeigen, als die entgegengesetzt orientirten, wenn alle Sprosse neben einander an demselben Fenster stehen; denn bei jenem muss der negative Heliotropismus die Epinastie überwinden, bei diesen wird er von ihr unterstützt. Dies tritt besonders dann hervor, wenn die Beleuchtungsdifferenz der Bauch- und Rückenseite eine geringe ist (im Freien); dann bemerkt man in den aufgerichteten Sprossen nach 15—20 Stunden eine deutliche epinastische Krümmung der Rückenseite; diese verschwindet nach 2—3 Tagen, der Spross wird ganz gerade und erst nach abermals 4—5 Tagen tritt die entgegengesetzte negativ heliotropische Krümmung ein, die nun stetig fortschreitet[1]).

Ob die rechte und linke Flanke der Sprosse heliotropisch weniger empfindlich ist als die Bauch- und Rückenseite, habe ich nicht untersucht; dass aber der Spross in Richtung der Medianebene sich leichter krümmt als in der die Flanken verbindenden Ebene, könnte auch daher rühren, dass er in jener Richtung dünner ist als in dieser, und jede krümmende Kraft wirkt nach Massgabe des Durchmessers in Richtung der Krümmungsebene. Diesem Umstand, verbunden mit der Epinastie, dürfte es zuzuschreiben sein, dass vertical gestellte Sprosse, wenn sie mit einer Flanke dem Licht ausgesetzt sind, sich nicht einfach nach der Schattenseite hinkrümmen, sondern schief, so dass die Rückenseite schief nach aussen (dem Fenster zu) gewendet ist. Im weiteren Verfolg nehme ich auf dieses Verhalten keine Rücksicht und betrachte nur die Fälle, wo das Licht in der Medianebene des Sprosses einfällt und diese zugleich die Krümmungsebene ist.

Sobald in Folge der negativen heliotropischen Krümmung der wachsende Sprosstheil eine Neigung von circa 45° gegen den Horizont bekom-

---

1) Ich habe früher (Flora 1873, p. 327) gezeigt, dass die negative geotropische Krümmung orthotroper Sprosse mit der Zeit am Spross rückwärts schreitet, indem zuerst die raschest wachsende Stelle, zuletzt aber die langsamst wachsende die stärkste Krümmung hat; die negativ-heliotropische Krümmung der Epheusprosse (Fig. 4 Taf. VI) steigt dagegen, wie ich einigemal bemerkte, mit der Zeit weiter aufwärts, was jedoch näher zu untersuchen bleibt.

men hat, muss der negative Geotropismus mit ins Spiel treten; anfangs wird er noch sehr gering wirken, je mehr aber der Spross in Folge des Heliotropismus in die horizontale Lage hinabgedrückt wird, desto grösser wird der geotropisch wirksame Winkel γ, und wenn endlich der Spross horizontal geworden ist, wirkt der Geotropismus mit seinem Maximum der Lichtkrümmung entgegen. Unter dem Einfluss hellen Tageslichts am Fenster, wo die Richtung des wirksamen Strahls circa 45° gegen den Horizont sein mag, stellt sich nun der Epheuspross horizontal (Fig. 6 Taf. VI) und behält diese Lage so lange, bis durch sein Längenwachsthum die Belastung des freischwebenden Theils gross genug wird, diesen herabzubiegen; letzteres Moment mag hier als selbstverständlich und unwesentlich auf sich beruhen [1]).

Fragen wir uns nun, warum der Spross Fig. 6 Taf. VI in horizontaler Richtung ohne weitere Krümmung gerade aus fortwächst; warum tritt nicht z. B. am Gipfel abermals eine negativ heliotrope Krümmung ein, die ihn schief hinabdrückt? Denn dass dieser Gipfel auch jetzt noch negativ heliotropisch ist, erfährt man sofort, wenn man ihn aufrichtet. Es muss also am horizontalen Gipfel eine Kraft vorhanden sein, die ihn gerade so stark aufwärts krümmt, wie der negative Heliotropismus ihn abwärts krümmt; da beide sich das Gleichgewicht halten, wächst der Spross horizontal und gerade aus. Nun aber ist die Richtung des heliotropisch wirkenden Strahles eine schiefe, der Einfallswinkel des Strahles ist circa 45° (vgl. Fig. 10) und das Licht wirkt also nur mit der Componente $H \sin 45°$, während die Schwerkraft den Spross rechtwinkelig trifft, also mit der vollen Kraft G wirkt. Daraus folgt, dass der Plagiotropismus bei den Epheusprossen auf entgegengesetzte Weise seine Gleichgewichtslage erreicht, wie bei Marchantia; dort fanden wir, dass bei gewöhnlichem Tageslicht der ganze Werth H nöthig war, um der Kraft $G \sin 45°$ das Gleichgewicht zu halten; hier bei dem Epheu dagegen hält $H \sin 45°$ dem ganzen G das Gleichgewicht [2]); oder mit anderen Worten, bei Marchantia ist der Geotropismus stärker als die Empfindlichkeit für Licht, bei dem Epheu dagegen umgekehrt der Heliotropismus stärker als der Geotropismus. Natürlich gilt diese relative Maassbestimmung zunächst nur für gewöhnliches Tageslicht im Hochsommer.

Bei den soeben gemachten Erwägungen wurde die Epinastie, welche

---

1) Dass es sich bei dieser Abwärtskrümmung unter den obwaltenden Umständen nicht um eine Lichtwirkung handelt, zeigt sich, wenn man eine Pflanze mit horizontalem Gipfel so dreht, dass dieser hinaussieht, dem Freien zugekehrt ist. Er nimmt dann ganz dieselbe Neigung zum Horizont an, wie die dem Zimmer zugekehrten, obgleich bei ihm der $\sin \lambda$ wächst, bei diesen dagegen kleiner (selbst Null) wird.

2) Ich bemerke nochmals, das die Grösse des Winkels 45° nur eine ungefähre ist, und nicht auf genauer Messung beruht.

hier überall den negativen Geotropismus unterstützt, nicht weiter in Rechnung gezogen, theils weil ihre krümmende Wirkung ohnehin nur unbedeutend ist, und andererseits deshalb, weil nach dem früher Gesagten die Epinastie ebenso wie der negative Heliotropismus eine Lichtwirkung ist und es mir darauf ankam, die letztere in ihrem Verhältniss zum Geotropismus klarzulegen. Geradeso wie bei Marchantia wird es aber auch hier weiteren experimentellen Forschungen vorbehalten bleiben müssen, die Zahlenwerthe zu bestimmen, aus denen die Gleichgewichtslage der geradeaus wachsenden Sprosse berechnet werden kann.

Dass sich die Klettersprosse des Epheus Mauern, Felswänden, Bäumen u. s. w. so fest anschmiegen, wie sie es wirklich thun, findet die einfache Erklärung wohl darin, dass der negative Heliotropismus und die Epinastie hinreichen würden, dem Gipfeltheil eine nahezu horizontale Lage zu geben; ist nun die Stütze vertical oder nur wenig schief, so wird die entsprechende rückwärts krümmende Kraft des Sprosses als Druck auf die Stütze sich geltend machen. Wären die Klettersprosse des Epheus stärker geotropisch, als sie es wirklich sind, dann würden sie sich in Folge ihres Geotropismus vertical zu stellen suchen und die Folge wäre die, dass an etwas abgeböschten Felswänden und schiefen Baumstämmen die Klettersprosse sich ablösen oder lockern müssten; dass dies nicht geschieht, beweist von Neuem, dass der Geotropismus dieser Sprosse überhaupt gering ist und erst dann merklich wird, wenn der Winkel γ eine beträchtliche Grösse erreicht. Die Thatsache dagegen, dass Klettersprosse (wenn sie nicht durch ihren axillären Ursprung schief [1]) sind) ihre Flanken an einer senkrechten Mauer meist sehr genau vertical stellen, zeigt, dass sie in Richtung der Flanken entweder stärker geotropisch sind, als in Richtung der Medianebene, oder dass hier der ebenfalls geringe Geotropismus durch den Heliotropismus und die Epinastie nicht behindert wird. Von dieser Alternative möchte ich die letztere Annahme für wahrscheinlicher halten, da eingewurzelte Schwebesprosse, horizontal auf die Flanke gelegt, im Finstern ebenfalls nur bis zu circa 45° aufwärts gekrümmt werden, also auch an den Flanken nur schwach heliotropisch sind.

Wenn man, wie doch wahrscheinlich, annehmen darf, dass mit steigender Lichtintensität auch die Kraft des negativen Heliotropismus wächst, so würde dann auch folgen, dass die Festigkeit oder der Druck, mit welchem die Klettersprosse sich einer Mauer anschmiegen, um so grösser werden muss, je intensiver die Beleuchtung ist.

---

1) Betreffs dieser Schiefheit der Axelsprosse vergl. die Bemerkung oben p. 260.

§ 10. Tropaeolum majus.

Wie ich schon 1865 (Handb. der Exper. Physiologie p. 41) angab, ist der Keimstengel dieser Pflanze (das epicotyle Glied) entschieden positiv heliotropisch; am Fenster cultivirt, krümmt er sich concav nach aussen; bleiben die Pflanzen im Sommer unverrückt stehen, so krümmt sich später dasselbe Axenglied, sowie die darauf folgenden ersten Internodien convex nach aussen; es folgt also auf den positiven Heliotropismus, ähnlich wie beim Epheu, der negative, und wie bei jenem wird damit auch sofort der plagiotrope Wuchs eingeleitet. Der durch das Licht hervorgerufene Plagiotropismus greift hier aber weniger tief ein in die innere Organisation des Sprosses; dieser wird nicht, wie beim Epheu, bilateral mit zweireihiger Blattstellung, sondern diese bleibt radiär, auch wenn die Sprossaxen vollständig plagiotrop geworden sind. Auf das erste gegenständige Laubblattpaar der Keimpflanze folgt ein zweites, damit gekreuzt; mit dem fünften Laubblatt aber setzt sich die radiäre Blattstellung spiralig mit $^2/_5$ Divergenz fort; diese letztere ist nicht nur an der Knospe kenntlich, sondern bleibt es auch bei horizontal liegenden oder an Mauern angeschmiegten Sprossen; hier tritt nicht, wie bei Cucurbita (s. unten), eine Torsion der wachsenden Internodien ein, wodurch die spiralige Blattstellung in eine zweireihige übergeht. Der Plagiotropismus von Tropaeolum ist einfach Folge des negativen Heliotropismus radiärer Sprosse.

Bei zahlreichen, an Fenstern cultivirten Pflanzen erfolgt die negativ heliotropische Krümmung immer so, dass der Hauptspross nach dem Zimmer hin gerichtet wird, ohne aber ganz horizontal zu werden, offenbar ist der negative Geotropismus stark genug, dies zu verhindern. Im Freien dagegen, bei grösserer Lichtintensität, besiegt der negative Heliotropismus den Geotropismus; die Sprosse legen sich, sofern sie unbeschattet sind, fest auf die horizontale Erde oder, bei am Spalier erzogenen Pflanzen, an die Mauer. Entwickeln sich dagegen die Seitensprosse unter dem Schatten der Blätter, so streben sie aufwärts; ebenso bleiben am Fenster cultivirte Exemplare bei schwacher Beleuchtung (im Herbst) positiv heliotropisch, dem Licht zugeneigt.

Wir haben hier also ein ähnliches Verhalten wie bei Marchantia, wo der Plagiotropismus ganz wesentlich von der Intensität des Lichtes abhängt. Der grosse Unterschied liegt aber darin, dass bei Marchantia die einmal als organische Lichtseite ausgebildete Seite unverändert dieselbe bleibt, während bei Tropaeolum jede beliebige Seite der Axe bei intensiver Beleuchtung zur organischen Lichtseite oder Oberseite werden kann, indem sie sich dem Lichte convex entgegenkrümmt und die Schattenseite zur Bildung von Wurzeln disponirt wird. Marchantia verhält sich dem intensiven Licht gegenüber wie harter Stahl gegenüber einem Magneten; er wird durch den Einfluss desselben zu einem dauernden Magneten mit bestimmt fixirten

Polen; Tropaeolum dagegen verhält sich zum Licht, wie weiches Eisen zum Magneten; dieses nimmt unter dem momentanen Einfluss des Letzteren zwar eine bestimmte Polarität an, die aber sofort wieder verschwindet, wenn dieser Einfluss aufhört. Dreht man einen am Fenster stehenden Topf mit negativ heliotropischem Tropaeolum um seine Axe, so dass der Spross seine bisherige Schattenseite dem Licht zukehrt, so behält zwar der ausgewachsene Stammtheil seine Krümmung, die jüngeren noch wachsenden Internodien jedoch werden jetzt convex nach aussen, die Knospe richtet sich abermals nach dem Zimmer (Schattenseite) hin und die ganze Sprossaxe wird somit S förmig.

Dass die Empfindlichkeit der Tropaeolumsprosse gegen das Licht nicht so gross ist, wie bei dem Epheu, scheint aus der Thatsache zu folgen, dass, wenn beide Pflanzenarten an demselben Fenster stehen, die Epheusprosse ganz horizontal werden, die von Tropaeolum dagegen nur eine Rückwärtsneigung von circa 45°—30° annehmen, offenbar weil bei ihnen das Gleichgewicht schon dann eintritt, wenn der Geotropismus nicht mit seiner vollen Kraft G, sondern mit einer Componente $G \sin \gamma$ einwirkt, was natürlich auch hier nur für die mittlere Intensität gewöhnlichen Tageslichts im Sommer gilt. Bei trübem Herbstwetter verschwindet sogar der negative Heliotropismus der Tropaeolumstengel ganz, während die von Hedera fortfahren, sich nach dem Zimmer hin zurückzukrümmen.

§ 11. Cucurbita Pepo

hat im Gegensatz zu Hedera nur plagiotrope Laubsprosse; orthotrop sind von oberirdischen Theilen nur hypocotyles Glied, Blüthen- und Blattstiel. Das hypocotyle Glied ist anfangs entschieden positiv heliotropisch; ob es später auch negativ werden kann, habe ich zu notiren versäumt. Auf die beiden Cotyledonen folgt auch hier sofort ein median hinteres und auf dieses etwas höher ein median vorderes Laubblatt, worauf zwei ebenfalls in verschiedener Höhe inserirte Blätter in der Insertionsebene der Cotyledonen folgen, von wo aus die Blattstellung der Knospe sich ungefähr in $^2/_5$ Divergenz fortsetzt.

Im Freien beobachtet man nun, dass oberhalb der Cotyledonen, wenn die ersten 3—4 gekreuzten Laubblätter fast entwickelt sind, plötzlich eine scharfe Abwärtskrümmung eintritt, deren Krümmungsebene keinerlei gesetzliche Beziehung zur Stellung der Cotyledonen erkennen lässt, also durch äussere Einflüsse, wahrscheinlich durch Licht, bestimmt ist. Der Grad der Krümmung hängt wesentlich von der Energie des Wachsthums ab, in Töpfen (im Freien) eingewurzelte Exemplare, die immer schwach wachsen, brauchen lange Zeit, um diese Krümmung nur unvollkommen zu zeigen; die im freien Land eingewurzelten, sehr kräftig wachsenden Pflanzen vollenden sie in wenigen Tagen so, dass der Anfangs verticale Spross die horizontale Lage auf der Erde annimmt.

Die hervorstechende Eigenthümlichkeit von Cucurbita gegenüber dem Epheu und Tropaeolum liegt nun darin, dass der plagiotrope Stamm, soweit er aus erwachsenen Internodien besteht, zweireihig alternirend beblättert erscheint; eine Blattreihe entspringt seitlich schief unten, die andere schief oben am liegenden Stamm. Die Knospe aber ist keineswegs bilateral gebaut; ihre Blätter, soweit sie mit unbewaffnetem Auge erkennbar sind, stehen rosettenförmig nach allen Seiten, ungefähr der $^2/_5$-Divergenz entsprechend.

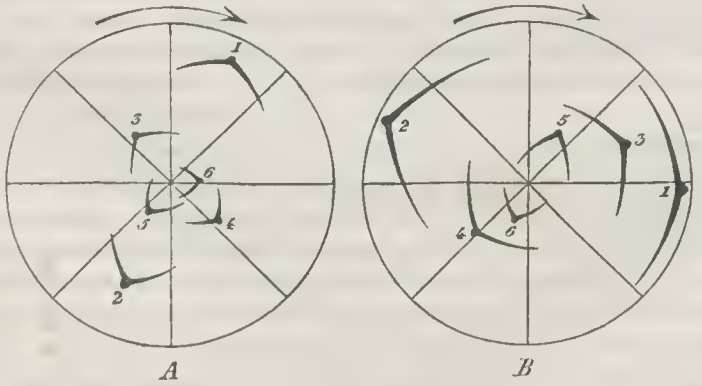
Es muss also nothwendig eine Torsion der Internodien stattfinden während der Zeit, wo die Blätter aus der radiären Knospenlage in die bilaterale Stellung am entwickelten Stamm übergehen. An den wenig hervortretenden Kanten der Internodien ist diese Torsion aber nicht zu bemerken; auch braucht der Werth derselben nur ganz gering zu sein, da zur Umwandlung der $^2/_5$-Divergenz in die $^1/_2$-Stellung die Torsion jedes Internodiums nur $^1/_{10}$ des Stammumfanges zu betragen braucht.

Die Strecke des Stammgipfels, an welcher sich diese Torsionen vollziehen, beginnt schon in der Knospe selbst und setzt sich rückwärts auf eine Länge von 8—12 cm fort. Der Uebergang aus der radiären in die bilaterale Stellung der Blätter ist mit einem entsprechenden Uebergang aus der orthotropen in die plagiotrope Lage der Axe verbunden, wobei auffallende Nutationsbewegungen dieser Region sich vollziehen. Jeder kräftig wachsende Kürbisspross endigt in einen Gipfeltheil, der sich vielleicht am anschaulichsten mit Hals und Kopf eines Pferdes vergleichen lässt; der Halstheil steigt schief oder vertical empor, die Knospe selbst (dem Pferdekopf entsprechend) nickt abwärts. Die so gekrümmten Gipfeltheile verändern aber ihre Lage und Krümmung fortwährend; diese Nutationen erfolgen so, dass man sie vielleicht am anschaulichsten mit den Bewegungen eines Pferdes vergleichen kann, wenn es den Kopf bald in die Höhe wirft, bald senkt, ihn dabei bald rechts, bald links richtet; freilich sind diese Nutationen nicht rasch, was dort in einigen Secunden geschieht, braucht hier immer mehrere Stunden. Diese durch das Wachsthum vermittelten Nutationen muss man sich so vorstellen, dass jede Querscheibe, z. B. jede solche, auf der ein Blatt sitzt, anfangs in der hängenden Knospe, dann auf dem Genick, später am Halse selbst, und endlich am horizontalen Theil des Stammes sich befindet, wobei die Querscheibe um ihre eigene Axe eine Drehung erleidet. Diese Drehung schreitet aber nicht einfach in einer Richtung fort, um das betreffende Blatt aus der $^2/_5$-Stellung in die $^1/_2$-Stellung überzuführen, vielmehr ist die Bewegung eine um die Axe hin- und her pendelnde, bis die das Blatt tragende Scheibe so zur Ruhe kommt, dass es gerade die alternirend zweireihige Stellung der älteren Blätter weiter fortsetzt. Diese Pendelbewegungen eines mit Zeichen versehenen Knospenblattes können an heissen Sommertagen im Laufe einiger Stunden Excursionen von 90° machen; liegt die Stammaxe von Ost nach

West, so kann das betreffende Blatt um 1 Uhr nach Süd, um 4 Uhr nach Nord zeigen, dann ganz oder theilweise zurückgehen u. s. w. Diese Bewegung ist aber nicht etwa durch Krümmungen des jungen Blattstiels bewirkt; dieser zeigt nur eine nach und nach fortschreitende epinastische Rückwärtskrümmung, wie sie der Entfaltungsbewegung des Blattes entspricht. Vielmehr können die pendelnden Schwingungen des Blattes nur durch Torsionen der Internodien bewirkt werden. Dass diese ganze aus Schwingungen und Drehungen zusammengesetzte Bewegung des Gipfels aber unter dem regulirenden Einfluss des Lichtes steht, folgt ohne Weiteres aus der Wahrnehmung, dass sie unterbleibt an étiolirten Sprossgipfeln, welche man erhält, wenn die Knospe einer kräftigen grünen Pflanze durch ein Loch in einen finsteren Raum geleitet wird, wo die Knospentheile vergeilend fortwachsen.

Ich habe an vier Topfpflanzen im Zimmer und an einer sehr grossen Pflanze im Garten die Bewegungen, durch welche die Blätter aus der rosettenartigen Knospenstellung in die zweireihige des horizontalen Stammes übergehen, im Juli genauer studirt; indem ich je ein oder zwei der jüngsten, in der Knospe noch zu erreichenden Blätter mit Marken oder Zeigern versah und dann die Stellung derselben nach je 2—6 Stunden (am Tage) sorgfältigst mehrere Tage lang notirte. Da es mir hierbei nur auf die Drehungen um die Axe ankam, so suchte ich die veränderten Stellungen durch wiederholt aufgezeichnete Diagramme zu fixiren, die so entworfen wurden, dass ich in die Knospe von vorn hineinsah und die Blätter durch ideale Querschnitte im Diagramm verzeichnete. Auf diese Art sind die hier nachstehenden Holzschnittbilder Fig. 8 gewonnen. Die Kreistheilung in $^1/_8$-Kreise soll nur zur besseren Orientirung dienen, und die Pfeile die

Fig. 8.



neben den Pendelbewegungen fortschreitende Richtungsänderung der Blätter bezeichnen; diese ist bei verschiedenen Knospen verschieden, bei einer und derselben aber constant nach links oder nach rechts. Das Dia-

gramm *A* ist am 24. Juli entworfen, das *B* am 31. Juli, während welcher Zeit die mit gleichen Nummern versehenen Blätter der Knospe aus der in *A* angedeuteten Lage in die von *B* übergegangen sind; in *B* hat Blatt 1 bereits seine definitive Lage am zweireihig beblätterten Stamm eingenommen.

In gewissem Sinne, wenn auch nur entfernt, erinnert dieser Uebergang der Kürbissprosse aus radiärer Knospenstructur in den bilateralen Bau des fertigen Stammes an das Verhalten der horizontalen Sprosse mit decussirter Blattstellung vieler Pflanzen, wo die Internodien abwechselnd nach rechts und links gedreht werden, um endlich alle in einer Ebene zweireihige Blattstellung zu bilden (vergl. DE VRIES, diese »Arbeiten« l. p. 273).

III.

Einige allgemeine Betrachtungen über die Anisotropie im Pflanzenreich.

§ 12. Allgemeine Bedingungen des orthotropen und plagiotropen Wuchses.

Soweit die bisher noch immer sehr spärlichen Untersuchungen über die Anisotropie im Pflanzenreich ein Urtheil ermöglichen, kommen bei der Frage, ob und warum ein gegebenes Organ orthotrop oder plagiotrop sei, zwei Kategorien von Ursachen in Betracht: einerseits die innere Structur und die ihr entsprechende Empfindlichkeit für äussere Eindrücke, und andererseits die Art, wie die äusseren Kräfte einzeln oder in Combination wirken.

Betreffs der inneren Structur sind vor Allem als Extreme die beiden Fälle des streng radiären Baues und der Dorsiventralität zu unterscheiden. Mit dem radiären Bau hängt die Eigenschaft des Organs zusammen, dass es allseitig um seine Wachsthumsaxe den äusseren Kräften gegenüber gleichartig und gleichstark reagirt; mit dem dorsiventralen Bau die Eigenschaft, dass das Organ auf zwei entgegengesetzten Seiten gegen gleichartige und gleichgrosse äussere Kräfte *verschieden* reagirt.

Gewöhnlich (aber nicht immer) führt der radiäre Bau und die allseitig gleiche Reactionsfähigkeit des Organs dahin, dass es orthotrop wird. So ist es im einfachsten Falle, wo der Geotropismus *allein* wirkt, bei Hauptwurzeln und manchen vertical abwärts gerichteten Rhizomen (Yucca, Cordyline) in der Erde (ohne Licht). Aber selbst in diesem einfachen Falle, wo der Geotropismus allein einwirkt, kann ein radiär gebautes und allseitig gleich empfindliches Organ plagiotrop sein, wenn der Geotropismus nur so lange wirkt, bis das Organ einen bestimmten Winkel (den geotropischen Grenzwinkel) mit der Verticalen macht, wie dies bei den schief wachsenden Nebenwurzeln von mir bewiesen wurde.

Unterliegt nun aber ein radiär gebautes und allseitig gleich empfindliches Organ dem Licht und der Schwere zugleich, so sind verschiedene Combinationen von Heliotropismus und Geotropismus möglich, und davon hängt es ab, ob das Organ orthotrop oder plagiotrop wird. Nehmen wir, sofern es sich um oberirdische Organe handelt, den Geotropismus ein für alle mal als negativ an, so bieten sich folgende Fälle dar: Der Geotropismus ist für sich allein so stark, dass er das Organ vertical richtet (der gewöhnliche Fall), oder nur so, dass er ihm eine schiefe Stellung giebt (Epheu). In jedem dieser beiden Fälle aber kann das Organ positiv oder negativ heliotropisch sein, und ferner kann in jedem dieser Fälle der resultirende Lichtstrahl vertical oder schief sein und in allen Fällen kommt endlich die Lichtintensität in Betracht, von der es z. B. abhängt, ob eine Marchantia breit und plagiotrop, ob ein Tropaeolumspröss positiv oder negativ heliotropisch ist. Man kann für die hieraus sich ergebenden Combinationen die Fälle construiren, wann plagiotroper oder orthotroper Wuchs eintreten muss. Ich will jedoch nur die wenigen Fälle erwähnen, wo die wirkenden Ursachen direct beobachtet sind. Die entschieden senkrecht wachsenden Keimstengel und Blüthensprosse erlangen ihre verticale Stellung im Freien, wenn sie von keiner Seite her beschattet sind, weil sie so auf allen Seiten ihrer Längsaxe von nahezu gleich starkem Licht getroffen und von gleichen Gravitationswirkungen afficirt werden. Da diese Organe allseitig gleiche Reactionsfähigkeit haben, d. h. allseitig gleichen Geotropismus und allseitig gleichen Heliotropismus besitzen, so ist die Verticale ihre Gleichgewichtslage; so lange sie sich in dieser befinden, ist keine Ursache zu einer Krümmung vorhanden. Diese kann aber eintreten, wenn das Organ von der einen Seite her stärker als von der anderen beleuchtet wird; in diesem Falle wird die neue Gleichgewichtslage nicht nur von dem Winkel, den die resultirende Lichtwirkung mit der Schwere bildet, sondern auch von dem Verhältniss abhängen, in welchem der specifische Heliotropismus zum specifischen Geotropismus steht. Die Intensität des Lichtes ist bei derartigen Organen insofern gleichgiltig, als sie bei jeder Intensität desselben positiv heliotropisch bleiben, im Gegensatz zu Marchantia und Tropaeolum. In diesem Falle wächst ein Organ nur zufällig schief und wird kaum als plagiotrop im entschiedeneren Sinne zu betrachten sein. Dagegen wird ein Organ wirklich plagiotrop, wenn es zugleich negativ heliotropisch und negativ geotropisch ist; der negative Heliotropismus sucht es (auch wenn allseitig gleiche Empfindlichkeit besteht) abwärts, der negative Geotropismus aufwärts zu richten, sobald das Organ durch einen Zufall, durch eine Nutationsbewegung etwa, aus der Verticalen abgelenkt worden ist; je nach der specifischen Empfindlichkeit für Schwere und Licht und je nach der Intensität und Richtung des letzteren wird das Organ eine zum Horizont schiefe oder auch horizontale Gleichgewichtslage erlangen und in dieser geradeaus fortwachsen.

Man sieht aus den voranstehenden Betrachtungen, dass die radiäre Structur und die allseitig gleiche Empfindlichkeit eines Organs die erste und wichtigste Bedingung des Orthotropismus ist, dass es aber trotzdem noch von anderen Bedingungen abhängt, ob es wirklich orthotrop oder plagiotrop wird. Beachtet man ferner, dass die allseitig gleiche Empfindlichkeit für positiven Heliotropismus und Geotropismus zugleich ein merkwürdiges Zusammentreffen ist, dass offenbar eine mehr oder minder grosse Verschiedenheit verschiedener Seiten des Organs viel wahrscheinlicher ist, und dass diese nothwendig zum Plagiotropismus führt, so leuchtet ein, dass es viel mehr plagiotrope als orthotrope Organe geben muss, wie es ja auch thatsächlich geschieht; schon der seitliche Ursprung aus einem kräftig wachsenden Muttersprosse ist im Allgemeinen mit einer Neigung zur Dorsiventralität oder geradezu mit entschiedener Dorsiventralität verbunden und führt dann zum Plagiotropismus.

Ist ein Organ so gebildet, dass es auf der einen Seite anders als auf der gegenüberliegenden gegen äussere, das Wachsthum beeinflussende Kräfte (Licht, Schwere, Berührung, Feuchtigkeit) reagirt, so kann es, auch wenn diese Kräfte einzeln oder combinirt in derselben Richtung wirken, nicht in derselben Richtung seine Gleichgewichtslage finden und geradeaus wachsen; vielmehr wird es sich zu jener Richtung schief oder selbst rechtwinkelig stellen. So verhalten sich, wie oben gezeigt wurde, die breiten Thalluslappen der Marchantien und andere niedere Kryptogamen; ebenso die grosse Mehrzahl der Laubblätter mit verschieden organisirter Ober- und Unterseite. Ein dorsiventrales, daher plagiotropes Organ kann stielrund sein, es genügt, dass es auf verschiedenen Seiten verschieden reagirt; in den typischen Fällen ist es aber flach, blattartig ausgebreitet. In diesem Falle kann, wie oben dargestellt wurde, das dorsiventrale und plagiotrope Organ in ein radiäres und orthotropes umgewandelt werden, wenn es sich so einrollt, dass die eine Fläche nun die Oberfläche der Rolle bildet, weil in diesem Falle das Organ allseitig gleichartig auf äussere Einflüsse reagirt. Denn der wesentliche Charakter der orthotropen Organe liegt darin, dass jedem Radius des Querschnitts ein symmetrisch gleicher Radius entspricht, so dass äussere gleiche Kräfte auf entgegengesetzten Seiten nothwendig auch gleiche Wirkung ausüben. In diesem Falle muss das radiär gebaute Organ sich so stellen, dass es allseitig von seiner Längsaxe von gleichen Kräften getroffen wird, um im Gleichgewicht zu sein und geradeaus fortwachsen zu können.

Wie ein plagiotropes Organ durch Einrollung orthotrop werden kann, so kann umgekehrt ein orthotropes durch Entrollung (durch Flachwerden) den dorsiventralen Charakter zur Geltung bringen, wie es bei vielen in der Knospe eingerollten Laubblättern durch Entrollung bei der Entfaltung geschieht. Gelänge es, einen orthotropen Stengel so aufzuschlitzen und dann flach auszubreiten, dass ohne Gefährdung des Lebens die bisherige

Aussenseite die eine Fläche des ganzen, die bisherige Innenseite (des hohl gedaehten Organs) die andere Fläche bildete, so hätte man ein dorsiventrales Organ, welches gegen äussere Kräfte beiderseits anders reagiren, sich wie ein plagiotropes verhalten müsste. Etwas dem Entsprechendes bieten in der That sogar die Längshälften eines aufrechten Stengels, wenigstens insofern sie geotropisch verschiedene Krümmungen annehmen, je nachdem sie mit der Schnittfläche oder der Oberfläche abwärts horizontal gelegt werden.

Da nun also die Frage, ob ein Organ plagiotrop oder orthotrop sein werde, davon abhängt, ob es dorsiventral oder radiär gebildet ist, so wird bei weiterer Verfolgung der Causalreihe zunächst zu untersuchen sein, von welchen Ursachen die dorsiventrale oder radiäre Structur des Organs selbst abhängt. Es zeigt sich nun, dass diese Ursachen in manchen Fällen erkannt, in anderen bis jetzt nicht erkannt sind. Sofern es sich um die erkennbaren handelt, sind aber zunächst zwei Kategorien zu unterscheiden: die Ursachen der Dorsiventralität sind entweder äussere oder innere.

§ 13. Aeussere Ursachen der Dorsiventralität

sind bis jetzt nur in sehr wenigen Fällen constatirt; so zeigte PFEFFER (diese »Arbeiten« I p. 92), dass die Berührung mit einem festen Körper oder auch die längere Zeit fortgesetzte Einwirkung der Schwere von der einen Seite her darüber entscheidet, welche Seite der bilateralen, aber noch nicht dorsiventralen Brutknospe von Marchantia zur Wurzelseite wird; davon hängt es dann ab, welche Seite des ersten und aller folgenden Sprosse sich als Wurzelseite constituirt.

Ich habe ferner im Vorhergehenden dargethan, dass die stärkere Beleuchtung von der einen Seite her bei hinreichend langer Dauer darüber entscheidet, welche Seite des anfangs radiären Sprosses von Epheu und Tropaeolum zur Rücken- und Bauchseite werden soll, wobei freilich der Unterschied hervortritt, dass bei Marchantia (und Selaginella) die einmal bei der Keimung durch äussere Kräfte hervorgerufene Dorsiventralität eine durchaus bleibende ist, während beim Epheu dieselbe an jedem wachsenden Sprossende umgekehrt werden kann.

Aus LEITGEB's Untersuchungen an Lebermooskeimen sowie meinen oben erwähnten Sporen-Aussaaten von Marchantia scheint hervorzugehen, dass das Licht die Dorsiventralität der Keimscheiben verschiedener Lebermoose bestimmt. In all diesen Fällen dürfte aber, wie bei den aus Brutknospen erwachsenen Marchantien und bei den Sprossen von Selaginella, die einmal hervorgerufene Dorsiventralität eine unveränderliche sein. Dagegen werden soeben (botan. Zeitung 1878, p. 771) von BAUKE merkwürdige Beispiele der Veränderung der Dorsiventralität durch eine äussere Einwirkung beschrieben. »Der fortwachsende Scheitel richtet sich bei

Prothallien von Lygodium, zumal bei älteren, nicht selten senkrecht nach oben. Sobald nun dieser Fall eintritt, erscheinen regelmässig die bisher auf die Unterseite des Vorkeims beschränkten Rhizoiden auch auf der nun senkrechten bisherigen Oberseite, mag dieselbe dem Licht zu- oder abgekehrt sein. Ferner: alte, wuchernde Prothallien von Balantium antarcticum haben die Eigenthümlichkeit, dass bei ihnen nicht nur eine derartige Aufrichtung des fortwachsenden Scheitels verbreitet ist, sondern dass der letztere sich auch leicht wieder abwärts richtet und dass die Aufwärtskrümmung sich auf diese Weise öfter wiederholen kann. Hier tritt nun mit grosser Schärfe nicht nur der für Lygodium soeben beschriebene Vorgang ein, sondern es zeigt sich auch, dass, sobald der Scheitel sich nach rückwärts umbiegt, wie es oft vorkommt, — wobei natürlich die ehemalige Unterseite zur Oberseite wird und umgekehrt, — die Bildung von Rhizoiden an der ehemaligen Unterseite allmälig ganz aufhört und nunmehr nur auf die ehemalige Oberseite beschränkt bleibt. Hieraus folgt also, dass die Bilateralität (Dorsiventralität) des Prothalliums von Balantium und wahrscheinlich des Farnprothalliums überhaupt keine inhärente ist. Wie die Rhizoiden, verhalten sich auch die Archegonien; immer treten diese mit jenen zusammen auf, resp. verschwinden, wenn jene aufhören.« — Die Dorsiventralität dieser Prothallien scheint also ähnlich, wie die des Epheus, an dem fortwachsenden Theil durch äussere Einwirkungen verändert, selbst umgekehrt zu werden.

Dass aber neben der äusseren Ursache immer noch eine bestimmte innere Disposition vorhanden sein muss, welche es erst ermöglicht, dass jene auf die innere Organisation so einwirkt, dass eine Verschiedenheit von Bauch- und Rückenseite entsteht, und dass diese innere Disposition sich an derselben Pflanze ändern kann, das zeigt sich sofort, wenn man beachtet, dass derselbe Marchantienspross, der vorher dorsiventral und plagiotrop war, später aus seinen Vegetationspunkten orthotrope Fruchtträger bildet, bei genau derselben Beleuchtung. Ebenso ist es bei den Sporenaussaaten von Funaria, deren Protonema streng plagiotrop wird, unter dem Einfluss derselben Beleuchtung, bei welcher nachher aus dem plagiotropen Protonema die orthotropen und radiären Laubsprosse entstehen.

§ 14. Innere Ursachen der Bilateralität und Dorsiventralität.

Die einfache Bilateralität, die Ausbildung zweier symmetrisch gleicher Hälften, wie wir sie in reinster Form an den beiden flachen Seiten der Brutknospen von Marchantia, an den symmetrischen Längshälften dicotyler Embryonen vorfinden, wird wohl immer auf innere Wachsthumsgesetze zurückzuführen sein, ähnlich wie die Symmetrie der Krystalle ja auch von äusseren Kräften unabhängig ist. Dass dagegen diejenige Form der Bilateralität, welche ich als Dorsiventralität bezeichne und die darin

besteht, dass zwei verschieden organisirte oder doch verschieden reagirende Seiten des Organs ausgebildet sind — dass diese durch äussere Kräfte wenigstens in gewissen Fällen verursacht oder verändert werden kann, wurde soeben betont. Dem gegenüber kommen aber zahlreichere Fälle vor, wo die Dorsiventralität zunächst durch die Wachsthumsgesetze der Pflanze selbst hervorgebracht wird. Suchen wir auch hier das causale Verhältniss soweit als möglich festzustellen, so zeigt sich zunächst ein Moment von weitreichender Bedeutung in der Art, wie ein Organ von seinem Mutterorgane abhängt. Ich will zum Beweis nur auf einige bekannte Thatsachen hinweisen; zuerst auf die Bilateralität vieler Winterknospen an dicotylen Holzpflanzen, von denen HOFMEISTER auf Grund sehr unvollständiger Beobachtung glaubte, ihre dorsiventrale Bilateralität werde durch Licht und Schwere bewirkt, wogegen ich 1870 (Lehrbuch 2. Aufl. p. 185)[1]) aus der Stellung dieser Knospen an dem Muttersprosse den Beweis führte, dass ihre Bilateralität und Dorsiventralität nur von inneren Ursachen abhängen könne. Da ich loco citato das Nöthige bereits gesagt habe, so will ich es hier nicht wiederholen. Dass an orthotropen Hauptstämmen die Aeste horizontal oder unter einem specifisch bestimmten Winkel schief zum Horizont stehen, obgleich sie derselben Beleuchtung und demselben Geotropismus wie jener unterliegen, dass sie also mehr oder weniger plagiotrop und dorsiventral sind, dieses Verhalten kann wohl nur durch eine Abhängigkeit der Aeste vom orthotropen Hauptstamm erklärt werden. Dafür spricht die bekannte Thatsache, dass nach Wegnahme des Gipfels des Hauptstammes der nächste Ast oder die nächsten Aeste ihren Plagiotropismus verlieren, sich aufrichten und nun ähnlich wie der Gipfel des Hauptstammes orthotrop fortwachsen. Ein exquisites Beispiel dieser Art zeigt eine Abies Cephalonica im Würzburger Garten, die vor 6 Jahren ihren eben auswachsenden Gipfel durch einen Nachtfrost im Mai verlor. Die drei vorjährigen obersten, bereits stark verholzten Quirläste begannen im folgenden Sommer sich zu heben, bald aber bekam einer die Oberhand; er krümmte sich an den schon verholzten Theilen im Laufe der nächsten zwei Sommer so, dass seine Spitze vertical aufwärts wuchs, die beiden andern blieben schief. Der aufrecht gewordene, früher horizontale Ast bildete dann die gewohnten Astquirle und seitdem hat der Baum wieder einen normalen Gipfel, der sich in Nichts von dem früheren unterscheidet. Dass auch bei gekappten Hauptwurzeln von Keimpflanzen die sonst plagiotropen Nebenwurzeln, wenn sie nahe der Wundfläche entstehen, weniger plagiotrop oder ganz orthotrop werden und die Spitze der Hauptwurzeln ersetzen, ist ebenfalls leicht zu constatiren, z. B. an keimenden Eicheln, Bohnen u. s. w. Diese an den Aesten sich vollziehende Veränderung in Folge der Wegnahme des Gipfels kann aber nicht, wie allgemein gesagt wird und

1) In den späteren Auflagen unverändert wiederholt.

auch ich früher glaubte, aus der Annahme erklärt werden, dass die Säfte, welche früher dem Gipfel zuströmten, den nächsten Aesten zu Gute kommen, wodurch diese kräftiger wachsen und stärker geotropisch werden. Sie könnten ja auch stärker wachsen und dabei plagiotrop bleiben wie früher. Kappt man den Gipfel eines plagiotropen Epheu- oder Kürbissprosses ab, so werden die nächsten Knospen keineswegs orthotrop, obgleich auch sie jetzt kräftiger wachsen.

Worin der Einfluss besteht, den der orthotrope Gipfel auf die Richtung der nächsten Aeste ausübt, ist uns ganz unbekannt und hier sollte nur constatirt werden, dass ein solcher Einfluss überhaupt existirt. Der auf diese Art hervorgebrachte Plagiotropismus der Seitensprosse kann inhärent sein, oder leicht beseitigt werden; bekanntlich genügt es bei manchen schiefen und dorsiventralen Aesten, sie vertical aufwärts zu befestigen, um aus ihnen einen orthotropen Gipfel zu machen, bei anderen, wie bei Araucaria excelsa, ist dies selbst an eingewurzelten Seitensprossen unmöglich.

Dass es nicht allein an der Energie des Wachsthums (dem »Säftezufluss«) liegt, wenn seitliche Organe am aufrechten Stamm plagiotrop werden, zeigen am besten diejenigen Laubblätter, welche die Knospe, aus der sie entspringen, weit überwachsen, es liegt eben in der inneren Natur der plagiotropen Blätter, dass sie auch in diesem Falle plagiotrop sind. Wenn ferner das unterirdische Rhizom von Equisetum horizontale, abwärts wachsende und orthotrop aufwärts wachsende Sprosse bildet, alles unter dem gleichen Einfluss der Schwere und bei völligem Abschluss des Lichts, so müssen es wohl rein innere Ursachen sein, die diesen Unterschied bewirken. Wollte man ihn durch den verschiedenen Säftezufluss erklären, so entstünde eben die Frage, warum dieser selbst so verschieden sei. Ebensowenig wie der »Säftezufluss« überhaupt, kann auch die Annahme, dass in dem einen oder anderen Falle eine Turgescenzsteigerung des Gewebes auf der einen oder anderen Seite darüber entscheidet, ob das Organ aufwärts, abwärts oder seitwärts wächst, für unsere Frage irgend etwas entscheiden, denn auch hier kommt sofort die Gegenfrage, warum denn die Turgescenz auf der einen oder anderen Seite sich verstärkt. Es handelt sich hier eben um die Ursache, welche dies bewirkt, und eben diese unbekannte Ursache ist es, auf welcher die Anisotropie verschiedener Theile der Pflanze beruht. Diese inneren Ursachen aber wechseln ganz ungemein von Species zu Species, während z. B. der wachsende Gipfel bei Abies cephalonica und pectinata verursacht, dass die Seitensprosse bilateral, dorsiventral und horizontal gleich anfangs werden, treiben die Quirlknospen unter dem Gipfel von Pinus austriaca u. a. im Frühjahr gleichzeitig mit der Gipfelknospe in verticaler Richtung aus, sie sind anfangs orthotrop, wie der Stammgipfel und erst im Lauf der Jahre werden sie mehr und mehr horizontal und in ihrer Verzweigung bilateral. Ebensowenig wie in diesen

Fällen wird man aus dem »Saftzufluss« oder auch aus der veränderten Turgescenz erklären können, warum Polygonum aviculare stark plagiotrop, andere Polygonumarten orthotrop sind. Ganz hinfällig wird ohnehin eine solche Erklärung, wenn es sich um die Anisotropie der verschiedenen Theile einer einzelligen (oder nicht cellulären) Pflanze, wie der Caulerpa, Vaucheria, der Mucorineen u. a. handelt, ganz abgesehen von den entsprechenden Vorgängen bei den Myxomyceten.

Die Anisotropie der Theile einer Pflanze ist die verschiedene Reactionsfähigkeit der Letzteren gegenüber gleichen äusseren Reizen. Ebensowenig wie man die Thatsache, dass nur der Sehnerv Licht, nur der Hörnerv Töne, nur der Geruchsnerv Gerüche u. s. w. empfindet, aus dem Blutstrom und seinen Druckänderungen erklären kann, ebensowenig lässt sich die Thatsache, dass manche Pflanzentheile positiv, andere negativ heliotropisch oder geotropisch oder für Berührung empfindlich sind, und dem entsprechende Wachsthumsrichtungen zeigen, durch Saftbewegungen und Turgescenzänderungen erklären. Es sind eben hier zwei ganz verschiedene Fragen zu unterscheiden, die in der Literatur mehrfach verwechselt worden sind. Wenn es sich um die mechanische Erklärung einer heliotropischen oder geotropischen Bewegung handelt, so müssen Saftbewegungen und Turgescenzänderungen dabei eine Rolle spielen, ebenso gut wie bei der Reizbewegung eines Mimosenblattes oder einer empfindlichen Ranke. Eine ganz andere Frage ist es aber doch, warum gerade nur gewisse Organe, ja selbst einzelne Theile einer Zelle nur durch bestimmte äussere Einflüsse in dieser Weise angeregt werden, andere Theile aber anders. Hier bleibt einstweilen keine andere Annahme übrig als die, dass sich die lebende Pflanzensubstanz derart innerlich differenzirt, dass einzelne Theile mit specifischen Energien ausgerüstet sind, ähnlich wie die verschiedenen Sinnesnerven der Thiere. Die Anisotropie der Pflanzen erfüllt ja auch für diese wesentlich dieselben Zwecke, wie die Sinneswahrnehmungen für die Thiere. Während bei diesen aber durch die äusseren Reize Muskelbewegungen ausgelöst werden, sind es bei den Pflanzen Turgescenzänderungen der Zellen und durch diese veranlasste Wachsthums- (oder Spannungs-) Aenderungen und daraus folgende Bewegungen. Das Problem liegt also betreffs der Anisotropie nicht in der Frage, wie an einem gegebenen bestimmten Pflanzentheil die Mechanik der durch äussere Kräfte ausgelösten Krümmung zu Stande kommt, sondern darin, warum gegenüber gleichen äusseren Kräften das eine Organ so, das andere anders reagirt, was doch eben nur von inneren Zuständen der Organe abhängen kann, wobei freilich nicht ausgeschlossen ist, dass der innere Zustand selbst schon durch äussere früher einwirkende Kräfte bleibend verändert worden sein kann.

§ 15. Morphologie und Anisotropie der Pflanzen.

Es wurde soeben kurz angedeutet, dass die Anisotropie der Pflanzen, oder was dasselbe bedeutet, die verschiedene Reactionsfähigkeit ihrer Theile gegen gleiche äussere Kräfte, für die Pflanze eine ähnliche Bedeutung hat, wie die Sinneswahrnehmungen für die Thiere, nämlich die, den Organismus in einen geregelten Wechselverkehr mit der Umgebung, mit der Aussenwelt zu versetzen und ihn auf die von aussen empfangenen Eindrücke in zweckmässiger Weise reagiren zu lassen, was bei den Pflanzen gewöhnlich durch Wachsthumsänderungen geschieht, bei den sogen. reizbaren Organen aber auch durch blosse Turgescenzänderungen erreicht wird. Die Art, wie die Anisotropie auf die verschiedenen Organe vertheilt ist, bestimmt ganz wesentlich die Lebensweise, die biologischen Gewohnheiten jeder Species. Ob eine Pflanze aufrechte Laub- und Blüthensprosse bildet, ob sie ganz oder theilweise auf dem Boden oder in diesem hinkriecht, ob sie klettert, rankt oder schlingt, ob sie strauchartig oder baumartig wächst, hängt in letzter Instanz von der Anisotropie ihrer Organe ab.

Damit ist aber zugleich der Antheil bezeichnet, den die Anisotropie an der äusseren Gestaltung der Pflanze nimmt. Versuchen wir es einmal, uns vorzustellen, wie irgend eine anisotrope Pflanze aussehen müsste, wenn ihre verschiedenen Theile nicht anisotrop, sondern isotrop wären, wenn alle Theile auf gleiche äussere Einflüsse gleichartig reagirten; dann würde die Hauptwurzel sammt ihren Nebenwurzeln, der Hauptstamm sammt seinen Zweigen und den Blättern in derselben Richtung wachsen; ein unförmliches Conglomerat von Organen würde entstehen, welches ebenso lebensunfähig wie formlos wäre. Dass die Pflanzen in ihren specifisch charakteristischen Formen gesehen werden, dass die Wurzeln und Rhizome unterirdisch sich verbreiten, dass aufrechte Stämme, Ausläufer und schiefe oder horizontale Seitensprosse da sind, dass die einen klettern, andere ranken oder schlingen, die einen an senkrechten Felswänden oder Baumstämmen, die anderen auf flacher Erde kriechen, wieder andere im Wasser leben oder auf ihm schwimmen u. s. w., alle diese mit der äusseren Form der Species innigst verbundenen biologischen Eigenschaften sind nur der Ausdruck der Art und Weise, wie die einzelnen Organe einer Pflanze auf äussere Kräfte, zumal auf Schwere und Licht reagiren, oder in welcher Art sie ihre Gleichgewichtslage finden.

Dabei ist es im Allgemeinen gleichgiltig, ob die sogen. morphologischen Differenzirungen der Species gegeben sind; ob Wurzeln, Stammtheile, Blätter, Befruchtungsorgane u. s. w. erzeugt werden. Bei den Thallophyten ohne diese »morphologischen« Differenzen herrscht dieselbe Anisotropie der Theile, wie bei den Moosen und Gefässpflanzen; vom Standpunkt der Descendenztheorie aus gesehen, erscheint also die Anisotropie älter, tiefer

im Wesen der Pflanze begründet, als die morphologischen Differenzirungen, die vielleicht durch die Anisotropie erst eingeleitet worden sind. Jedenfalls aber zeigen die eben gemachten Andeutungen, dass die bisher in der Morphologie so ganz überwiegend, ja fast ausschliesslich als massgebend betrachteten Grundformen des Pflanzenkörpers, die durch die Begriffe Wurzel, Stamm, Blatt repräsentirt werden, nur ganz einseitig das eine Element der Gestaltung der Pflanze hervorheben, während ein mindestens ebenso wichtiges und gewiss älteres und tiefer liegendes in der Anisotropie der Organe zu finden ist.

Ein Thallophyt ohne echte Wurzeln, Blätter und Stammtheile kann vermöge der Anisotropie seiner »morphologisch gleichartigen« Auszweigungen die mannigfaltigsten Formen annehmen und durchaus lebensfähig sein, während eine Gefässpflanze mit all' ihren differenzirten Organen, Wurzeln, Blättern, Stammtheilen, ohne Anisotropie derselben ein unförmliches, ja lebensunfähiges Conglomerat wäre.

Diese Erwägungen zeigen, dass, wenn es sich um die Erforschung der Ursachen der Pflanzengestalt, also um die wissenschaftliche Morphologie handelt, die bisher allein beachteten sogen. morphologischen Differenzirungen und die Stellung der Organe an ihren Mutteraxen nur ein einzelnes Moment ganz einseitig hervorheben, neben welchem die Anisotropie der Theile als ein ebenso wichtiges Element der Pflanzenform zu beachten wäre.

Würzburg, im December 1878.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg

Jahr/Year: 1882

Band/Volume: 2

Autor(en)/Author(s): Sachs Julius

Artikel/Article: Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile 226-284