XVII.

Stoff und Form der Pflanzenorgane.

Von

Julius Sachs.

(Mit 2 Holzschnitten.)

§ 1.

Ein fundamentaler Übelstand, an welchem die bisherige Morphologie leidet, liegt darin, dass sie die Formen der Pflanzenorgane ohne jede Rücksicht auf ihre materielle Beschaffenheit betrachtet; die Form eines Organs wie die einer ganzen Pflanze wird von ihr als etwas für sich Existirendes, unabhängig von jeder materiellen Grundlage angesehen. Daraus folgt aber ohne Weiteres, dass die bisherige Morphologie nur mit begrifflichen Classificationen der organischen Formen sich beschäftigen kann; die causale Auffassung der Formen ist bei diesem Standpunkt der Morphologie eo ipso ausgeschlossen, denn von Causalität kann nur da die Rede sein, wo es sich um die Materie der Dinge, und nicht bloß um ihre abstracte Form handelt, weil Materie und Causalität im Grunde identische Begriffe sind. Soll also die Morphologie in die Reihe der ächten Naturwissenschaften eingeführt werden, soll sie es versuchen, das Princip der Causalität auch auf die Pflanzenformen anzuwenden, so ist der erste Schritt, der hier geschehen muss, die Berücksichtigung der materiellen Beschaffenheit der Organe, denn nur in dieser können die Ursachen ihrer Formen gesucht werden. Wie die Form eines Wassertropfens oder eines Krystalls der nothwendige Ausdruck von Kräften ist, welche die betreffende Materie unter dem Einfluss ihrer Umgebung beherrschen, so kann auch die organische Form nur der äußerliche Ausdruck von stoffbewegenden Kräften sein, die sich in der Pflanzensubstanz geltend machen.

Macht man sich frei von der hergebrachten Betrachtungsweise der Morphologie, legt man das Vorurtheil ab, als ob die Pflanzenformen ganz in abstracto für sich existirten, so lehrt die unbefangene und alltäglichste Betrachtung, dass mit den Formverschiedenheiten der Organe materielle Substanzverschiedenheiten derselben verbunden sind, und nach den in der

gesammten Naturwissenschaft geltenden Principien werden wir annehmen müssen, dass aus diesen jene causal abzuleiten sind. Außerdem lehrt ja die Erfahrung, dass jede Substanz, ob es sich um Elemente, einfache oder höchstcomplicirte Verbindungen derselben, wie sie z. B. in den Eiweißstoffen vorliegen, handelt, mit der Eigenschaft begabt ist, bestimmte ihr eigenthümliche Formen, außerhalb des Organismus im Allgemeinen krystallinische Gestalten, anzunehmen; wenn unter dem Einfluss der Lebensvorgänge im Organismus statt der krystallinischen Formen viel complicirtere organische Gestalten entstehen, so macht sich doch auch in diesen eben nur die Thatsache geltend, dass die in der Materie thätigen Kräfte immer dahin streben, ihr bestimmte äußere Formen aufzuprägen, welche man als die relativen Gleichgewichtslagen der Molekülle betrachten kann. Will man diese Thatsache, wie es bereits von älteren Naturforschern geschehen ist, mit dem Worte Gestaltungstrieb bezeichnen, so wird dagegen wenig einzuwenden sein, und jedenfalls ist eine solche Annahme besser und den allgemeinen Principien der Naturwissenschaft entsprechender, als die der bisherigen Morphologie zu Grunde liegende Platonische Ideenlehre, nach welcher: »das Bild des ganzen Organismus, welches erst in der Zukunft materiell fertig gestellt wird, schon vor und bei Anlage der Theile in der Gegenwart virtuell als Bewegungsursache wirkt, gleichwie der Riss, nach welchem der Bauarbeiter seine Werkstücke einsetzt.« [1]) Eine derartige Auffassung der organischen Formen und ihres Werdens ist eben nur dann möglich, wenn man, wie es bisher geschieht, die organischen Formen als etwas für sich Existirendes und so betrachtet, als ob die Pflanzenorgane selbst gar nicht aus realer Materie mit ihren Kräften und Reactionen gegen äußere Angriffe bestünden.

Es soll ja nicht geläugnet werden, dass es für manche Zwecke der Forschung, wo es sich zunächst um eine rein begriffliche Orientirung in den Erscheinungen handelt, zweckmäßig und geboten ist, von dem materiellen und causalen Verhältniss der organischen Formen ganz zu abstrahiren [1]), wie ja auch die vollendetste Morphologie, die wir besitzen, ich meine die Krystallographie, temporär von der materiellen Eigenthümlichkeit der reell existirenden Krystalle abstrahirt, und ganz abstract nur die Formverhältnisse derselben rein geometrisch betrachtet. Wie aber die Krystallographie ihren rein formalen, geometrischen Charakter abstreift, wenn sie darauf ausgeht, die chemisch-physikalischen Eigenschaften der Krystalle mit ihren Formverhältnissen in causale Beziehung zu setzen (vergl. Groth's physikalische Krystallographie, Leipzig 1876), so muss auch die

1) Johannes Hanstein (Über den Zweckbegriff in der organischen Natur. Bonn 1880) hat sich durch Aufstellung dieses Satzes das Verdienst erworben, den Grundgedanken der von Schimper und Braun begründeten Morphologie klar zu legen.

2) Was ich auch in meinem Lehrbuch (Einleitung zur Morphologie der äußeren Gliederung) gethan und ausgesprochen habe.

Morphologie der organischen Formen stets im Auge behalten, dass die rein abstracte Betrachtung der letzteren eben nur eine vorläufige, aber keine abschließende ist, dass es sich vielmehr darum handelt, auch hier die Form als den Ausdruck der jeder Materie gegebenen Kräfte causal aufzufassen. Wie die Abnormitäten der Krystalle, die sogenannten Wachsthumsformen derselben, dem Krystallographen willkommene Anhaltspunkte darbieten, um über die Abhängigkeit der Krystallbildung von Umständen und äußeren Ursachen ein Urtheil, und in die ursächlichen Verhältnisse der Krystallbildung selbst einen Einblick zu gewinnen, so hat man auch von jeher die abnormalen organischen Bildungen mit tieferem Interesse betrachtet, offenbar in der mehr oder minder bewussten Erkenntniss, dass in solchen Fällen besondere, wenn auch unbekannte Ursachen, welche die materielle Grundlage der Organe beeinflussen, zugleich die Gestaltungsverhältnisse derselben verändern; es ist die, wenn auch dunkle Ahnung, dass die organischen Gestalten nicht bloß die Nachahmungen Platonischer Ideen im oben citirten Sinne sind, sondern dem Causalitätsprincip unterliegen.

Vor der Ausbildung der jetzt geltenden formalen Morphologie herrschte eine naivere Anschauung von den ursächlichen Beziehungen zwischen organischer Form und organisirbarer Materie; sehr klar spricht sich dies aus in einigen Sätzen DUHAMEL's, wenn er, gestützt auf seine Untersuchungen über das Verhalten umgekehrt gepflanzter Bäume, sagt:[1] »ces expériences font connaître qu'il n'est point du tout dans l'ordre naturel que les racines soient au dessus des branches. Il paraît que la sève qui doit développer les racines a une disposition pour descendre, pendant que celle qui doit développer les branches en a une pour monter«. Der letzte dieser Sätze beruht auf einer jener Zeit entsprechenden und wohl eben desshalb nicht besonders ausgesprochenen Hypothese, dass in der Pflanze zweierlei »Säfte« enthalten seien, deren einer zur Bildung der Sprosse, der andere zur Erzeugung der Wurzeln geeignet ist, und zugleich wird behauptet, dass von diesen beiden Säften der eine aufwärts, der andere abwärts sich zu bewegen sucht. Diese Annahme DUHAMEL's steht in ebenso scharfem Widerspruch zu den physiologischen wie zu den morphologischen Ansichten unserer Zeit. Zu den physiologischen in so fern, als man sich gewöhnt hat, Eiweißstoffe, Kohlehydrate und Fette ein für allemal und schlechthin als die Bildungsstoffe der Organe zu betrachten, was ja der directen mikrochemischen Beobachtung entspricht, wobei jedoch gänzlich unerklärt bleibt, wie es denn zugeht, dass dieses überall anscheinend gleiche Bildungsmaterial so ganz verschieden geformte und in ihrer materiellen Beschaffenheit so ganz verschieden geartete Organe, wie z. B. Wurzeln, Laubblätter, Staubfäden, Samen erzeugt. Man braucht die hier angedeutete thatsächliche Be-

1) DUHAMEL, Physique des arbres. 1878, II, pag. 124.

ziehung nur klar aufzufassen, um sofort wahrzunehmen, dass hier eine weite Lücke in der Forschung und selbst in der bloßen Fragestellung vorhanden ist. Wenn es sich in der That ganz allein um ein in sich gleichartiges Bildungsmaterial in der ganzen Pflanze und in allen ihren Theilen handelte, so wäre durchaus nicht einzusehen, wie aus diesem verschieden geformte Organe mit verschiedenen materiellen Eigenschaften entstehen sollten. — Noch viel fremdartiger nimmt sich Duhamel's Satz der jetzt herrschenden Morphologie gegenüber aus, da sich diese, wie schon erwähnt, um die materielle Beschaffenheit der verschiedenen Pflanzenorgane überhaupt gar nicht kümmert, die abstracten Formen derselben als das primär Existirende betrachtet und so thut, als ob die materielle Substanz dabei etwas ganz Nebensächliches und Passives wäre.

Es ist aber nicht zu verkennen, dass in den citirten Sätzen Duhamel's eben so naiv als richtig der Ausdruck für eine große Zahl von Vegetationserscheinungen gegeben ist, und diese Sätze sind nicht minder werthvoll desshalb, weil sie den jetzigen Anschauungen der Physiologie und Morphologie zugleich widersprechen. Jeder unmittelbare Ausdruck einer Thatsache ist in der Wissenschaft werthvoller als die temporären Abstractionen und Schematisirungen, welche zeitweilig nöthig sind, um sich vorläufig theoretisch zurechtzufinden, die aber jedesmal aufgegeben oder corrigirt werden müssen, wenn sich ein herrschend gewordenes Schema unzulänglich erweist.

Legt man das in Duhamel's Sätzen enthaltene Princip weiteren Beobachtungen zu Grunde, so ergibt sich zunächst, dass es sich nicht bloß um specifisch wurzelbildende und specifisch sprossbildende Stoffe handeln kann, dass wir vielmehr ebensoviele specifische Bildungsstoffe werden annehmen müssen, als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind; von den geringeren Verschiedenheiten, wie sie in den verschiedenen Blattproductionen auftreten, abgesehen, würden wir vor Allem den Sexualorganen entsprechende Bildungsstoffe anzunehmen haben, und bei den Kryptogamen den ungeschlechtlichen Sporangien eine besondere Art von Bildungsstoffen zuschreiben müssen. Halten wir uns zunächst an die bereits mehr oder weniger ausgebildeten Organe, so bedarf es kaum einer besonderen Untersuchung, um ihre materielle Verschiedenheit zu constatiren: dass Laubblätter, Zwiebelschalen, Schuppen, Staubgefäße, Karpelle, Antheren und Ovula, Antheridien, Archegonien und Sporangien neben ihrer verschiedenen Form auch materiell verschieden sind, zeigt der Augenschein, ihre Consistenz, Geschmack, Geruch, chemische Reactionen, Verhalten gegen Schwere und Licht, die Verschiedenheit der Aschenmischung u. s. w. Man könnte freilich einwenden, dass diese materiellen Verschiedenheiten erst dann bemerklich werden, wenn die morphologische Natur der Organe bereits festgestellt ist, und dass an den

Vegetationspunkten zu der Zeit, wo die erste Anlage der verschiedenen Organe stattfindet, wo über Form und Anordnung derselben entschieden wird, jene materiellen Verschiedenheiten noch nicht vorhanden seien. Dagegen lässt sich aber erwiedern, dass eben nicht zu begreifen wäre, wie formale Verschiedenheiten schon bei der Anlage der Organe ohne Verschiedenheit in ihrer materiellen Substanz zu Stande kommen sollten, und wenn es bisher nicht gelungen ist, an den noch ganz aus Urmeristem bestehenden jungen Blättern, Sporangien, Sexualorganen u. s. w. materielle Verschiedenheiten aufzufinden, so beweist das nur, dass man einerseits noch nicht hinreichend in dieser Richtung untersucht hat, und dass die gewöhnlich angewandten mikrochemischen Reagentien eben nicht hinreichen, feinere chemische Unterschiede neben den Massenreactionen der Eiweißstoffe, Kohlehydrate u. s. w. erkennen zu lassen. Es ist ja auch fraglich, ob es sich hiebei überhaupt um stoffliche Verschiedenheiten handelt, welche durch gewöhnliche chemische Reactionen kenntlich zu machen sind, oder auch nur um solche Stoffe, die, wenn sie sich in Masse darstellen ließen, verschiedene Constitutionsformeln im Sinne der modernen Chemie ergeben würden. Dass das, was ich hier unter materieller Verschiedenheit der specifischen Bildungsstoffe verstehe, weder durch chemische Reactionen, noch durch Constitutionsformeln charakterisirbar zu sein braucht, dafür bietet uns schon die Krystallographie zahlreiche Analogien dar. Dass zwischen der Weinsäure und Antiweinsäure, zwischen diesen beiden und der Traubensäure irgend eine materielle Verschiedenheit besteht, welche ihrer verschiedenen Krystallform entspricht, geht ohne Weiteres aus dem verschiedenen Verhalten ihrer Krystalle dem polarisirten Licht gegenüber hervor; dass ebenso die rechts und links drehenden Quarzkrystalle, welche sich durch gewisse Krystallflächen unterscheiden, irgend eine materielle Verschiedenheit besitzen müssen, die aber mit der chemischen Zusammensetzung zunächst nichts zu thun hat, geht eben hervor aus ihrem verschiedenen Verhalten gegen das polarisirte Licht und ihren damit zusammenhängenden sonstigen physikalischen Reactionen. Es wird keinem Physiker oder Chemiker einfallen, die verschiedenen Krystallformen in derartigen Fällen als die Ursache der materiellen Verschiedenheit zu betrachten, vielmehr nimmt man als selbstverständlich an, dass die materielle Verschiedenheit, die sich schon in den Auflösungen derartiger Stoffe, z. B. der Weinsäure, des Zuckers durch ihre optische Reaction zu erkennen gibt, die Ursache der verschiedenen Krystallform sein muss. Und in diesem Sinne werden wir auch annehmen dürfen, dass materielle Verschiedenheiten in den Bildungsstoffen der jüngsten Pflanzenorgane vorhanden sein können, die außer dem Bereich mikrochemischer Reactionen liegen, in denen wir aber die nächsten Ursachen der verschiedenen organischen Formen zu suchen haben; und nicht bloß der Formen, sondern auch der verschiedenen Reactionen gegen äußere Einflüsse, wie wir sie in der Anisotropie

der Organe[1]) ausgesprochen finden: dass Organe von anscheinend gleicher materieller Beschaffenheit doch entweder positiv oder negativ heliotropisch und geotropisch sein können, sich gegen Berührung und Druck verschieden verhalten, das sind Erscheinungen, welche wir vielleicht am besten in dieselbe Kategorie stellen dürfen, in welche die optisch positiven und negativen Krystalle, die rechts und links drehenden Quarze u. s. w. gehören.

Wenn also betreffs der morphologischen Verschiedenheiten der Pflanzenorgane behauptet wird, dass ihnen entsprechende Verschiedenheiten der materiellen Substanz zu Grunde liegen, und zwar schon bei der ersten Anlage, wo chemische Reactionen und sonstige grobe Eingriffe keine Verschiedenheiten erkennen lassen, so bieten uns die Vorgänge auf unorganischem Gebiet Analogien dar, und mit demselben Recht, wie wir die Krystallformen der Weinsäure und Antiweinsäure, des rechts und links drehenden Quarzes u. s. w. als in ihrer materiellen Substanz begründet annehmen, werden wir auch die verschiedenen Formen der Blätter, Wurzeln, Sexualorgane u. s. w. als durch besondere Bildungsstoffe hervorgerufen betrachten dürfen. Dazu kommt nun aber noch, dass in der Pflanze continuirlich ineinander greifend chemische Processe sich abwickeln, in der Art, dass die entstehenden Produkte durch die schon vorhandenen, vorher entstandenen Substanzen ihrer Natur nach bestimmt werden: wenn anfangs nur sprossbildende und wurzelbildende Stoffe entstehen, so wird eben durch diese unter dem Einfluss der äußeren Einwirkungen nach und nach eine andere Kategorie von Stoffen erzeugt, die sich endlich in den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen in ihrer reinsten Form darstellen; wir können uns den Vorgang ähnlich vorstellen, wie die aufeinander folgenden Processe in einer chemischen Fabrik, wo aus dem ursprünglichen Rohmaterial nach und nach chemische Verbindungen der mannigfaltigsten Art und sogar in bestimmten Krystallformen entstehen, bis endlich das werthvollste Produkt, vielleicht nur in äußerst kleiner Menge zur Reindarstellung gelangt. Wenn diesen Betrachtungen gegenüber die direkte Beobachtung uns als Baumaterial der Organe immer wieder anscheinend gleichartiges Protoplasma, Stärke, Zucker, Fett erkennen lässt, so können in diesen Substanzen selbst Unterschiede der oben angedeuteten Kategorie vorhanden sein, oder aber wir können uns auch vorstellen, dass sehr kleine Quantitäten gewisser Stoffe jene Stoffmassen, mit denen sie gemischt sind, dazu bestimmen, in verschiedenen organischen Formen zu erstarren. Um nur ein Beispiel hervorzuheben, scheint es, dass die Blüten- und Fruchtbildung von einer fortschreitenden Ansammlung der in der Erde gewöhnlich sehr sparsam vorhandenen Phosphate abhängt, und

---

1) Vergl. meine Abhandlung über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile in Arb. des bot. Instit. II, p. 226.

dass erst dann die Pflanze zur Blüten- und Fruchtbildung fortschreitet, wenn ein gewisser Überschuss der Phosphate den anderen Aschenbestandtheilen gegenüber in den Säften eingetreten ist, was ebensowohl bei sonst äußerst ungünstiger, wie bei vollkommenster Ernährung der Pflanze stattfinden kann. Dem entspricht es z. B., dass die normal erst im zweiten Jahre blühende Runkelrübe auf einem stark mit Phosphaten gedüngten Boden häufig schon im ersten Jahre zur Blütenbildung übergeht. — Übrigens soll das hier Gesagte nur ganz ungefähr die Vorstellungsweise andeuten, die ich mit dem Ausdruck verbinde, dass die Form der Pflanzenorgane, welche von der Morphologie als etwas für sich bestehendes betrachtet wird, nur der Ausdruck ihrer materiellen Beschaffenheit sei, und dass, worauf es hier speciell ankommt, Veränderungen der organischen Formen auf Veränderungen in den Ernährungsvorgängen der Pflanzen beruhen. Wenn diese Betrachtungsweise der jetzt herrschenden Morphologie gegenüber fast wie unerhörte Ketzerei erscheint, so ist daran zu erinnern, dass es in der Botanik ein anderes Gebiet gibt, welches von vornherein von der scholastischen Methode der Morphologie verschont geblieben ist, und wo den Principien der Naturwissenschaft entsprechend die Formen der Organe eo ipso als der Ausdruck ihrer materiellen Substanz betrachtet werden: ich meine die Formen der Zellen und ihrer Bestandtheile. Dass Holzzellen und Bastzellen, Holzgefäße und Siebröhren, Parenchymzellen und andere Gewebselemente ihre Formverschiedenheiten materiellen Differenzirungen in der Bildungssubstanz der Pflanze verdanken, daran ist wohl überhaupt niemals gezweifelt worden, und kein Phytotom hat wohl je daran gedacht, dass es für jede einzelne Zellen- und Gewebeform ein ewiges Urbild gebe, nach welchem sie gebildet wird. Die Stärkekörner verschiedener Pflanzen treten bekanntlich vielfach in so charakteristischen äußeren Formen auf, dass man an letzteren ohne Weiteres ihre Herkunft erkennt; dennoch sind wir gewöhnt, die Substanz der Stärkekörner in allen Fällen durch dieselbe chemische Formel zu charakterisiren, während sie in ihrer Löslichkeit und in sonstigen chemischen Reationen kleine Unterschiede erkennen lassen, die vielleicht auf verschiedenen Verunreinigungen der eigentlichen Stärkesubstanz, vielleicht auf allotropen Zuständen der letzteren selbst beruhen, oder sonstwie materiell zu erklären sind; aber jedenfalls haben wir an den Stärkekörnern Beispiele constanter organischer Formen, so gut wie bei den Formen der Organe; während es aber bei letzteren sonderbarer Weise auch jetzt noch nöthig ist, darauf hinzuweisen, dass die substanzielle Beschaffenheit die Form bedingt, ist ein Zweifel in dieser Beziehung den Stärkekörnern gegenüber überhaupt noch nicht ausgesprochen worden.

Nach diesen vorläufigen Bemerkungen ist es nun die Aufgabe der hier folgenden Mittheilungen, eine Reihe von Thatsachen zusammenzustellen, welche, wie ich glaube, geeignet sind, die Ansicht zu rechtfertigen, dass die

Formen der verschiedenen Pflanzenorgane durch ihre materielle Beschaffenheit bedingt werden, und dass die specifisch organbildenden Stoffe durch äußere Einflüsse, speciell durch die Schwere und das Licht, in der Art afficirt werden, dass dadurch in gewissen Fällen die räumliche Anordnung verschiedener Organe bestimmt wird.

§ 2.

Schon bei meinen Untersuchungen über das Etiolement 1863 und 1865 fand ich mich genöthigt, zur Erklärung gewisser Erscheinungen die Annahme zu machen, dass unter dem Einfluss intensiven Lichtes gewisse eigenartige Bildungsstoffe in den Laubblättern erzeugt werden, welche specifisch zur Blütenbildung geeignet sind, und dass dieselben entweder in den überwinternden Reservestoffbehältern aufbewahrt, oder bei Sommerpflanzen aus den assimilirenden Blättern direct den Vegetationspunkten zugeführt werden.

In der Abhandlung »Über den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane« (Beilage zur Botanischen Zeitung 1863) beschrieb ich u. a. eine Reihe von Versuchen, welche beweisen, dass Zwiebel- und Knollenpflanzen wie Tulipa, Hyacinthus, Iris, Crocus, im zeitigen Frühjahr zum Austreiben im Finstern veranlasst, neben gänzlich etiolirten Laubblättern normal geformte und gefärbte Blüten entwickeln; wogegen die nicht mit besonderen Reservestoffbehältern versehenen Brassica Napus, Tropaeolum majus, Cheiranthus Cheiri, Cucurbita und Papaver Rhoeas nicht im Stande sind, ihre bereits angelegten kleinen Blütenknospen zur Entfaltung zu bringen, wenn man die ganze belaubte Pflanze ins Finstere stellt, die Assimilation in den grünen Blättern also verhindert. Obgleich ich damals über die hier gemachte Unterscheidung noch nicht ganz im Reinen war, vielmehr erst zwei Jahre später dazu gelangte, so fasste ich doch die Beziehung der Stoffbildung in den Laubblättern zur Blütenbildung in der Hauptsache richtig auf, indem ich bei den Versuchen mit Tropaeolum l. c. pag. 23 sagte: »die beiden großen etiolirten Sprosse konnten sich offenbar nur auf Kosten der im Stamm und in den Blättern angehäuften plastischen, assimilirten Stoffe bilden, und es ist lehrreich, dass trotzdem die Ausbildung der zweiten und dritten Blüte so mangelhaft war; denn ein kleiner Theil der Stoffmenge, welche zum Wachsthum jener Zweige nöthig war, würde hingereicht haben, einige Blüten zu bilden, wenn es eben nur auf das Quantum, und nicht auch auf die Qualität der Stoffe ankäme, und die letztere wird offenbar durch das Licht bestimmt. Bei den oben zuerst genannten Pflanzen sind dagegen die Verhältnisse wesentlich andere. Dort wird schon im vorhergehenden Sommer durch die über den Boden an das Licht emporgestreckten Laubblätter eine große Menge assimilirter Stoffe in den unterirdischen Theilen aufgespei-

chert, während die Blütenknospe sich ausbildet; es ist wahrscheinlich, dass auch diejenigen Stoffe, welche zur Ausbildung der Blüten nöthig sind, und welche eine vorgängige Lichtwirkung erfahren müssen, schon zu der Zeit sich bilden, wo die grünen Blätter dieser Pflanzen noch am Lichte thätig sind. Bei dem Tropaeolum und den oben in zweiter Reihe genannten Pflanzen dagegen schreitet die Vegetation und die assimilirende Thätigkeit der Blätter am Licht immer fort, während von den eben erst gebildeten Stoffen, die sich also nicht in größerer Menge anhäufen können, die Blüten sich ausbilden; was davon in der Pflanze vorhanden ist, wenn sie ins Finstere gestellt wird, kann zur Bildung von ein bis zwei Blüten dienen, ist aber dieser Vorrath erschöpft, so hört die Blütenbildung auf«. In einer zweiten Abhandlung (Botan. Zeitung 1865, No 15 ff.) beschrieb ich sodann »die Wirkung des Lichts auf die Blütenbildung unter Vermittlung der Laubblätter« auf Grund von Versuchen, wo die belaubten Pflanzen nicht ganz ins Finstere gestellt, sondern so behandelt wurden, dass nur die blühbaren Gipfeltheile in einen undurchsichtigen Recipienten eingeführt, die assimilirenden Laubblätter aber außerhalb des Recipienten dem Licht ausgesetzt wurden. Hier war nun der Erfolg ein ganz anderer, als vorhin, wo auch die Laubblätter verfinstert waren: nicht nur die schon vorher angelegten, sondern auch viele erst im Finstern neugebildete Blütenknospen kamen zu einer um so vollkommeneren Ausbildung, je größer die am Licht assimilirende grüne Laubfläche, und je kräftiger die sie treffende Beleuchtung war. Betreffs der 1863 gemachten Versuche hob ich l. c. pag. 117 nochmals hervor: »es macht sich der merkwürdige Umstand geltend, wie schon meine früheren Beobachtungen an Tropaeolum und Brassica und noch mehr meine neueren Untersuchungen zeigen, dass die belaubten Pflanzen im Finstern, obgleich sie eine sehr beschränkte oder gar keine Blütenbildung zeigen, dennoch fortfahren, vegetative Organe zu bilden; sie produciren etiolirte Stammtheile und Blätter, deren Masse gewiss hinreichen würde, einige neue Blüten hervorzubringen, wenn es eben nur auf die Masse der Bildungssubstanz und nicht auch auf ihre besondere Qualität ankäme. Es fehlt derartigen (ganz ins Finstere gestellten) Pflanzen nicht an organisirbarem Stoff überhaupt, sondern speciell an denjenigen Substanzen und Kräften, welche zur Blütenbildung specifisch geeignet sind«. — Es wird nicht überflüssig sein, betreffs der Versuche, wo die Blüten im Finstern entwickelt wurden, die Blätter aber am Licht blieben, aus der zweiten Abhandlung noch Folgendes anzuführen, da es ganz unmittelbar die Frage nach der Entstehung besonderer blütenbildender Stoffe betrifft: »die zuerst (im Finstern) entwickelten Blüten sind von den im Licht befindlichen Blättern, welche als Nährblätter allein und ausschließlich in Betracht kommen, nicht weit entfernt, die in den letzteren erzeugten Stoffe brauchen nur einen kurzen Weg zurückzulegen und können in hinreichend kurzer Zeit bis in die Blütenknospen im Finstern vordringen.

Später verlängert sich der etiolirte Stamm, die folgenden Blütenknospen werden so immer weiter von den Nährblättern im Licht entfernt, und die betreffenden Stoffe müssen endlich einen Weg von 60—100 und mehr Centimetern in dem Stamm zurücklegen, um bis an den Ort ihrer Bestimmung zu gelangen. Darüber verfließt längere Zeit und die in Entfaltung begriffenen Knospen erhalten das Material nicht zur rechten Zeit. Ganz anders verhält es sich bei den hier in Betracht gezogenen Pflanzen (Tropaeolum, Cheiranthus, Phaseolus, Antirrhinum, Ipomaea, Petunia, Veronica, Cucurbita u. a.), wenn sie in gewohnter Weise am Licht die Blüten bilden; alsdann steht jede Blüte oder Inflorescenz in der Achsel eines grünen Nährblattes und erhält ihren Bedarf an Bildungsstoffen aus nächster Nähe. Außerdem wird in diesem Fall bei fortgesetzter Blütenbildung auch die Belaubung vermehrt, während bei den neuen Versuchen beständig dieselben Laubblätter in Anspruch genommen werden, um ihre Producte einer langen Reihe von Blüten zuzuwenden. Rechnet man noch hinzu, dass die etiolirten Stammtheile als krankhafte Gebilde die Fortleitung von Stoffen möglicherweise erschweren, so kann es nach alledem kaum befremden, wenn bei einigen der folgenden Versuche anfangs eine Reihe normaler Blüten im Finstern producirt wird, während die späteren mehr und mehr an Größe und Schönheit der Ausbildung abnehmen«. — Dass in den assimilirenden Laubblättern besondere blütenbildende Stoffe erzeugt und den Vegetationspunkten zugeführt werden, scheint ferner durch folgenden Versuch mit Tropaeolum majus bewiesen zu werden; l. c. pag. 127 sagte ich: »die sehr abnorme Ausbildung der späteren Blüten brachte mich zuerst auf den Gedanken, dass möglicherweise die weite Entfernung derselben von den grünen Blättern von Einfluss auf die Blütenbildung sein könne, denn die in den Blättern gebildeten Stoffe mussten hier einen Weg von mehr als 40 cm bis zu den Blütenknospen in dem Recipienten zurücklegen, während die Blüten von Tropaeolum im normalen Verlauf von Nährblättern umgeben sind«. Zur Bestätigung dieser Ansicht wurde weiter Folgendes angeführt: »Im August schnitt ich an drei kräftigen Pflanzen, welche am Fenster standen, die oberen Blätter sämmtlich weg, so dass nur je 15—18—20 Blätter an der Basis des Stammes übrig blieben. Die in den Achseln der oberen, weggeschnittenen Blätter stehenden Blütenknospen wurden gelassen, und in den folgenden Tagen immer die neu hervorkommenden Laubblätter des Gipfels weggenommen; es bildeten sich während dreier Wochen an den entlaubten Stammtheilen 4 bis 6 immer kleiner werdende Blüten, und die späteren zeigten eine ähnliche Abnormität wie jene in den Recipienten, an einigen blieben die Blumenblätter kürzer, als die bereits geöffneten Kelchzipfel, sie waren farblos, und die Antheren traten aus der Blüte hervor«.

Indem ich auf zahlreiche weitere Einzelnheiten in der genannten Abhandlung verweise, möchte ich hier im Anschluss an den Erfolg des letzt-

genannten Versuches noch auf einige andere leicht zu constatirende Thatsachen hinweisen, die ihre einfachste Erklärung ebenfalls in der Annahme finden, dass in den assimilirenden Blättern Bildungssäfte erzeugt werden, welche specifisch geeignet sind, Blüten oder andere Organe hervorzubringen. Schneidet man z. B. an kräftig entwickelten Pflanzen von Cynara Scolymus im Garten die zuerst entwickelten Blütenköpfe sämmtlich weg, so erscheinen sehr bald bei gutem Wetter aus den tieferen Blattachseln des Hauptstammes neue Blütenknospen; werden auch diese beseitigt, so kommen viel langsamer abermals einige wenige neue Blütensprosse zum Vorschein, und wenn auch diese beseitigt werden, so hört selbst bei günstigem Wetter die weitere Blütenproduction auf, und aus den untersten Blattachseln kommen sehr kräftige Laubsprosse zum Vorschein. Offenbar lässt diese Erscheinung die Deutung zu, dass in der Pflanze, sobald sie zur Blütenbildung übergeht, ein größeres Quantum blütenbildender Stoffe sich angesammelt hat, welches jedoch durch die wiederholte Production von Blüten aufgebraucht wird. Wenn dann in diesem Fall neue Laubsprosse entstehen, so darf man annehmen, dass dazu vorwiegend diejenigen Substanzen verwendet werden, welche im normalen Fall des Abblühens zur Ausbildung der Früchte, des Endosperms, des Embryos verwendet worden sein würden.— Sehr bekannt ist das Verhalten von Kartoffelpflanzen, deren unterirdische, knollenbildende Triebe man frühzeitig beseitigt. Die in ihren Blättern assimilirten Stoffe, welche sonst in die unterirdischen Stolonen abfließen und das Wachsthum der Knollen bewirken, sammeln sich nunmehr in den Knospen der oberirdischen Blattachseln, und veranlassen diese zur Bildung einiger kleiner Blätter, während die Achsentheile derselben knollenförmig anschwellen, und man hat es also in der Hand, die Kartoffelpflanze zu oberirdischer Knollenbildung zu veranlassen. Dass, wenn eine specifisch organbildende Substanz einmal vorhanden ist, sie auch dahin drängt, die ihr entsprechende Form anzunehmen, zeigt sich auch in den von Brefeld (Schimmelpilze III, pag. 74) mit Coprinus stercorarius gemachten Versuchen; wurde der junge, noch nicht entfaltete Hut von seinem Stiel abgeschnitten, so bildete sich aus der Schnittfläche des am Sclerotium sitzenden Stielrestes ein neuer Hut, und diese Regeneration ließ sich 3 bis 4mal wiederholen. Bekanntlich werden ähnliche Eingriffe in der Obstcultur vielfach practisch ausgenutzt, indem man seit alter Zeit offenbar von dem Gedanken ausgeht, dass besondere zur Blüten- und Fruchtbildung geeignete Stoffe in nur beschränktem Maße erzeugt werden, und dass es möglich ist, dieselben an bestimmte Bildungsorte der Pflanze hinzuleiten.

Auch im normalen Verlauf der Vegetation begegnen wir häufig genug solchen Erscheinungen, welche die Annahme gestatten, dass z. B. die wurzelbildenden Stoffe nur in gewissem Quantum erzeugt, und dann an diejenigen Orte hingeleitet werden, wo die Wurzelbildung durch äußere Um-

stände begünstigt wird. Bei vielen schon in früher Jugend stolonenbildenden Pflanzen, wie z. B. Mentha arvensis und anderen von Irmisch (Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen, II. Abtheilung, Halle 1856) beschriebenen Labiaten, entwickelt das Keimpflänzchen eine gewöhnliche verzweigte Hauptwurzel, die aber später ganz verkümmert, weil an den Stolonen, welche sich aus den Cotyledonarachseln entwickeln und in den Boden eindringen, neue Wurzeln gebildet werden. Die wurzelbildende Substanz würde, wenn die Stolonen sich nicht entwickelten, der ursprünglichen Hauptwurzel zufließen und ein stärkeres, dauerndes Wachsthum derselben herbeiführen. So ist es z. B. bei Cucurbita Pepo, deren Laubsprosse bekanntlich auf der Erde hingestreckt wachsen, und an jedem Knoten rechts und links je eine Wurzelanlage erzeugen. Diese Anlagen kommen aber ganz gewöhnlich desshalb, weil sie oberirdisch sind und vom Licht getroffen werden, zu keiner weiteren Entwicklung. Bedeckt man sie mit Erde, oder verdunkelt man einfach die betreffenden Stellen der Sprosse, dann wachsen sie kräftig aus, und isolirt man einen so bewurzelten Knoten durch Abschneiden von der übrigen Pflanze, so bildet er eine selbständig vegetirende Pflanze. Würden bei einem normal vegetirenden Kürbis sämmtliche Wurzelanlagen an den Knoten kräftig austreiben, dann würde wahrscheinlich die Hauptwurzel bald zu wachsen aufhören; ich habe aber leider versäumt, den betreffenden Versuch zu machen. Dass bei so vielen monocotylen Pflanzen nicht nur, wenn sie dorsiventrale Stengel besitzen und an diesen in acropetaler Folge Wurzeln erzeugen, wie Monstera und viele andere Aroïdeen, sondern auch dann, wenn sie einen aufrechten Stamm bilden, der nur an seinen Basaltheilen Wurzeln producirt, wie Zea Mais und die meisten Palmen, ihre anfangs kräftigen Hauptwurzeln später nicht weiter ausbilden, darf man nach dem Obigen offenbar als eine Folge des Umstandes betrachten, dass diese Pflanzen überhaupt zunächst die Neigung haben, an verschiedenen Punkten des Stammes Wurzelanlagen zu bilden, und indem die wurzelbildende Substanz von den Blättern kommend diesen zunächst zufließt, wird die Hauptwurzel vernachlässigt und kann endlich ganz verschwinden.

§ 3.

Unter den im Pflanzenreich so überaus häufigen Monstrositäten oder Missbildungen sind für uns von unmittelbarem Interesse besonders diejenigen, wo an Stelle eines Organs ein anderes Organ von anderem morphologischem Charakter entsteht, und noch mehr solche Fälle, wo zahlreiche Übergänge zwischen zwei verschiedenen Organen auftreten, in der Art, dass die Formverhältnisse der beiderlei Organe in den verschiedensten Gradationen mit einander gemischt sind, sich gegenseitig durchdringen, ähnlich wie die Eigenschaften zweier verschiedener Species in ihren Bastarden

gemischt aufzutreten pflegen. Die bisherige Morphologie hat auch hier im Sinne der Metamorphosenlehre immer nur die Formverhältnisse der abnormen Organe und allenfalls nebenbei zur äußerlichen Charakteristik die Färbungen derselben betrachtet. Wer aber Missbildungen der oben bezeichneten Kategorien selbst gesehen hat, muss ohne Weiteres zugeben, dass die missbildeten Organe im Vergleich mit den normalen eben auch immer substantiell in dem Grade verschieden sind, wie die äußeren Formen oder die morphologischen Eigenschaften sich abstufen. Wir werden daher auch in solchen Fällen, dem in § 1 aufgestellten Princip folgend, behaupten dürfen, dass derartige Monstrositäten durch materielle Veränderungen erzeugt sind, dass auch hier die veränderten Gestalten nur ein Ausdruck der veränderten materiellen Beschaffenheit sind. Und dass die letztere durch abnorme Vegetationsbedingungen oder durch plötzliche Änderungen in den Lebensverhältnissen der Pflanzen gewöhnlich hervorgerufen werden, darüber dürfte im Allgemeinen keine Meinungsverschiedenheit vorhanden sein. Die Anführung einiger von zuverlässigen Beobachtern constatirter Fälle wird hier nicht überflüssig sein: so fand Leitgeb an weiblichen Hüten von Marchantia polymorpha an denselben Stellen, wo sonst Archegonien sich bilden, Brutknospen und zwar in derselben Reihenfolge der Entstehung, wie sie den Archegonien eigen ist[1]); an Stelle der Sporangien von Isoëtesarten fand Goebel[2]) fast normale vegetative Sprosse, die sich zu selbständigen Pflanzen ausbildeten. Offenbar können wir die Sache so auffassen, dass im ersten Fall, durch irgend eine unbekannte Störung veranlasst, an den Orten der Neubildung, die sonst Archegonien erzeugen, die Bildungssubstanz derselben fehlte, wogegen die gewöhnliche vegetative sprossbildende Substanz an denselben Orten sich ansammelte und sich in Form von Brutknospen ausbildete. Und in gleicher Weise sei bei den Isoëten die sporangienbildende Substanz nicht erzeugt, dafür aber an den einmal vorhandenen Bildungsherden die gewöhnliche sprossbildende Stoffmischung angesammelt worden. Ganz in dieselbe Kategorie können wir, wie bereits Goebel hervorhob, die apogamen Farnprothallien[3]) rechnen. Das für die rein formale morphologische Betrachtung so unbegreifliche Verschwinden der Archegonien am Prothallium von Pteris cretica verliert doch sehr viel von seiner morphologischen Mystik, wenn wir uns vorstellen, dass eben auch hier die Bildung der reproduktiven Substanz, die sich sonst als Archegonium und Eizelle ausgestaltet, unterblieben ist; dass aber die vom Prothallium erzeugte, gewöhnlich in der befruchteten Eizelle sich ansammelnde sprossbildende Materie hier in einer, dem fehlenden Archegonium benachbarten Zelle oder einem Zellencomplex sich sammelt, und zur

1) Leitgeb, Botan. Ztg. 1875, pag. 747.
2) Botan. Ztg. 1879, No. 1.
3) De Bary, Botan. Ztg. 1878, pag. 449.

Bildung eines jungen Farnkrautsprosses verwendet wird. Wenn in andern Fällen, wie bei Aspidium falcatum, zwar Geschlechtsorgane entstehen, die Befruchtung und eigentliche Embryobildung aber unterbleibt, so wird man das so auffassen dürfen, dass in dem Stoffgemenge, welches die Sexualorgane erzeugt, eben nur diejenige specifisch eigenthümliche Substanz fehlte, welche unmittelbar bei dem Befruchtungsact selbst thätig ist; schon in der vierten Auflage meines Lehrbuchs wies ich darauf hin, dass die parthenogenetische Keimbildung in ähnlicher Art so aufgefasst werden könne, dass die parthenogenetischen Eizellen, z. B. von Chara crinita, oder die parthenogenetischen Ovula, z. B. von Caelebogyne, nicht wirklich d. h. stofflich sexuell differenzirt, und eben desshalb auch ohne Befruchtung keimungsfähig sind. Dass der den hier genannten Fällen entgegengesetzte Fall, die Erzeugung von Sexualorganen oder Sporangien an Stelle vegetativer Theile, also z. B. Archegonien von Marchantia etwa an Stelle normaler Brutknospen, nicht beobachtet worden ist, und wohl auch kaum vorkommt, weist wieder darauf hin, dass in der Pflanze ganz besondere Bedingungen zur Bildung der reproduktiven Substanz nöthig sein müssen, da, wie auch die häufigen Vergrünungen der Blüten erkennen lassen, jede Störung der Ernährungsthätigkeit dahin zielt, vegetative Sprossgebilde an Stelle der eigentlichen Reproductionsorgane erscheinen zu lassen.

Zu ähnlichen Erwägungen veranlassen diejenigen Missbildungen, wo an Stelle von Wurzeln oder sogar direct aus dem Vegetationspunkt einer Wurzel blattbildende Sprosse auftreten. Längst bekannt ist diese Thatsache bei Neottia nidus avis, und einen ganz ähnlichen Fall hat Goebel [1]) bei Anthurium longifolium beschrieben. In diesen Fällen verwandelt sich der Vegetationspunkt der Wurzel direct in einen blattbildenden Sprossvegetationspunkt; zu sagen, es habe hier eine Metamorphose von Wurzel in Spross stattgefunden, ist eben nur die Wiedergabe der Thatsache selbst in andern Worten, wogegen wir immerhin eine bestimmtere Vorstellung und den ersten Anfang einer causalen Erklärung gewinnen, wenn wir sagen, dass statt der wurzelbildenden Substanz sprossbildende Saftmischungen in den Vegetationspunkt einer Wurzel einwandern können. Auch die Wurzelträger verschiedener Selaginellen, die im normalen Fall an ihrem Vegetationspunkt dichotomirte Wurzeln erzeugen, können, wie Pfeffer [2]) ausführlich beobachtet hat, in abnormen Fällen sich in vegetative Sprosse umwandeln oder in unserem Sinne durch solche ersetzt werden, und solche Sprosse können sogar Sporangien hervorbringen. Wenn für gewöhnlich der Ersatz eines Organs durch ein anderes nur als gelegentliche Missbildung auftritt, so bietet die Brutknospenbildung von Lycopodium Selago [3])

1) Bot. Ztg. 1878, pag. 645.
2) In Hanstein's bot. Abhdl. Bd. I, pag. 67.
3) Hegelmaier, Botan. Ztg. 1872, pag. 841.

nach Hegelmaier's Darstellung den Fall dar, dass auch im normalen Verlauf der Vegetation an Stelle eines Blattes ein Spross entstehen kann.

Viel mannigfaltiger und verwickelter treten die entsprechenden Vorgänge bei den sogenannten Vergrünungen der Blüten auf. Die am wenigsten interessanten Fälle, die dem bei Marchantia constatirten Vorkommniss gegenüber kann etwas Neues bieten, sind diejenigen Vergrünungen, wo die gesammte Blüte durch einen grünblättrigen Spross ersetzt wird, wo also die gesammte blütenbildende und reproductive Substanz sich überhaupt nicht gebildet hat, und durch rein vegetative ersetzt worden ist. Unter der enormen Mannigfaltigkeit der Blütenvergrünungen sind aber von ganz besonderem, allgemeinem und theoretischem Interesse diejenigen Fälle, wo die Reproductionsorgane in den mannigfaltigsten Abstufungen der Vergrünung unterliegen, so dass z. B. an Stelle eines normalen Ovulums schließlich ein Blatt zu finden ist, während zwischen beiden Extremen gemischte Formen in allen Abstufungen auftreten. Nach dem von mir geltend gemachten Princip können wir derartige Vorgänge ganz bequem so auffassen, dass bei gestörter Ernährung der Pflanze an den Bildungsherden der Ovula nicht nur die eigentlich reproductive Substanz derselben sich ansammelt, sondern gleichzeitig auch blattbildende vegetative Stoffe sich eindrängen und mit jener sich mischen; indem nun beiderlei Substanzen die ihnen entsprechende äußere Form anzunehmen suchen, müssen eben Mischformen zum Vorschein kommen, und je mehr die blattbildende Substanz überwiegt, desto blattähnlicher wird das Gebilde sein, welches an Stelle eines normalen Ovulums steht. Wenn nun Čelakovsky gerade in solchen Fällen den Beweis dafür findet, dass das Ovulum ein metamorphosirtes Blatt sei,[1]) womit doch wohl gesagt sein soll, dass es im phylogenetischen Sinn diese Bedeutung habe, so bleibt von seinem Standpunkt aus unerklärt, warum bei Vergrünungen alle möglichen Mischungen der normalen und abnormen Form vorkommen, die doch gewiss im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung nicht existirt haben. Die von mir vertretene Deutung derartiger Erscheinungen führt dagegen in Einem Punkt zu einem Resultat, zu welchem auch Čelakovsky gelangt ist, dass nämlich der bloße Entstehungsort eines Organs über seine wahre Natur nicht entscheiden könne. In diesem Punkte stimme ich ihm vollständig bei: ein Ovulum bleibt eben ein Ovulum, gleichgiltig ob es am Carpellrand oder am Ende der Blütenachse in der Mitte des Fruchtknotens entsteht, gerade so, wie ein vegetativer Spross bleibt, was er ist, ob er aus einer Blattachsel, mitten aus einer Blattlamina oder aus dem Vegetationspunkt einer Wurzel entspringt. Diese Auffassung wäre mir jedoch unmöglich, wenn ich auf dem morphologischen Standpunkt Čelakovsky's stünde; denn der Satz, dass

1) Čelakovsky, Botan. Ztg. 1875, p. 129 ff. — Flora 1879: Über vergrünte Eichen der Hesperis maternalis, und viele andere Aufsätze desselben.

die Natur eines Organs durch seinen Ursprungsort nicht verändert werde, geht für mich eben aus der Erkenntniss hervor, dass die morphologische Natur eines Organs in seiner materiellen Substanz begründet ist, und es leuchtet ein, dass Ovularsubstanz bleibt, was sie ist, ob sie aus einem Carpellrand oder am Ende der Blütenachse hervortritt und sich gestaltet.

Wenn der Gedanke, dass die Form der Organe eben nur die äußere Erscheinung ihrer verschiedenen materiellen Beschaffenheit ist, anfangs und in manchen Fällen auf Widerspruch stoßen könnte, so wird doch allgemein zugegeben werden müssen, dass wenigstens in den männlichen und weiblichen Sexualorganen das Wesentliche in einer materiellen Verschiedenheit und nicht bloß in ihrer äußeren Form liegen müsse, da es sonst ganz unerklärlich wäre, warum die materielle Verschmelzung des männlichen und weiblichen Elements zur Erzeugung eines Embryos nöthig ist. Zugleich tritt ja ohnehin wenigstens bei allen höheren Pflanzen die substanzielle Verschiedenheit der männlichen und weiblichen Organe auffallend genug zu Tage. Gerade von diesem Gesichtspunkt aus gesehen, gewinnen diejenigen Monstrositäten eine besondere Bedeutung, wo weibliche und männliche Organe sich gewissermaßen vermischen, Staubfäden in Carpelle sich umwandeln oder gar an Stelle der Ovula im Innern des Fruchtknotens entstehen, oder Pollenbildung in Carpellen oder gar im Innern des Ovulums eintritt. Mohl[1]) beschreibt den Fall, dass bei Chamaerops humilis in der Wandung sonst normaler Carpelle Pollenbildung stattfand; Masters[2]) bildet den Fruchtknoten von Baeckea diosmaefolia ab, in welchem statt der Ovula vollständig entwickelte Staubgefäße stehen, und beschreibt bei Passiflora und Rosa die Bildung von Pollenkörnern in mehr oder minder veränderten Ovulis, wie es scheint, sogar im Kern des Ovulums selbst. Auch die Bildung von mehr oder minder normalen Antheren ohne und mit Pollen auf der Rückenseite der »Deckblätter« von Pinus alba beschreibt Mohl (l. c. pag. 53). Man sieht also, dass Pollenbildung mit mehr oder minder ausgesprochener Vorbereitung durch Antherenbildung im Ovulum, im Carpell oder gar im »Deckblatt«, wenn man die sogenannte Braktee von Pinus für ein solches und nicht vielmehr für ein Carpell halten will, stattfinden kann. Im Gegensatz dazu erscheinen in monströsen Blüten von Papaver orientale und Sempervivum tectorum (Mohl l. c. pag. 34 ff.)[3]) auf den Staubgefäßen Ovula und bei zunehmender Metamorphose auch Narbengewebe und Griffelbildungen, während die Antherenbildung mehr und mehr schwindet, und das Connectiv sich in ein Carpell umbildet. Mit der Ausdrucksweise der rein formellen Morphologie, dass in solchen Fällen Ovula und Carpelle sich in Antheren und Staubgefäße, oder letztere sich in Carpelle umwandeln, ist natürlich

1) Vermischte Schriften pag. 33.
2) Vegetable Teratology, London 1869, pag. 184.
3) Vergl. auch Engler in Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. X, pag. 309.

eben nur die Thatsache äußerlich bezeichnet. Von dem hier geltend gemachten Standpunkt aus können wir aber sagen, dass bei gewissen Störungen der Ernährung und Saftbewegung die Bildungssubstanz männlicher Organe in die bereits angelegten weiblichen Organe eindringen kann, und dass ebenso die zur Erzeugung weiblicher Organe befähigte Substanz in die bereits angelegten Staubgefäße eindringt, und dass die dadurch erzeugten Missbildungen um so weiter fortschreiten, je mehr die eine organbildende Substanz durch die andere verdrängt wird. Auch in diesen Fällen würde die Erklärung der Monstrositäten durch sogenannten Atavismus gewiss auf große Schwierigkeiten stoßen, noch weniger wird man berechtigt sein, im Sinne der herrschenden Morphologie zu sagen, eine Anthere sei eigentlich ein Ovulum, oder ein Staubgefäß ein Carpell; dass letztere beide unter den Sammelbegriff Blätter fallen, steht auch ohne Missbildungen und ohne Phylogenie fest, die Hauptsache ist ja, dass eben die eine Blattform männliche, die andere weibliche Function übernimmt, und gerade in dieser Beziehung zeigen die genannten Monstrositäten gradweise Abweichungen vom normalen Fall, so dass wir wohl berechtigt sind anzunehmen, dass hier so wie in vielen anderen Fällen der Missbildungen wirkliche Störungen der organischen Thätigkeit eingetreten sind, die durchaus nichts mit Erblichkeit und Atavismus zu thun haben, eben so wenig wie menschliche Embryonen mit zwei Köpfen u. dgl. Dass man nun solchen ganz klar ausgesprochenen Thatsachen gegenüber gerade den Einen Fall der vergrünten Ovula berechtigt zu sein glaubt, in phylogenetischem Sinne so zu deuten, wie es von der sogenannten Ovulartheorie geschieht, das müsste durch bessere Beweisgründe erhärtet werden, als durch die bloße Constatirung zahlreicher Übergangsstufen, die ja auch in den vorhin genannten Fällen vorhanden sind.

§ 4.

Die Blütenbildung an etiolirten Sprossen, das Verhalten von Pflanzen bei Wegnahme der Blütenknospen, die Beziehungen zwischen der Ernährung der Hauptwurzel und der Bildung zahlreicher Seitenwurzeln am Stamm, schienen die in § 1 ausgesprochene Ansicht zu unterstützen, dass in der Pflanze verschiedene Bildungsstoffe in begrenzten Quantitäten erzeugt werden, welche specifisch geeignet sind, Organe von bestimmter Form zu erzeugen. Die im vorigen Paragraphen erwähnten Monstrositäten lassen sich ferner so deuten, dass bei Ernährungsstörungen, oder überhaupt in Folge störender Einflüsse, diese specifischen Bildungsstoffe gelegentlich an Orte gelangen können, wo normal andere Substanzen zur Organbildung schreiten, welche nun durch jene verdrängt oder mit ihnen gemischt werden, so dass sogenannte Übergangsformen, besser Mischbildungen eintreten, oder geradezu Ersatz eines Organs durch ein anderartiges stattfindet.

Ich wende mich nun zu einer Reihe von Erscheinungen anderer Art,

die ihre einfachste Deutung ebenfalls in der Annahme finden, dass verschiedene Organe durch verschiedene Bildungsstoffe erzeugt werden; wobei wir aber zugleich die verschiedene Reactionsfähigkeit der letzteren gegen Schwere und Licht kennen lernen, in deren Folge die räumliche Anordnung der neugebildeten Organe bestimmt wird. Es handelt sich hier um die sogenannten Regenerationserscheinungen, welche bei den Pflanzen mehr als selbst bei niederen Thieren durch künstliche Eingriffe hervorgerufen werden können. Ganz besonders richte ich mein Augenmerk hier auf diejenigen Regenerationen von Wurzeln und Blattsprossen, welche dann eintreten, wenn kleinere Stücke von Stengeln, Wurzeln, ganze Blätter oder Theile derselben von einer Pflanze abgeschnitten und dann günstigen Vegetationsbedingungen unterworfen werden, wo dann bekanntlich durch Bildung neuer Wurzeln und Sprosse das abgeschnittene Stück zu einem lebensfähigen Pflanzenkörper sich ergänzt; was uns hier aber speciell interessirt, das ist die räumliche Anordnung der durch Regeneration entstehenden Wurzeln und Sprosse an einem abgeschnittenen vegetativen Stück einer Pflanze. Über dieses Thema verdanken wir Vöchting in seinem Werk »Organbildung im Pflanzenreich« (Bonn 1878) eine lange Reihe sorgfältiger Untersuchungen mit genauen Literaturangaben. Ich muss hier im Voraus es aussprechen, dass ich die thatsächlichen Angaben Vöchting's für sehr correct halte, weil ich genöthigt bin, seinen Deutungen, Folgerungen und theoretischen Betrachtungen gerade in den Hauptpunkten entgegen zu treten. Es kommt mir darauf an, gestützt auf Vöchting's eigene Erfahrungen sowohl, wie auf andere von mir beobachtete Thatsachen, einige allgemeine Sätze aufzustellen, welche den Einfluss der Schwere (und des Lichts) auf die specifisch organbildenden Stoffe betreffen.

Bevor ich an der Hand von Vöchting's genanntem Werk auf die Erörterung dieser Fragen eintrete, möchte ich noch vorläufig einigen Nachdruck auf die von Vöchting kaum berührte Frage legen, warum denn an abgeschnittenen Pflanzentheilen überhaupt Regeneration von Wurzeln und Sprossen zu erfolgen pflegt. Es wäre nichts gewonnen mit der Antwort, dass eben das abgeschnittene Stück sich wieder zu einer ganzen Pflanze ergänze und dass es desshalb eine »Lebenseinheit« (Vöchting) sei, denn das ist eben nur eine andere Bezeichnung der fraglichen Thatsache; vielmehr scheint mir, übereinstimmend mit dem in § 1 geltend gemachten Princip, die nächste Ursache derartiger Regeneration darin zu liegen, dass in dem abgeschnittenen Stück beiderlei bereits von Duhamel angenommene Bildungssubstanzen enthalten sind, die nun an verschiedenen Orten des regenerationsfähigen Stückes Wurzeln und Knospen erzeugen. Hier drängt sich die Frage auf, warum denn diese Wurzeln und Knospen an denselben Punkten nicht auch dann entstehen, wenn das betreffende Stengel- oder Wurzelstück oder Blatt in situ, an der Pflanze und in Verbindung mit den übrigen Organen derselben bleibt; wie kommt es, dass die

bloße Abtrennung eines Stückes Neubildung von Organen an Orten hervorruft, wo sie ohne diese Abtrennung oder ohne andere störende Einflüsse niemals eintreten würde. Vom Standpunkt der jetzt herrschenden formalen Morphologie aus müssen derartige Vorgänge durchaus geheimnissvoll erscheinen; in dem Bilde, welches nach dem oben citirten Satze HANSTEIN's die organischen Bewegungen derart leiten soll, dass die neue Pflanze eine Copie desselben wird, müssten natürlich auch alle diejenigen Fälle mit eingeschlossen sein, wo einzelne Stücke der wachsenden Pflanze abgetrennt, und unter ganz verschiedenen Vegetationsbedingungen neue Organe regeneriren. Wie man sich ein solches Urbild der Pflanze zu denken habe, dürfte schwer zu sagen sein. — Zum Glück ist das für die naturwissenschaftliche Betrachtung der Regenerationserscheinungen auch nicht nöthig. Wir kommen weiter mit der Annahme, dass, wenn in einem abgeschnittenen Pflanzenstück (was ja nicht immer der Fall zu sein braucht) wurzelbildende und knospenbildende Substanzen vorhanden sind, dieselben dahin streben, unter günstigen Bedingungen die ihnen entsprechende Gestalt anzunehmen, ähnlich wie gelöste Salze bei entsprechenden Bedingungen die ihnen eigenthümlichen Krystallformen gewinnen. Dass dies nun an abgeschnittenen Stücken geschieht, während dieselben Stücke in Verbindung mit der ganzen Pflanze weder Wurzeln noch Knospen erzeugen würden, diese Thatsache lässt sich durch eine für meinen dargelegten Standpunkt sehr naheliegende Hypothese erklären. Ich nehme an, dass, so lange eine grünblättrige Pflanze mit aufrechtem Stamm in Ernährung und Wachsthum begriffen ist, die specifischen Bildungsstoffe der Wurzel von den assimilirenden Blättern aus [1]) dem am unteren Ende des Stammes befindlichen Wurzelsystem zufließen, während die sprossbildenden Stoffe ebenso nach den Vegetationspunkten des Stammes und der Zweige hin aufwärts steigen. Wird nun ein Stück des Stammes oder der Wurzel abgeschnitten, so ist durch die Schnittflächen selbst ein Hinderniss für die weitere Bewegung gegeben, die darin enthaltenen specifischen Bildungsstoffe werden sich in entsprechender Weise gerade in der Nähe der beiden Schnittflächen ansammeln, die wurzelbildenden am bisherigen Unterende, die sprossbildenden am bisherigen Oberende des Stückes, und da sie gehindert sind, weiter zu fließen, was in der unverletzten Pflanze stattfinden würde, so treten sie in Form von Wurzeln und Sprossen an den entsprechenden Enden hervor. An einem abgeschnittenen, regenerationsfähigen Blatt werden beiderlei organbildende Substanzen nach dem basalen Ende hin in Bewegung sein, um dem Stamm zuzufließen; durch die Schnittfläche aufgehalten, werden sie sich an dieser anhäufen, und hier gleichzeitig Knospen und Wurzeln bilden. — Bei dorsiventralen Stämmen, welche in acropetaler Reihenfolge

[1]) Bei Keimpflanzen, Knollentrieben u. s. w. würden statt der assimilirenden Blätter die Reservestoffbehälter, bei Schmarotzern die Nährpflanzen oder Nahrungssubstrate überhaupt in Betracht zu ziehen sein.

neue Wurzelanlagen auf der Unterseite oder Schattenseite erzeugen, gelangt man zu einer entsprechenden Orientirung, wenn man die hier erwähnten Vorgänge, besonders soweit es die Wurzelbildung betrifft, nicht in longitudinaler Richtung, sondern quer zur Längsachse des Stammes verlaufend annimmt, wie es eben der Organisation derartiger Pflanzen und ihrer Reaction gegen Schwere und Licht entspricht. Zum Theil ist schon in der soeben angedeuteten Annahme die Angabe der Ursache mitenthalten, durch welche vorwiegend auch die räumliche Anordnung der durch Regeneration entstehenden Sprosse und Wurzeln bestimmt wird. Das ist aber eben die Frage, mit welcher sich das oben genannte Werk Vöchting's beschäftigt, in welchem die Ursachen der räumlichen Anordnung der neu entstehenden Organe wesentlich anders aufgefasst werden. Ich halte es für sehr wichtig, in dieser Beziehung eine Klärung der Ansichten und eine Einigung derselben zu erzielen, was nur bei näherem Eingehen auf Vöchting's Angaben möglich ist. Um jedoch den Leser nicht mit einer ausführlichen Wiederholung der in dem genannten Buch gemachten Angaben zu ermüden, setze ich hier den Inhalt desselben, speciell auch die Beobachtungsmethoden Vöchting's als bekannt voraus, und hebe nur diejenigen Stellen hervor, welche unmittelbar die Differenzpunkte zwischen dem Verfasser und mir betreffen. Um zunächst den Gegensatz seiner und meiner Ansichten scharf hervortreten zu lassen, ist es nöthig, einige längere Stellen wörtlich zu citiren. Nachdem er (pag. 25) auf die Beziehungen der Regeneration zu der Thatsache hingewiesen hat, dass an jedem abgeschnittenen Pflanzentheil ein basiscopes und ein acroscopes Ende vorhanden ist oder, wie Vöchting es nennt, dass Scheitel und Basis sich an jeder Stelle der Pflanze ausprägt, sagt er (pag. 21), dass neben dieser Terminologie, die er in seinem Buche benützt, noch eine andere sich aufstellen lasse: »wie wir später zeigen werden, verhalten sich nämlich die Spitze des Zweiges und die Basis der Wurzel hinsichtlich der an ihnen erzeugten Neubildungen gleich; beide produciren Sprosse. In entsprechender Weise bethätigen sich die Basis des Zweiges und die Spitze der Wurzel; beide erzeugen Wurzeln. — Will man auf dieses physiologische Moment den Nachdruck legen, und die Natur der Neubildungen der Bezeichnung zu Grunde legen, so gelten für den Zweig die oben gegebenen morphologischen Definitionen, an der Wurzel aber wechseln sie sich, die Spitze wird hier zur Basis, und umgekehrt die Basis zur Spitze. Nach dieser Bezeichnung erzeugt die Spitze eines Gebildes stets Sprosse, die Basis stets Wurzeln, während nach der morphologischen Terminologie Wurzel und Spross an ihren Spitzen immer das Gleichartige, an den Basen das Ungleichartige hervorbringen«. Da, wie ein sorgfältiges Studium des Buches zeigt, die entscheidenden Versuche Vöchting's an ursprünglich vertical gewachsenen Organstücken gemacht worden sind, so würde diesen Vöchting'schen Orientirungsversuchen der Duhamel'sche Satz zu substituiren sein, dass nämlich für ge-

wöhnlich die Wurzeln unten und die Sprosse oben entstehen, worauf ich unten ausführlich noch eingehen werde. Es ist jedenfalls für Vöchting's Ansicht über die Bedeutung von »Spitze und Basis« des regenerationsfähigen Stückes sehr misslich, dass gerade die Blätter, bei denen Spitze und Basis schärfer als irgendwo ausgeprägt sind, sich ganz wesentlich anders verhalten, als Sprosse und Wurzeln; er sagt (pag. 21) selbst: »es sei hier übrigens gleich bemerkt, dass man beim Blatt mit der physiologischen Bezeichnungsart (aber ebenso mit der morphologischen, wie hinzugesetzt werden müsste) in ein schwieriges Dilemma in so fern geräth, als hier Spitze und Basis bezüglich der erzeugten Producte zusammenfallen. Die morphologische Basis des Blattes producirt nämlich beides, Spross und Wurzel, während die Spitze unthätig bleibt«. — Besser und den Thatsachen adäquater sagt Vöchting (pag. 86): »Stengel und Wurzel erzeugen demnach an ihren Spitzen das ihnen morphologisch Gleiche, an ihren Basen das morphologisch Entgegengesetzte. Bringt man die Verhältnisse in Beziehung zum Erdradius, so zeigt sich, dass im Allgemeinen der knospenbildende Theil dem Erdmittelpunkt ab, der wurzelbildende demselben dagegen zugewandt ist«. Oder, so könnten wir mit Duhamel hinzusetzen, die Knospen entstehen oben, und die Wurzeln unten. Im Schlusscapitel seines Werkes fasst Vöchting seine Ansichten zusammen: »das Hauptproblem, sagt er (pag. 240), welches unserer Arbeit zu Grunde lag, lautete: durch welche Kräfte wird die Anlage der wichtigsten Organe, der Wurzeln und Knospen, an gegebenen Pflanzentheilen beherrscht?« Besser würde dem Inhalt des Buches offenbar die Frage entsprechen, durch welche Ursachen wird die räumliche Anordnung der Organe bei der Regeneration bestimmt? »Die Untersuchung, fährt Vöchting fort, hat nun ergeben, dass hier in erster Linie eine erbliche Kraft thätig ist, welche die Maxima ihrer Wirkung an den beiden morphologischen Enden der Lebenseinheit[1]) oder nur an einem derselben erreicht, und die man demnach als eine Function des morphologischen Ortes an der Einheit bezeichnen kann. Nun hängt aber die Begrenzung der letzteren ganz von unserer Willkür ab; wir können durch einen Schnitt jeden beliebigen Ort an einem Pflanzentheil (die Blätter sind aber offenbar auszunehmen) sowohl zur Spitze als zur Basis einer neuen Lebenseinheit machen.« Es ist nichtnöthig, hier auf Vöchting's Folgerungen betreffs der Zellentheorie einzugehen, nur mag im Gegensatz zu dem oben über die Neubildung von Organen Gesagten noch der weitere Satz Vöchting's hier citirt sein (pag. 241): »unter einer Schaar gleichstarker Anlagen von gleicher morphologischer Dignität wird die Energie der Entwicklung der einzelnen Anlage in erster Linie durch ihren morphologischen Ort an der Lebenseinheit bestimmt.« Ich werde im Folgenden einige Beobach-

1) Lebenseinheit nennt Vöchting ein abgeschnittenes Pflanzenstück, welches durch Regeneration von Wurzeln und Sprossen zu einer lebensfähigen Pflanze werden kann.

tungen mittheilen, welche mit den citirten Sätzen Vöchting's nicht zu vereinbaren sind, möchte aber zunächst aus seinen eigenen Beobachtungen den Beweis führen, dass das, was Vöchting die erbliche Kraft nennt, nicht bewiesen ist, und dass die betreffenden Erscheinungen eine ganz andere Deutung zulassen, aus dem einfachen Grunde, weil es sich eben gar nicht um Vöchting's Spitze und Basis, sondern wesentlich darum handelt, dass, wie Duhamel sagte, die Knospen oben und die Wurzeln unten[1]) entstehen. Das sieht allerdings nicht so aus, indem Vöchting die Thatsache constatirt, dass bei abgeschnittenen Stengel- und Wurzelstücken, auch wenn sie in umgekehrter Stellung Organe regeneriren, dennoch die beiden Enden sich in der Hauptsache so verhalten, wie es den Vöchting'schen Definitionen entspricht, d. h. ein umgekehrtes Stengelstück erzeugt auch in dieser Lage Wurzeln am basalen Ende, obgleich dieses oben liegt, ein umgekehrtes Wurzelstück erzeugt Knospen am basalen Ende, obgleich dieses unten liegt. Vöchting hat aber, wie ich glaube, bei der Zusammenfassung der Resultate seiner Beobachtungen zu wenig Gewicht auf zwei Umstände gelegt: zunächst darauf, dass er gerade zu seinen entscheidendsten Versuchen Stücke von Zweigen und Wurzeln benutzte, welche vorher in verticaler Lage, aufwärts, resp. abwärts gewachsen waren, bei denen also die Zweigspitzen und Wurzelhasen oben, die Zweigbasen und Wurzelspitzen während ihres Wachsthums unten lagen. Dass er solche Stücke zu den Versuchen benützte, ist pag. 63, 65, 69, 85, 165, 178 und an anderen Stellen ausdrücklich hervorgehoben; zuweilen fehlt eine genauere Angabe über diesen Punkt, in anderen Fällen, pag. 63, 179, handelt es sich um ursprünglich horizontal gewachsene, pag. 65 sogar um abwärts hängende Sprosse, oder er hatte es mit solchen zu thun, wo eine Neigung zum Plagiotropismus intervenirte, wie bei den von ihm benutzten zwar aufrechten, aber doch nicht streng orthotropen Begonienstengeln. In all diesen Fällen nun will es mir scheinen, dass die Resultate nicht so prägnant waren, wie bei den ursprünglich aufrecht gewachsenen Sprossen, jedenfalls hätten die Schlussfolgerungen Vöchting's an Präcision gewonnen, wenn er den hier angedeuteten Gesichtspunkt bei seinen Versuchen nicht bloß nebenbei mit berücksichtigt, sondern ihm eine ganz principielle Bedeutung von vornherein zuerkannt hätte. Offenbar muss, wenn überhaupt die Schwere eine Bedeutung für die räumliche Vertheilung von Sprossen und Wurzeln an einem regenerirenden Stück besitzt, der Gedanke von vornherein in Betracht gezogen werden, ob nicht schon während des normalen Wachsthums orthotroper Sprosse und Wurzeln durch den Einfluss der Schwere, vielleicht auch den des Lichts, eine innere Disposition hervorgerufen wird, die sich an dem später abgeschnittenen, regenerirenden Stück dadurch geltend

1) »Oben« und »unten« ist hier immer im Sinne des Erdradius zu nehmen; während Spitze (Gipfel) und Basis sich auf die innere Symmetrie der Pflanze beziehen.

macht, dass das früher abwärts gekehrte Ende zur Wurzelbildung geneigt ist, gleichgiltig, welche Lage später das Organstück während der Regeneration einnimmt. Dass ein solcher Einfluss möglicher Weise bestehen könne, wird von Vöchting selbst, aber nur ganz gelegentlich (pag. 180) und fragweise angedeutet. Der Gedanke wird um so näher gelegt, als ja bei den von Vöchting benutzten Pflanzen [1]) die wurzelbildenden Stoffe ohnehin beständig, während der ganzen Vegetationszeit nach der Wurzel hin, also abwärts fließen, die sprossbildenden ebenso aufwärts, was am abgeschnittenen regenerationsfähigen Stück, wie oben angedeutet wurde, eben dadurch sich geltend machen könnte, dass das bisherige Oberende Knospen, das bisherige Unterende Wurzeln producirt, was bei plagiotropen dorsiventralen Sprossen natürlich anders sein könnte.

Der zweite Punkt, dem, wie ich glaube, Vöchting zu wenig Bedeutung beigelegt hat, ist die von ihm constatirte Thatsache, dass umgekehrt aufgehängte Stücke orthotroper Stengel sich doch nicht genau so verhalten, wie die aufrecht gehängten, dass sich vielmehr eine Tendenz an ihnen zu erkennen gibt, Wurzeln nicht bloß nächst dem basalen Ende, sondern auch weiter unten, Knospen nicht bloß am Gipfelende, sondern auch weiter oben zu erzeugen; eine Erscheinung, die jedenfalls so aufgefasst werden kann, dass zweierlei Ursachen bei der räumlichen Vertheilung der Knospen und Wurzeln bei der Regeneration thätig sind. Vöchting selbst betrachtet die eine und stärker wirkende als eine erbliche, durch Spitze und Basis bedingte Kraft, die andere als einen directen Einfluss der Schwere, während ich jene, scheinbar erbliche Kraft als eine durch die vorausgehende Einwirkung der Schwere und des Lichts verursachte Prädisposition ansehe. Das beste Capitel in Vöchting's Buch ist offenbar das über die Einwirkung der Schwere auf die räumliche Vertheilung der durch Regeneration entstehenden Knospen und Wurzeln, durch welche, wie er ausdrücklich hervorhebt, die Thatsache constatirt wird, dass ein directer Einfluss der Schwere stattfindet. Speciell die Wurzelbildung auf der Unterseite horizontal gelegter Zweige, die bei verticaler Lage sich allseitig bewurzeln, lässt keinen Zweifel über die Thatsache [2]). Besonders beweiskräftig für dieselbe scheinen mir in Vöchting's Werk seine Angaben auf pag. 172, 175, 179, 180, 184, 187.

Wenn nun aber während der Regeneration an einem abgeschnittenen Stück der fragliche Einfluss der Schwere auf die räumliche Anordnung von

---

1) Der andere Fall, wo die Wurzeln am fortwachsenden Gipfel des orthotropen Stammes sich bilden, wie bei den Marattiaceen und Baumfarnen, auch vielen Aroideen u. s. w., müsste betreffs der Regeneration näher untersucht werden.

2) Wenn man Sprosse von Tropaeolum majus, ohne sie von der Mutterpflanze abzuschneiden, im Garten entweder in horizontaler oder in verticaler Lage so mit Erde bedeckt, dass die langgestielten Laubblätter am Licht bleiben, dann tritt die oben erwähnte Thatsache nach einigen Tagen mit großer Eleganz hervor.

Wurzeln und Knospen wirklich vorhanden ist, so wäre es denn doch sehr sonderbar, wenn derselbe Einfluss nicht schon vorher, so lange das betreffende Pflanzenstück noch ein Theil der unverletzten Pflanze war, stattgefunden hätte; ich meine, mit der Constatirung des Einflusses der Schwere bei der Regeneration ist auch eo ipso gesagt, dass die Schwere in ähnlicher Weise auch innerhalb der unverletzten Pflanze auf die organbildenden Stoffe einwirkt. Dass die während der ganzen Wachsthumszeit eines aufrechten Stengels oder einer verticalen Wurzel immerfort stattfindende Einwirkung der Schwere (und des Lichts) sich mehr und mehr steigert, tritt dann eben in der von Vöchting constatirten Thatsache hervor, dass bei der Regeneration am abgeschnittenen Stück die Vertheilung der neuen Wurzeln und Knospen weit mehr von der vorausgegangenen, als von der zur Zeit der Regeneration stattfindenden Einwirkung der Schwere abhängt.

§ 5.

Die am Schluss des vorigen Paragraphen geäußerten Bedenken veranlassten mich schon im Frühjahr 1878, mich nach solchen Pflanzen umzusehen, bei denen möglicherweise die Erscheinungen der Regeneration im Gegensatz zu Vöchting's und in Übereinstimmung mit meiner Ansicht stattfinden könnten. Näher hätte mir allerdings der Gedanke gelegen, die Frage auf rein experimentellem Wege zum Austrag zu bringen, was in der Art möglich gewesen wäre, dass man Pflanzen, etwa solche, auf welche sich Vöchting vorwiegend stützt, monatelang am Klinostaten hätte wachsen lassen, wo die von mir hypothetisch angenommene prädisponirende Einwirkung der Schwere und des Lichts während des Wachsthums der Sprosse ausgeschlossen gewesen wäre; die so am Klinostaten gewachsenen Sprosse hätten nun als Material für Versuche nach Vöchting's Methode benützt werden können. Wäre auch an diesem Material im Sinne Vöchting's die Wirkung von »Spitze und Basis« hervorgetreten, dann wäre allerdings die Frage nach dem in § 4 Gesagten nicht entschieden gewesen; wäre dagegen, wie ich vermuthe, ein abgeschnittenes Stück eines am Klinostaten gewachsenen Sprosses so beschaffen, dass es ebenso in aufrechter, wie in umgekehrter Lage neue Wurzeln unten, neue Knospen oben regenerirt, dann wäre meine Ansicht direct bewiesen. Leider konnte dieser entscheidende Versuch mit den mir zu Gebote stehenden Apparaten nicht gemacht werden, weil die Motoren viel zu schwach sind, um die für den genannten Versuch nöthigen Lasten in vollkommen gleichmäßiger Drehung monatelang zu erhalten. Daher versuchte ich, wie oben bemerkt, die Frage in anderer Art zur Entscheidung zu bringen. Es kam offenbar darauf an, an senkrecht abwärts wachsenden Sprossen Vöchting's Meinung zu prüfen. Wenn solche bei der Regeneration ihre neuen Knospen am basalen, früher oberen Ende, ihre neuen Wurzeln am apicalen, früher unteren Ende

erzeugen, so ist Vöchting's Ansicht wenigstens für diese Fälle widerlegt, und für meine Ansicht eine Stütze gewonnen, dass es sich nämlich bei der Regeneration nicht um die morphologische Differenz von Spitze und Basis und von Spross und Wurzel, sondern einfach darum handelt, welches Ende des regenerationsfähigen Stückes an der Mutterpflanze nach oben oder nach unten gekehrt war.

Ein geeignetes Material glaubte ich nun an den unterirdischen dicken Niederblattsprossen (Rhizomen) von Yucca und Cordyline gefunden zu haben. Diese Gattungen bilden bekanntlich mächtige unterirdische Rhizome, deren Äste zumal bei Yuccaarten theils horizontal, theils vertical, bei den von mir benutzten Cordylinen vollkommen vertical wie Hauptwurzeln wachsen. Diese Rhizome bestehen bekanntlich aus cylindrischen, stellenweise knollig anschwellenden, saftig parenchymatischen Achsen, welche mit ringförmigen Niederblättern besetzt sind, und sehr zahlreiche, verzweigte, ganz unregelmäßig gestellte Wurzeln erzeugen. Die zu meinen Versuchen benutzten Rhizome waren in verhältnissmäßig kleinen Töpfen gewachsen und nur ein oder zwei Jahre alt, 1—3 cm dick, 10—20 cm lang; an grossen alten Exemplaren erreichen sie dagegen Armsdicke, und 30—40 cm und mehr Länge. Die vertical abwärts wachsenden Rhizomäste endigen nicht in einer schlanken Terminalknospe, sondern sehen am organischen Ende aus wie quer abgestutzt, und wenn sie beim Abwärtswachsen auf den Boden des Topfes aufstoßen, werden sie wie weiche, plastische Massen breitgedrückt. Seitenknospen entstehen an ihnen nur selten, und solange der aufrechte Laubstamm in vollem Wachsthum begriffen ist, verhalten sich die neu entstehenden Rhizomsprosse ganz wie die eben beschriebenen, sie wenden sich schon in frühester Jugend bei den Cordylinen vertical abwärts und sind von vorn herein auffallend dick, dies umsomehr, je näher am abwärts gekehrten Ende des Muttersprosses sie entspringen. Nur wenn der aufrechte Laubstamm abgeschnitten wird oder aus irgend einer Ursache sein Wachsthum einstellt, kommen aus dem obern Theil des Rhizoms Laubknospen zum Vorschein, von denen ich nicht angeben kann, ob sie schon längere Zeit vorher als ruhende Augen vorhanden waren, oder erst neu entstehen, ein Unterschied, der übrigens hier ebensowenig wie bei Vöchting's Beobachtungen zu bedeuten hat, da die fraglichen Ursachen bei der Anlage wie bei der Ausbildung der Organe thätig sind.

Die experimentellen Ergebnisse mit diesen Rhizomen treten nun nicht ganz so prägnant hervor, wie ich erwartet hatte, weil einige an sich höchst interessante Nebenerscheinungen sich geltend machen, die ich nachher beschreiben werde. Dennoch ist soviel sicher, dass die Regenerationserscheinungen an den Rhizomen, soweit sie deutlich sind, für meine Ansicht und gegen Vöchting sprechen. Ein weiterer Übelstand liegt in der sehr langen Dauer, welche die einzelnen Versuche beanspruchen, es sind immer

mehrere Wochen oder Monate nöthig, und nur bei hoher Sommertemperatur treten die fraglichen Wachsthumsvorgänge ein.

Sogleich im Voraus mag erwähnt werden, dass eine scharf ausgesprochene gegenseitige Abhängigkeit zwischen dem aufrechten Laubspross und den Terminalknospen der dicken Rhizome besteht. Die letzteren können nämlich unter Umständen ihren Rhizomcharakter plötzlich aufgeben, die Knospe wird plötzlich schlank, hört auf, ringförmige Niederblätter zu bilden, erzeugt lange Laubblätter, und der sie tragende Achsentheil krümmt sich scharf geotropisch aufwärts, während dieselbe Achse, solange sie den Rhizomcharakter hatte, abwärts oder horizontal wuchs. Diese Erscheinung tritt aber, soweit meine Erfahrungen reichen, nur dann ein, wenn das Wachsthum an der Terminalknospe des aufrecht wachsenden Laubstammes aus irgend einem Grunde sistirt ist, und wenn die Terminalknospe eines Rhizoms lange Zeit aufwärts gekehrt bleibt. Die Erscheinung ist unabhängig vom Licht und beweist, dass die Schwere bei der Umwandlung eines Rhizoms in einen Laubspross mitwirkt.

Um nun diejenigen Erfahrungen, welche die Hauptfrage betreffen, klarzulegen, wird es nöthig sein, eine Reihe meiner Versuche speciell zu beschreiben.

1. Yucca filamentosa. Am 1. Juni 1878 wurde von einer kräftigen Pflanze der aufrechte Laubstamm abgeschnitten, das Rhizom aus der Erde genommen und constatirt, dass es 6 senkrecht abwärts wachsende dicke Äste besaß; darauf wurde dasselbe wieder in seiner normalen Lage in denselben Topf eingepflanzt, und dieser unter einen undurchsichtigen Recipienten an ein Südfenster gestellt. Nach 40 Tagen war ein etiolirter Laubspross über die Erde emporgekommen, der, wie sich beim Austopfen zeigte, aus dem oberen basalen Theil des Rhizoms entsprang, während etwas tiefer unten ein zweiter noch ganz unterirdischer Spross sich gebildet hatte. Die breiten Terminalknospen der Rhizomäste waren unverändert; einige neue Wurzeln waren oberhalb derselben entstanden. — Als Resultat dieses Versuches ist zu constatiren, dass durch Entfernung des verticalen Hauptsprosses das Austreiben von Seitensprossen, und zwar aus dem basalen, nach oben gekehrten Theil des Rhizoms bewirkt wurde, dass dagegen die abwärts gekehrten Endknospen der Rhizomsprosse unverändert blieben; das Rhizom verhielt sich bei der Regeneration betreffs der räumlichen Vertheilung von neuen Sprossen und Wurzeln an Basis und Spitze wie eine verticale Hauptwurzel, aber nicht wie ein Spross; die Regeneration entsprach also nicht der von Vöchting für die Sprosse aufgestellten Regel, wohl aber dem Duhamel'schen Satz, dass die Knospen über den Wurzeln entspringen.

2. Yucca filamentosa. Im April 1878 wurde der verticale Laubspross dicht über der Erde abgeschnitten, das ungefähr 45 cm lange, 3—4 cm dicke, reich bewurzelte Rhizom, welches genau senkrecht abwärts

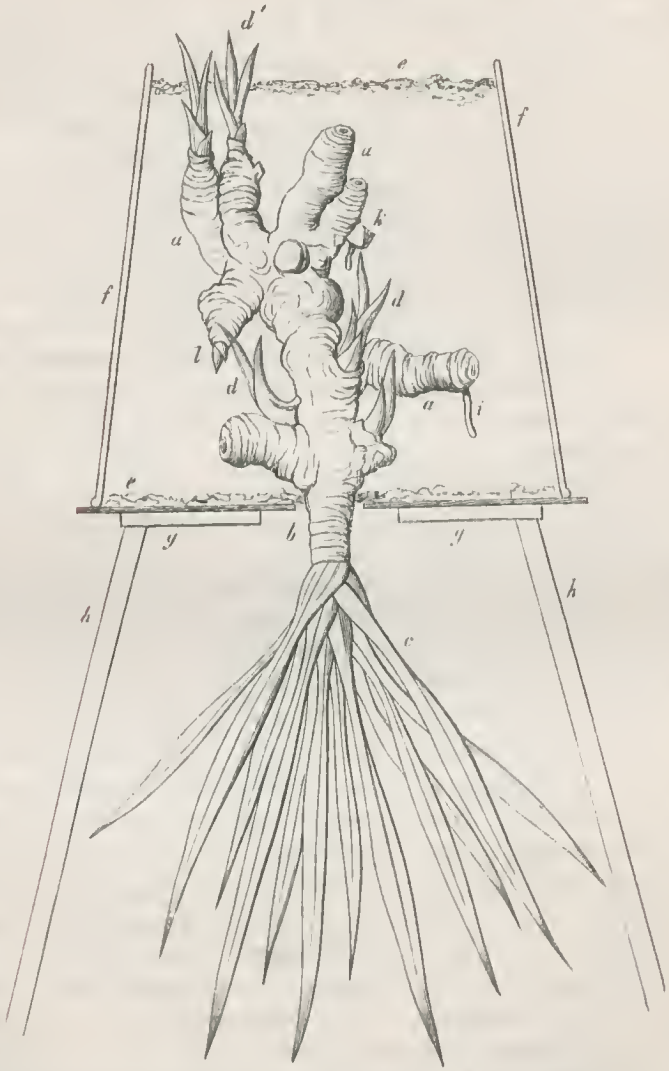
gewachsen war, aus der Erde genommen und dann umgekehrt wieder in die Erde gepflanzt, und zwar so, dass die dicke, früher abwärts gekehrte Rhizomknospe nunmehr aufwärts gestellt war und über die Erde emporragte, wo sie am Südfenster dem Lichte ausgesetzt blieb. Am 1. Juni war aus der aufgerichteten Rhizomknospe ein Laubspross mit 5 langen, schmalen, grünen Blättern entstanden, und außerdem kamen aus dem basalen, jetzt abwärts gekehrten Theil des Rhizoms unterirdisch einige noch wenig entwickelte Seitenknospen zum Vorschein. — Verglichen mit dem vorigen Versuch zeigt dieser, dass die Wegnahme des normalen verticalen Hauptsprosses allein nicht genügt, um die abwärts gekehrte Endknospe eines Rhizoms zur Bildung von Laubblättern zu veranlassen, dass Letzteres vielmehr erst dann geschieht, wenn das bisher abwärts gekehrte Rhizom aufwärts gekehrt wird.

3. Yucca filamentosa. Eine Pflanze mit daumendickem, senkrecht abwärts gewachsenem Rhizom und einem ebensolchen horizontal ausgewachsenen Ast mit zwei abwärts gekehrten dicken Seitenknospen wurde am 18. April aus der Erde genommen, abgewaschen, sämmtliche Wurzeln abgeschnitten, und dann die ganze Pflanze so umgekehrt, dass der normale Laubspross, nunmehr abwärts gerichtet, in einen mit Wasser gefüllten Glascylinder eintauchte, während das ganze Rhizom oberhalb des letzteren in die Luft hinausragte und vom Licht getroffen wurde: der eine Rhizomast schief aufwärts gerichtet, der andere horizontal. Das Ganze mit einer großen Glasglocke bedeckt. — Der im Wasser befindliche Laubspross war am 1. Juni nicht weiter gewachsen, dafür aber hatte sich aus der breiten Terminalknospe des aufgerichteten Rhizomastes ein grünblättriger Laubspross gebildet, aus dessen Basis eine neue Wurzel entsprang; auch tiefer abwärts waren zwei neue Wurzeln entstanden. Auch die Knospe des horizontalen Rhizomastes fing bereits an, schmale lange, grüne Laubblätter zu bilden.

4. Yucca filamentosa. 1879. Zwei sehr kräftige Pflanzen wurden ausgetopft, und Ende April die eine in normaler Stellung mit dem knolligen, aus schiefen und horizontalen Ästen bestehenden Rhizom in Wasser gestellt, während der verticale Laubstamm in die Luft ragte. Die andere Pflanze wurde ganz umgekehrt, der Laubstamm tauchte sammt einem Theil des Rhizoms in Wasser, einer der Rhizomäste war genau aufwärts gerichtet. Beide Pflanzen blieben während zweier Monate dem Licht ausgesetzt. — Nach dieser Zeit hatte die in normaler Stellung befindliche Pflanze an der Unterseite ihrer horizontal ausstreichenden Rhizomäste einige neue Wurzeln von 5—6 cm Länge erzeugt; Seitenknospen oder Bildung von Laubsprossen aus den Rhizomenden war nicht eingetreten. Bei der anderen, umgekehrten Pflanze hatte dagegen die Endknospe des aufgerichteten, knolligen Rhizomastes einen schmalen, grünblättrigen Laubspross gebildet; aus dem Rhizomast selbst kamen auf allen Seiten neue, zum

Theil 15—20 cm lange Wurzeln; ein horizontaler und ein schiefer Rhizomast dieser Pflanze hatten dagegen keine Laubblätter, wohl aber auf ihren Unterseiten neue Wurzeln gebildet.

Fig 1.



Yucca gloriosa; *a a* das Rhizom, *b* Stamm, *c* Blattkrone; *d d* unterirdische Laubsprosse aus dem basalen Theil des Rhizoms; *d'* Laubsprosse aus der Endknospe zweier Rhizomsprosse; — *e e* die Erde des Topfes *ff*; *g g h h* das Holzgestell, auf welchem die umgekehrte Pflanze steht, *i* eine neue Wurzel, *k* und *l* neue Rhizomknospen. — Sämmtliche Wurzeln sind in der Figur weggelassen.

5. Yucca gloriosa. 1879. Eine seit 2—3 Jahren in einem großen Topf erwachsene kräftige Pflanze wurde in der Art, wie Fig. 1 zeigt, sammt

ihrem Topf umgekehrt aufgestellt, auf einem vierbeinigen Gestell *gh*, an einem sonnigen Platz im Garten. Der aufwärts gekehrte Boden des irdenen Topfes wurde zerschlagen und gänzlich entfernt, der ganze Topf auf dem Gestell durch einen übergestülpten, undurchsichtigen Recipienten verdunkelt. So blieb die Pflanze von Ende Mai bis Ende September stehen, indem die Erde des Topfes hinreichend feucht gehalten wurde. — Als Ende September der Versuch beendigt, das Rhizom herausgenommen wurde, fand sich, dass von den fünf, ursprünglich abwärts gewachsenen Rhizomsprossen, die während des Versuchs aufwärts gekehrt waren, zwei ihre dicke Endknospe in schlanke etiolirte Laubsprosse umgewandelt hatten, an zweien der anderen waren dicke Rhizomknospen (*k*,*l*) abwärts gerichtet entstanden. Außerdem fanden sich an dem knolligen, basalen Theil des Rhizoms, der vor dem Versuch aufwärts, während des Versuchs abwärts gekehrt war, vier schmalblättrige, geotropisch aufwärts gerichtete Sprosse als Seitenknospen, die natürlich, da sie noch ganz unterirdisch wuchsen, nicht grün waren. Neue Wurzeln hatte das Rhizom nicht gebildet, ausgenommen eine einzige *i* an der früheren Oberseite, während des Versuchs Unterseite, eines horizontal ausstreichenden Rhizomastes *a*. Aus der Knospe des Hauptstammes dieser Pflanze, die während des Versuchs abwärts gekehrt war, hatte sich während der langen Zeit kein einziges neues Blatt gebildet, sie war also unthätig, und dementsprechend hatte das Rhizom die beschriebenen Laubsprosse *d'* gebildet.

Die Versuche 2—5 zeigen, dass unter sonst ganz verschiedenen Bedingungen normal abwärts gewachsene Rhizomsprosse von Yucca, wenn der Hauptstamm abgeschnitten oder unthätig ist, und wenn sie selbst in umgekehrter Lage aufgerichtet sind, sich in Laubsprosse umwandeln, und ferner, wenn Seitensprosse aus dem Rhizom überhaupt gebildet werden, dass dieselben aus dem basalen, vor dem Versuch oberen, während des Versuchs unteren Ende des Rhizoms entspringen. Dasselbe zeigten vier daumendicke, etwa 10—12 cm lange Rhizomsprosse von Yucca filamentosa, welche, jeder einzeln für sich, abgeschnitten in aufrechter Stellung, d. h. mit der Knospe nach oben, ganz mit Erde bedeckt eingepflanzt waren. Sie bildeten während des Versuchs (14. Juli bis 9. September 1879) Seitensprosse mit schmalen, etiolirten Laubblättern aus ihren basalen, während des Versuchs abwärts gekehrten Enden. In all diesen Fällen waren also die Seitensprosse so entstanden, als ob die Rhizome nach der von Vöchting aufgestellten Regel verticale Wurzeln wären.

6. Cordyline cernua. 1878. Am 18. April wurde der Stamm mit seiner Laubblattkrone an der Erdoberfläche abgeschnitten; der einzige etwa 15 cm lange, oben dünne, unten knollig angeschwollene und senkrecht abwärts gerichtete Rhizomspross ausgenommen, und dann sogleich in umgekehrter Lage, also die Knospe aufwärts, in Erde gepflanzt, so dass das dicke Knospenende einige Centimeter hoch in die Luft hinausragte,

und dem Licht ausgesetzt blieb. — Am 9. August hatte das aufgerichtete Knospenende des Rhizoms sich nicht verändert; dafür hatten sich aus dem basalen Ende des Rhizoms, welches, früher aufwärts gekehrt, während des Versuches nach unten schaute, zwei Laubsprosse gebildet; der eine, etwas weiter aufwärts, war noch junge Knospe, der andere, nahe dem Schnittende entspringend, war hoch über die Erde herausgewachsen, hatte einen mit zahlreichen neuen Seitenwurzeln versehenen, etwa 10 cm langen Stammtheil, dessen unterirdische Blätter klein und schuppenförmig waren, während er oberhalb der Erde 5 normale Laubblätter trug.

Auch hier war es also der basale Theil des Rhizomsprosses, der ursprünglich oben gelegen hatte, während des Versuches aber abwärts gekehrt war, welcher Laubknospen erzeugte, im Gegensatz zu der von Vöchting für Sprosse aufgestellten Regel, aber in Übereinstimmung mit meiner Annahme, dass dasjenige Ende eines Pflanzentheils, welches während seines normalen Wachsthums aufwärts gekehrt war, bei der Regeneration Knospen bildet.

7. Cordyline calocoma. 1879. Eine mehrjährige, mit etwa 50 Blättern am Hauptstamm besetzte Pflanze wurde ausgetopft, nachdem der Hauptstamm abgeschnitten war. Die beiden knolligen, kurzästigen, abwärts gerichteten Rhizomsprosse wurden von einander getrennt und umgekehrt, d. h. mit den Rhizomenden aufwärts in Erde gepflanzt und mit solcher vollständig bedeckt. Nach 43 Tagen (Mai—Juli) hatte sich an den kräftigeren Rhizomen aus einer aufwärts gekehrten dicken Knospe ein schlanker Laubspross mit fünf grünen, großen Blättern gebildet; unterhalb seiner Basis entsprangen aus dem dicken Theil der Achse zwei kräftige, reich verzweigte Wurzeln, ebenso war eine Wurzel unter dem Scheitel eines dicken Rhizomastes, welcher keine Laubblätter getrieben hatte, entstanden. Aus dem basalen Stück des knolligen Rhizoms war außerdem ein Laubspross entsprungen, ganz nahe über der Schnittfläche, und tiefer als einige Wurzeln, welche ebenfalls aus dem basalen Theil des Rhizoms entsprangen. In diesem Falle waren also neue Wurzeln oberhalb eines Seitensprosses entstanden, was sowohl der Vöchting'schen Regel wie meiner Ansicht widersprechen würde, es ist jedoch zu beachten, dass sämmtliche neugebildete Wurzeln unterhalb des kräftigen, oben erwähnten Laubsprosses standen und dass, abgesehen hievon, wenn man sich den ganzen Rhizomkörper nach dem Versuch wieder in seiner normalen Lage denkt, die Wurzeln unterhalb des regenerirten Seitensprosses stehen würden, so dass die räumliche Anordnung beider eine Folge der früheren Einwirkung der Schwere wäre. Dem entspricht auch das Verhalten des anderen, oben erwähnten Rhizomsprosses, der ebenfalls umgekehrt, mit der Knospe aufwärts eingepflanzt war; seine Endknospe war beschädigt und konnte desshalb nicht austreiben; aber dicht unter ihr waren kräftige Wurzeln ausgetrieben, während sich am basalen Ende des Rhizoms etiolirte unterir-

dische Laubknospen zeigten. Auch für diesen Spross gilt also Duhamel's Regel, wenn man beachtet, dass der Einfluss der Schwere, welcher während des normalen Wachsthums stattfand, zur Zeit der Regeneration nachwirkte.

8. Cordyline rubra. 1879. 14. Juli bis 9. September. Der Versuch war ganz in derselben Weise wie No. 7 eingerichtet, nur waren die abgeschnittenen und umgekehrt unterirdisch gepflanzten Rhizomstücke viel kräftiger. Das eine mit vier dicken, verticalen Ästen besetzte Rhizomstück hatte aus keinem der Rhizomenden selbst einen Laubspross gebildet; an dem einen Ast war die Endknospe beschädigt, und dicht unterhalb derselben war während des Versuchs eine lange, reichverzweigte Wurzel entstanden; das basale, früher aufwärts, während des Versuchs abwärts gekehrte Ende des Rhizoms hatte drei schlanke, 2—6 cm lange Laubsprosse als Seitenknospen gebildet. Der Erfolg entspricht hier also ganz dem unter No. 7 Gesagten. — Der zweite, mit drei dicken Ästen versehene Rhizomspross hatte aus einem derselben durch Metamorphose der Endknospe einen kräftigen Laubspross mit drei großen grünen Blättern erzeugt, unterhalb desselben war aus dem Rhizomtheil eine verzweigte Wurzel entsprungen; eine solche, besonders kräftige und reich verzweigte fand sich auch neben der Endknospe eines der anderen Rhizomäste, und endlich war eine noch wenig entwickelte, schlanke, geotropisch aufwärts gerichtete Laubknospe aus dem basalen Theil des Rhizoms unterirdisch entstanden. Dieser Rhizomspross entsprach also dem ersten, unter No 7 erwähnten.

9. Cordyline rubra. 1879, Mai bis Ende September (vergl. Fig. 2). Eine kräftige, mehrjährige Pflanze, mit ungefähr 50 cm hohem Stamm und reicher Blattkrone in einem großen irdenen Topf eingewurzelt, wurde ohne weitere Störung, wie Fig. 2 zeigt, umgekehrt auf einem vierbeinigen Gestell an einem sonnigen Platz im Garten aufgestellt, der Boden des Topfes ausgeschlagen, und dann der Topf verdunkelt. — Während der Versuchsdauer wuchs, im Gegensatz zu der oben erwähnten, ebenso behandelten Yucca gloriosa (No. 5), der abwärts gekehrte Laubstamm kräftig fort, krümmte sich dem entsprechend innerhalb der Blattkrone geotropisch aufwärts und erzeugte aus der Knospe mehrere neue Blätter. In Übereinstimmung hiermit hatte keiner der drei sehr kräftigen, früher vertical abwärts gerichteten, während des Versuchs aufwärts gerichteten Rhizomsprosse aus seiner dicken Knospe einen Laubspross gebildet, die Rhizomenden waren mit Ausnahme von einem, und zwar des dünnsten, gar nicht gewachsen; alle hatten aber dicht unter ihrer Knospe lange, sehr kräftige, verzweigte Wurzeln ausgetrieben; einige neue Wurzeln kamen auch weiter gegen die Basis der Rhizomsprosse hin hervor. Bezieht man diese neuen Wurzeln auf den abwärts gekehrten Hauptstamm der ganzen Pflanze, so standen sie allerdings oberhalb des wachsenden Sprosses; aber auch hier kann man die Ansicht geltend machen, dass durch die prädisponi-

rende Einwirkung der Schwere während der langen Zeit des normalen Wachsthums die wurzelbildende Substanz sich in die damals abwärts gekehrten Rhizomenden gezogen hatte, aus denen sie nun in Form von Wurzeln während des Versuchs gerade hervortrat, als wenn die Pflanze in ihrer normalen Stellung verblieben wäre. — Betreffs der Correlation zwischen Hauptspross und Rhizom ist noch zu erwähnen, dass unterhalb des aufgerichteten Endes des kräftigsten Rhizomsprosses während des Versuchs ein dicker Seitenspross mit einer Wurzel entstanden war, der sich durch seine Dicke und Blattbildung als junges Rhizom zu erkennen gab und dementsprechend sich geotropisch abwärts wendete.

Fig. 2.

Cordyline rubra. Topf, Erde und Holzgestell wie in Fig. 1, sind hier weggelassen, nur die Pflanze selbst am Ende des Versuchs gezeichnet; ebenso sind alle alten Wurzeln des Rhizoms weggelassen. — *a a* Rhizom, *b* Hauptstamm, *c* Blattkrone, geotropisch aufwärts gekrümmt; *d d* die während der Versuchsdauer entstandenen Wurzeln; die alten Wurzeln sind weggelassen.

10. Cordyline rubra. 1879. Von einer Pflanze mit ungefähr 40 cm hohem Hauptstamm, an welchem unten ein senkrechter kräftiger Rhizomspross entsprang, wurde das untere Ende des letzteren abgeschnitten, und die Pflanze wieder wie vorher in Erde gesetzt. Als sie nach etwa 6

Wochen im Spätherbst aus der Erde genommen wurde, zeigte sich über dem Querschnitt am untern Rhizomende eine dicke, etwa centimeterlange, senkrecht abwärts gekehrte Seitenknospe, offenbar ein Rhizomspross, aus welchem auch einige Wurzeln entsprangen. Ich erwähne diesen Versuch hier nur desshalb, weil hier, wie bei einigen der vorhergehenden Versuche, es sich besonders deutlich zeigte, dass an dem unteren Ende eines abwärts wachsenden Rhizomsprosses sich wieder ein Rhizomspross bildet, während aus dem oberen basalen Ende von Rhizomsprossen entspringende Seitenknospen sich als Laubsprosse ausbilden. Nach dem in § 1 geltend gemachten Princip würde man annehmen können, dass zur Bildung von Rhizomsprossen andere Substanzen nöthig sind, als zu der der Laubsprosse, und dass diese in Folge der Einwirkung der Schwere immer nach dem untersten Ende des Pflanzentheils, in welchem sie enthalten sind, zu gelangen suchen, um dort Rhizomknospen zu bilden. Eine ganz ähnliche Erscheinung beobachtete man an den dicken Luftwurzeln der Monsteren und andern großen Aroïdeen: wird die herabhängende Spitze derselben beschädigt oder abgeschnitten, so tritt sofort eine Seitenwurzel auf, die sich ebenfalls senkrecht abwärts kehrt und so gewissermaßen die verloren gegangene Spitze der Mutterwurzel ersetzt; eine Erscheinung, die desshalb Beachtung verdient, weil die frei herabhängenden Luftwurzeln dieser Pflanzen, so lange ihr Vegetationspunkt unbeschädigt ist, sich niemals verzweigen.

Als Hauptergebniss dieser zehn Versuche mit Yucca und Cordyline betrachte ich zwei Thatsachen: 1. dass die dicken, ursprünglich abwärts gekehrten Rhizomknospen sich unmittelbar in Laubsprosse fortsetzen können, vorausgesetzt, dass die Knospe des bisherigen aufrechten Hauptstammes keine Laubblätter producirt, und dass der Rhizomspross selbst mit seiner Spitze aufwärts gekehrt ist. Offenbar erinnert dieser plötzliche Übergang eines wurzelähnlichen Rhizomastes in einen Laubspross an die Verwandlung einer wirklichen Wurzelspitze von Neottia und Anthurium in eine Laubknospe, und es wäre zu untersuchen, ob nicht in diesen Fällen ähnliche Bedingungen der Umwandlung zu Grunde liegen, was weiteren Beobachtungen überlassen bleiben mag. Betreffs des von mir an den Aloïneen beobachteten Vorgangs könnte man zweierlei Auffassungsweisen geltend machen: man könnte sich vorstellen, dass die Bildungssubstanz eines Rhizomsprosses so beschaffen ist, dass sie durch die bloße Umkehrung die Eigenschaften annimmt, welche zur Bildung eines Laubsprosses nöthig sind; oder aber, man könnte sich vorstellen, dass in dem Rhizom auch solche Substanz mit enthalten ist, welche einen Laubspross erzeugen kann; dass diese aber bei normaler Lage des Rhizoms sich aufwärts bewegt, und so in dem nach oben gekehrten Basaltheil des Rhizoms Laubknospen bildet, oder durch den Stamm emporsteigend bis in die Knospe der Blattkrone gelangt, um dort verwendet zu werden. 2. Soweit es sich bei meinen

Versuchen mit Aloïneen um Bildung von Seitenknospen und Wurzeln handelt, entsprechen, wie wiederholt betont wurde, die Resultate keineswegs der Vöchting'schen Regel, wonach am basalen Ende der Sprosse Wurzeln, am apicalen aber Knospen entstehen sollen; vielmehr verhalten sich die abwärts gewachsenen Rhizomsprosse nach der von Vöchting für die Wurzeln aufgestellten Regel, indem sie am basalen Ende Knospen, am apicalen Wurzeln erzeugen. Mit der bloßen Constatirung dieser Thatsache ist schon gesagt, dass es sich hier gar nicht um den sogenannten morphologischen Unterschied von Sprossen und Wurzeln handelt, und dass ebenso die von Vöchting angenommene Bedeutung von Spitze und Basis nicht besteht. Dagegen glaube ich, dass diese Thatsachen gerade so wie zahlreiche von Vöchting selbst beobachtete Erscheinungen dahin zu deuten sind, dass die räumliche Vertheilung von Wurzeln und Knospen, welche an einem regenerationsfähigen Stück entstehen, ganz vorwiegend davon abhängt, welches Ende des betreffenden Organstückes während seines normalen Wachthums aufwärts, und welches abwärts gekehrt war, so dass diese räumliche Vertheilung selbst als eine Wirkung der Schwere, vielleicht unter Mitwirkung des Lichts aufzufassen ist. Trägt man dieser Nachwirkung bei Beurtheilung der Erscheinungen genügend Rechnung, so bleibt also der alte Duhamel'sche Satz, dass es gegen die Natur sei, wenn Wurzeln oberhalb der Knospen entspringen, in Geltung, und ebenso die von Duhamel hinzugesetzte Bemerkung, dass es scheine, als ob die zur Bildung der Sprosse geeignete Substanz eine Tendenz habe, aufwärts zu steigen, die zur Wurzelbildung geeignete aber nach unten hin strebe. Ist dies aber, wie ich kaum zweifle, richtig, so ist mit den von Vöchting und mir constatirten Thatsachen eine ganz allgemein im Pflanzenreich verbreitete Wirkung der Schwere, mit der vielleicht eine gleichsinnige Wirkung des Lichts verbunden ist, constatirt.

§ 6.

Ich habe die Einwirkung des Lichts auf die Bewegung der wurzelbildenden und sprossbildenden Stoffe bisher nur ganz nebenbei mit erwähnt, und möchte hier noch Einiges darüber beibringen. Wenn überhaupt das Licht in ähnlicher Weise wie die Gravitation auf die Bewegung organbildender Stoffe einwirkt, so wird die resultirende Richtung dieser Wirkung auf die freistehende, allseitig beleuchtete Pflanze ebenfalls eine verticale oder nur wenig davon abweichende sein müssen, also im allgemeinen mit der Richtung zusammenfallen, in welcher auch die Schwere wirkt; denn für die Pflanze kommt weit weniger das directe Sonnenlicht, als das vom gesammten Himmelsgewölbe reflectirte in Betracht, und es leuchtet ein, dass, wenn dieses allseitig vom Himmelsgewölbe zurückgestrahlte Licht allseitig um eine freistehende Pflanze herum annähernd symmetrisch vertheilt ist, die Wirkung so sein muss, als ob die Pflanze vom Zenith aus

allein beleuchtet würde. Nehmen wir nun ferner noch an, die Einwirkung des Lichtes auf die Bewegung der organbildenden Stoffe sei eine doppelte, wie die der Schwere: die wurzelbildende Substanz werde in der Richtung des Strahles von der Lichtquelle hinweg, die sprossbildende dagegen zur Lichtquelle hingetrieben; so ergibt sich, dass unter gewöhnlichen Wachsthumsverhältnissen von Pflanzen mit orthotropem Hauptstamm die Wirkungen von Licht und Schwere gleichsinnig stattfinden müssen. Dass aber eine solche Wirkung des Lichts existirt, dafür liegen wenigstens einige Erfahrungen gegenwärtig vor. Dass Wurzelanlagen an oberirdischen Stengeltheilen am Auswachsen verhindert werden, wenn sie überhaupt beleuchtet sind, habe ich schon in meinen § 2 erwähnten Untersuchungen beschrieben, und lässt sich überaus leicht an den Wurzelanlagen des Stammes von Cucurbita constatiren; es bedarf nur der Verdunklung der betreffenden Stammstelle, um ein lebhaftes Wachsthum der Wurzelanlagen hervorzurufen. Viel wichtiger als die Constatirung dieser Thatsache ist es aber, dass die Wurzelbildung in einer ganz bestimmten Beziehung zur Richtung des Lichtstrahls steht. PFEFFER constatirte, dass an dem Thallus von Marchantia die Wurzelanlagen nur auf der Schattenseite entstehen, und von der Lichtquelle hinwegwachsen. An den flachen Sprossen von Lepismium radicans, welche wie viele andere Cacteen unter ihrer fortwachsenden Spitze gern Luftwurzeln bilden, beobachtete VÖCHTING (l. c. pag. 148 ff.), dass bei einseitiger Beleuchtung immer nur die auf der Schattenseite befindlichen Wurzelanlagen auswachsen. Betreffs des Epheu's zeigte ich sodann, dass die Luftwurzeln auf jeder der beiden Hauptseiten entstehen können, je nachdem die eine oder andere beschattet ist (»Arbeiten« II, pag. 267). In neuester Zeit haben LEITGEB[1]) und PHANTL[2]) eine derartige Lichtwirkung, die sich nicht bloß auf die Haarwurzeln, sondern auch auf die Geschlechtsorgane bezieht, an den Farnprothallien nachgewiesen: durch die Beleuchtung der Oberseite wird die wurzelbildende und die archegonienbildende Substanz nach der Schattenseite hin gedrängt und bildet dort Haarwurzeln und Archegonien, selbst dann, wenn die bisherige Unterseite von unten beleuchtet wird, wobei die neuen Wurzeln und Archegonien auf der beschatteten Oberseite entstehen.

Ich habe schon früher[3]) betreffs der heliotropischen Krümmungen den

---

1) Flora 1879, No. 20.

2) Botan. Ztg. 1879, No. 44, 45.

3) Flora 1876, pag. 65. H. MULLER sagt daselbst, nachdem er auf die alte Theorie des Heliotropismus hingewiesen: »Zu einer ganz anderen Ansicht über die heliotropische Wirkung — gelangte SACHS bei seinen Untersuchungen über Geotropismus; er sah sich zu der Annahme veranlasst, dass auch bei den heliotropischen Krümmungen, ganz ebenso wie bei den geotropischen, es nicht auf eine Differenz der Intensität der einwirkenden Kraft auf entgegengesetzten Seiten des Organs ankommen möchte, dass vielmehr die heliotropische Wirkung des Lichts blos auf der Richtung desselben beruhe«.

Gedanken zur Geltung zu bringen gesucht, dass es sich dabei gar nicht um die stärkere Beleuchtung der Lichtseite und die schwächere der Schattenseite handelt, sondern nur darum, dass der Lichtstrahl in einer bestimmten Richtung durch den heliotropischen Pflanzentheil hindurchgeht, dass also, um es noch klarer zu bezeichnen, die heliotropische, positive oder negative Krümmung auch dann eintreten würde, wenn das reizbare Organ vollständig durchsichtig wäre, wobei natürlich die der Lichtquelle zugekehrte Seite und die von ihr abgekehrte gleich stark beleuchtet sind. Diese, wie es scheint, von Wiesner[1]) vollständig missverstandene Ansicht lässt sich nicht nur auf alle heliotropischen Krümmungen anwenden, sondern auch auf die vorhin genannten Fälle der Wurzelbildung auf der Schattenseite einseitig und quer zu ihrer Wachsthumsachse beleuchteter Pflanzentheile. Versucht man es, die oben genannten Thatsachen ohne jede theoretische Voreingenommenheit auf einen klaren Ausdruck zu bringen, so können wir offenbar sagen, die wurzelbildende Substanz wandert in diesen Fällen in der Richtung des Lichtstrahles von der Lichtquelle hinweg, also nach der Schattenseite hin[2]), und sie würde dies wahrscheinlich auch dann thun, wenn der wurzelbildende Pflanzentheil gar kein Licht absorbirte, also die Beleuchtung desselben auf beiden Seiten gleich intensiv wäre, da es meiner Ansicht nach, gerade so wie bei der Wirkung der Gravitation auf die Pflanze, ganz allein auf die Richtung der wirkenden Kraft als Reizmittel ankommt. Soweit meine Auffassung den positiven und negativen Heliotropismus betrifft, ist sie bereits durch die citirte Arbeit Hermann Müller's mit Thatsachen gestützt worden, und eine dem vorliegenden Heft einverleibte Beobachtungsreihe von Francis Darwin ist in demselben Sinne zu verwerthen[3]).

Meine Ansicht, dass die wurzelbildende Substanz desshalb auf der Schattenseite der querdurchleuchteten Prothallien, Hedera- und Lepismiumzweige u. s. w. zum Vorschein kommt, weil sie sich in der Richtung des Lichtstrahls von der Lichtquelle fortbewegt, könnte man kürzer vielleicht mit den Worten formuliren, sie werde von der Lichtquelle abgestossen, womit indessen über die wahre Natur der Wirkung, welche das Licht in der Pflanze ausübt, durchaus nichts ausgesagt sein soll; der gebrauchte Ausdruck soll eben nur den Vorgang, um den es sich handelt, in seinem Resultat veranschaulichen.

Bei den Brutknospen von Marchantia, den Lepismiumzweigen, den Pro-

---

1) Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen im Pflanzenreich. Wien 1878, pag. 29.

2) Ebenso wandert das Protoplasma von Äthalium, wenn es soeben über die Lohe hervorgetreten ist und von oben beleuchtet wird, in diese zurück.

3) Jedenfalls zeigt die von Müller und Darwin constatirte Thatsache, dass negativ heliotropische Organe ebenso wie die positiv heliotropischen bei allseitiger Beleuchtung langsamer als im Finstern wachsen, dass die De Candolle'sche, von Wiesner wieder aufgenommene Theorie des positiven Heliotropismus auf den negativen keine Anwendung finden kann.

thallien und Epheustengeln handelt es sich um solche Versuche, wo das Licht quer zur Wachsthumsachse durch die Pflanze geht, und dem entsprechend auch die Bewegung der wurzelbildenden Substanz den Pflanzentheil quer durchsetzt; in einen aufrechten Stamm, in welchen das Licht überhaupt eindringen kann, dringt es nun vorwiegend schief von oben allseitig ein, und wenn wir die eben geltend gemachte Vorstellungsweise festhalten wollen, so folgt ohne Weiteres, dass die im Stamm etwa enthaltene wurzelbildende Substanz der Längsachse parallel abwärts getrieben werden muss, also in derselben Richtung, in welcher sie von der Erde angezogen wird.

Zunächst sollten diese wenigen Bemerkungen über die Wirkung des Lichts auf die Entstehungsorte der Organe nur zur Vervollständigung des in dieser Beziehung über die Schwerkraft Gesagten dienen; eine erschöpfende Klarlegung meiner angedeuteten Ansicht über das Licht als Reizmittel bei heliotropischen Erscheinungen und den hier besprochenen Vorgängen gedenke ich später anderwärts zu geben.

Würzburg, im December 1879.

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: Stoff und Form der Pflanzenorgane 452-488