

IX.

**Über die normale Stellung zygomorpher Blüten  
und ihre Orientirungsbewegungen zur Erreichung  
derselben.**

Von

**Dr. Fritz Noll,**

Assistent am Botan. Institut zu Heidelberg.

I. Theil. Mit 48 Figuren in Holzschnitt.

Über die Gesetzmäßigkeit, welche in der räumlichen Lage der Befruchtungs- und Fortpflanzungsorgane vieler höherer Pflanzen zu erkennen ist, über die Abhängigkeit ihrer Stellung insbesondere von der Richtung der Schwere und des Lichtes, liegen bereits zahlreiche Angaben in der Fachliteratur vor.<sup>1)</sup>

1) Nach den vorbereitenden Arbeiten von

BONNET, Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes. Göttingue et Leide. 1754. II. mémoire: De la Direction et du retournement des feuilles. I. e. pag. 77.

DUTROCHET, Mémoires pour servir à l'histoire anatom. et physiolog. des végétaux et des animaux. Paris 1837. Tome II.

über die Stellung der Laubblätter und vegetativen Sprosse waren es vor allem die folgenden Arbeiten, welche zum heutigen Stand unsrer Kenntniß dieser Verhältnisse geführt haben:

FRANK, A. B., Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Leipzig 1868.

DE VRIES, H., Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile. In Sachs' Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg. Leipzig 1874. Bd. I. pag. 223.

VÖCHTING, H., Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882. —

Bemerkungen mehr gelegentlicher Natur über diese Dinge finden sich noch in folgenden theils schon früheren Werken:

HANSTEIN, J. VON, Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Sammlung von Vorträgen herausgeg. von FROMMEL u. PFAFF. Heidelberg 1880. pag. 273 (pag. 149 des III. Vortrags).

HANSTEIN, J. VON, Botanische Abhandlungen aus dem Gebiete der Morphologie und Physiologie. IV. Bd. 3. Heft: Beiträge zur allgemeinen Morphologie der Pflanzen. pag. 150.

DARWIN, CHARLES und FRANCIS, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übersetzt von V. CARUS. Stuttgart 1881.

WIESNER, J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. II. Theil. In den Denkschriften d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Klasse. 43. Bd. Wien 1882.

Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg. Bd. III.

Wie das Studium der citirten Abhandlungen lehrt, beziehen sich diese Angaben aber fast ausschließlich auf Blüten mit regelmäßigem aktinomorphen Baue. Es ist deshalb nicht nöthig, näher auf diese Literatur einzugehen, nur das sei hier hervorgehoben, daß die Bemühungen der genannten Autoren zu folgenden allgemeinen Resultaten geführt haben: Knospen, Blüten und Früchte einer großen Anzahl von Pflanzen nehmen eine ganz bestimmte sogenannte fixe Lage gegen die Richtung wirkender Massenanziehung und wirksamer Lichtstrahlen an. Neben dem Geotropismus und Heliotropismus veranlassen besondere Lagen der Fortpflanzungsorgane das eigene Gewicht, die Belastung getragener Theile und innere Wachstumsvorgänge, die sich als Nutationen, Epi- und Hyponastie geltend machen.

Zygomorphe Blüten finden in der genannten Literatur nur gelegentlich eine kurze Erwähnung. Diese beschränkt sich dabei allermeist auf ganz allgemeine Eigenschaften wie Heliotropismus und Nutationen, ohne daß irgend welches Gewicht auf den dorsiventralen Bau und die dadurch bedingte eigenartige Orientirung dieser Gebilde gelegt wird. Nur HOFMEISTER und PFITZER haben diesen wesentlichen Punkt bereits berührt, indem sie die Torsionen umgekehrter symmetrischer Blüten berücksichtigten.<sup>1)</sup>

Auf den dorsiventralen Charakter<sup>2)</sup> der hier gewählten Blütenobjekte habe ich bei der vorliegenden Behandlung der Sache den Hauptwerth gelegt, so daß ich dieselbe als einen kleinen Beitrag zur Kenntniß der Orientirungsbewegungen dorsiventraler Gebilde überhaupt betrachte. Von diesem Gesichtspunkte aus wird es sich rechtfertigen, wenn am Schlusse der Arbeit die Bewegungen der zygomorphen Blüthengebilde mit denen einiger Laubblätter vergleichend betrachtet und die gemeinsamen Züge im Charakter derselben näher beleuchtet werden.

Wenn wir nach diesen einleitenden Bemerkungen über den Stand unserer Kenntnisse in dieser Beziehung zur Sache selbst übergehen, so wird es gut sein, zunächst einige Versuche mit radiär gebauten Blüten zu betrachten. Diesen einfacheren Fällen, welche noch einmal an realen Dingen das vor Augen führen werden, worum es sich überhaupt hier handelt, wird sich dann ganz von selbst die Besonderheit symmetrischer Blüthengebilde gegenüber stellen.

1) Die betreffenden Literaturangaben, auf welche wir später eingehender zurückkommen, finden sich in

HOFMEISTER, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. pag. 626.

PFITZER, E., Beobachtungen über Bau und Entwicklung der Orchideen. 4. Über die Umdrehung der Orchideenblüthen. In den Verhandlungen des naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg. Neue Folge. Zweiter Band. Erstes Heft 1877. pag. 49.

Desgl. in seinem Werke: Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen. Heidelberg 1882. pag. 54. 55. 132.

2) Vergl. SACHS, Über orthotrope und plagiotope Pflanzentheile. Arb. Bot. Inst. Würzburg. Bd. II. 1882. pag. 226.

Als ein besonders instructives Objekt nehmen wir zunächst einmal einen kräftigen Blütenstand von *Epilobium angustifolium* L. zur Hand. Wir bemerken hier an dem Gipfel die jüngsten Knospen in einem Büschel aufwärts gerichtet; darunter stehen dann ältere Knospen, welche eine annähernd horizontale Richtung angenommen haben, und diesen folgen dann weiterhin solche, die schlaff herabzuhängen scheinen. Noch ältere Knospen werden dann durch eine Aufwärtsbewegung des kurzen Stieles wieder gehoben. Der dabei noch immer knieförmig nach unten angesetzte Fruchtknoten hebt sich darauf in gleicher Weise, so daß schließlich die offenen Blüten gleich den jüngsten Knospen aufwärts gerichtet sind. (s. Fig. 1.)

Beugt man einen solchen Blütenstand an der Pflanze vorsichtig um und erhält denselben durch geeignete Vorrichtung in dieser verkehrten Lage, so bemerkt man zunächst, daß alle Theile eine geraume Weile in der ursprünglichen relativen Lage zum Stengeltheile, dem sie inserirt sind, verharren: Ein Zeichen, daß die Gewebe steif genug sind, die Lasten in der gegebenen Lage zu erhalten. Nach wenigen Tagen findet man jedoch die Knospen wieder abwärts, die Blüten schräg aufwärts gerichtet, sie sind in ihre frühere Lage zum Horizonte zurückgekehrt, indem sie die zu ihrer Insertionsaxe verließen. (Fig. 2.)

Diesem Verhalten von Knospen und Blüten, eine ganz bestimmte Lage zu ihrer Umgebung anzunehmen, begegnen wir bei

bei einer großen Anzahl von Pflanzen aus den verschiedensten Familien. — Wie die Einzelblüthen in dem oben betrachteten Falle, so verhalten sich andererseits auch die dichtgedrängten Blütenköpfe von Compositen, Campanulaceen (*Phyteuma*, *Jasione*), Aggregaten (*Scabiosa* u. a., welche ja auch der Laie als Einzelblüthen aufzufassen geneigt ist.

Eine ganz ähnliche höhere Einheit stellen die Blütenstände der Umbelliferen, die Dolden, dar; nur mit dem Unterschiede, daß hier die Blüten alle lang gestielt sind und überhaupt ein umfangreicher Stielapparat zur Ausführung von Bewegungen vorhanden ist. Es wird sich deshalb lohnen,

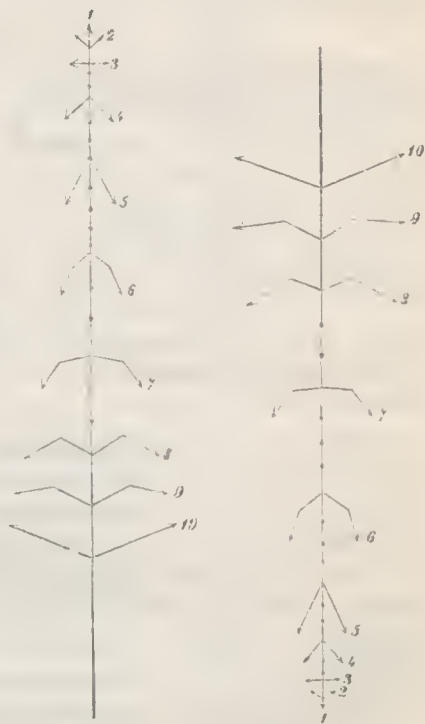


Fig. 1.

Fig. 2.



diese Blütenstände etwas näher zu betrachten. Ein kräftiger Blüthenschaft von *Heraeleum persicum* trägt an seinem Ende eine zusammengesetzte Dolde, d. h. eine Dolde, die sich aus einzelnen Döldchen zusammensetzt. Dicht unter dieser großen endständigen Dolde des Hauptschaftes entspringen dann meist Seitenverzweigungen, welche ebenfalls zusammengesetzte Dolden tragen, die sich gewöhnlich in etwa gleicher Höhe mit der des Hauptschaftes entfalten. Diese Seitenzweige seien als Doldenträger bezeichnet. Hauptschaft, Doldenträger, Doldenstiele und Blütenstiele geben den Bewegungsapparat für die Blütencongregation ab. Denn alle diese

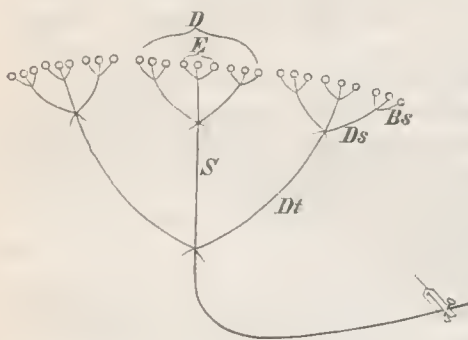


Fig. 3.

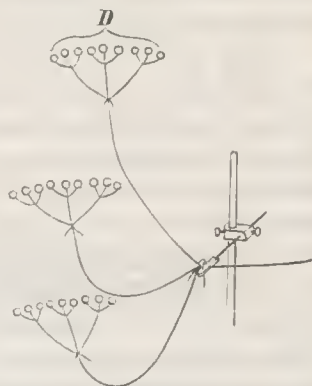


Fig. 4.

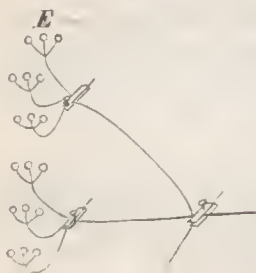


Fig. 5.

Organe sind, wie ich mich überzeugt habe, geotropisch, wie heliotropisch bewegbar und es ist von Interesse, wie sich die Arbeit, die Blüten in günstige Lage und Beleuchtung zu bringen, auf die verschiedenen Bewegungselemente vertheilt.

Legt man einen in voller Entwicklung stehenden Blüthenschaft des oben genannten *Heraeleum* horizontal um, so gewahrt man, daß derselbe in kürzester Zeit in der Region des stärksten Wachstums, meist noch unterhalb der obersten Doldenträger, eine starke Biegung aufwärts erfährt, bis der obere Theil, und mit ihm die Dolden, wieder gerade aufgerichtet ist (Fig. 3). Durch geeignete Fixirung des Hauptschaftes ist diese Aufrichtung jedoch leicht zu verhindern, der Hauptbewegungsapparat außer Funktion zu setzen und nun sieht man, wie die Doldenträger unabhängig von einander sich aufrichten wie auch das frei gebliebene Stück des Hauptschaftes (Fig. 4).

Wird der einzelne Doldenträger oder auch der Hauptschaft dicht am Ansatzpunkte der Doldenstiele in horizontaler oder schräger Stellung festgehalten, dann übernehmen die einzelnen Doldenstiele die Orientirung der

einzelnen Döldchen. Der einheitliche Charakter der zusammengesetzten Dolde geht auf diese Weise verloren, indem sich die einzelnen Döldchen in ganz verschiedener Höhe einstellen. (s. Fig. 3.)

Geht man noch weiter und fixirt auch die Doldenstiele bei inverser Lage der Blüten, so beginnen die einzelnen Blütenstielchen geotropisch sich aufzurichten und die einzelnen Blüthchen unabhängig von einander in die normale Lage zurückzuführen (Fig. 8). Der Gesamteindruck des einzelnen Döldchens wird dadurch seinerseits zerstört. Da aber durch die Häufung der Blüten zu einem einheitlichen Gebilde bei den Umbelliferen für eine größere Augenfälligkeit derselben Sorge getragen ist, so leuchtet bei den Hinweisen auf die Erfolge all dieser Bewegungen die vortheilhafte Art und Weise, wie diese geschehen, sofort ein.

Für die einzelnen Blüten wird in der mannigfaltigsten Weise gesorgt und die Orientirungsbewegung geht dabei so vor sich, daß die höheren Einheiten, zu denen sich die Blüten gruppieren, möglichst erhalten bleiben. Wenn ein ganzer Blüthenschaft niedergebogen wird, so sind an diesem Gebilde neben dem Hauptsproß alle Nebensprosse bis hinauf zu den Blütenstielen durchweg geotropisch reizbar und es würde sich jede einzelne Blüthe, jede Einzeldolde, wie die Gesamtdolde selbständig aufrichten, wenn nicht der Hauptschaft die ganze Arbeit auf sich allein nähme und dadurch den einheitlichen Charakter des Blütenstandes erhalten würde. Es tritt da zunächst die Frage heran, ob bei freier Beweglichkeit aller Theile die Seitenorgane höherer Ordnung überhaupt nicht gegen die veränderte Lage selbständig reagiren oder ob ihre Reaktionsfähigkeit durch die Muttersprosse überboten und in den Hintergrund gertickt wird. Versuche, welche über die Schnelligkeit und Empfänglichkeit der einzelnen Theile geotropischer Einwirkung gegenüber Aufschluß geben sollten, wurden ausgeführt an *Heracleum persicum* Desf., *Laserpitium hispidum* Bbrst. und *Coriandrum sativum* L. Es stellte sich dabei heraus, daß das ganze Verhalten wesentlich auf einem verschieden raschen Wachstum und dabei einer verschiedenen raschen Krümmungsfähigkeit der einzelnen Bewegungsorgane beruht. So lange die Pflanze im Blüten begriffen ist und die Stengel und Stiele überhaupt noch kräftiges Wachstum zeigen, weist der Hauptschaft das bei weitem stärkste auf, ihm am nächsten stehen in dieser Beziehung die Doldenträger, dann die Doldenstiele und Blütenstiele in absteigender Reihenfolge. Der geotropisch aktivere, geneigte Hauptschaft vollführt die Bewegung aufwärts also, bevor die Doldenträger, Doldenstiele und Blütenstiele noch die Zeit haben, irgend eine bemerkenswerthe Krümmung auszuführen. Eine geringe Bewegung führen sie immerhin aus und ich habe verschiedene Beweise dafür, daß die geotropische Reizbarkeit der Sproßtheile höherer Ordnung während der Ausführung der geotropischen Bewegung durch Sproßtheile niederer Ordnung nicht oder doch nur wenig abnimmt. Nicht alle Doldenträger oder Doldenstiele sind nämlich gleich stark krümmungs-

fähig, es finden sich immer welche, denen diese Eigenschaft weniger inne wohnt, als anderen, und an diesen hat man leicht Gelegenheit, die Bewegung der Dolden- resp. Blütenstiele gleichzeitig mit ersteren zu beobachten.

In einigen Fällen schien es jedoch, als sei die Reaktionsfähigkeit der Doldenstiele während der Bewegung des Schaftes bedeutend geringer, als sie bei fixirtem Schaft zu sein pflegt.<sup>1)</sup>

Was bisher von dem Geotropismus des Stielapparates der Umbelliferen gesagt ist, das gilt ebenso für den Heliotropismus.

Alle untersuchten Blütenstände erwiesen sich, an einem Südfenster einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, positiv heliotropisch, welche Eigenschaft am augenfälligsten bei *Coriandrum sativum* auftrat. Alle Bewegungsorgane wurden dabei genau in dem Maße und in der Reihenfolge vom Lichte beeinflusst, wie wir es gelegentlich der Gravitationswirkung kennen lernten. —

Um nun auf den Gegensatz zwischen aktinomorphen und zygomorphen Blüten näher einzugehen, verwenden wir zunächst noch einmal Blüten der erstgenannten Kategorie, z. B. wieder eine Blüte des *Epilobium*. Zwei der vier Kelchblätter fallen bei dieser in die Mediane, zwei seitlich und mit diesen abwechselnd stehen die vier Kronblätter. Das hintere mediane Kelchblatt ist bei der plagiotropen Stellung der Blüte das obere, das vordere das untere. Bezeichnen wir uns etwa durch einen Tuschestrich das obere Kelchblatt und fixiren dann den Blütenstand in umgekehrter Lage, so kehrt die Blütenaxe durch eine geringe Aufwärtskrümmung des Stieles in ihre frühere Richtung zum Horizont zurück und verharrt in dieser Lage. Das früher obere Kelchblatt, welches durch die Umkehrung zum unteren wurde, ist dabei unten geblieben, das mediane vordere ist oberes geworden. Verwenden wir zu dem gleichen Versuche Blüten von *Campanula latifolia* L., die etwa  $45^{\circ}$  vom Zenith (den wir kurz Zenithwinkel nennen wollen) abstehen, und bezeichnen wir uns hier den vorderen medianen Corollenzipfel, der schräg nach unten gerichtet ist, so finden wir nach einer Umkehrung des Blütenstandes und nach Rückkehr der Einzelblüten zum Zenithwinkel von  $45^{\circ}$ , daß die früher abwärts gerichteten medianen Kronzipfel nun oben stehen. An dieser Stellung der Blüten ändert sich weiterhin nichts mehr. Man sieht ein, daß damit auch weitere Vortheile gar nicht erreicht würden. Sobald nur einmal die für den Insektenbesuch und den Befruchtungsvorgang wichtige Lage zum Horizont wieder eingenommen ist, hat eine solche *Epilobium*- oder *Campanula*-Blüte die gleiche Wahrscheinlichkeit, befruchtet zu werden, ob nun das hintere Kelchblatt oben oder unten, der mediane Kronzipfel unten oder oben steht: das liegt eben im Charakter des Baues einer aktinomorphen Blüte. Ganz und gar anders verhält sich die

<sup>1)</sup> Genauere Angaben darüber, welche hier zu weit führen würden, werden an anderem Orte gemacht werden.



Sache mit zygomorphen Blüten. — In gleicher Weise aufwärts gerichtet (mit dem Zenithwinkel von etwa  $45^\circ$ ) wie *Campanula* sind die Blüten vieler Labiaten und Scrophulariaceen, z. B. der zierlichen *Linaria striata* Dec. Bei der Abwärtsbeugung des Blütenstandes einer dieser Pflanzen genügt gerade wie bei *Campanula* die Hebung der Stiele um  $90^\circ$ , um der Blütenaxe den normalen Zenithwinkel zu geben, es ist aber dabei der große Unterschied zu beachten, daß bei dieser Blüte alle Verhältnisse total geändert sind, denn die Oberlippe steht unten, die Unterlippe oben. In der That bleiben solche Blüten in dieser abnormen Lage nicht stehen, sie führen energische Krümmungen und Torsionen, deren Natur weiter unten zu betrachten ist, aus, dahingehend, die Oberlippe wieder nach oben, die Unterlippe nach unten zu stellen. Die »Normalstellung« aktinomorpher Blüten, das haben wir also gesehen, gipfelt allein in einer bestimmten Richtung der Blütenaxe zum Horizont. Der zygomorphen Blüte ist damit allein nicht gedient, sie verlangt zu ihrer Normalstellung noch eine ganz besondere Orientirung bezüglich des Oben und Unten ihrer einzelnen Theile. — Das Zustandekommen, die Art und Weise dieser besonderen Orientirung kennen zu lernen, ist die Aufgabe, der wir uns hier nun spezieller zu widmen haben. Es wird wohl kaum nöthig sein, vorher darauf hinzuweisen, daß die spezielle Normalstellung der zygomorphen Blüte von Wichtigkeit für ihr Fortpflanzungsgeschäft ist. Zygomorphe Blüten sind meistens so gebaut, daß ihre oberen und unteren Theile grundverschieden von einander sind und somit die Umkehrung der Blüte denselben Effekt hervorruft, als sei die Pflanze mit einer ganz anderen Blütenform ausgestattet. »Die äußere Form, Größe, Farbe, Stellung und Bewegung der Blüthentheile ist aber wesentlich darauf berechnet, die Übertragung des Pollens von einer Blüte auf die andere meistens durch Insekten zu ermöglichen, oft auch die Selbstbefruchtung unmöglich zu machen.«<sup>1)</sup> Für das Erste kommt dabei die Gestaltung der corollinischen Theile in Betracht, welche dem Insekte zunächst möglichst bequeme Anhaltspunkte zum Anfliegen und Festklammern darbietet, dann aber die Lage der Nektarien, deren Aufsuchen dem besuchenden Insekte ganz bestimmte Wege und Manipulationen vorschreibt, um dasselbe zur Berührung der Staubblätter oder Narben, die ihrerseits bei zygomorphen Blüten meist ganz einseitig gestellt sind, zu veranlassen.

So werden, wie man sich leicht im Freien überzeugen kann, Blüten in unnatürlicher Lage theils von den besuchenden Insekten ganz gemieden, weil sie einen fremden Anblick und ungewohnte Verhältnisse darbieten, andererseits verläßt das getäuschte Insekt die Blüte oft, ohne eine Übertragung fremden Pollens auf die Narben bewirkt zu haben. Von den vielen Beispielen, welche die Wichtigkeit der normalen Stellung auf das Evidenteste vor Augen führen, sei hier nur das von *Antirrhinum majus* L. heraus-

1. SACHS, J., Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 914.

gegriffen, da man sich an dieser großen Blüthe jederzeit selbst die Schwierigkeiten klarmachen kann, welche dem, eine umgekehrte Blüthe besuchenden Insekte entgegenstehen. Filamente und Griffel sind bei dieser Blüthe in einer besonderen Wölbung der Oberlippe untergebracht, die Staubbeutel so gebogen, daß sie sich nach unten, dem inneren Blütenraume zu, öffnen. Hummeln, welche diese Blüten im Freien oft besuchen, klammern sich dabei zunächst an die Unterlippe fest, ziehen dieselbe ohne Schwierigkeit herab, wobei das eigene Körpergewicht ihnen zu Hilfe kommt, und dringen, nachdem sie die Blüthe so geöffnet haben, tief in dieselbe ein. Beim Passiren der introrsen Antheren streift sich der Pollen dann auf ihrem Rücken ab (Fig. 6). Befindet sich dagegen die Blüthe in umgekehrter Lage, so wird von vorne herein dem Insekte das Anklammern durch die Gestalt der Ober-

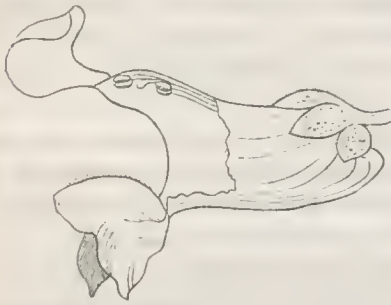


Fig. 6.



Fig. 7.

lippe erschwert. Außerdem setzt die letztere durch Spannungsverhältnisse, die in der Corolle herrschen, dem Herabbiegen einen bedeutenden Widerstand entgegen, ein Umstand, der bei der Unterlippe auf ein sehr geringes Maß beschränkt ist. Wird die Oberlippe aber trotzdem gewaltsam herabgebogen und der Schlund so geöffnet, dann verharren die Sexualorgane vollständig in ihrer Lage, versperren (Fig. 7) gitterartig das Innere der Blüthe und ein so operirendes Insekt würde sich nicht einmal mit Pollen behaften können, da die Antheren intrors sich öffnen. Eine einfache Überlegung zeigt weiterhin, daß es ein ebenso vergeblicher Versuch wäre, wollte das Insekt umgekehrt, d. h. von oben in die Blüthe gelangen. Daß sich ein Insekt dazu bequem, verkehrt in eine Blüthe einzusteigen, das habe ich, zumal wenn sonst reichliche Nahrung geboten war, überhaupt sehr selten gesehen. Nur die Hummeln nahmen sich regelmäßig die Mühe, verkehrt in die umgebogenen Blüten von *Aconitum Napellus* L. einzusteigen. Gerade bei der letzten Pflanze, deren Befruchtung trotz abnormer Blütenstellung durch Insekten vermittelt wird, macht sich aber ein anderer Mißstand der inver-



sen Lage besonders deutlich geltend, nämlich die gänzliche Preisgabe der Sexualorgane den atmosphärischen Störungen gegenüber. Wie wichtig für diese Organe ein Schutz, namentlich den Einwirkungen des Regenwassers gegenüber ist, das hat KERNER<sup>1)</sup> in einer ganzen Reihe von Fällen dargethan. Gerade bei den zygomorphen Blüten ist darauf augenscheinlich eine ganz besondere Sorgfalt verwandt, durch eine helmartige Überdachung der Geschlechtswerkzeuge seitens des Kelches oder der Blumenblätter, wobei nur an die Orchideen, Labiaten (Salbei) und Ranunculaceen (Aconitum, Delphinium) erinnert zu werden braucht. Wo also der Insektenvermittlung keine unüberwindlichen Schwierigkeiten entgegenstehen, da würde in vielen Fällen der Befruchtungsvorgang durch Witterungseinflüsse vollständig illusorisch gemacht.

Diese wenigen Hinweise werden genügen, um die große Wichtigkeit der Normalstellung für die mit zygomorphen Blüten ausgestatteten Pflanzen darzuthun. Auf die mannigfaltigen Einzelheiten einzugehen, wird nicht weiter nöthig sein; es ist in den meisten Fällen leicht, sich in jedem gegebenen Falle von dem Vortheilhaften der natürlichen Lage einer Blüte Rechenschaft zu geben.

Da wir weiterhin noch zygomorphe Blüten kennen lernen werden, deren Zygomorphismus mehr äußerlicher Natur ist, ohne in dem ganzen Bauplan der Blüte hervorzutreten, und der für die Befruchtung derselben von keiner unmittelbaren Bedeutung ist, sondern einen ganz anderen Sinn hat, so wollen wir die vorgenannten Blüten als wesentlich-zygomorphe von letzteren als unwesentlich-zygomorphen unterscheiden.

Die obigen Betrachtungen haben darauf hingewiesen, wie innig die Strukturverhältnisse zygomorpher Blüten mit ihrer Befruchtung zusammenhängen; es ist weiterhin leicht einzusehen, daß die Zygomorphie einer Blüte, welche letztere gerade durch ihre zygomorphe Ausbildung einen bestimmten Modus der Befruchtung oft auch von ganz anserlesenen Insektenarten erheischt, erst dann einen Sinn hat, wenn sich ein Oben und ein Unten überhaupt bei derselben geltend macht.

Die symmetrische Ausbildung wesentlich-zygomorpher Blüten wird daher erst von Bedeutung, wenn die Stellung ihrer Axe eine plagiotrope ist, und dabei der dorsiventralen Anlage des Gebildes entspricht. In der That sehen wir auch fast alle wesentlich-zygomorphen Blüten eine mehr minder schiefe Stellung zum Horizont einnehmen, daher nie normal in orthotroper Stellung, und wo bei Pflanzen mit derartigen Blüten eine orthotrope Gipfelblüte wirklich zur Ausbildung gelangt, wie bei *Linaria vulgaris* Mill. n. a. m., da wird diese zur Pelorie, zu einer Blüte von radiärem Typus. Unsere Untersuchungen über die Stellung symmetrischer Blüten werden sich also

1) Die Schutzmittel des Pollens gegen die Nachteile vorzeitiger Dislokation etc. Innsbruck 1873.

ganz besonders, wie das schon eingangs erwähnt wurde, mit plagiotropen Organen zu beschäftigen haben. —

Den wesentlich-zygomorphen Blüten wurden oben ganz vorübergehend andere entgegengestellt, deren einseitige Ausbildung mehr oberflächlicher Natur, zur direkten Befruchtung unwesentlich, lediglich eine andere Bedeutung habe. Derartige Blüten stellen wir den wesentlich-zygomorphen als »unwesentlich«-zygomorph gegenüber und wollen ihre Betrachtung hier vorweg nehmen, bevor wir uns den ersteren zuwenden. Im strengen Sinne müßten wir hier herzunehmen alle jene Blüthengebilde, bei welchen der sonst consequent durchgeführte aktinomorphen Bauplan durch einseitige Ausbildung dieses oder jenes Blütenorganes gestört wird, wie z. B. bei einer durchweg pentameren Blüthe dies durch Dimerie des Gynäceums geschieht. Der aktinomorphen Charakter einer solchen Blüthe wird in der That davon kaum alterirt und wir wollen deshalb alle die Fälle von vornherein ausschließen, wo durch Ablast, Abortus, Dédoublement oder einseitige kräftigere Ausbildung von gynäischen oder andröischen Bestandtheilen<sup>1)</sup> die sonst aktinomorphen Blüthe streng genommen zur zygomorphen wird, und nur die Fälle im Auge behalten, wo die Symmetrie durch die Corolle einen besonderen Ausdruck erhält. Dies trifft bei den älteren, am Rande die Inflorescenz umgebenden Blüten mancher Cruciferen<sup>2)</sup>, Compositen, vieler Umbelliferen und Caprifoliaceen zu.

Die Unfruchtbarkeit der Randblüthen mancher Compositen und des wilden Viburnum Opulus zeigen ganz unzweideutig, was auch aus dem ganzen Blütenbau hervorgeht, daß nämlich die Zygomorphie hier mit der Befruchtung der einzelnen Blüthe in keinem unmittelbaren Zusammenhang steht. Die einseitig vollkommenere Ausbildung der Corolle dient hier lediglich der Auffälligkeit des ganzen Blütenstandes, und es finden bei vielen Umbelliferen kaum merkliche Übergänge statt zwischen den Blüten mit streng regelmäßiger Corolle in der Mitte und den mit symmetrischen Kronen versehenen am Saume des Blütenstandes.

Das Verhalten derartiger Blüten gegen die Richtkräfte ist ein verschiedenes, es richtet sich meist ganz nach dem der aktinomorphen Schwesterblüthchen. Mehr oder minder plagiotrop sind die in ihrer ganzen Anlage radiär gebauten, nur durch unwesentliche Wachstumsvorgänge bilateral gewordenen Randblüthen der Umbelliferen und Cruciferen, während sich die der Compositen und Dipsaceen gleich den kaum gestielten Scheibenblüthen gegen Licht- und Schwerkrafteinflüsse ziemlich indifferent verhalten.

Die Randblüthen der Umbelliferen haben je nach dem Charakter der Dolde, welcher sie angehören — ob flach ausgebreitet oder mehr halbkugelig — eine größere oder geringere Neigung zum Horizont, wobei es im

1) Das erstere ist der Fall bei Gentianeen und vielen anderen Dicotylen-Familien, das letztere z. B. bei den Cucurbitaceen, beides zusammen bei den Caryophyllaceen.

2) Besonders Arten der Gattung Iberis.



Charakter der Dolde liegt, daß die Blütenstiele der äußeren Blüten mehr geneigt sind, als die in der Mitte des Blütenstandes, die zum Theil gerade aufwärts gerichtet sind. Der Winkel, welchen die Stiele gegen die Doldenaxe einnehmen, bei senkrechter Axe also der geotropische Grenzwinkel, ist in demselben Maße kleiner oder größer, ftr die einzelnen Blüten aber ein ganz bestimmter.

Befestigt man eine Dolde einzelner Blüthchen einige Zeit in verkehrter Lage, so sieht man, wie alle Stielehen geotropische Krümmungen ausführen, denen die Erreichung dieses Grenzwinkels ein Endziel setzt. Am energischsten ist die Aufwärtskrümmung der Randblüthen; diesen stehen dazu die längsten Stiele zur Verfügung und ihre der horizontalen am nächsten kommende Lage ist für die geotropische Reizwirkung die vortheilhafteste. Am ungünstigsten stellen sich diese Bedingungen für die mittleren Blüthchen der Scheibe, die dann auch nur langsam sich bewegen, in den beobachteten Fällen aber während der Blüthezeit nie ihre normale Lage wieder erreichten.

Auch zu diesen Versuchen wurden die drei schon erwähnten Umbelliferen: *Heraeleum persicum*, *Laserpitium hispidum* und *Coriandrum sativum* verwandt. Bei allen dreien ging die geotropische Aufrichtung der Randblüthen ziemlich rasch vor sich. Das Maximum der Bewegung fand sich bei den Randblüthen von *Coriandrum sativum*, deren Stiele während andert-halb Tagen — vom 1. Juli 6 Uhr abends bis zum 3. Juli morgens — einen Kreisbogen von  $53^\circ$  durchmaßen. Die Bewegung der Stiele dauerte in den untersuchten Fällen höchstens bis zur Erreichung des geotropischen Grenzwinkels, sie ging niemals so weit, dass die unteren langen Corollenzipfel dadurch wieder nach abwärts gerichtet wurden. Es unterscheidet sich hierin die Bewegung dieser unwesentlich-zygomorphen Blüten durchaus von dem Verhalten wesentlich-zygomorpher, sie stimmt mit der Bewegung ganz radiärer Blüten überein (Fig. 8).



Fig. 8.

Bei den Randblüthen der doldenähnlichen Blütenstände mancher Cruciferen finden wir ein ähnliches Verhalten, wie bei denen der Umbelliferen. Es wurde diese Erfahrung an den beiden Iberisarten, *Iberis ciliata* All. und *I. amara* L., gemacht. Die Blüthchen der erstgenannten Art sind in Doldentrauben vereinigt, welche von Blüten mit auffallend symmetrischer Ausbildung der Corolle umsäumt werden. Die beiden längeren Kronblätter sind auch hier wie die längeren Kronzipfel der Doldenblüthler nach außen gerichtet und verleihen dem Blütenstande ein stattliches Aussehen. Ähnlich verhält es sich mit den Blüten der *Iberis amara*, nur ist hier der Charakter der Traube nicht in dem Maße doldenartig wie bei der erstgenannten Art.

Die Blütenstiele dieser Iberisarten erwiesen sich sehr beweglich und geotropisch. Wurde die Axe der Inflorescenz in umgekehrter Lage fest-



gehalten, so trat die Aufrichtung der Blütenstiele besonders rasch an den langgestielten symmetrischen Randblüthen ein. Blütenstiele von *Iberis ciliata*, welche am 23. Juli vormittags 11 Uhr in die inverse Stellung eingeführt wurden, hatten schon nachmittags um 4 Uhr eine Bogenbewegung um  $45^{\circ}$  gemacht, welche sie wieder in ihre frühere Lage zum Horizont brachte. Ihre Stellung verblieb dann so, trotzdem jetzt die beiden an normaler Spindel abwärts und auswärts gerichteten langen Petala auf- und einwärts gestellt waren. Das Verhalten dieser Cruciferenblüthen entspricht also ebenso ihrem sonst durchaus aktinomorphen Bau, es sind trotz einseitigerstärkerer Ausbildung keine physiologisch dorsiventralen Gebilde und wir bezeichnen auch ihren Zygomorphismus deshalb als unwesentlich.

Es sei hier noch gelegentlich auf das Verhalten der Kronblätter von Umbelliferen- und Iberisblüthen gegen Lageveränderungen hingewiesen. Dieselben breiten sich beim Coriander und bei manchen flachen Blütenständen der *Iberis* in horizontaler Ebene aus. Diese Lage ist keine durch die Richtung ihres Blütenstiemes und ihres Ansatzwinkels an denselben zufällig gegebene, sondern eine selbständig eingenommene; diese Corollentheile sind, wie man sagt, transversalgeotropisch. Wurden die oben angeführten Versuche mit solchen horizontal ausgebreiteten Blüthen gemacht, so führten die Blumenblätter schon starke Krümmungen aus, noch ehe der Stiel seinen geotropischen Grenzwinkel erreicht hatte, und auch später noch wurden dieselben so lange fortgeführt, bis wenigstens der Endtheil derselben wieder in die Horizontale eingestellt war, die Blumenblattoberfläche nach oben. Es ist dabei zu beachten, daß die Corolle bei diesen Vorgängen schon zu Beginn des Versuches eine horizontale Stellung einnimmt, dass sie dieselbe aber selbst, wenn man die Bewegung ihres Blütenstiemes vollständig verhindert, rasch verläßt und erst dann wieder in derselben zur Ruhe kommt, wenn durch eine Krümmung um  $180^{\circ}$  die Oberfläche obenhin gebracht ist. Während also in der zygomorphen Blüthe kein dorsiventrales Organ vorliegt, sind solche in deren zarten Blumenblättchen gegeben.

Von diesen unwesentlich-zygomorphen Blüthen, welche durch selbständige Bewegungen eine gewisse Orientirung annehmen, gehen wir nun zur Betrachtung solcher über, welche mit dieser Eigenschaft nicht oder nur in äußerst geringem Grade begabt sind. Es sind dies die zygomorphen Blüthen von Compositen, welche bei deren Unterabtheilungen den Ligulaten (Cichoriaceen) und Labiatifloren die durchgängige Blüthenform bilden, während sie bei den Corymbiferen auf den Rand des Blütenköpfchens beschränkt sind. Weiterhin gehören hierher die zygomorphen Randblüthen mancher Dipsaceen, z. B. der Scabiosen. Bei den Compositen beschränkt sich der Zygomorphismus wieder ausschließlich auf die Form der Corolle, während der sonstige Blüthenbau ein typisch radiärer ist; bei den hierher gehörigen Dipsaceen kommt noch die öftere Unterdrückung des hinteren

medianen Staubfadens hinzu, ohne aber der Blüthe einen wesentlich zygomorphen Charakter aufzuprägen, indem die orthotropen mittleren Scheibenblüthen daran auch participiren. — Ohne Anführung des Beispiels mancher Centaureen, wo an Stelle zygomorphen, große sterile Röhrenblüthen den Rand der Inflorescenz umgeben, und ohne noch einmal an die Unfruchtbarkeit vieler zygomorphen Standblüthen erinnert zu werden, wird man leicht einsehen, daß auch hier die einseitige Hypertrophie eines Blütenkreises nur dazu dient, dem Ganzen ein bedeutenderes Äußere zu verleihen. Wie es sich mit der Aufgabe dieser Randblüthen am besten verträgt, zeigen dieselben denn auch keine Spur von einer Dorsiventralität, sie sind gegen das Oben und Unten ihrer Krontheile ebenso unempfindlich, wie die rein radiären Röhrenblüthchen, und zeigen gleich diesen letzteren überhaupt ein sehr neutrales Verhalten gegenüber den Richtkräften. Man kann sich davon, auch ohne zu experimentiren, leicht überzeugen, wenn man die gegen den Horizont mehr oder minder geneigten Blütenköpfchen vieler Compositen und der Scabiosen beobachtet. An einem solchen in nahezu vertikaler Ebene ausgebreiteten Köpfchen stehen die zygomorphen Blüthchen annähernd horizontal, so daß die Lage der immer nach außen gewendeten längeren Kronzipfel in allen Abstufungen von der senkrecht aufwärts gerichteten bis zur senkrecht abwärts gerichteten Stellung variirt.

Wir wollen hier die unwesentlich-zygomorphen Blüten, welche in Obigem durch den Mangel an Dorsiventralität wohl genügend charakterisirt wurden, um sofort in jedem einzelnen Falle erkannt zu werden, verlassen und uns denjenigen Blütenformen zuwenden, welche als wesentlich-zygomorphe bezeichnet wurden. Durch ausgesprochenen dorsiventralen Bau und meist in die ganze Organisation eingreifende Symmetrieverhältnisse unterscheiden sich dieselben durchaus scharf von den oben besprochenen Organen, welche ihre wahre Natur unter einer zygomorphen Maske verstecken.

Echt zygomorphe Blüten sind im Reiche der Phanerogamen sehr verbreitet und fast alle größeren Familien liefern ihre Vertreter dazu. Daher wird es gut sein, in die große Menge etwas Ordnung zu bringen. Da wir bei unserer Aufgabe hauptsächlich physiologische und morphologische Verhältnisse im Auge haben, so ergiebt sich die Art unserer Anordnung ganz von selbst nach morphologischen und physiologischen Merkmalen.

Die große Mehrzahl der zygomorphen Blüten ist von Natur aus derart begünstigt, daß die Blüthe an aufrechter Spindel gleich so angelegt wird, wie es ihre normale Stellung verlangt, also die Oberlippe akroskop, die Unterlippe basiskop. Wenn sich solche Blüten öffnen, so befinden sich dieselben ohne ihr eigenes Zuthun gleich in der für ihren Befruchtungsvorgang vortheilhaften Lage. Die große Ordnung der Labiatifloren allein schon bietet dafür der Beispiele genug.

Nehmen wir nun an, die, solche medianzygomorphen Blüten tragende



Mutteraxe sei nicht negativ geotropisch, sondern nehme irgend eine andere als die aufrechte Stellung ein, so ist damit ein weiterer Typus gegeben, der seltener vorkommend uns u. A. bei den Linarien vom Habitus der *Cymbalaria* und bei den Tropäoleen entgegentritt. Den Blüten dieser Pflanzen ist nicht schon von vornherein die normale Stellung sozusagen angeboren. Je nach Lage der Mutteraxe, welche horizontal oder schräg kriechend, aufrecht kletternd oder hängend ist, ist auch die Stellung der Blüten a priori eine wechselnde zum Horizont. Es fällt daher einer jeden Blüte die Aufgabe zu, durch selbständige, den Verhältnissen entsprechende Bewegungen ihre Normalstellung einzunehmen.

Eine ähnliche, nur weniger mannigfaltige Thätigkeit fällt dann allen den zygomorphen Blüten an aufrechten Mutteraxen zu, deren Symmetrieebene nicht ursprünglich median angelegt wird, deren Normallage aber in der Medianstellung dieser Ebene beruht. Es wird sich zeigen, daß in diese Kategorie die schräg-zygomorphen Blüten vieler Solanaceen und die transversal-zygomorphen der Fumariaceen gehören. Bei den ersteren steht die Symmetrieebene in einem Winkel von  $36^\circ$  zu der Medianen, bei letzteren in einem solchen von  $90^\circ$ . Um die Symmetrieebene in die Mediane einzustellen, bedarf es also dort einer Drehung der Blüte um  $36^\circ$ , hier um  $90^\circ$ .

Der extremste Fall wäre dann der, daß die Blüte sich zunächst gerade verkehrt zu ihrer normalen Lage befindet. Es kommt dies einerseits bei den nachträglich hängenden Blüthentrauben mancher Papilionaceen, so bei *Robinia Pseud-Acacia* L. und *hispida* L., *Cytisus Laburnum* L., *Wistaria chinensis* Dec. u. a. vor und ist hier dadurch veranlaßt, daß die normalen Verhältnisse durch das spätere Herabhängen des Blütenstandes verkehrt werden.

In jeder Beziehung am merkwürdigsten ist jedoch der bei Orchideen und Lobeliaceen durchgehende Entwicklungsplan, daß nämlich die Blüten an der aufrechten Spindel von vornherein verkehrt angelegt werden, so daß das Labellum der Orchideen und die Unterlippe der Lobelien, welche zur Blüthezeit abwärts gerichtet sind, ursprünglich dem Gipfel zugewandt sich ausbilden. Es wird hierbei auch der großblüthigen amerikanischen Papilionacee, der *Erythrina Corallodendron* L. wie der Gattungen *Clitoria*, *Arachis* und des *Trifolium resupinatum* gedacht werden müssen, deren Blüten sich zwar in richtiger Lage (Vexillum oben) entwickeln, später aber so gedreht werden, daß die Carina obenhin zu stehen kommt.

Bei der großen Zahl von Repräsentanten des ersten Typus — median-symmetrische Blüten in normaler Lage an aufrechten Spindeln entwickelt — wird es sich empfehlen, zu unseren Zwecken nur eine kleine Auswahl zu Beobachtungen und Experimenten herauszugreifen. Auch wird es gut sein, von vornherein eine bestimmte Terminologie für den Bereich dieser Zeilen aufzustellen. Da wir es mit dorsiventralen Gebilden zu thun haben, so rechtfertigen sich die Bezeichnungen Dorsalseite (Fig. 6, *d* u. *v*) und



Ventralseite ganz von selbst und es muß nur noch festgestellt werden, wie wir diese Ausdrücke an Blüten vergeben sollen, welche, wie die der Orchideen, z. B. verkehrt angelegt werden. Hier dient uns zweckmäßig nicht das morphologische, sondern das physiologische Verhalten als Richtschnur, so daß wir bei der noch nicht gedrehten jungen Orchideenknospe die Dorsalseite unten, die Ventralseite oben haben. Entsprechend dieser Anschauung ist bei den Solanaceen die Dorsalseite der zygomorphen Blüte links oder rechts oben, bei den Fumariaceen ganz auf der linken oder rechten Seite.<sup>1)</sup>

„Schwieriger ist die Vergabe der Begriffe rechts und links. Eichler nennt rechts<sup>2)</sup>, »was sich, die Blüte von vorn betrachtet, auf der rechten Seite der Mediane befindet, links, was auf der linken Seite liegt.« Da bei unseren Versuchen Drehungen von Blüten vorkommen, so würde diese Definition leicht zu Irrthümern Veranlassung geben. So wenig es sich auch sonst empfiehlt, von einmal eingeführten Definitionen abzuweichen, so müssen wir für den Umfang dieser Arbeit die obige gleichwohl fallen lassen. Eine bestimmte organische Seite muß ein für allemal als rechte, die ihr gegenüberliegende als linke gelten, gleichgültig, welche Lage das Organ zur Mutteraxe einnimmt. Der Begriff der Dorsiventralität kommt uns dabei zu Hülfe. Sprechen wir nämlich von einer dorsalen und ventralen Seite, so ergiebt sich die linke und rechte Seite eines solchen Organes ganz von selbst, wenn wir der Analogie wachsender Stolonen und Rhizome nach die Spitze des Sprosses, in unserem speziellen Falle also die Blüte, als Vorderende auffassen.

Wir denken uns also, um es noch einmal hervorzuheben und jedes Mißverständniß auszuschließen, das dorsiventrale Blüthengebilde einem thierischen Organismus analog mit Kopfende, Rücken- und Bauchseite und vergeben in diesem Sinne die Benennungen rechts und links an ganz bestimmte organische Seiten.

Der Kürze und Präzision des Ausdrucks zu Liebe und gestützt auf die landläufigen Ausdrücke Ober- und Unterlippe, die leider nicht auf alle zygomorphen Blüten anwendbar sind, sprechen wir dann allgemein von einem »Scheitel« der Blüten und von deren rechter und linker Flanke. Der Scheitel wäre also bei der Blüte des Eisenhuts die Mittellinie des helm-

1) In dem Begriff »Dorsiventralität« liegt ausgedrückt, daß eine physiologische Differenzirung in zwei verschiedene Seiten vorhanden, deren eine normaler Weise nach oben, deren andere nach unten gerichtet wird. Daß es deshalb unzulässig ist, die rein morphologische Oberseite als Dorsalseite zu bezeichnen, wird verständlich, wenn man die quer-zygomorphen Blüten der Fumariaceen betrachtet, deren morphologische Ober- und Unterseite gleichmäßig ausgebildet sind und bei denen von einer entsprechenden Differenzirung nur in der Querrichtung gesprochen werden kann. In demselben Sinne wie von schräg- oder quer-zygomorph, sprechen wir also von schräg oder quer angelegter Dorsiventralität.

2) Eichler, A. W., Blüthendiagramme. I. Theil. Leipzig 1873, pag. 6.

artigen Kelchblattes (vergl. Fig. 9, s.), und bei einer Orchis die Mittellinie des dem Labellum gegenüber sitzenden äußeren Perigonblattes.

Auf diese Weise werden wir der Doppelsinnigkeit der Ausdrücke »oben« und »unten« — in physikalischem oder morphologischem Sinne — am besten entgegen.

Was die Versuche betrifft, über welche in nachstehenden Zeilen referirt ist, so sei bemerkt, daß dieselben alle mit möglichster Belassung der Pflanzen an ihrem natürlichen Standorte und unter natürlichen Verhältnissen angestellt wurden. Es wurden dieselben, soweit nicht ausdrücklich andere Bedingungen wünschenswerth erschienen und dies besonders angeführt ist, sämtlich unter freiem Himmel ausgeführt. Es bietet das Experimentiren zwar auf diese Weise einige Schwierigkeiten; ein kräftiger Regen oder Sturm zerstört, wenn man mit diesen Faktoren nicht schon bei seiner Ein-

leitung gerechnet hat, oft den ganzen Versuch, doch hat man nur auf diese Weise die Gewißheit, nicht durch kränkliche Objekte und krankhafte Erscheinungen getäuscht zu werden. Eine geringe Erfahrung in physiologischen Dingen lehrt schon, von welchem Einflusse abnorme Lebensbedingungen gerade auf Lebenserscheinungen sind, wie sie hier ins Spiel kommen.

Einige wetterfeste kräftige Holztische, möglichst frei von Buschwerk und Gebäuden im Freien aufgestellt, leisten beim Experimentiren die besten Dienste.

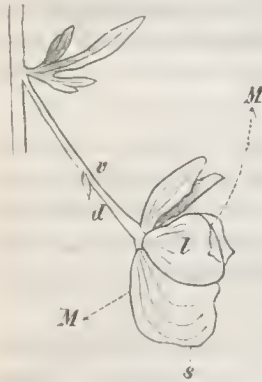


Fig. 9.

Zum ersten Versuche verwenden wir eine kräftig vegetirende, in geräumigem Topf gezogene Pflanze des *Aeonitum pyramidale* Mill., welche

neben geöffneten Blüten noch eine Reihe von Knospen in verschiedenen Altersstadien trägt. Um diesen Blütenstand in umgekehrte Lage zu bringen, verfährt man am besten so, daß man die ganze Pflanze umkehrt, indem die harte Spindel beim Versuch des Umbiegens einknicken würde. Der Erdballen wird zunächst durch quer übergelegte Sperrhölzchen im Topfe befestigt und dieser auf den Ring eines eisernen Gestelles gebracht, dessen Fuß durch wenige eingeschlagene Drathstifte gegen Verschiebung gesichert und dessen oberes Ende, da wir mit Wind und Wetter zu rechnen haben, von drei ausgespannten Drähten, wie ein Mast von seinen Tauen, gegen Schwankungen oder Umstürzen geschützt ist. Bei geschlossenem Eisenring wird die Pflanze vorsichtig von oben durch diesen geleitet; besser ist es, aus demselben ein kleines Stück herauszusprengen, durch welches seitlich dann der Basaltheil der Pflanze eingeführt wird. Das Bewässern wird am besten mittels Trichters durch das Abzugsloch des Topfes bewerkstelligt. An den Gipfeltheil der Blüthenspindel befestigt man dann vorsichtig einen

feinen Baumwoll- oder Bastfaden, dessen anderes Ende man nicht ohne weiteres ebenfalls fixiren darf. Sobald nämlich die Spindel sich noch ver-

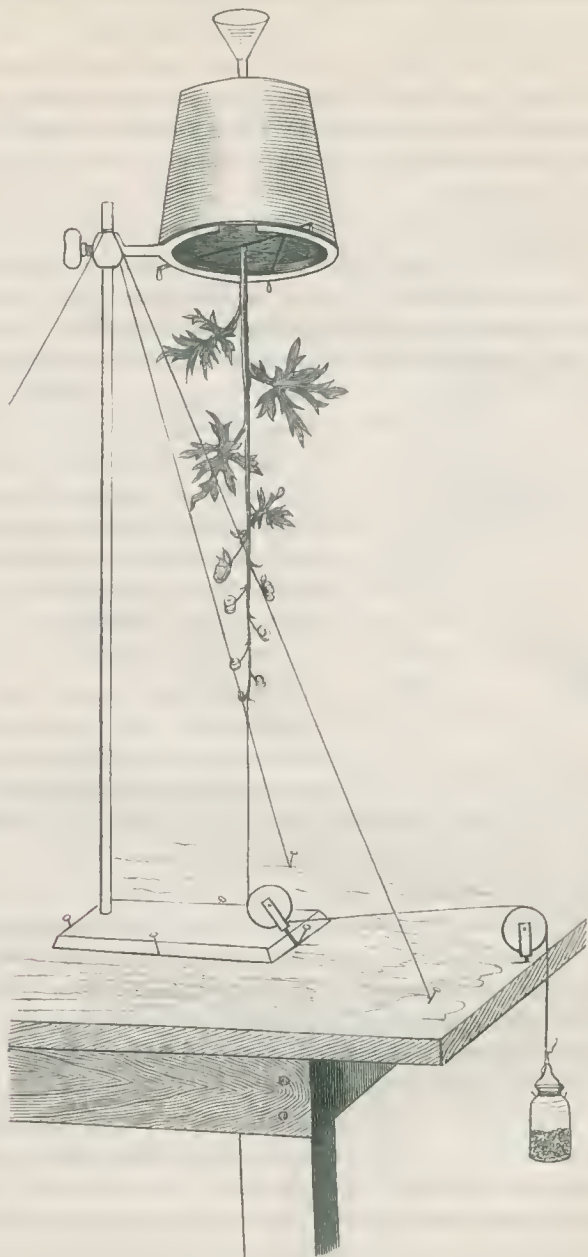


Fig. 10.

längert, würde der anfangs stramm angezogene Faden schlaff werden und dieselbe dann nicht mehr an geotropischen Krümmungen verhindern kön-



nen, es muß daher Sorge getragen werden, daß auch bei einer beliebigen Verlängerung der Spindel letztere immer mit gleicher Spannung in der gewünschten Lage erhalten wird. Man erreicht dies dadurch, daß man den Faden über zwei leicht bewegliche Rollen (eine senkrecht unter der Spindel, die andere am Tischrande) führt und an sein freies Ende ein Gewicht von entsprechender Schwere hängt. Letzteres ist bald so gefunden, daß es seine Schuldigkeit vollkommen thut, ohne durch zu starken Zug das Versuchsobjekt zu schädigen.

Um die Veränderungen zu studiren, welche während der inversen Lage des Objectes an diesem stattfinden, muß man sich zu Beginn des Versuches von seiner Beschaffenheit genau Rechenschaft geben, es ist nöthig, über jede einzelne Blüthe bei diesen Versuchen streng und genau Buch zu führen, und dies geschieht am besten dadurch, daß man die einschlägigen

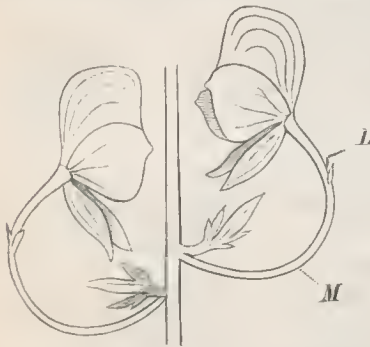


Fig. 11.

Blüthen an abwärts gehaltener Spindel, nach der Mediankrümmung.



Fig. 12.

Von oben gesehen. s. Durchschn. d. Spindel.

Dinge naturgetreu zeichnet. — An unserem Aconitum waren ursprünglich Blüthen und Knospen schräg aufwärts gerichtet, ihre fast gerade gestreckten Stiele bildeten mit der Fortsetzung der Spindel Winkel von 20 bis 25, seltener bis 30 Grad und standen streng in der Mediane ebene der Blüthe.

Veränderungen in dem Längenverhältniß der dorsalen zur ventralen Seite werden also bei diesen Blüthen Bewegungen innerhalb der Mediane ebene hervorrufen, während solche, bei der rechten und linken Seitenkante auftretend, die Blüthe aus jener Ebene nach links resp. rechts herausrücken. — Alle Bewegungen, welche von der Dorsal- oder Ventralseite veranlaßt werden, welche also in der Mediane des Blütengebildes sich ereignen, werden wir in der Folge als Mediankrümmungen (Medianbewegungen) kurz bezeichnen und davon diejenigen Krümmungen als Lateralkrümmungen (Lateralbewegungen) unterscheiden, welche durch das Längeverhältniß der rechten und linken Seite verursacht werden. Beide Bewegungen können sich natürlich combiniren; durch Lateralkrümmung kann die Blüthe seitwärts gerückt werden, während sie zu gleicher Zeit Mediankrümmungen ausführt. Um falschen Vorstellungen vorzubeugen, welche mit dem Worte »Median« eingeführt werden könnten, sei noch darauf hingewiesen, daß es also nach unserer Definition nicht nothwendig ist, daß die Mediankrümmungen immer in der Mediane ebene *M* der an geradgestrecktem Stiel sitzenden Blüthe ausgeführt werden, sondern nur in der eigenen Mediane *m* der Blüthen (Fig. 12), welche bei Lateralbewegungen

in irgend welcher Curve verlaufen kann. Drehungen um die eigene Axe werden dann dem allgemeinen Sprachgebrauch zufolge als Torsionen bezeichnet.

Haben wir obigen Versuch an einem warmen Sommertage Morgens etwa um 9 Uhr eingeleitet, so ist gegen Abend schon eine wesentliche Veränderung in der Lage der einzelnen Blüten eingetreten. Alle Stiele, sowohl die der Blüten, als der Knospen, haben sich stark gekrümmt; die Krümmung ist ausschließlich in der Mediane erfolgt und so weit gegangen, daß am Ende der Stiele die Dorsalseite und mit ihr der Scheitel der Blüte wieder dem Zenithe zugekehrt ist. Die Folge dieser Krümmung ist, daß die Öffnung der Blüten, die bei normalem Wuchse von der Spindel weg nach außen gerichtet war, damit der Spindel zugekehrt wird; viele Knospen finden sich auf diese Art der letzteren fest angepreßt (Fig. 11). Über die Natur dieser Mediankrümmung kann von vornherein wenig Zweifel sein und Versuche am Klinostat bewiesen denn auch, daß es sich dabei um negativen Geotropismus handelt; daß dieser Geotropismus aber noch unterstützt wird durch eine autonome Bewegung durch Epinastie<sup>1)</sup>, deren Bewegungseffekt aber wesentlich hinter dem des Geotropismus zurücksteht. Was die Art und Weise betrifft, in welcher die Stiele sich gekrümmt haben, so macht sich darin eine Verschiedenheit geltend, je nach dem Alter derselben, indem nicht inmer die gleiche Region die stärkste Krümmung erfahren hat, den kürzesten Krümmungsradius aufweist. Während die stärkste Biegung bei den Stielen ganz junger Knospen nahe deren Basis auftritt, bei denen eben geöffneter Blüten in die Mitte der Stiellänge fällt, findet sich die Krümmung bei den Stielen alter, im Verblühen begriffener, dicht hinter der Blüte in der Verbreiterung des Stieles vergl. Fig. 14, 15). Es hängt dies mit den Zonen des stärksten Wachstums in demselben zusammen. Ohne jetzt jedoch weiter auf diese Erscheinung einzugehen, über welche ich bald ausführlichere Mittheilung zu machen hoffe, wollen wir die weiteren Veränderungen an dem Versuchsobjekt betrachten. Wir haben nach Verlauf von etwa 10 Stunden eine starke rein mediane Krümmung constatirt, welche die Blüten in die normale Lage zum Horizont, aber mit der Apertur gegen die Blüthenspindel gebracht hatte. Derselbe Zustand findet sich im Großen und Ganzen noch am folgenden Morgen (8. Juli), also nach 24 Stunden wieder; eine genauere Betrachtung zeigt jedoch, daß dann schon einige Blüten aus der Medianebene bereits mehr oder weniger nach rechts oder links herausgerückt sind (Fig. 13).

Dieses Schwenken der Blüten nach rechts oder links kommt zunächst

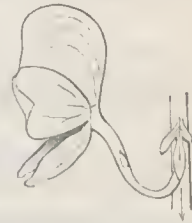


Fig. 13.  
Blüte an abwärts gehaltener  
Spindel, nach Beginn der La-  
teralbewegung.

1) Näheres bei der weiter unten folgenden Behandlung der Klinostatversuche.

zu stande durch die relativ stärkere Verlängerung einer Seitenkante gegen die andere, wie man sich nach Auftragen kleiner Tuschmarken an beiden Seiten überzeugen kann. Wir haben es hier also mit dem Anfangsergebniß derjenigen Bewegung zu thun, die als Lateralbewegung bezeichnet wurde (Fig. 12, 13). Dieselbe nimmt von da ab einige Tage lang bis zu einem gewissen Maximum zu, um dann langsam abnehmend zu dem Endergebniß zu führen, daß die Blütenöffnung wieder wie anfänglich von der Spindel weg- gewandt und gerade nach außen gerichtet ist. Man sieht, daß damit derselbe Effekt erreicht ist, als ob die Blüte auf ihrem Platze geblieben wäre, ihr Stiel sich aber um  $180^\circ$  tordirt hätte. Auf diesen Gesichtspunkt werden wir noch ausführlicher zurückzukommen haben.

Zunächst sei jedoch der Charakter der Lateralkrümmung, in der uns eine bis jetzt fremde Erscheinung entgegentritt, in den Vordergrund der Betrachtung gerückt. Um die Lateralkrümmung in ihrem Verlaufe zu verstehen, ist es nöthig, vorher noch einmal auf das oben angedeutete Verhalten der Blütenstiele zurückzukommen. Diese sind bei Aconitum-Arten

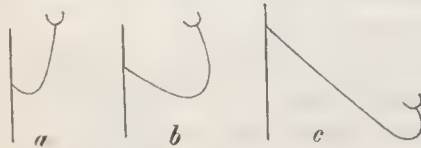


Fig. 14.  
Blütenstiele von *Lophospermum* in verschiedenem Alter an  
abwärts gekochter Spindel median gekrümmt.



Fig. 15.

wie bei der großen Mehrzahl sämtlicher Blüten ursprünglich gegen die Blüte selbst außerordentlich kurz, die Blütenanlage ist in ihren ersten Stadien fast sitzend, ohne von einem Stiele viel erkennen zu lassen. Bei weiter vorgeschrittener Ausbildung der Blüthentheile tritt dann in den kurzen Zellreihen, welche die Blüte tragen, starkes interkalares Wachstum auf. Dasselbe ergreift den Stiel nicht gleichmäßig auf seiner ganzen Länge, sondern schreitet im Allgemeinen von der Basis nach dem freien Ende zu fort, dergestalt, daß die Basis des Stieles zuerst die weitere Wachstumsfähigkeit und Reaktionsfähigkeit auf geotropische Reize verliert (Fig. 14, 15).

Wir haben schon erfahren, daß die Lateralbewegung der Stiele bei *Aconitum Napellus* später eintritt, als die Medianbewegung; ihr ganzer Verlauf ist dabei langsamer und von längerer Dauer, als der der Medianbewegung. Wenn wir, um das Maß derselben zu beurtheilen, den Kreisbogen in Betracht ziehen, durch welchen die streng median gebogene Blüte durch die Lateralbewegung seitwärts bewegt wird, so zeigt sich z. B. der folgende, in der Tabelle ausgedrückte Verlauf. In derselben bedeutet  $\alpha$  (Fig. 12) den Winkel, welchen die Scheitellinie der Blüte mit der durch den Spindelmittepunkt gedachten Medianebene  $M$  bildet, und ihr zu Grunde gelegt ist die



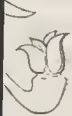
Blüte unseres Versuchsobjectes, bei welcher die laterale Bewegung sich im stärksten Maße zeigte.

Blüte median aufwärts gebogen 7. Juli Morgens 9 Uhr

7. Juli	$\alpha = 0^\circ$
8. »	$\alpha = 25^\circ$
9. »	$\alpha = 90^\circ$
10. »	$\alpha = 120^\circ$
11. »	$\alpha = 135^\circ$
12. »	$\alpha = 150^\circ$
13. »	$\alpha = 160^\circ$
14. »	$\alpha = 168^\circ$
15. »	$\alpha = 173^\circ$
18. »	$\alpha = 180^\circ$

Andere ziemlich gleichalterige Blüten derselben Mutteraxe zeigten zu der Zeit, wo diese Blüte die ganze Schwenkung um  $180^\circ$  vollzogen hatte, erst eine solche von  $130, 90, 60$  ja von  $30^\circ$ , und manche derselben erlangten die volle Schwenkung um  $180^\circ$  überhaupt nicht. Die Lateralbewegung tritt demnach weder mit der Energie noch der Constanz der Medianbewegung auf. Das spätere Eintreten und das längere Anhalten der lateralen Bewegung im Blütenstiel von *Aconitum* hat zur Folge, daß die stärkste Lateralkrümmung nicht mit dem Orte der stärksten Mediankrümmung (Fig. 11, *M.*) zusammenfällt, sondern hauptsächlich oberhalb in dem fast horizontalen Theile derselben vor sich geht (Fig. 11, *L.*). Auf diese Weise wird die Blüte aus ihrer normalen Stellung nur wenig verschoben, während eine Lateralkrümmung an der Stelle der stärksten Mediankrümmung auftretend die Mediane der Blüte nothwendig wieder schief stellen müßte. Nicht alle Blüten werden also gleich stark von der Lateralbewegung ergriffen.

Derselbe Mangel an Constanz, den wir eben an der Lateralbewegung gegenüber der sehr ausgesprochenen Medianbewegung beobachten konnten, macht sich weiterhin geltend bezüglich der Seitenkante, welche in ihrem Wachstum gefördert wird. Es war ja das Nächstliegende, bei der ganzen Erscheinung der seitlichen Krümmung überhaupt an einen Lichteinfluß zu denken. Unter freiem Himmel hatte es dabei nichts Außerordentliches, daß sich diese Krümmung an den verschiedenen Blüten in ganz verschiedener Weise geltend machte, daß bei der einen Blüte die linke, bei der anderen die rechte Seite die geförderte war, daß weiterhin die eine Blüte nach Osten, die andere nach Westen sich hinbog. Unter den obwaltenden Umständen war für die median der Spindel zugebogenen Blüten letztere mit den dicht angelegten dunkeln Blüten der lichtärmste Ort und es konnte nicht überraschen, daß sich je nach lokalen Lichteinflüssen die Blüte das eine mal links, das andere mal rechts wandte. Die Beobachtung einseitig beleuchteter Blütenstände von *Aconitum* an normal wachsenden Pflanzen, deren Einzelblüten nur eine sehr schwache positiv heliotropische Krümmung



verrathen, ließ diese Annahme schon weniger wahrscheinlich erscheinen. Versuche mit umgekehrten Blüthenspindeln, die, an einem Südfenster vor einem schwarzen Pappschilde stehend, von der Julisonne intensiv einseitig beleuchtet wurden, weiterhin Versuche, die im Dunkelzimmer unter sonst gleichen Umständen angestellt wurden, zeigten jedoch auf's Klarste, daß diese seitliche Krümmung mit der Richtung einfallender Lichtstrahlen in ganz und gar keinem Zusammenhange steht. Bei einer am Südfenster abwärts gekehrten Spindel des *Aeonitum Störkianum* Rehbeh., welche 12 Knospen trug, wurden von dieser durch die Lateralkrümmung mit der Zeit dem Lichte zugebogen 4, vom Lichte weggebogen 8, und es streckten sich alle Blüthen schließlich mehr oder minder gerade aus, von der Spindel weg, gleichgültig, ob sie damit dem Lichte zu- oder abgekehrt wurden.

Eigenthümlicherweise tritt auch insofern keine Gesetzmäßigkeit dabei auf, als es bei der einen Blüthe die rechte, bei der anderen die linke Seite war, welche stärker sich ausdehnte als die gegenüber liegende. Von den genannten Blüthen zeigten die Wachstumsförderung auf der rechten Seite 3, auf der linken Seite des Blüthenstiels 7. Ganz dieselben überraschenden Resultate habe ich noch mit etwa einem Dutzend von *Aeonitumpflanzen*, die einseitig beleuchtet waren, erhalten und es kann hier gleich hinzugefügt werden, mit einer großen Anzahl anderer Gattungen, die später noch Erwähnung finden werden. Immer zeigte sich wieder, daß die Lateralkrümmung weder vom Lichte beeinflußt, noch an eine bestimmte Organseite gebunden war.

Was die Versuche im Dunkelzimmer anlangt, so zeigte sich gerade bei *Aeonitum* recht deutlich die geringe Verlässlichkeit aller in tiefer Finsterniß gewonnenen Resultate. Selbst wenn Wärme und Feuchtigkeit in möglichster Übereinstimmung mit der äußeren Luft gehalten wurden, zeigten sich im Wachsthum, wie in den ganzen Lebenserscheinungen der beobachteten *Aeonitumpflanzen* tiefgreifende Störungen, die einzig und allein auf Rechnung des langdauernden Lichtmangels zu setzen sind. Diese Störungen beschränkten sich — natürlich neben der Assimilationsstörung — keineswegs auf die sogenannten heliotropischen Erscheinungen, denen zu Liebe die Dunkelversuche angestellt werden, deren Ausbleiben für das Wohlbefinden der Pflanze, zumal im Dunkeln, aber von keiner wesentlichen Bedeutung ist. Meist war bei den in's Dunkelzimmer gebrachten Pflanzen eine durchgreifende Wachstumsstörung bemerkbar, so daß selbst die geotropischen Bewegungen mangelhaft ausgeführt wurden, die Kelehlblätter und Blüthenblätter, welche im Freien noch viele Tage frisch geblieben wären, fielen ab, kurz die Finsterniß wirkte geradezu wie Gift auf die Pflanze ein. Daß man in einem solchen Falle von dem Ausbleiben einer Bewegung oder einer anderen Lebenserscheinung nicht auf deren unmittelbare Abhängigkeit vom Lichte schließen darf, das liegt auf der Hand. Eine einzige fundamentale Störung kann eine ganze Reihe pathologischer Erscheinungen im Gefolge

haben und diese letzteren müssen in ihrer Natur bei der Beurtheilung eines jeden Dunkelzimmerversuches festgestellt werden, bevor man etwas Richtiges über Heliotropismus erfahren kann. Da eine solche Praxis aber mit ziemlichlichen Schwierigkeiten verknüpft ist, so wird es sich entschuldigen, wenn im Laufe der vorliegenden Untersuchungen das Dunkelzimmer möglichst unbenutzt blieb.

Von 9 nach einander in das Dunkelzimmer gebrachten Pflanzen mußten 8 wegen obgenannter Verhältnisse unberücksichtigt bleiben, bei der neunten zeigte sich die Lateralbewegung aber in ihren ersten Stadien auf das Deutlichste. Die Blüten wurden bis zu 120 Grad aus der Medianebene herausgerückt.

Wir wollen uns zunächst mit dieser Charakteristik der Lateralbewegung bei Aconitum begnügen, nachdem wir gesehen, daß sie es ist, welche die Blüten wieder in die richtige Lage zur Spindel bringt, wenn die Median-



Fig. 16.

bewegung für die richtige Stellung zum Horizont gesorgt hat, während letztere durch den beständigen Einfluß der Gravitation dann weiterhin beibehalten wird. Wird ein Blütenstand derselben Pflanze statt in vertikaler Richtung abwärts mit denselben Hilfsmitteln (Gewicht am Faden) horizontal festgehalten, dann gerathen die Blüten, die nach allen Seiten von der Spindel abstehen, in sehr verschiedene Lagen zur Gravitationsrichtung (Fig. 16). Auf der nach oben gekehrten Spindel-seite werden die Blüten (I) die Ventralseiten, auf der untern Seite der Spindel (II) die Dorsal-seiten oben haben, während die übrigen (III) Blüten entweder die rechte oder die linke Wange mehr oder weniger dem Boden zugekehrt haben. Für all diese verschiedenen Lagen wird die Bewegung, welche die Blüthe in die Normalstellung zurückführt, eine verschiedene sein müssen. Das Gemeinsame daran ist, daß zunächst alle Unterseiten der negativ geotropischen Stiele im Wachsthum gefördert werden, was bei den seitlich



sehräg gelegten Blüten eine Aufrichtung der Mediane in eine Vertikal-ebene zur Folge hat. Bei Blüten der Stellungsweise *I* wirken Gravitation und Epinastie in gleichem Sinne ein, bei solchen der Stellungsweise *II* wirkt letztere der ersteren entgegen und es hat daher nichts Überraschendes, wenn wir sehen, daß erstere den weiteren Weg in ihre normale Lage mindestens ebenso rasch zurücklegen, als die letzteren die kürzere Strecke. Auch bei den seitlich stehenden Blüten (*III*) reguliren Gravitation und Epinastie die Richtung der Blüthe in der Mediane (Fig. 47). Die ganze Regulirung seitens des Geotropismus erfolgt auch hier sehr rasch, sie ist unter Umständen von Morgens bis Abends vollständig beendet. Dann tritt auch bei diesen letzteren Blüten auffälligerweise eine laterale Bewegung der Stiele ein, welche zur Folge hat, daß sich die Blüten auch hier wieder von der Spindel wegwenden und zwar nach zwei Seiten hin. Nur ganz aufrecht stehende wie *I* erhalten ihre Mediane oft parallel zur Spindelaxe. Einige Figuren werden den Ver-

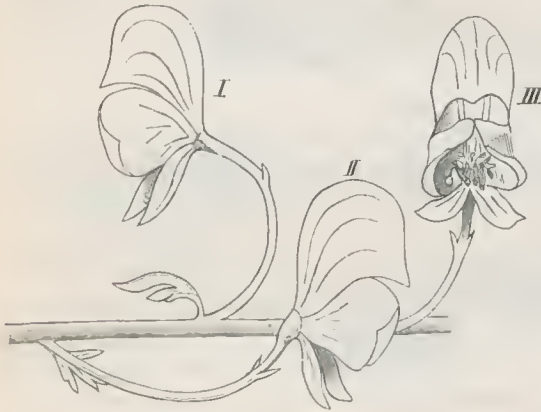


Fig. 47.

lauf der geotropischen Aufrichtung (Vertikalbewegung) und der Lateralbewegung am besten veranschaulichen (Fig. 48 u. 49). Die horizontal liegende Spindel *s* ist dabei quer durchgeschnitten gedacht. Auch hier gilt für die Lateralbewegung, welche immer so auftritt, daß die Blüthe auf dem kürzesten Wege nach außen gerichtet wird, sonst das gleiche, was oben bezüglich ihres

Charakters gesagt ist. — Von allem anderen abgesehen, leuchten die Vortheile der Lateralbewegung für die Auffälligkeit und für die günstige Stellung der Blüten zum Insektenbesuch ein; an der streng abwärts gerichteten Spindel wäre derselbe ohne seitliche Verschiebung der Blüten aus der Medianebene gar nicht möglich gewesen. Für die Ermöglichung desselben ist also in umfassender Weise Sorge getragen, so daß man mit Recht darüber erstaunen muß, wenn man bedenkt, in wie seltenen Fällen eigentlich die Blüten in der freien Natur diese Bewegungen in ihrem ganzen Umfange nöthig haben. Freilich sitzen nicht alle Blüten an streng lothrecht gerichteten Hauptspindeln, sondern es sind damit auch seitliche, in geringem Grade plagiotrope kleine Nebenspindeln besetzt und außerdem giebt es eine Unterart des *Aconitum Napellus*, das *Aconitum eernuum* Wulf, dessen verzweigte Spindel herabhängt und dessen Blüten dementsprechende

Biegungen auszuführen haben. Es wird im Allgemeinen jedoch selten sich ereignen, daß eine Blütenstempel des Eisenhutes, wie wir es gethan haben, an der Spitze abwärts festgehalten wird. Die im Freien häufigsten Unfälle bestehen in einer Umknickung oder Umlegung des aufstrebenden blüthen-tragenden Axentheiles und da ist in der Jugend durch dessen negativen Geotropismus für die Wiederaufrichtung gesorgt. Dabei war es mir von Interesse, zu erfahren, ob durch den negativen Geotropismus der Stempel für alle geöffneten Blüten gesorgt wird, mit anderen Worten, ob die krümmungsfähige Zone derselben sich unterhalb der ältesten geschlechtsreifen Blüten befindet. Es hängt diese Frage mit dem Wachstum des Blüthen-schaftes eng zusammen und sie wurde denn auch bei einer Reihe von verschiedenen Gattungen auf doppelte Weise in Angriff genommen, — durch Feststellung der Region stärksten Wachstums mittels Tuschmarken und durch praktische Versuche.

Verwandt wurde zu demselben neben *Aconitum Napellus* A. *Lycotomum* L., *Delphinium Ajacis* L. die über 2 Meter hohen Pflanzen des *Delphinium altissimum* Wall., außerdem *Linaria italica* Trev., vulgaris L., *Antirrhinum majus* L., *Chelone barbata* Cav., *Digitalis purpurea* L., *Orchis latifolia* L., *O. maculata* L. und *Orchis coriophora* L. Es zeigte sich dabei, daß die geotropisch sich krümmende Stelle der Stempel nicht immer unterhalb der geöffneten Blüten liegt, aber durchgängig mit wenigen individuellen Ausnahmen unterhalb der noch geschlossenen Knospen, daß also meist nur ein geringer Theil der offenen Blüten von dem negativen Geotropismus der Mutteraxe nach deren Umknicken Vortheil zieht. Das Aufrichten der Stempel geschieht aber dabei so rasch, daß die dadurch gehobenen Blüten kaum Zeit finden, auf die abnorme Lage, in die sie gebracht waren, zu reagiren. Die nicht vollständig seitens der Stempel wieder emporgerichteten Blüten führen nachträglich dann ihre Eigenbewegungen

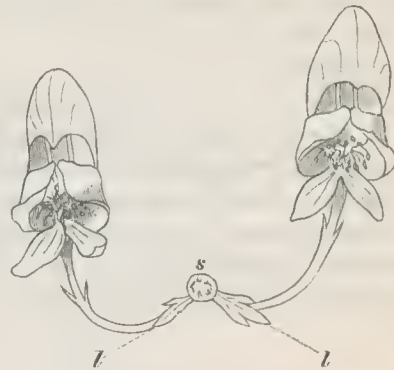


Fig. 48.

Seitliche Blüten an wagerechter Stempel nach der Vertikalbewegung.



Fig. 49.

Dieselben nach der darauf folgenden Lateralbewegung.

aus, durch welche die Normalstellung mehr oder weniger vollständig erreicht wird; es gelingt ihnen das in dem Maße ihres Alters in verschiedener Weise, indem die jüngsten dieses Ziel meist vollständig, die ältesten im Abblühen begriffenen Blüthen meist aber nicht mehr erreichen. Im Großen und Ganzen wird den einzelnen Blüthenstielen bei Pflanzen mit orthotroper Mutteraxe selten die Aufgabe zufallen, für grobe Lageveränderungen aufzukommen.

Wie *Aconitum Störkianum* Rehbeh. und *A. Napellus*, so verhielten sich auch die übrigen untersuchten *Aconita* vom Habitus der soeben besprochenen.

Nachdem wir nun bei einem verhältnißmäßig günstigen Versuchsobjekt, wie *Aconitum Störkianum* es bietet, die hier in Betracht kommenden Eigenschaften der Blüthenstiele kennen gelernt haben, soll in Bezug darauf noch eine Reihe anderer Objekte geprüft werden. Eine systematische Reihenfolge wird dabei nicht beobachtet werden, weil dieselbe außer der Natur der Sache liegt und nur zu unnatürlichen Trennungen und Zusammenfassungen Anlaß geben würde. Da es sich herausgestellt hat, daß die Blüthen, welche im Verhältniß zu deren Dicke lange Stiele haben, zur Aus-

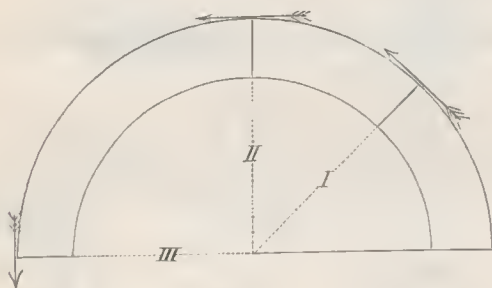


Fig. 20.

führung der Orientierungsbewegungen am besten ausgerüstet sind, so sollen dieselben hier im Allgemeinen den Vorrang genießen. Was zunächst diese Tatsache selbst betrifft, so zeigt eine ganz einfache Überlegung, auf die eigentlich kaum einzugehen nöthig wäre, daß bei gleichem geotrop-

pisch oder heliotropisch angeregtem Zuwachsvermögen der Längeneinheit einer Seitenkante, der Effekt der Krümmung bei einem langen dünnen Stiele bedeutend den eines kurzen und dicken Stieles übertrifft. Wie viel das ausmacht, ersieht man leicht aus nebenstehender Figur, bei welcher gleich dicke Stiele angenommen sind und das Verhältniß der verlängerten zur nicht verlängerten Seite das von 4 : 3 ist. Das Ende des kurzen Stieles (Grenze bei I) hat dadurch eine Richtungsänderung von  $45^\circ$ , das des doppelt so langen (Grenze II) eine von  $90$  und das des viermal so langen (Grenze III) eine von  $180$  Bogengraden erfahren. Ceteris paribus ist also der Krümmungseffekt direkt proportional der Länge des Stieles. Es versteht sich von selbst, daß für den praktischen Fall nur die Länge der wirklich krümmungsfähigen Region in Betracht zu ziehen ist.



## Dietamnus Fraxinella Pers.

Bei dieser Rutacee liegt der instructive Fall vor, daß bei ganz regelmäßiger und radialer Anordnung und fast gleichmäßiger Ausbildung der analogen Blüthentheile eine Zygomorphie einzig durch Krümmungsbewegungen beim Öffnen der Blüten eintritt.

Die in der Knospelage ziemlich gleich großen (die untern gewöhnlich etwas länger) Petala weichen bei der Entfaltung derart auseinander, daß vier Kronblätter aufwärts gerichtet werden, während das vordere untere mehr oder weniger abwärts gerichtet, eine Art Lippe bildet. Ähnliche Nutationen führen die Stamina aus, welche in der Knospe ebenso in fast gleichmäßiger Ausbildung den Diskus und den Fruchtknoten umgebend, sich später in der bekannten Weise abwärts legen, wobei die oberen an Größe etwas zunehmen.

Trotz dieser fast radiären morphologischen Ausbildung gehört die Blüthe nichts destoweniger zu den echt zygomorphen Blüten, sie ist ein streng dorsiventrales Gebilde, was gegenüber den viel symmetrischer ausgebildeten, aber unwesentlich-zygomorphen Blüten von Compositen, Umbelliferen, Cruciferen besonders hervorgehoben zu werden verdient.

Am 24. Mai wurden die Blüthenspindeln dreier Pflanzen, welche mit Knospen verschiedenen Alters besetzt waren, zum Theil in umgekehrte, zum Theil in horizontale oder schräge Lage gebracht. Am 25. Mai waren bereits alle Blüten durch Vertikalbewegung in normaler Orientirung zum Horizont — aber an den abwärts gekehrten Blütenständen alle der Spindel zugekehrt. Am 26. Mai begannen die älteren Knospen und inzwischen geöffneten Blüten durch Lateralbewegung sich von der Spindel abzuwenden und waren nach verhältnißmäßig kurzer Zeit, am 28. Mai, fast durchweg direkt von der Spindel abgewendet. Auch hier war die Lateralbewegung bei verschiedenen Blüten in verschiedenem Maße und an verschiedenen Seitenkanten aufgetreten, theils gegen das Licht hin, theils von ihm weg erfolgt.

Ältere Blüten, deren Spindeln dann abwärts gebogen wurden, führten wie die älteren Aconitum-Blüten nur am oberen Ende der Stiele noch die mediane Bewegung, oft nur zum Theil aus, die Lateralbewegung unterblieb ganz. Ein wesentlich neuer Faktor tritt bei dieser Pflanze nicht zu Tage.

*Scrophularia nodosa* L. und *Scr. Neesii* Wirtg.

Diese beiden Pflanzen bieten mit ihren leichten, fast horizontal ausgestreckten Blüten auf langen und dünnen Stielen sehr elegante Versuchsobjekte dar.

Am 21. Juni 11 $\frac{1}{2}$  Uhr Vormittags wurden einige Rispen in der bekannten Weise abwärts (Fig. 21), einige andere horizontal oder schräg befestigt. Um 6 Uhr Abends desselben Tages war an allen Blüten schon eine



Fig. 21.  
Scrophularia-Blüthe an abwärts gehaltenen Spindel.

kräftige Vertikalbewegung bemerkbar; die Blüten waren dadurch mit ihren Axen fast senkrecht aufwärts gerichtet und diejenigen dabei die vorgeschrittensten, welche an senkrecht abwärts gerichteter Spindel diese Vertikalbewegung als Medianbewegung ausführten (Fig. 22). Ein ziemlich stark hervortretendes epinastisches Verhalten kam den letzteren dabei zu statten und es zeigte sich dasselbe bei diesem Objekte auch ganz besonders deutlich an horizontal fixierten Blüten, deren rechte oder linke Flanke erdwärts gerichtet war. Neben der geotropischen Aufwärtskrümmung war eine epinastische Einwärtskrümmung der Ventralseite hier immer deutlich hervorgetreten. Am 22. Juni war die geotropische Aufrichtung schon so weit vorgeschritten, daß die Blüten ihre richtige Erdlage — wie in Folgendem kurz die Orientirung zur Lothlinie bezeichnet werden soll — meist erreicht hatten, andere waren noch nicht ganz in dieselbe eingertickt und mit ihrer Axe noch mehr oder weniger zenithwärts gerichtet.

Die Lateralbewegung war an allen Blütenstielen schon aufgetreten, das Resultat derselben machte sich aber in anderer Weise geltend, als bei *Aeonitum*, indem die laterale Krümmung etwa in die nämliche Region fiel,



Fig. 22.



Fig. 23.

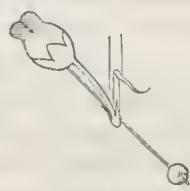


Fig. 24.



Fig. 25.

in der auch die mediane Krümmung vor sich gegangen war. Es resultirt daraus die auffallende Erscheinung, daß die Blüten zunächst seitlich umgekippt werden, wie es aus der Skizze (Fig. 23, 24) hervorgeht.

Das Auffallende dabei ist, daß durch die Lateralbewegung dann eine seitliche schiefe Lage (Fig. 24, 25) erzielt wird, aus welcher sich die Blüte durch geotropische Aufrichtung energisch erheben würde, wenn man sie künstlich in dieselbe hineingebracht hätte. Dem negativen Geotropismus des Stieles, der sich durch Wachstumsförderung der hier erdwärts gerichteten linken Flanke geltend macht und dessen Wirkung dahin führen würde, die Blüte aufrecht zu stellen, wirkt hier die Lateralbewegung der rechten Kante entgegen und überwindet den ersteren vollständig.

Es ist das für den Charakter der Lateralbewegung ein sehr wichtiger Punkt.

Der weitere Verlauf der Einführung der Blüte in die normale Lage gegen Spindel und Erdradius läßt sich besser aus den beigegebenen Skizzen ersehen, als sich dies mit Worten beschreiben läßt. Im Übrigen macht sich

hier wieder die bekannte Unabhängigkeit der lateralen Bewegung vom Lichte geltend, wie sich überhaupt ein Heliotropismus von irgend welcher Bedeutung an den Blütenstielen nicht bemerkbar macht. Auch an Wald-rändern, dicht an und unter Gebüsch, waren alle Blüten gerade aus, gleichgültig, ob nach dem Hellen oder dem Dunklen zu gerichtet.

Bei einer ganzen Anzahl von Versuchsobjekten hat es sich nun gezeigt, wie die normale Erdlage von invers fixierten Blüten durch eine einfache geotropisch-epinastische Medianbewegung erreicht wird. Wir haben aber auch weiter gesehen, daß es bei der erlangten Normalstellung zum Horizont keineswegs immer bleibt, sondern daß eine energische, weitere Bewegung, eine Lateralbewegung eingeleitet wird, welche in Verbindung mit dem ununterbrochen fortwirkenden negativen Geotropismus zum Resultate hat, daß die Blüte von der Spindel ab nach außen gerichtet wird (Fig. 22—26). Es wird für eine normale Lage zur Mutteraxe ebenso gesorgt, wie für die normale Lage zum Horizont. Dafür spricht auch schon der Umstand, daß die Lateralbewegung — wenn sie sich überhaupt so weit geltend macht — nur so lange thätig ist, bis die Blüte direkt von der Spindel abgewandt, nach außen seht. Eine weitere Lateralkrümmung würde selbstverständlich das erneute Hinbiegen der Blüte zur Spindel zur Folge haben; diese unterbleibt aber in der Regel, und wenn sie ausnahmsweise durch Nachwirkung einmal auftritt — wie dies an einzelnen Blüten von *Aconitum Störkianum* Rehch., *Aconitum pyramidale* Mill., auch an *Scrophularia nodosa* L. beobachtet wurde — so wird ein solches Überschwenken wieder rückgängig gemacht.



Fig. 26.

Bei der Lateralbewegung macht sich also ein ganz bestimmtes Endziel, die normale Lage zur Spindel geltend, gerade so, wie es die lothrechte Aufwärts- oder Abwärtskrümmung bei dem negativen oder positiven Geotropismus ist. Es werden sich weiterhin noch der Bestätigungen dafür genug finden und besonders sind in den Orchideen Objekte geboten, bei denen dieser Punkt besonders deutlich werden wird. Nach allen gemachten Erfahrungen glaube ich die Berechtigung zu haben, das Wegwenden der Blüte von der Mutteraxe gerade so, wie das Einführen derselben in eine bestimmte Gravitations- und Lichtlage, als eine besondere Eigenschaft der betreffenden Pflanzentheile aufzufassen. Diese Eigenschaft, welche sich als ein Streben darstellt, das Organ in gerader Linie von der Mutteraxe wegzuwenden, diese gleichsam zu fliehen, soll in Folgendem, um nicht immer ungeschrieben zu werden, mit dem Ausdruck Exotropie<sup>1)</sup> (Außenwendigkeit),

1) Das Wort ist absichtlich nicht, dem »Geotropismus« analog, auf ismus gebildet.



die Organe, welche diese Eigenschaft besitzen, als exotropisch bezeichnet werden. Bezüglich dieser Eigenschaft von gewissen Pflanzentheilen, sich exotropisch zu stellen, habe ich natürlich vorläufig nur den Effekt im Auge. Daß ein gewisser Einfluß von der Spindel selbst ausgeht, den wir unter den dunklen Begriff der Correlation zu stellen hätten, ist mir, wie aus später noch mitzutheilenden Versuchen hervorgeht, wahrscheinlich; es fehlt dafür aber noch an zwingenden Hinweisen. Jedenfalls ist der Effekt die Auswärtsrichtung des Organes und auf diesen und den damit verbundenen Vortheil kommt es für die Pflanze allein an. Es wird hier also in der Folge nicht mehr als Zufall betrachtet, wenn am Blüthenschaft eines Eisenhutes, eines Diptami, eines Ritterspornes oder der Braunwurz alle Blüthen gerade ab von der Spindel stehen, ohne sich an einseitige Lichteffekte zu kehren.

Immerhin könnte das streng apotropische Verhalten noch einem heliotropischen Indifferentismus zugeschrieben und die rundum gleichmäßige Blüthenstellung auf den Ort der Entstehung und Entfaltung zurückgeführt werden. Nach dem vorher Gesagten betrachte ich die Sache augenblicklich anders.

Ein heliotropischer Indifferentismus existirt in der That bei diesen Blüthen denn auch nicht, durch Steigerung mittels theilweisen Etiolements kann man das Vorhandensein der heliotropischen Reizbarkeit in diesen Stielen nachweisen und ich interpretire die Lichtwendigkeit solch empfindlich gemachter und stark einseitig beleuchteter Objekte mit der Annahme, daß der gesteigerte Heliotropismus erst im stande ist, gegenüber der gleichbleibenden Exotropie die von der letzteren angestrebte Richtung zu ändern. Die Blüthenstiele obgenannter Pflanzen besitzen also thatsächlich auch Heliotropismus, derselbe wird aber unter gewöhnlichen Verhältnissen überwunden von der Exotropie der Stiele<sup>1)</sup>. Es sei an dieser Stelle, wo es sich nur darum dreht, den Begriff der Exotropie in diese Zeilen einzuführen und seine vorläufige Berechtigung zu begründen, noch angeführt, daß heliotropisch seitlich gekrümmte Blüthenstiele bei folgender allseitiger Beleuchtung oder in Finsterniß — geotropisch einseitig gekrümmte bei lothrechter Spindellage sich wieder streng exotropisch stellen. Es ist dabei allerdings schwer zu entscheiden, in wiefern das, was VöCHTING<sup>2)</sup> Rectipetalität genannt hat, in diesen letzteren Fällen eine Rolle spielt. Jedenfalls sind VöCHTING's Recti- und Curvipetalität, soweit dieselben nicht einfach auf Epinastie und Hyponastie, andererseits aber auf ein Rückschnurren der durch Turgor bloß elastisch gedehnten Membranen<sup>3)</sup> zurückzuführen

1) In diesem Sinne wäre die Angabe WIESSER's l. c. pag. 73 bezügl. *Aconitum* zu berichtigen. Inwiefern Heliotropismus bei diesen Blüthen »störend« wirken sollte, ist mir nicht klar geworden, zumal gleich darauf bei den zygomorphen Blüthen des *Antirrhinum majus* der Nutzen der heliotropischen Einseitwendigkeit hervorgehoben wird.

2) l. c. pag. 30 u. folg.

3) Das für die Beurtheilung der Rectipetalität radiär gebauter Organe so wichtige

sind, mit unserer Exotropie insofern verwandte Erscheinungen, als sie auch nur aus der Correlation des Wachstums verständlich werden, und nur insofern einen Sinn haben, als dadurch vortheilhafte Richtungs- und Gestaltverhältnisse erzielt werden, auf welche sich der orientirende Einfluß äußerer Richtkräfte allein nicht erstreckt. Gewiß hat aber die exotropische Lateralbewegung median gekrümmter Blütenstiele mit einer Rectipetalität, welche ein gleiches Längenmaß der Organseiten anstrebt, nichts zu thun, so daß die Exotropie als eine selbstständige Eigenschaft, als eine Art den betreffenden Pflanzentheilen selbst innewohnender Richtkraft aufgefaßt werden muß.

Bei Betrachtung der Bewegungen der Scrophulariablüthe fällt mehr, als bei irgend einer anderen bisher betrachteten, das statische Moment in die Augen, welches das Gewicht der Blüthe auf dem langen, fadendünnen Stiele veranlassen muß. Gerade bei den beigegebenen Skizzen von Scrophularia muß dies besonders auffallen und die Berücksichtigung desselben vermißt worden sein. — Das statische Moment wurde in seiner Wirkung auf Bewegungen, speciell Drehungen von Pflanzentheilen meines Wissens zuerst von H. DE VRIES näher studirt und beschrieben und bei den von mir angestellten Versuchen durch Ent- und Belastungen beständig in Betracht gezogen. Es würde zu weit führen, sollten die diesbezüglichen Erfahrungen bei jedem einzelnen Versuchsobjekt besonders angeführt werden, und es soll deshalb die Rolle, welche einer einseitigen Belastung bei den Bewegungsvorgängen der Blüten zufällt, an dem einen Beispiel der Scrophularia geprüft und zugleich allgemeiner betrachtet werden.

Unzweifelhaft übt bei der median der Spindel zugekrümmten Blüthe von Scrophularia (Fig. 22) diese einen gewissen Druck auf den gebogenen Stiel aus, dahingehend, denselben in eine schärfere Curve zusammen zu pressen oder seitlich umzuschlagen. Ersetzen wir die Blüthe nur durch ein Gewichtchen von einigen Grammen, so geschieht dies mit Leichtigkeit in wenigen Augenblicken; die leichte Corolle wird dagegen in dieser Lage augenscheinlich erhalten und es fragt sich nur, ob der Stiel dies auch auf die Dauer aushält oder ob er doch, aber sehr langsam, diesem Druck nachgiebt, wie es DE VRIES bei anderen Pflanzorganen unter ähnlichen Bedingungen annehmen zu müssen glaubt.

Um darüber zu entscheiden, wurden zunächst Versuche so angestellt, daß durch Gegengewichte das in Betracht kommende Gewicht der Blüten-

Criterion, daß die vorher inducirte Krümmung bereits durch echtes Wachstum der Membranen fixirt war, bevor am Klinostat Geradestreckung erfolgte, hat VÖCING zu beachten leider unterlassen.

Es wäre durch Controlexemplare, die der Plasmolyse unterworfen werden mußten, festzustellen gewesen, inwiefern dies der Fall war. Daß die Geradestreckung nicht eine vollständige war, beruht vielleicht gerade auf dem ersten Wachstum oder der unvollkommenen Elastizität der Membranen und nicht »offenbar auf einer Hemmung, die ihren Sitz in der Textur des Gewebes hat«.

theile einerseits eliminirt, andererseits durch Belastungen überboten war, die in conträrem Sinne wirkten.

Wenn wir letzteren Fall in's Auge fassen, so musste dadurch das Gegentheil von dem bewirkt werden, was das Gewicht der Blüthe ausmachte, auch dann, wenn man annimmt, das Gewicht des Organes wirke nicht direkt als drückendes Gewicht, sondern übe als solches einen Bewegungsreiz auf die tragenden Gewebe aus. Eine große Anzahl von *Scrophulariaknospen* und -Blüthen, im Ganzen 32 Stück, wurden zunächst in normaler Stellung oben mit rechteckigen Kartonstückchen beklebt, welche nach einer Seite beträchtlich überstanden. Die Kartonstückchen waren  $8 \times 3,75$  mm groß und wogen, da ein  $50 \times 50$  mm großes Quadrat desselben weißen Kartons 1,0405 g wog, einzeln 0,013 g, eine dem Gewichte der Korolle immer noch mehrfach überlegene Last.

Ein kleiner Theil der Blüthen war, statt mit Kartonstückchen beklebt, quer mit feinen Nähnadeln durchstoehen, welche so gesteckt waren, daß sie einen einseitigen Zug ausüben mußten. Die Blüthenstände wurden darauf — 23. Juli Abends — abwärts fixirt und gegen eventuell eintretenden Wind und Regen durch Glasscheiben geschützt.

Am Morgen des 24. Juni waren alle Blüthen durch Mediankrümmung aufwärts gekrümmt, ohne daß sich zwischen den um's Vielfache belasteten und den zur Controle unbelastet gebliebenen Blüthen ein durchgehender Unterschied bemerkbar gemacht hätte. Die geotropische Aufwärtskrümmung am Stiel überwiudet also mit Leichtigkeit größere, als die normal gebotenen Hindernisse. — Von Interesse war nun die Art der Lateralbewegung. Der Natur der Sache nach, da nämlich diese letztere an keine bestimmte Seite gebunden ist, mußte sich das Experiment bezüglich der Wahl der einseitig überlasteten Seite auf gutes Glück verlassen und es mußte von vornherein vorausgesetzt werden, daß nur diejenigen Resultate eigentlich von Werth sein könnten, wo eine Lateralkrümmung dem Zug der Last entgegen eintreten würde. Reine Zufallssache ist es daher, daß von den 32 Blüthen 9 jenes Verhalten zeigten, daß die Lateralkrümmung entgegengesetzt dem Zuge des Übergewichtes eintrat, letzteres dabei überwindend. Instruktiver ist vielleicht noch eine andere Variation des Versuches, wobei stählerne, mit Glas- und Lackknöpfchen versehene Nadeln so an die Blüthe befestigt wurden, daß der Glasknopf an dem einen Hebelarm als Gegenlast gegen die Blüthe am andern Arm wirkte, wobei die Basis des gekrümmten Stiels als Stützpunkt diente. Es waren dabei die Resultate von entscheidender Bedeutung und ausschlaggebend, welche in der vorhergehenden Skizze (Fig. 24) dargestellt sind, wo also die Lateralbewegung dem wirkenden statischen Momente aktiv entgegenwirkte. Dasselbe Resultat, nämlich eine aktive Lateralbewegung, die unter Umständen einer starken einseitigen Belastung entgegenwirkt, lieferten außer *Scrophularia* alle andern daraufhin untersuchten Blüthen, sofern nur das Übergewicht nicht zu grob gewählt war.



Dasselbe darf jedoch in allen Fällen das doppelte bis das dreifache desjenigen Gewichtes ausmachen, welches von den Blüthentheilen selbst verursacht wird.

Einseitiges Übergewicht spielt also bei unseren Objekten nicht die Rolle bei der Drehung, welche demselben durch den Vorgang DE VRIES' zugeschrieben wird; diesem Punkte habe ich gerade wegen dieser abweichenden Resultate ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet.

Ohne zunächst auf künstlich angestellte Versuche weiter einzugehen, sei einmal das natürliche Verhalten von einzelnen Blüten näher betrachtet, welches sich der von H. DE VRIES gegebenen Erklärungsweise nicht einfügen läßt. Es betrifft dies alle jene zygomorphen Blüten, deren obere Theile schwerer sind, als die unteren, oder die doch wenigstens am Stiele so angesetzt sind, daß der Schwerpunkt der Blüthe über den Ansatzpunkt des Blütenstiemes fällt. Wenn sich ein derartiges Gebilde nicht geradezu genau im labilen Gleichgewicht befindet, so hat es die mechanische Tendenz, umzukippen in das stabile Gleichgewicht. Dazu müßten nach der DE VRIES'schen Vorstellung einmal alle die Blüten von *Tropaeolum majus* L. und minus L., von *Aconitum Lyeoetinum*, *Scutellaria altissima* L., *Salvia splendens* Ker. u. v. a. verurtheilt sein, wenn sie sich nicht haarscharf im labilen Gleichgewicht befänden. Dieselben Blüten, in inverse Lage und dadurch in das stabile Gleichgewicht eingeführt, dürften sich nach derselben Annahme niemals daraus durch Torsion in ihre Normalstellung erheben, was sie alle, wie sie da aufgezählt sind, trotzdem in kurzer Zeit thun. Man sieht aus diesen wenigen Beispielen schon, daß die consequenten Folgerungen jener rein mechanischen Erklärungsweise bald ad absurdum führen, und daß es eigentlich kaum mit Gegenbelastungen angestellter Versuche bedarf, um die Unzulänglichkeit derselben darzuthun. Dessenungeachtet wurden an jedem einzelnen Versuchsobjekte Experimente derart angestellt, wie sie eben bei *Scrophularia* beschrieben wurden, aber immer mit demselben negativen Resultate.

Zum Überfluß wurde dann noch so verfahren, daß das Gewicht der Blüten dadurch eliminirt wurde, daß dieselben unter Wasser getaucht die Richtungsbewegungen auszuführen hatten. Ein großes cylindrisches Gefäß von hellem Glase wurde mit reinem Quellwasser gefüllt und an quer übergelegten Stäben die zu untersuchenden Blütenstände mit dem basalen Ende so befestigt, daß deren Schnittfläche unter Wasser tauchte.

Verwandt wurden zu den Experimenten Blüthenspindeln von *Dietamnus Fraxinella*, *Scrophularia nodosa*, *Linaria striata*, deren Blüten einzeln auf dem Wasser schwammen und bei denen von einem Zuge nach unten im Wasser keine Rede sein konnte. An der Spitze der Spindeln wurden Fäden befestigt, an deren freiem Ende Glasstäbchen herabgingen mit der Aufgabe, die Spindel senkrecht abwärts zu halten. Das Ganze wurde an einem warmen Südfenster morgens 8 Uhr aufgestellt.

Median- und Lateralkrümmungen gingen unter Wasser ganz ebenso vor sich, wie in freier Luft, und hatten bald bewirkt, daß die einzelnen Blüthen in normaler Weise zur Lotthlinie und zur Spindel standen.

Für die Medianbewegung, welche wir als geotropische Krümmung kennen lernten, war dies voranzusehen, denn deren Unabhängigkeit vom Eigengewicht des Organes steht längst fest.<sup>1)</sup> Daß die Torsion der Stiele aber in gleicher Weise wie in der Luft vor sich geht, zeigt, daß es sich dabei um etwas ganz anderes, als um eine bloße mechanische Belastungswirkung handelt.

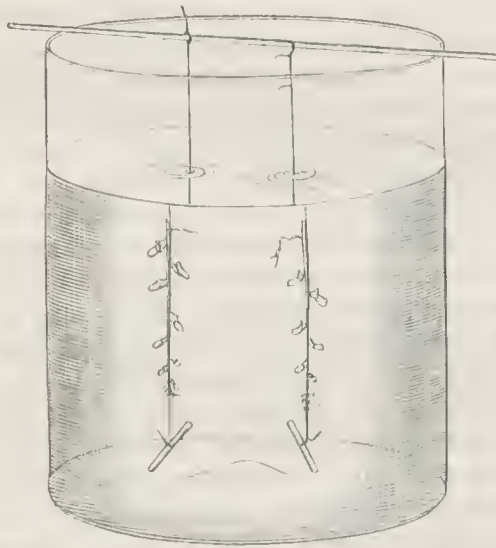


Fig. 27.

Es zeigte sich im Gegenteil bei allen in dieser Richtung angestellten Experimenten, daß der Stiel allen Belastungen, die auf ihm einwirken, vollständig gewachsen ist, daß er alle jene mechanischen Hindernisse energisch zu überwinden im Stande ist, wenn es sich nur darum handelt, die Normalstellung der Blüthe zu erwirken. Die einseitige Belastung, das statische Moment eines Organes, ist also ein

Umstand, dem man zu bedeutende Wichtigkeit beigemessen hat und mit dem wir, den gemachten Erfahrungen zufolge, im Laufe dieser Untersuchungen — bis auf wenige Ausnahmefälle, wo sich die Beschaffenheit der Organe gerade darauf zu spitzt — nicht mehr zu rechnen haben werden.

Wir wenden uns nach dieser Auseinandersetzung zu Versuchen mit *Pelargonium*.

Die Blüthen dieser Gattung unterscheiden sich von denen der echten *Geranien* durch ihre mehr oder minder ausgesprochene Zygomorphie, welche

<sup>1)</sup> Schon bei BOSSLET, Rech. sur l'us. des feuilles findet sich die geotropische Aufwärtskrümmung eines Malvenblattes unter Wasser auf 2 Kupfertafeln Pl. 14 u. 15, Mém. 2.

sich durchweg in dem median oben gelegenen Kelchsporn geltend macht, außerdem aber in der Gestalt und Ausbildung von Corolle und Andröceum sich ausspricht. Bei der hier untersuchten Form ist dieselbe sowohl in Gestalt, wie in der Lage von Kelchblättern (1 oben, 4 abwärts gerichtet), von Kernblättern (2 kleinere dunkel geaderte oben, 3 größere einfarbige unten) und Andröceum (7 fruchtbare Stamina, untere größer) ausgedrückt.

Der doldenartige Blütenstand ist hier auf einem langen Stiele, der morphologischen Fortsetzung des ihn tragenden Stamminternodiums (dichasisches System) aufsitzend, und aus einzelnen Wickeln verschmolzen, so daß in demselben Blüten sehr verschiedenen Alters zusammenstehen, die der Reihe nach zum Aufblühen gelangen. Der Blüthenschaft selbst ist schon sehr früh durch eine scharfe und, wie sich zeigte, geotropische Biegung abwärts gerichtet und die Blütenknospen daran gerade gestreckt, auch erdwärts gewandt.

Sobald die erste Blüthe aber ihrem Entfalten nahe ist, geht der positive Geotropismus des Schaftes rasch in den negativen über; der letztere richtet sich auf und bringt dadurch die ersten Blüten in ihre normale Erdlage. Für die jüngeren Knospen muß die abwärts gerichtete Lage jedoch von Vortheil sein; sie krümmen sich alle durch scharfe Biegung ihres basalen Stielendes wieder der Erde zu, so daß sie wie geknickt herabzuhängen scheinen. In demselben Maße, als an sie die Reihe des Aufblühens kommt, richten sie sich mit Hilfe ihres eigenen Stieles aufwärts, eine Bewegung, welche die ältesten Blüten der Inflorescenz, dank der Krümmung des Schaftes, nicht auszuführen hatten. Daß alle die berührten Krümmungen wirklich aktiver geotropischer Natur und nicht durch das Gewicht der betreffenden Theile veranlaßt sind, geht aus Versuchen hervor, die unter Wasser, und anderen, die mit Hilfe eines Gegengewichtes an zweiarmigem Hebel angestellt wurden.

Die Pelargonium-Blüthen wurden wieder in der einfachen Weise in inverse Lage gebracht, daß der Blüthenschaft abwärts fixirt wurde. Während dann die jungen Knospen sich wieder durch Bewegung ihrer Stiele abwärts bogen, beschrieben die zum Öffnen bereiten Knospen und bereits geöffneten Blüten einen Bogen aufwärts und zwar durch Mediankrümmung, wenn der Schaft streng vertikal abwärts gerichtet war; in anderen Fällen war es die jeweils erdwärts gerichtete Kante, welche im Wachstum gefördert wurde. Bei langstieligen Formen des Pelargonium zonale waren es fast ausschließlich die freien Blütenstiele, welche die Krümmung ausführten und dadurch die Dorsalseite wieder nach oben brachten; bei kurzstieligen wirkte aber auch der mit der Kelchröhre verschmolzene Theil mit.

Nach Vollzug der Medianbewegung, welche bei allen Blüten nicht mehr vollständig eintrat, begann dann die Laterälbewegung sich auch hier geltend zu machen, um die Blüthe wieder nach außen zu drehen. Etwas wesentlich Neues boten diese Bewegungen bei Pelargonium nicht.



Es wäre höchstens darauf hinzuweisen, daß das Verhalten der Theile des Blütenstieles ein verschiedenes ist, je nach der Länge des Kelehsornes, welcher mit demselben verwachsen ist. Bei manchen Arten und Varietäten ist derselbe kurz entwickelt und der Blütenstiel auf eine große Strecke frei; bei diesen führt dann der freie Theil derselben die Bewegungen allein aus. Wo hingegen der Kelehsorn weit über die Hälfte des Stieles sich herabzieht — bis zu sieben Aehnel desselben — da macht auch der Sporn die Bewegungen mit.

Wenn wir nun übergehen zu Versuchen mit *Viola tricolor* Lin., so tritt uns hier eine Blüthe entgegen, deren Zygomorphie in allen ihren Theilen deutlich hervortritt. So ist das Gynäceum durch den eigenartig geformten Griffel streng median zygomorph, ebenso das Androeum, die Corolle und der Kelch, wie denn auch der dorsiventrale Bau sich in dem Blütenstiel schon äußerlich zu erkennen giebt.

Der untere Theil der Blütenstiele, bis etwa zu den beiden seitlichen Vorblättchen, ist beinahe streng negativ geotropisch, schwach plagiotrop, er ist auch bei schräg liegender oder hängender Mutteraxe mehr oder weniger gerade aufwärts gerichtet. Der obere Theil des Stieles (etwa von den Vorblättchen an) zeigt dann etwa in seiner Mitte eine mediane Krümmung nach abwärts, wobei die dorsale Seite die längere ist. Dieses Stückchen des Stieles verhält sich physiologisch wie ein ganz besonderes Organ für sich und zeigt auch anatomisch einige Abweichungen vom untern Theile. Letzterer ist ausgesprochen vierseitig, was durch collenchymatische Gewebeleisten, die auf den Kanten vorspringen, besonders hervortritt, und die Dorsiventralität ist in jenem untern Theile nur dadurch hervortretend, daß die Leisten der beiden Dorsalkanten größer sind, als die der Ventralkanten. Der obere Theil ist dagegen nicht mehr scharf vierkantig, sondern durch allmähliche Verschmelzung der ventralen Leisten mit dem Stielgewebe unten abgerundet, während auf der dorsalen Seite die dortigen Leisten eine tiefe Rinne einschließen.

Der Übergang ist jedoch keineswegs ein schroffer und die Grenze nicht etwa durch die beiden Vorblättchen ganz scharf markirt, wenn sich auch eine kurze Strecke ober- oder unterhalb deren Ansatzstelle die Verschiedenheit der Querschnitte gewöhnlich deutlich geltend machte.<sup>1)</sup>

Der besondere Charakter des oberen gekrümmten Stieltheiles, den wir in Kürze Blüthenträger nennen wollen, giebt sich außerdem noch durch einen blauen Farbstoff kund, wie er auch in der Corolle vorkommt. Haben Blüten von *Viola tricolor* längere Zeit in gewöhnlichem Alkohol gelegen, ist der violette Farbstoff aus den Kronblättern und das Chlorophyll aus dem

1) Bei anderen Individuen von *V. tricolor* sind die Vorblättchen bedeutend weiter unten am Stiele sitzen geblieben.

Stiele extrahirt, dann zeigen noch die oberen Kronblätter, wie der obere gekrümmte Theil des Blütenstiels eine schön hellblaue Farbe, die offenbar in beiden Organen identisch ist.

Bezüglich des Wachsthum und der Beweglichkeit der Stiele gilt hier dasselbe, was bei *Aconitum* bereits constatirt wurde. Die Stiele junger Knospen zeigen geotropische Krümmungen in ihrem unteren basalen Theile, bei oben erst geöffneten Blüten bewegt sich meist die Mitte des Stieles und bei älteren Blüten beschränkt sich die Beweglichkeit lediglich auf den Blüthenträger, während der untere durch die Ausbildung eines festen Sklerenchym-Hohlzylinders jede Bewegungsfähigkeit einbüßt. Der obere Theil bleibt für ältere Blüten daher allein als Bewegungsorgan übrig. Je nach dem Alter und der gegebenen Lage im Raum ist die Art der Rückkehr in die Normalstellung eine verschiedene und die individuellen Abweichungen, welche bei sonst gleichen und gleich behandelten Blüten eintrat, war immer auf die Inconstanz zurückzuführen, mit der eine Lateralbewegung eintrat oder unterblieb. Etwas wesentlich neues wurde hier nicht bemerkt, wenn man das im Auge behält, was über die



Fig. 28.

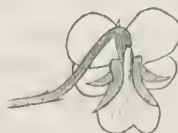


Fig. 29.



Fig. 30.

Fig. 30 schematisch. Unterer Theil des Blüthenträgers um  $\alpha$  gehoben, oberer um  $\beta$  geseukt.

Reaktionsfähigkeit des Blütenstiels gesagt ist; sie verfolgten den bekannten Modus in den Bewegungen; es sei nur der eine Fall als charakteristisch für *Viola* herausgegriffen, wo die Blüthe so horizontal gelegt war, daß eine Seitenfläche des Stieles erdwärts lag, die Mediankrümmung des Blüthenträgers also in eine horizontale Ebene fiel. Man bemerkt dann, daß das basale Ende des Blüthenträgers sich geotropisch aufrichtet, während das Vorderende sich geotropisch abwärts richtet, so daß durch dieses umgekehrt geotropische Verhalten von Basis und Spitze des Blüthenträgers eine Torsion in demselben entsteht (Fig. 28—30).

Der ausgesprochene Heliotropismus des Blüthenträgers muß bei den Versuchen stets genügend berücksichtigt werden und es empfiehlt sich, zu Versuchsobjekten nur solche Blüten zu wählen, die nicht schon vorher heliotropische Torsionen aufwiesen. Es ist allenfalls noch zu erwähnen, daß die Geschwindigkeit der geotropischen Aufrichtung, wie sie bei jungen Blüten der *Viola* beobachtet wurde, eine außerordentlich rasche ist, so daß man oft Gelegenheit hat, an der Blüthe, die einen großen Kreisbogen zu durchlaufen hat, jene mit bloßen Augen direkt wahrzunehmen.

Da es dabei sehr auf die Gunst der äußeren Umstände und auf individuelle Beanlagung der Stiele, nicht aber auf einen Vergleich ankommt, so

hat die Mittheilung der zahlreich darüber aufgezeichneten Tabellen weiter keinen Werth, und es mag zur Beurtheilung der Bewegung die Mittheilung genügen, daß die Spitze des oberen Kelchblattes einer mit der Dorsalseite nach unten horizontal fixirten Blüthe einmal innerhalb 20 Minuten einen Weg von 62 Millimetern zurücklegte.<sup>1)</sup>

In günstigen Fällen findet man eine in abnormer Lage fixirte Blüthe bereits nach einer bis anderthalb Stunden wieder in völlig normaler Lage. Plasmolytische Versuche zeigten, daß die rasche Bewegung keineswegs auf ein so energisches Wachstum zurückzuführen ist, sondern daß es anfangs ausschließlich Turgordifferenzen und elastische Dehnungen sind, welche dieses Resultat hervorrufen. Außerdem lieferten Versuche mittels Doppelmessung — Calibrirung des Blütenstieles; nach geotropischer Vertikalkrümmung Abwärtsbeugen, bis die Krümmung wieder ausgeglichen war, und darauf folgendes Recalibriren in aufrechter Lage — dasselbe Resultat, daß nämlich die Krümmung in der Hauptsache auf Rechnung einer solchen Turgorzunahme zu setzen ist. Einem ganz ähnlichen Verhalten der Blütenstiele wie bei *Viola tricolor* begegnen wir bei *Viola odorata* L. Eine besondere Beachtung verdienen bei der letztgenannten Spezies noch die oft sehr stark auftretenden Nutationen der Stiele. Trotz der Wirkung des Geotropismus findet man die negativ geotropischen jungen Blütenstiele, zumal in der Periode des ergiebigsten Wachstums, stark gekrümmt, median wie lateral, und nutirend. Diese Nutationen machen sich ungestört in ihrem ganzen Effekte geltend, wenn der orientirende Einfluß der einseitig darauf wirkenden Schwerkraft fortfällt, also am Klinostaten. Vöcurnig, welcher die *Viola odorata* ebenfalls am Klinostaten rotiren ließ, hat meiner Ansicht nach die geotropischen Orientirungsbewegungen und diese spontanen Nutationen, die sich unter Umständen antagonistisch entgegen stehen, nicht genügend auseinander gehalten.<sup>2)</sup>

Von den Blüten mit langen Stielen an normal aufrechter Spindel wenden wir uns nun hin zu denen mit kürzeren oder ganz kurzen Stielen. Wir dürfen nach dem, was über die Bedeutung der relativen Länge der Stiele oben (pag. 244) auseinander gesetzt ist, eine so energische Bewegung und ein so vollkommenes Vermögen, die Blüthe aus jeder gegebenen Lage in die normale zurückzuführen, wie wir sie bislang kennen lernten, nicht mehr erwarten und werden denn auch eine sehr verschiedenartige Fähigkeit in dieser Richtung nunmehr vorfinden.

Es werden hier wesentlich Versuche mit einigen *Delphinium*-Arten,

1) Es ist damit natürlich nicht gemeint, daß 20 Minuten nach dem Umlegen dieser Erfolg schon eingetreten wäre, vielmehr verstreicht zwischen dem Beginn des Versuchs und dem ersten sichtbaren Eintreten einer Bewegung eine Frist von 12—30 Minuten. Für obige Angabe ist die Zeit von 10 Minuten vor bis 40 Minuten nach der maximalen Bewegung herausgegriffen.

2) l. c. pag. 143.



*Aconitum Lycoctonum*, *Linaria*, *Antirrhinum*, *Digitalis* und einer Anzahl von Labiäten und Papilionaceen anzuführen sein.

Die untersuchten *Delphinium*-Spezies, welche mit Blütenstielen von sehr variabler Länge versehen sind, verhielten sich bei der Rückkehr aus abnormen Stellungen in die normale wesentlich wie *Aconitum Napellus*.

Durch Vertikalbewegung mit darauf folgender Lateralbewegung wurde die normale Erd- und Spindelstellung bei inverser Lage gewöhnlich rasch und vollständig wieder erlangt. Die große Lebensfähigkeit und Unempfindlichkeit dieser Versuchsobjekte — es wurden verwandt *D. Staphisagria* L., *D. intermedium* Ait., *D. Ajacis* L. und *D. cheilanthum* Fisch. — gegen grobe äußere Eingriffe gaben mir Veranlassung, hier weitere Versuche über die Aktivität der Lateralbewegung anzustellen.

Bei ganz oberflächlicher Betrachtung der Lateralbewegung konnte man versucht sein, dieselbe auf innere Widerstände zurückzuführen, welche dem fortgesetzten Ausdehnungsbestreben der Dorsalseite gegenüber der Ventralseite im Blütenstiele entgegenträten, welchen Widerständen dann diese positive Spannung nach der einen oder andern Seite geringeren Widerstandes ausweichen würde.

Obwohl diese Vorstellung die Wahrscheinlichkeit nicht auf ihrer Seite hatte, war es mir doch von Wichtigkeit, experimentell über die Rolle, welche innere Widerstände etwa mitspielen könnten, Aufschluß zu erlangen.

An einigen in verkehrter Lage fixirten Blütenständen von *Delphinium Ajacis* wurden zu diesem Zwecke die Blütenstiele so verletzt, daß an einer Anzahl derselben mittels scharfen feinen Skalpells die Ventralseite, an anderen die rechte oder linke Flanke abgetragen wurde. Die Abtragungen waren verschieden stark bemessen; von leichten Abschürfungen der Oberhaut und der oberflächlichsten Gewebe wurden sie gesteigert bis zu einem Drittel des Stieldurchmessers. Mit Torfmoos und feucht gehaltenem Filterpapier ausgekleidete Glasrecipienten, welche an einem Süd Fenster — aber selbst im Schatten stehend — postirt waren, nahmen dann die verwundeten Blüten auf, um eine Austrocknung der Wundflächen zu verhüten. Es war nach einiger Zeit erstaunlich zu sehen, wie wenig die Verwundung die Bewegungsfähigkeit der Blütenstiele alterirt hatte. Fast alle verletzten Stiele führten die Krümmungen mit derselben Geschwindigkeit und in derselben Art, wie die zur Controle intakt erhaltenen aus. Einige wenige nur hatten offenbar durch die Behandlung stärker gelitten. Trotzdem nun an den verwundeten Stielen die inneren Widerstände einseitig gründlich vermindert worden waren, zeigte sich kein wesentlicher Effekt, welcher auf die rein mechanische Mitwirkung eines solchen bei der Bewegung hätte hindeuten können.

Trotz theilweiser Entfernung der Ventralseite ging da die Mediankrümmung nicht weiter als bei den unverletzten Exemplaren, und bei denjenigen Stielen, welchen eine Seite zum größten Theile abgetragen war,

war es nicht immer die gegenüberliegende unverletzte, welche durch ihre Verlängerung die Lateralbewegung hervorbrachte, sondern sehr oft die schwer verletzte, die sich aktiv verlängerte. Die Lateralbewegung stellt sich also, auch von dieser Seite geprüft, wieder als rein aktive, ja sogar große Schwierigkeiten überwindende Bewegung vor.

Die inneren Widerstände kommen dabei, wo es sich um solche aktive orientirende Kräfte handelt, wie man sieht, kaum in Betracht. Auch bei *Aconitum Lyeoetorum* gehen trotz verhältnißmäßig kurzer Stiele Median- und Lateralbewegung meist nach einander vor sich. Daß die einseitige Last des hohen Kelelhelmes und der Nektarien keinen Einfluß auf die Drehung der Blüten hat, wurde oben schon bemerkt.

Bei verschiedenen untersuchten *Linaria*-Species ist die Fähigkeit der Rückkehr in die Normalstellung aus inverser Lage eine verschieden große. Bei *Linaria striata* wird durch die zunächst eintretende Mediankrümmung der geotropische Grenzwinkel nur in den günstigsten Fällen erreicht, wenn die Knospe noch ganz jung ist. Das Wachstum des Blütenstieles reicht aber gewöhnlich nicht mehr zur Ausführung der ganzen Krümmung aus. Ähnlich verhält es sich mit der Lateralbewegung, die in dem eben erwähnten Falle schon sehr bald und lange vor Erreichen des Endeffektes sistirt wird. Nur Knospen mit sehr wachstumsfähigen jungen Stielen vermögen vollständig in die normale Stellung zurückzukehren.

Ähnliches Verhalten zeigte *Linaria italica* und *Linaria vulgaris* L.; die Bewegungen sind langsam. Schon geöffnete und invers fixirte Blüten führen mittels der Stiele eine leichte Krümmung nach oben aus, bei welcher es meistens bleibt. Knospen zeigen ein stärkeres Bewegungsvermögen, wenn sie auch niemals die Fähigkeit besaßen, aus inverser Lage vollkommen in Normalstellung zurückzukehren. — Median- und Lateralbewegung treten anfangs getrennt, später gleichzeitig wirkend auf. Die Blütenstiel ist oft von der Stelle ab, wo eben geöffnete Blüten ihr inserirt sind, stark negativ geotropisch.

*Antirrhinum majus* L. Die Blüten sitzen wie bei den vorher besprochenen Linarien rings um die Spindel, die Stiele sind nur ausnahmsweise bei intensiver einseitiger Beleuchtung heliotropisch. (S. Bemerkung pag. 248). Die Blütenstiele sind ziemlich steil aufwärts gerichtet, liegen in ihrem unteren Theile der Spindel oft eng an und zeigen dabei oft eine ausgesprochene Neigung nach einer Seite hin, so daß die Blüthe nicht senkrecht über dem Ansatzpunkt ihres Stieles von der Spindel absteht. Auf diese seitliche Krümmung werden wir noch näher zurückzukommen haben; zunächst sei aber darauf hingewiesen, daß dieselbe mit dem Heliotropismus nichts zu schaffan hat. Werden Blütenstiele des Löwenmaul abwärts befestigt, so ist die Art und Weise der Aufrichtung der Blüthe eine ziemlich verschiedenartige. In seltenen Fällen wurde eine rein auftretende Medianbewegung beobachtet, welcher dann die Lateralbewegung folgte, meist

gingen beide gleichzeitig vor sich, oft sogar trat die Lateralbewegung bedeutend früher auf, als die mediane. In letzterem Falle verlängerte sich an der inversen Blüthe zunächst eine Seitenkante bedeutend, bevor durch eine Wachstumsverschiedenheit von Dorsal- und Ventralseite der Blüthenscheitel wieder oben hin gelangte.

Es wurde oben erwähnt, daß die Blüthenstiele an der senkrechten Spindel schon seitlich schief geneigt sind; es wird bei senkrecht abwärts gerichteter Mutteraxe eine Seitenflanke also zur Unterseite werden, und diesem Umstand ist die rasche Verlängerung der Seitenkante zum Theil auch zuzuschreiben. Aber auch selbst dann, wenn man darauf achtet, daß der Blüthenstiel selbst lothrecht abwärts gerichtet ist, tritt dieselbe Erscheinung, eine Verlängerung einer Seitenkante, ein.

Auch die Fälle waren nicht selten, in denen sich die Ventralseite invers befestigter Blüthen verlängerte und dadurch die Blüthe in die normale Stellung brachte (Fig. 31, 32). Auch auf diese Art Mediankrümmung folgte Lateralbewegung. Es waren gewisse Gartenvarietäten mit roth und weiß gescheckten Blüthen, die sich so verhielten. Am Klinostat stellten sich deren Stiele als hyponastisch heraus, was obiges Verhalten erklärt.

Die Seitenkanten schienen auf den ersten Blick also geotropisch bedeutend empfindlicher zu sein, als die medianen. Versuche, welche das Verhältniß feststellen sollten, bewiesen jedoch, daß in der Weise das Verhalten nicht zu erklären ist, sondern wiesen auf autonome

Wachstumsvorgänge hin. Das Vorhandensein von solchen gab sich gelegentlich von Versuchen mit dem Klinostaten dann auch unverkennbar kund. Wurden in normaler Lage befindliche Blüthenspindeln von *Antirrhinum* der Klinostatenbewegung ausgesetzt<sup>4)</sup>, so zeigte sich, daß die Stiele wie die der meisten zygomorphen Blüthen etwas epinastisch sind und dadurch eine schwache Mediankrümmung erfahren. Bedeutender als diese epinastische Biegung tritt eine autonome Verlängerung einer Seitenkante, und zwar mit großer Energie auf. Es tritt da also eine Eigenschaft auf, welche man analog der Epi- und Hyponastie als Paranastie bezeichnen könnte.

Diese letztere bewirkt, daß der Blüthenstiel auch an der normal gestellten Spindel seitlich überneigt, und es ist nur dem starken Geotropismus



Fig. 31.



Fig. 32.

4) Von eingehenderen Klinostat-Versuchen war bisher noch nicht die Rede. Dieselben sollen am Schluß der Arbeit zusammen gestellt werden, wo es sich um die Darlegung der Natur der Lateralbewegung handelt. Bei *Antirrhinum*, wo sich die Sache etwas anders verhält als sonst, sollten dieselben sofort erledigt werden.



desselben zuzuschreiben, daß die Blüthe durch die Paranastie nicht umgestürzt wird. Es ist aber zu bemerken, daß nicht alle Stöcke von *Antirrhinum* solche paranastischen Blütenstiele zeigen und daß auch unter den sonst paranastischen Blüten eines Stockes einzelne Blüten sich finden, denen dieses Merkmal fehlt. Die Stiele sind dann, von der ventralen oder dorsalen Seite her gesehen, gerade gestreckt und zeigen am Klinostaten nur Epinastie.

Eingehender konnte ich mich bei der weiter gefaßten Aufgabe mit den Verhältnissen bei *Antirrhinum* nicht beschäftigen; ich konnte nur sechs Versuche damit am Klinostaten anstellen, da dieser durch eine Menge anderen Materials beständig in Anspruch genommen wurde.

Bei nicht paranastischen Blüten zeigt sich die Erscheinung der Aufrichtung in der bekannten Weise. Wo bei invers fixirten Blüten aber durch Paranastie eine Seitenkante zur unteren wird, da wirkt außerdem der Geotropismus an ihrer Verlängerung noch mit.

Bei *Antirrhinum* tritt also, was zu beachten ist, in manchen Fällen eine autonome Laterallbewegung auf. Bei der Reihe von anderen Pflanzen, bei welchen wir die Lateralbewegung schon kennen lernten, ist dieselbe nicht autonom, was hier vorgreifend bemerkt werden soll, und was auch schon daraus hervorgeht, daß diese Stiele normaler Weise alle gerade gestreckt sind. Bei Stielen, die nicht wie die von *Antirrhinum* so steil aufgerichtet sind und bei denen demnach die antagonistische Wirkung der Gravitation je nachdem viel geringer ausfällt, müßte sich der Effekt einer paranastischen Krümmung schon in normaler Lage unverfälscht in einer seitlichen Krümmung mehr oder minder geltend machen.

Über weitere Versuche mit kurzstieligen zygomorphen Blüten, die mit verschiedenen Scrophulariaceen (*Veronica*, *Digitalis*, *Melampyrum*), Labiaten (*Salvia*, *Monarda*, *Scutellaria*, *Lamium*, *Galeobdolon*), Resedaceen (*Reseda*) und einer großen Zahl von Papilionaceen (*Lupinus*, *Genista*, *Indigofera*, *Coletea*, *Pisum*, *Vicia*, *Phaseolus*) vorgenommen wurden, können wir hier rascher hinweggehen, da sich mit geringen unwesentlichen Variationen die Vorgänge, sowie wir sie schon kennen gelernt haben, auch hier abspielen. Nach Aufführung einzelner, der kurzen Bemerkung werther Thatsachen dabei soll der Charakter in der Bewegung der ganz kurz gestielten Blüten noch einmal näher in's Auge gefaßt werden und es ist dann auch am Platze, auf die Einseitwendigkeit zygomorpher Blüten und deren Ursachen einmal ein flüchtiges Streiflicht zu werfen.

Von der Gattung *Veronica* wurde nur die Spezies *longifolia* L. untersucht.

Außer einer geringen Aufrichtung der Blüthe fand an den sämtlichen Blütenständen von fünf daraufhin geprüften Stöcken keine weitere Bewegung statt; nur die als junge Knospen der abnormen Lage ausgesetzten Blüten zeigten neben geringer Mediankrümmung den Beginn der lateralen Bewegung. Bei geöffneten Blüten ist der Griffel abwärts gezogen, er liegt

dem vorderen unteren Blumenblatte fast auf. Daß diese einseitige Biegung nicht auf spontaner Nutation, wie es bei den Bewegungen der Sexualorgane gewöhnlich der Fall ist, sondern auf Geotropismus beruht, wird durch das Verhalten von invers fixirten Blüthen klar, bei welchen sich der Griffel auch abwärts schlägt und so dem hinteren oberen Blumenblatte sich auflegt. — Nach der von H. MÜLLER<sup>1)</sup> angegebenen Befruchtungsweise für *Veronica Chamaedrys* L. sind auch die invers bleibenden Blüthen vollkommen befruchtungsfähig.

Von den Labiaten zeigten zwei Gattungen Eigenthümlichkeiten betreffs des Verhaltens der Corolle in abnormer Lage, nämlich *Lamium* und *Scutellaria*. Es zeigte sich bisher immer, daß der Blüthenschaft das Hauptorgan für die Aufrichtung der Blüthen abgibt und daß, wenn dieser daran verhindert wird, die einzelnen Blüthenstiele diese Aufgaben übernehmen. Kelch und Corolle nahmen an den Bewegungen keinen Antheil. Daß namentlich die Corolle zu solchen auch befähigt ist und in manchen Fällen

ganz regelmäßig ausführen muß, werden wir bei später zu behandelnden ungestielten Blüthen kennen lernen, und es ist deshalb von besonderem Interesse, daß auch bei gestielten Blüthen diese Fähigkeit schon im Prinzip vorhanden ist. So wurde in wiederholten Fällen bei *Lamium album* L., dessen Stengel abwärts befestigt waren, eine schwache Torsion in der Blumenröhre beobachtet, die meist 45 Grade nicht überschritt und welche die nicht vollständige Orientierungsbewegung des kurzen Blüthenstieles ergänzte (siehe Fig. 34).

— Auch zeigte sich an den vierkantigen, in verkehrter oder schräger Lage fixirten Stengeln der *Lamium*- und *Galeohdolon*-Arten besonders deutlich eine starke Torsion der jungen wachstumsfähigen Internodien. Auf die Natur und die Art des Zustandekommens dieser Torsion konnte nicht weiter eingegangen werden. Sie ist jedenfalls durch die verkehrte Lage und die Gravitation bedingt, ihr Eintreten aber durch die his jetzt bekannten Einwirkungen der Schwere auf Pflanzentheile nicht ungezwungen zu erklären. Die Torsionen an den schräg dahin wachsenden Internodien der Schlingpflanzen gehören sicherlich zum Theil auch in diese Kategorie. Vielleicht gehört auch das Tordiren von Stamminternodien (z. B. von *Philadelphus*), welche aufrecht wachsend, dekussirte Blattstellung



Fig. 33.

Fig. 33. Blüthe von *Lamium*, nach Mediankrümmung.  
Fig. 34. Drehung der Corolle daran.



Fig. 34.

1) Dr. HERMANN MÜLLER, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider, Leipzig 1873.

besitzen und diese, wagrecht wachsend, in eine zweireihige umwandeln, zu dieser noch räthselhaften Art der Gravitationswirkung.<sup>1)</sup>

Bei *Scutellaria altissima* L., einer großen kaukasischen Labiatenform, auf deren Blütenstellung wir weiter unten noch einmal zurückzukommen haben, war ebenfalls eine deutliche Einwirkung der Gravitation auf die Form der Corolle zu constatiren.

Es kommt bei den kurzstieligen Blüten im Allgemeinen nicht selten vor, daß einzelnen Stielen jegliche Bewegungsfähigkeit abgeht, und die Blüthe bleibt dann in jeder ihr künstlich gegebenen Lage stehen. Bei den paarweise an einem Knoten sitzenden *Scutellaria*-Blüthen fehlt gewöhnlich die Bewegungsfähigkeit diesen beiden gleichalterigen Blüthen zugleich und an solchen abwärts stehen bleibenden hat man Gelegenheit, die Einwirkung



Fig. 35.



Fig. 36.



Fig. 37.



Fig. 38.

der Schwerkraft bei dauernd abnormer Richtung zu beobachten. Die Corolle eines solchen Blütenpaares, welches sich in der richtigen Reihenfolge mit den übrigen Paaren öffnete, wurde dadurch eigenartig in der Gestalt verändert.

Bei der normalen Blüthe (Fig. 35) liegt die Oberlippe ziemlich fest auf den beiden seitlichen Corollenzipfeln, Antheren und Griffel in sich einschließend, auf, während die Unterlippe durch die Convexität ihrer Innenseite sich abwärts schlägt (Fig. 37). Außerdem ist am Grunde der Blumentröhre noch ein scharfes Knie zu bemerken, welches die Aufrichtung des längeren, oberen Röhrentheiles bewirkt. An den dauernd invers gebliebenen Blüthen waren diese Verhältnisse derart verändert, daß die Oberlippe sich nach unten gebogen hatte. Die seitlichen Corollenzipfel, welche, in der

1) Die Unzulänglichkeit der DE VRIES'schen Erklärung für die Torsion solcher horizontaler Internodien wird weiter unten, wo wir auf die Analogie der Bewegung von Blättern mit denen der Blüthen eingehen, sich herausstellen. Vergl. auch was im 2. Theile der Arbeit über *Spiranthes* gesagt wird.



normalen Blüthe zusammengeschlagen, den Eingang in die Blüthe verengen, waren dabei weit auseinander gefaltet und die Staubfäden sahen, ebenfalls auseinander weichend und jeglichen Schutzes beraubt, weit aus der Blümenröhre vor. Das Knie an der Basis der Röhre war beinahe ausgeglichen (Fig. 35—38).

Um zu entscheiden, ob diese Veränderungen wirklich auf die relative Richtungsänderung der Schwere oder aber auf innere abnorme Bildungsbedingungen zurückgeführt werden mußten, — Bedingungen, welche vielleicht auch an der Unbeweglichkeit der Stiele Antheil hatten — wurde eine ganze Anzahl von Knospenpaaren so durch Umwickeln der Stiele und Wasserglasverband an die Spindel fixirt, daß an eine Bewegung der letzteren nicht zu denken war. Auch bei diesen Blüten, denen eine krankhafte Beanlagung nicht zukam, traten in Folge der dauernden Abwärtshaltung alle die oben angeführten Gestaltveränderungen, wenn auch nicht in gleich hohem Maße ein. Das Abwärtsbiegen der Ober- und Unterlippe ist daher auf Geotropismus zurückzuführen.

(Da kein derartiger Versuch bei Lichtabschluß angestellt wurde, liegt die Möglichkeit vor, daß die Umänderung auch durch negativen Heliotropismus veranlaßt sein kann; bei einseitiger Beleuchtung von Blüten zeigt sich aber nichts, was auf solchen hindeutet.)

Alle anderen abweichenden Erscheinungen, das Auseinanderweichen der seitlichen Kronzipfel, das Hervortreten und Spreizen der Stamina, zum Theil auch selbst das Abwärtsbiegen der Unterlippe, werden sekundär durch die Abwärtshiegun der Oberlippe hervorgerufen. Durch mechanisches, gewaltsames Herabbeugen derselben an normalen Blüten kann man jederzeit die entsprechenden Veränderungen auch hervorbringen und man sieht dabei, daß der geotropische Druck der helmartigen Oberlippe in der normalen Stellung nicht nur die größeren Stamina in bestimmter Lage gewaltsam festhält, sondern auch Spannungen in der zarten Corolle hervorruft, welche die Form derselben mit bedingen.

Bei *Lanium purpureum* L. wurde ein ähnlicher geotropischer Druck der Oberlippe gefunden, welche letztere sich an dauernd invers gehaltenen Blüten ebenfalls etwas abwärts biegt und sich von den Staubfäden entfernt.

Bei den gewaltsam abwärts gehaltenen Blüten von *Scutellaria altissima* wurde der Winkel am Knie<sup>1)</sup> der Corolle, der normal nahezu 120° beträgt, sehr abgestumpft (Fig. 36) oder gar ausgeglichen, ein Beweis, daß der untere jüngste, durch interkalares Wachstum erst gebildete Röhrentheil stark negativ geotropisch ist, was sich auch durch die Aufwärtskrümmung bestätigte, welche seitlich horizontal gelegte Blumenröhren erfahren.

1) Unsere einheimische *Scutellaria minor* L. hat überhaupt keine solche knieartige Beugung in der Kronröhre, dieselbe ist gerade. Wo das Knie bei *Scutellaria* vorkommt, ist es keine inhärente Wachstumsursache, die zu seiner Bildung führt, sondern, wie gesagt, nur negativer Geotropismus des stark wachsenden basalen Theiles.

Es deuten diese gelegentlichen Beobachtungen darauf hin, daß die Gestaltungsverhältnisse der Blüten nicht nur von inneren Ursachen geregelt werden, sondern daß auch äußere Einflüsse wesentlich auf dieselbe einwirken können.

Das Gemeinschaftliche im Charakter der Bewegung kurzstieliger Blütenformen wurde schon theilweise mit der Bemerkung angedeutet, daß dieselbe oft, sogar meist nicht zur vollen Normalstellung zurückführt, also unvollkommener, als bei langstieligen ist.

Dabei tritt uns oft die Medianbewegung allein entgegen, ohne daß von der Lateralbewegung irgend eine Spur zu sehen ist (ältere Blüten der *Salvia splendens* Ker., *Cuphea ericoides* Cham.), oder dieselbe folgt der Medianbewegung so unmittelbar, daß beide nachher gleichzeitig auf den Stiel einwirken. Die Folge ist natürlich die gleiche, wie bei aufeinander folgender Wirksamkeit, nämlich die normale Erd- und Spindelstellung, nur ist die Art und Weise, wie dies erreicht wird, eine andere.

Wenn bei *Aconitum* der Endzustand, nämlich eine Torsion des Blütenstiemes um  $480^\circ$ , sich deutlich als durch verschiedene Componenten (der Medianbewegung und der Lateralbewegung, wobei der Geotropismus die normale Erdlage erhält) erreicht erkennen ließ, weil beide Componenten nacheinander wirksam waren, so verschmelzen sie bei vielen Labiaten und Papilionaceen zu einer resultirenden Bewegung, welche die Blüthe in einem kleinen Bogen um ihre eigene Axe sich drehen läßt, bis derselbe Effekt erreicht wird. Die Torsion ist keineswegs eine solche, an Ort und Stelle durch Drehung des Blütenstiemes um seine Axe hervorgegangene, sie kommt auch bei den kurzstieligen Formen nicht etwa durch eine gleichmäßige Verlängerung aller Seitenkanten gegenüber einem axilen Gewebestrang zu stande<sup>1)</sup>, sondern der ganze Bewegungsvorgang deutet darauf hin, daß hier die uns bekannten Componenten, zugleich wirkend, denselben Effekt in etwas modifizirter Weise erreichen. Bei einer Drillung könnte die Blüthe an Ort und Stelle gedacht werden, in der That beschreibt dieselbe aber einen Bogen im Raume, sie nimmt denselben Weg um ihre gedachte frühere Axe, wie etwa eine Schlingpflanze um ihre Stütze, und Kurven, die man von einem bestimmten Punkt der wandernden Blüthe auf eine Glasplatte projizirt, zeigen dies auf das Deutlichste.

Auch kann man die Torsion verhindern, wenn man durch einen um das Ende des Blütenstiemes gelegten Ring dessen Krümmungen verhindert, ohne dadurch der Drehung an Ort und Stelle ein Hinderniß in den Weg zu legen.

Entfernt man dann nach einiger Zeit den Ring, dann schwingt die Blüthe in Folge der entwickelten Spannkraft im Bogen herum, in der Bahn,

1) Auf diese Verhältnisse werden wir an geeigneten Platze zurückkommen.

welche sie bei der Ermöglichung freier Bewegung eingeschlagen hätte. Soviel an dieser Stelle darüber. —

Bei Betrachtung der Stellung und der Bewegungen zygomorpher Blüthen überhaupt muß auch der Einseitwendigkeit vieler derartiger Blüthen gedacht werden.

Diese kommt bei einer großen Zahl von Pflanzenspezies durch ausgesprochenen Heliotropismus der Blüthenstiele zu stande.<sup>1)</sup> Die einseitige Richtung der Blüthen nach der Quelle intensivsten Lichtes kann aber auf einer ganz anderen Eigenschaft der Blüthenstiele beruhen, die mit dem Heliotropismus gar nichts zu thun hat.

Wie hier die Häufung nach der Lichtseite zu stande kommt, das kann man am besten an der *Digitalis purpurea* erfahren. Bei dieser, an den Lichtungen unserer Gebirgswälder häufig zu treffenden Pflanze sieht man die Blüthentrauben alle dem Fleckchen freien Himmels zugekehrt, welches ihr Standort ihnen bietet, und es scheint nichts natürlicher als die Annahme, daß hier eine heliotropische Häufung vorliege. Ganz anders, wenn man eine vollständig unter freiem Himmel kultivirte, allseitig beleuchtete Pflanze dagegen betrachtet. Auch hier sind die Blüthentrauben einzeln scharf einseitwendig, ohne von einseitigem Lichte getroffen zu werden, und nach verschiedenen Himmelsrichtungen hingekehrt. Die Sache hängt da einfach so zusammen, daß die Blüthenstiele zu einer gewissen Zeit ausgesprochen positiv geotropisch sind und bei dem Überhängen der Spindel nach einer Seite sich nach derselben Seite nach unten wenden. Das Überhängen der Spindel kommt nun einerseits zu stande durch das Gewicht der schweren Knospen, es wird wenigstens bei jungen, mit Knospen voll besetzten Spindeln dadurch verstärkt, doch ist dieser Faktor dabei unwesentlich, wie man aus dem Überhängen schwach besetzter Spindeln schon sehen kann. Dasselbe ist vielmehr aktiver Natur; es ist eine einseitige spontane Nutation, denn läßt man den oberen Theil einer Inflorescenz am Klinostat langsam rotiren, so verstärkt sich die Krümmung erheblich. Daß es dazu bei der normal wachsenden Pflanze nicht kommt, das liegt an der antagonistischen Wirkung des negativen Geotropismus. Bei Exemplaren, welche von Jugend auf einseitig beleuchtet sind, bewirkt der Heliotropismus des jugendlichen Schaftes die Neigung, nach der Lichtseite sich zu wenden, und in diesem Sinne tritt dann merkwürdiger Weise auch die spontane Nutation auf, so daß an Waldrändern die Blüthenschäfte mit wenigen Ausnahmen nach der Lichtung hin nickten. Hängt jedoch die Spindel an solchen Orten, wie es ausnahmsweise zuweilen vorkommt, nach der Schattenseite über, so folgen die Einzelblüthen in ihrer Wendung der Spindelspitze nach dem Dunkeln hin, ohne sich dem Lichte entgegen zu richten.

1) Näheres darüber in WIESNER l. c. Drittes Kapitel. Blüthen- und blüthenförmige Inflorescenzen, p. 62—74.



Zahlreiche Versuche belehrten mich, daß positiver Heliotropismus den Blütenstielen dabei keineswegs ganz abgeht, sondern daß derselbe nur von dem positiven Geotropismus überwunden wird.

Werden Blüthentrauben des Fingerhutes vor einem Süd Fenster etwa so angebracht, daß die Blüten in einer den Fensterscheiben parallelen Ebene herabhängen, daß sie also seitlich vom Lichte getroffen werden, so

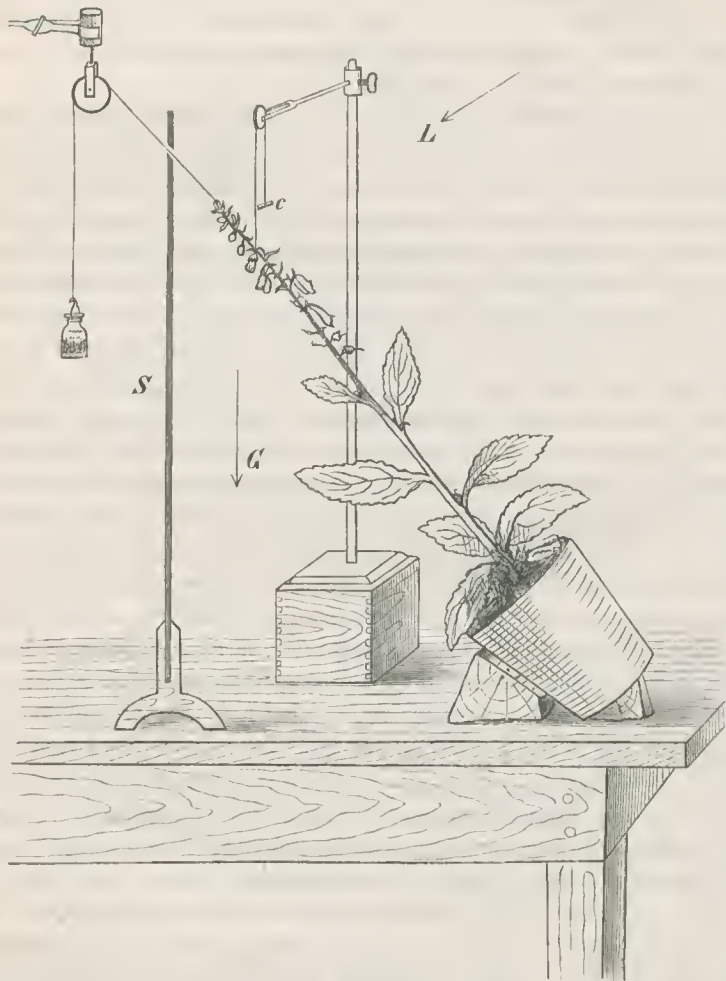


Fig. 39.

sieht man deutlich heliotropische Krümmungen der Stiele nach der Lichtseite hin eintreten. Der überwiegende Einfluß der Gravitation aber läßt sich am besten durch folgendes Experiment beweisen:

Eine kräftige Blüthenstange (Fig. 39) stellt man an einem Süd Fenster vor einer schwarzen Fläche (S) so auf, daß die Blüten nach dem Lichte gewandt

sind. Dann neigt man die Spindel nach rückwärts dem Dunkeln zu und fixirt dieselbe in schräger Lage (etwa unter 45°), wobei man Sorge trägt, daß die Spindel durch ein Gewicht in dieser Lage gestreckt gehalten wird. Die Knospen einer gewissen Altersstufe sieht man dann sich der Erde, nicht aber dem einfallenden Lichte zuwenden (Fig. 39). Dabei ist es nicht das Gewicht der Knospen, welches die Stiele passiv herabzieht, sondern aktiver Geotropismus, welcher im stande ist, ein kleines Gegengewicht der Blüthe zu heben. Später erheben sich die Blütenstiele an der Spindel, bleiben aber dabei einseitwendig.

Die Einseitwendigkeit mancher anderer Blütenstände — *Penstemon*, *Chelone* etc. — und ihre scheinbar durch Heliotropismus bedingte Häufung der Blüten werden wohl, wie bei *Digitalis*, auch auf positiven Geotropismus der Blütenstiele auf einer gewissen Altersstufe zurückzuführen sein.

Versuche in dieser Richtung mit weiteren Pflanzen wurden nicht angestellt.

Das Verhalten der *Digitalis*-Blüten führt unmittelbar zum Verständniß der Einseitwendigkeit von Blüten einer anderen Kategorie von Pflanzen. Bei diesen findet für gewöhnlich keine mittelbare Orientirung nach dem Lichte statt, sondern alle Blüten an der ganzen Staude sind selbst bei einseitiger Belenchtung nach allen Himmelsrichtungen, aber alle von der Staude nach außen gewendet. Als Beispiel für diesen Habitus lassen sich gewisse *Scutellaria*-Arten anführen, besonders die schon erwähnte *Sc. altissima*.

Die Gattung *Scutellaria* hat dekussirte Blattpaare; die in endständiger Inflorescenz stehenden Blüten sind ebenfalls dekussirt in den Achseln der Tragblättchen angelegt, welche letztere entweder die Gestalt häutiger Schuppen angenommen haben oder aber, Form und Beschaffenheit der Laubblätter im wesentlichen beibehaltend, bedeutend kleiner als diese entwickelt werden. Bei manchen Arten, z. B. bei *Sc. hastataefolia* L., bleibt bei ganz aufrechter Spindel diese Stellung unverfälscht erhalten, bei anderen werden die Blüten einseitwendig und gerathen durch Torsion der Internodien scheinbar in zwei Orthostichen. Mit letzterem Habitus, der unter anderen von unserer einheimischen *Scutellaria galericulata* L., besonders schön aber, wie gesagt, von der großen kaukasischen *Sc. altissima* repräsentirt wird, haben wir uns allein zu beschäftigen. Die Erscheinung, auf die es dabei wesentlich ankommt, ist die, daß selbst an stark einseitig beleuchteten Büschen dieser *Scutellaria* die Blüten in allen Richtungen nach außen gewandt sind.<sup>1)</sup> Einige Stauden der letztgenannten Art wurden in Töpfen

1) Bei WIESNER — l. c. pag. 68 — findet sich eine Angabe über „Außenstellung der Blüthen“ bezüglich *Odontites officinalis* — (*Euphrasia officinalis* L. (?), Autornamen fehlt. PERSOON gebraucht den Gattungsnamen *Odontites* nur für diejenigen Formen der LINNÉ'schen *Euphrasia*, deren Oberlippenrand nicht zurückgeschlagen und deren Un-

gezogen, welche dicht an einer mit Epheu bewachsenen Mauer (Nordseite) eines hohen Hauses standen; nach der Entwicklung der Blütenstände waren die Blüten der hinteren, der Wand benachbarten Inflorescenzen alle scharf der Mauer zugekehrt in demselben Maße, als die Spindelaxe selbst nach dieser hinüber geneigt war. Die Richtung des Überhängens der Inflorescenzaxe, denn ein solches tritt gerade nur bei den Scutellarien, die einseitwendige Blütenstände haben, auf, bestimmt auch hier die Richtung der Einseitwendigkeit ganz und gar. Der obere Theil der Blütenspindel weist nämlich bei dieser Pflanze, wie die von *Digitalis*, eine ausgesprochene spontane Nutation auf, wodurch die Spitze in eine schräge, oft annähernd horizontale Lage geräth.

Durch entsprechende Torsionen der Internodien um 90 Grad werden dann genau, wie bei horizontal wachsenden Philadelphuszweigen die Blätter, so hier die Blüten zweizeilig

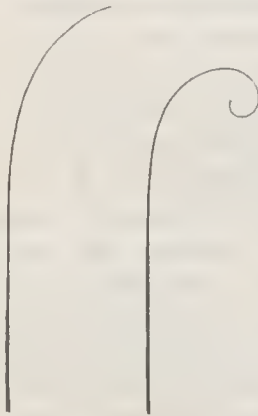


Fig. 40.

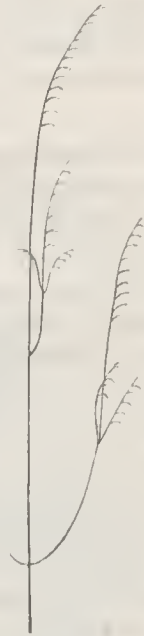


Fig. 41.

gestellt und zwar so, daß dieselben seitlich an die Spindel zu liegen kommen.

Positiver Geotropismus — kein passives Herabhängen, wie es WIESNER für *Odontites* angiebt — veranlaßt dann die Blütenstiele, sich der Erde

terlippenzipfel stumpf sind, wozu *Euphrasia officinalis* L. nicht gehört) — bei welcher Pflanze ähnliche Verhältnisse, wie bei unserer *Scutellaria* vorliegen.

Der Sachverhalt ist bei *Scutellaria* jedoch ein etwas anderer, als dies aus den in dieser Beziehung weniger eingehenden Angaben WIESNER's für *Odontites* hervorgeht, so daß ich es für angezeigt halte, an dieser Stelle meine eigenen Versuche mitzutheilen.



zuzudrehen, während die Tragblättchen durch eine Stieltorsion ihre Oberfläche nach oben, dem Lichte zukehren. Dieser Prozeß geht erst in einem gewissen Alter, wenn die Internodien eine gewisse Länge, Tragblättchen und Knospen eine gewisse Größe erreicht haben, vor sich. An der Spitze ist die Anordnung der Theile die ursprünglich dekussirte. Die aus Blattachsen des Hauptsprosses entspringenden Inflorescenzaxen sind plagiotrop und im Sinne ihres Plagiotropismus tritt in denselben die Nutation ein, so daß alle Seitensprosse nach außen, von der Hauptaxe weg geneigt sind, womit dann auch den Blüten derselben diese Richtung gegeben wird. Die Blütenstände zweiter Ordnung, welche aus Blattachsen der Seitensprosse erst hervorgehen, verhalten sich dann zu jenen wie jene zum Muttersproß, und auch hier bestimmt der Plagiotropismus der Seitenverzweigungen die Art der Nutation und damit die Richtung der Blüten, die sich so stellen, daß sie, der Nutation der Muttersprosse folgend, nach außen stehen. Mit zunehmendem Alter strecken sie die früher überhängenden jungen Spitzentheile gerade aufrecht, so weit es sich mit ihrem Plagiotropismus vereinigen läßt. Die durch das frühere Überhängen auch äußerlich auffällig gewordene Dorsiventralität ist aber eine dauernde geworden. Es ist vielleicht von Interesse, zu erfahren, daß gewisse Strecken solcher Blütenprosse, an denen die angelegten Knospen verkümmern, gerade gestreckt bleiben und daß da die dekussirte Stellung der Organe völlig beibehalten wird; das Überhängen und Tordiren der Spindel beginnt erst da, wo völlig entwicklungsfähige Knospen stehen: Eine Andeutung, daß bei derartigen Axen-Torsionen die getragenen Organe, denen zu liebe die ersteren überhaupt stattfinden, eine wichtige Rolle spielen.

Unterwirft man blüthenbesetzte Spindeln der *Sentellaria* der Klinostatbewegung, so sieht man schon nach ganz kurzer Zeit, daß sich die leise Krümmung an den sproßenden erheblich bis zur wickelartigen Einrollung verstärkt. Es ist also Epinastie, welche die Krümmung der Spitzen überhaupt bedingt, welcher aber der negative Geotropismus in normaler Lage entgegenwirkt. Es ist dabei merkwürdig, daß die epinastische Förderung des Wachstums nicht eine bestimmte Seite des vierkantigen Stengels betrifft, sondern wechselt, je nachdem durch die Torsion eine andere Seite Außenseite wird. Die starke Einrollung nimmt übrigens am Klinostat im Laufe der Zeit wieder ab, ohne jedoch ganz auf das frühere Niveau der Krümmung an normal wachsender Spindel zurückzusinken. Die Laubblätter erfahren dabei ebenfalls eine starke epinastische Krümmung und etwaige heliotropische Krümmungen nach einer Seite hin werden ausgeglichen.

Charakteristisch ist nun das Verhalten der Blüten an langsam horizontal gedrehten Spindeln; es entspricht insofern ganz der oben gegebenen Erklärungswiese, als diese aufrecht in den Achseln ihrer Tragblättchen stehen bleiben und, da die Torsion an ganz jung der Klinostatbewegung unter-

worfenen Spindeln unterbleibt, nun in dekussirter Stellung aufblühend, den Habitus der nicht einseitswendigen Scutellarien wiedergeben. Dieselbe Erscheinung wurde erreicht, wenn junge mit Knospen besetzte Spindeltheile gezwungen wurden, in lothrechter Richtung aufwärts zu wachsen. Durch einen vorsichtig befestigten Faden, der über eine Rolle laufend ein entsprechendes Zuggewicht trägt, kann man dieses und damit zugleich erreichen, daß wenigstens ein kleiner Theil der Knospen sich an untordirter Spindel in dekussirter Stellung entwickelt, ohne dabei irgend einseitswendig zu werden. Die meisten jüngeren Knospen gingen bei einer solchen Behandlung der Mutteraxe bei meinen Versuchen zu Grunde. Die entwickelten legten sich in dem Altersstadium, in welchem die Stiele positiv geotropisch sind, den Tragblättern dicht auf.

Die Drehung der Blüten an abwärts fixirten Spindeln erfolgte je nach dem Alter, in dem dieselben verkehrt gestellt wurden, mehr oder minder vollständig. Nach einer rasch ausgeführten Vertikalkrümmung folgte die Lateralkrümmung, die meist so auftrat, daß sich die durch die Einseitwendigkeit einander zugeneigten Kanten verlängerten und damit die Blüten von einander weg nach außen gebogen wurden. Es wurde aber auch hier und da das Entgegengesetzte beobachtet.

Ehe wir uns nun von den kurzgestielten zygomorphen Blüten zu ungestielten wenden, soll nur noch erwähnt werden, daß bei *Canna indica* L. und *Canna coccinea* Ait., sehr kurzstieligen Formen mit unterständigem Fruchtknoten, sowohl Mediankrümmung als Lateralkrümmung vom Stiel, von dem Fruchtknoten und dem untern Theil der Corolle ausgeführt werden. Völlige Rückkehr in die Normalstellung aus ganz inverser Lage wurde dabei niemals beobachtet; es fehlte daran im günstigsten Falle immer noch eine Drehung um 45 Bogengrade.

Bei der Betrachtung ungestielter Blüten bezüglich ihrer Befähigung, an schräg oder abwärts gerichteter Mutteraxe die Normallage anzunehmen, kam es mir darauf an, ein Objekt zu finden, bei welchem kein anderer bewegungsfähiger Theil für eine Orientirung der Corolle sorgen konnte, als diese selbst, wo also auch kein solcher unterständiger Fruchtknoten vorhanden war, der die Rolle eines Stieles übernommen hätte. Daß dies von Fruchtknoten geschieht, haben wir an dem eben berührten Beispiel von *Canna* schon flüchtig gesehen, werden es in hohem Maße aber noch bei vielen Orchideen bestätigt finden.

Die für die nächstliegenden Zwecke günstigsten Untersuchungsobjekte fand ich in den beiden Geißblattarten, der *Lonicera Caprifolium* L. und *L. Perielymenum* L. Die langen, mit angesprochenem Zygomorphismus begabten Kronröhren sitzen bei diesen Pflanzen auf dem kurzen ungestielten Fruchtknoten, dessen Reaktion gegen die Richtkräfte eine so geringe ist, daß sie überhaupt nicht in Betracht kommt.

Draußen im Freien schon findet man Anhaltspunkte über die Art und

Weise, wie hier für die Normalstellung Sorge getragen wird, denn es ist etwas ganz gewöhnliches, daß bei diesen schlingenden Pflanzen einzelne blüthentragende Zweige schräg aufwärts oder horizontal gerichtet sind, oder aber, ohne eine Stütze gefunden zu haben, schräg abwärts hängen. Für die normale Orientirung der Staubbeutel und des Narbenkopfes — denn auf diese kommt es bei diesen Nachtfalterblüthen hauptsächlich an — sorgt dann die lange Kronröhre selbst.

Sie ist dazu besonders befähigt durch ein ausgiebiges intercalares Wachsthum einer großen basalen Strecke.

Wenn man die jungen dichasischen Scheinquirle dieser Loniceren senkrecht abwärts fixirt, so tritt in den Kronröhren ganz wie in Blütenstielen zunächst eine mediaue Vertikalbewegung auf, die es fertig bringt, daß die oberen Corollentheile wieder in die normale Erdlage gelangen, wodurch dieselben freilich rundum dem Muttersproß zugebogen werden.

Bei der *Lonicera Caprifolium* muß man, um diese Erscheinung ungestört beobachten zu können, das nächste verwachsene Blattpaar zum Theil entfernen, manchmal schlägt sich dasselbe zwar bei inverser Lage auch selbst nach oben um, aber das genügt nicht, um den Blüten völlig freien Spielraum zu lassen.

Einige Zeit nach der Medianbewegung tritt dann in ziemlich allseitig beleuchteten Blüten die Lateralbewegung irgend einer Seitenkante ein, welche die Blüthe von der Spindel ab wieder nach außen bewegt. Durch die Combination des Geotropismus mit der Lateralbewegung tritt dann in der Corolle, wie in Blütenstielen, eine Torsion um  $180^\circ$  ein, ein Fall, der aber nur bei *Lonicera*-Blüthen beobachtet wurde, die schon als ziemlich jugendliche Knospen einer abnormen Lage ausgesetzt wurden.

In normaler Lage einseitig stark beleuchtete Scheinquirle beweisen, daß auch ein gewisses Maß von Heliotropismus der Corolle zukommt; durch diesen wird die beschattete Seite im Wachsthum befördert und es ist sehr häufig, besonders an inversen Blüten der *Lonicera Caprifolium* zu sehen, daß sich die Lateralbewegung dann dieser Seite auch bemächtigt, und so die Biegung nach dem Lichte hin ausgeführt wird. Blütenröhren, deren Seitenkanten nicht von verschieden intensivem Lichte getroffen werden, und die trotzdem die Lateralbewegung ausführen, beweisen, daß die Seitendrehung vom Lichte nicht wesentlich abhängt. Letzteres spielt auch hierbei eine untergeordnete Rolle, und wenn es dazu beiträgt, den Sinn der Drehung bei stark einseitig beleuchteten und deshalb heliotropisch besonders empfindlichen Blüten zu bestimmen, so hängt das mit einem Umstande zusammen, den wir weiter unten noch näher werden kennen lernen, nämlich damit, daß die Bewegung in die Normalstellung regelmäßig auf dem kürzesten Wege erfolgt.<sup>1)</sup> Ist deshalb durch he-

1) Es ist dieser wichtige Grundzug der betrachteten Orientirungsbewegungen aus der Annahme eines Strebens nach der exotropischen Endstellung und der Combination



liotropische Krümmung einer median gekrümmten Blütenröhre schon ein Theil des Weges zur normalen Spindelstellung zurückgelegt, wenn die Lateralbewegung auftritt, so ist die Blüthe dadurch in eine wesentlich geänderte Lage gebracht. Gibt man diese Lage einer allseitig beleuchteten Corolle künstlich, so tritt auch ohne vorherige heliotropische Wirkung die Lateralbewegung aktiv in der entsprechenden Seitenkante auf. Der Zusammenhang von Heliotropismus und Exotropie ist also hier auch nur scheinbar ein kausaler, was eine besondere Berücksichtigung bei der Beurtheilung des Thatbestandes verdient. So lange man sich das nicht klar gemacht hat, lassen sich die Thatsachen, daß die Lateralbewegung einerseits gänzlich unabhängig von der Lichtrichtung auftritt, wie bei *Aconitum*, andererseits von dieser bestimmt zu werden scheint, wie bei stark heliotropischen Blüthengebilden, gar nicht miteinander vereinigen. — Versuche im Dunkelzimmer oder Dunkelrecipienten, in den man einzelne Zweige einführt, sind mit *Lonicera* noch weniger zulässig, als mit anderen Objekten; denn an Zweigen, die unter denselben Umständen im Dunkeln gehalten werden, wie andere im Lichte, fallen die Blütenröhren nach sehr kurzer Zeit ab<sup>1)</sup>, ein Zeichen, daß hier die Dunkelheit tief greifende allgemeine Störungen hervorruft, was in diesem Falle um so auffallender ist, als die Blumen des Geißblattes eigentliche Nachtblumen sind, die freilich in der relativ hellen Dämmerung unserer Sommernächte und nach tagelanger Belichtung den Höhepunkt des Duft- und Honigreizes entfalten, um die langrüsseligen Spingiden zu ihrem Besuche einzuladen.

Von allen Einzelheiten abgesehen, haben wir an den Blütenständen des Geißblattes die Erfahrung gemacht, daß die Corolle, welche im allgemeinen bei den Orientirungsbewegungen unthätig ist, dieselben in vollem Umfange übernehmen kann, und dieselben ganz in der Weise ausführt, wie es von den Blütenstielen geschieht.

Mit dem Geißblatt haben wir eigentlich schon die Reihe der Pflanzen, deren median zygomorphe Blüten in normaler Orientirung an negativ geotropischen Muttersprossen angelegt werden, und denen dadurch an sich schon die normale Stellung gesichert ist, verlassen.

Wir wenden uns im Folgenden dann jenen Formen speziell zu, deren blüthentragende Sprosse sich nicht so streng nach der Schwerkraft richten, sondern bei ungezwungenem Wuchse anscheinend beliebige Lagen im Raume einnehmen können. Betrachten wir, um gleich zu einer concreten Vorstellung zu gelangen, einmal einen Büschel der *Linaria cymbalaria* Willd., der aus einer Mauerspalte hervorgewachsen ist, so finden wir, daß die

der Torsion aus den angegebenen Factoren plausibel, er läßt sich aber ganz und gar nicht verstehen, wenn man die Torsion von der gleichzeitigen Überverlängerung der peripherischen gegen die axilen Gewebe herleitet; der Sinn der Drehung bliebe da immer dem Zufall unterworfen.

1) Die Blätter bleiben auch im Dunkeln sehr lange Zeit frisch und grün.

Stengel dieses Pflänzchens in den verschiedensten Richtungen an der Mauer hinkriechen, hier aufsteigend, dort horizontal, zum Theil absteigend oder auch durch das Eigengewicht senkrecht herabhängend. In den Achseln der Laubblätter aller dieser Triebe sitzen entweder junge Seitenzweige, meist aber Blütenknospen, die an allen Zweigen so angelegt sind, daß die Oberlippe dem fortwachsenden Stammende zugekehrt ist. Nur an zufällig senkrecht aufwärts wachsenden Trieben ist daher den Blüten die Normalstellung von vornherein gegeben, sozusagen angeboren, während die große Mehrzahl derselben je nach der Lage der Mutteraxe abnorme Stellungen inne haben.

Während bei den mit negativ geotropischen Blüthenspindeln ausgestatteteten Pflanzen es in der freien Natur sehr selten vorkommen wird, daß die Blüthe durch eigene Bewegungen sich die Normalstellung erwerben muß, tritt diese Nothwendigkeit bei diesem Habitus sehr häufig, ja vorwiegend ein.

Es werden hauptsächlich Schling- und Kletterpflanzen sein, mit denen wir es hier zu thun haben, jedoch mit der Beschränkung, daß nicht besondere Inflorescenzachsen gebildet werden, welche, mit einem bestimmten Geotropismus begabt, an allen, wie inuner gerichteten Verzweigungen die gleiche Erdrichtung einnehmen, wie es z. B. bei *Phaseolus*, *Pisum*, *Vicia* u. a. zu gesehehen pflegt.

Die Auswahl, welche danach bleibt, ist keine große, so daß nur 3 Versuchspflanzen dieser Art benutzt werden konnten, nämlich *Aristolochia Sipho* Hérit., *Linaria cymbalaria* Willd. und *Tropaeolum majus* L.

Bei den letztgenannten drei mit zygomorphen Blüten versehenen Pflanzen entspringen die langgestielten Blüten unmittelbar aus den Achseln der Blätter der gemeinen vegetativen Sprosse. Am einfachsten ist die normale Orientirung bei *Aristolochia* erreicht, indem die Blüthenstiele hier an ihrem basalen Theile geotropisch sich abwärts biegen, wozu das Gewicht der Blüthe etwas mit beiträgt. Die Blüthe ist so eingerichtet, daß sie bei dem Herabhängen ihre normale Orientirung einnimmt. Bei einigen weni-



Fig. 42.

Figurenerklärung siehe im Text.

gen Pflanzen nur, das sei hier bemerkt, haben wir den verhältnißmäßig seltenen Fall vor uns, daß die Lage eines dorsiventralen Organes allein durch das statische Moment desselben wesentlich bedingt wird. Gerade bei Blüten resp. Früchten trifft man diese Abhängigkeit relativ häufiger; sie ist fast Regel bei den sog. Windblüthlern, seltener tritt sie bei gewöhnlichen radiären Blüten, noch seltener bei echt zygomorphen auf, von denen ich hier nur noch *Nematanthus longipes* Gardner (Fig. 42) als eklatantes Beispiel aufführen will.

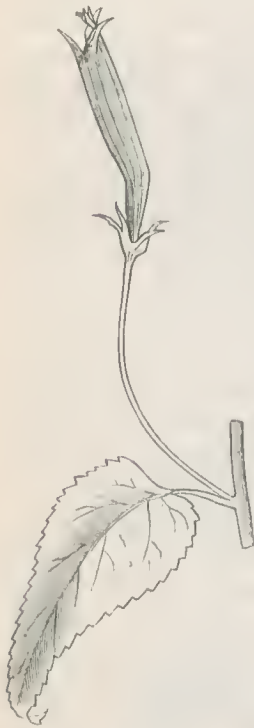


Fig. 43.

Hier hängen die Blüten an über Decimeter langen Stielen pendelartig herab, die Corolle ist in ihrem unteren Theile durch ein Knie der ventralen Seite etwas gehoben, die normale Stellung durch den Ruhepunkt des Blütenpendels garantiert. Wie gesagt, ist das ein im Pflanzenreich verhältnißmäßig seltener Fall und es wurde zu wiederholten Malen darauf hingewiesen, wie auch dünne lange Blütenstiele hinreichende Festigkeit und geotropische Aktivität besitzen, um das Gewicht der Blüthe selbst nebst einem doppelt und dreifach so schweren Übergewicht in jeder Lage zu überwinden.

Ein im Vergleich mit *Nematanthus* interessantes Beispiel dafür ist der ebenfalls brasilianische *Siphocampylus betulaeifolius* Gardner. (Vergl. Fig. 43.)

Die Blüten von *Linaria* und *Tropaeolum* stehen im Gegensatz zu *Aristolochia* schräg aufwärtsgerichtet, die Stiele sind trotz ihrer Länge und Zartheit der Last der Blüthe vollkommen gewachsen, aber gerade durch ihre Länge vorzüglich zur Ausführung von Bewegungen und zum Herausheben der Blüten aus dem dichten Laube geeignet.

Die Orientirung der Blüten erfolgt, wie mich Versuche gelehrt haben, zunächst und zwar sehr rasch durch den Geotropismus der Stiele. Invers gestellte Blüten der *Linaria* findet man schon nach wenigen Stunden median gekrümmt in der richtigen Erdstellung (Fig. 45). Eine beträchtliche Epinastie des Blütenstieles wirkt dabei mit und bewirkt es auch, daß seitlich horizontal gelegte und durch Vertikalbewegung einer Seitenkante aufgerichtete Blüten sich nach der Ventralseite nach vorn überkrümmen, bis sie den normalen Winkel zum Horizont erreicht haben. Für die normale Erdstellung ist also sehr rasch gesorgt.

Die Epinastie der Stiele trägt auch die Schuld, daß möglichst loth-



recht abwärts gerichtete gerade Blütenstände sich nach der Ventralseite zu krümmen. Dasselbe geschieht auch noch, wenn man den Blütenstiel nicht lothrecht abwärts, sondern so stellt, daß die Ventralseite in einem kleinen spitzen Winkel der Erde zugekehrt wird. Auch dann noch kann die Epinastie über den negativen Geotropismus der unten liegenden Kante, der erst nach einiger Zeit zu wirken beginnt, den Sieg davon tragen, vorausgesetzt, daß der von der Vertikalen abweichende Winkel nicht zu groß gewählt wurde. Der letztere ist übrigens keineswegs von bestimmter Größe, sondern wechselt bei den Blütenindividuen eines und desselben Sprosses erheblich. Derselbe Versuch, wie mit *Linaria* hier, wurde mit anderen Blüten mit epinastischem Stiele und mit demselben Erfolge angestellt.

Die normale Erdstellung wird also durch den Geotropismus und die Epinastie des Blütenstieles sehr rasch erreicht, wie wir gesehen. Was nun die weitere Orientirung angeht, so erfolgt die bei *Linaria* nicht, wie bei vielen Pflanzen, mit aufrechtem Blüthenschafte bezüglich der Mutteraxe selbst, sondern bezüglich des Substrates, richtiger des Lichtes.



Fig. 44.



Fig. 45.

Diejenige Eigenschaft, welche wir bei *Aconitum* zuerst kennen lernten, und die wir als Exotropie bezeichneten, konnte bei *Linaria cymbalaria* nur in sehr untergeordnetem Maße festgestellt werden, immer aber erwiesen sich die Blütenstiele in hohem Maße heliotropisch.<sup>1)</sup>

Es leuchtet ein, daß bei der Art des Wachsthums dieser Pflanze der Heliotropismus die für die Exposition der Blüten nützlichste Eigenschaft ist. Nachdem die normale Erdstellung der Blüten durch Geotropismus erreicht ist, wobei die sonstige Richtung derselben, ob nach außen oder der Maner zu, ganz unberücksichtigt bleibt, muß dafür gesorgt werden, daß die Blumenkrone den die Mauerpflanzen absuchenden Insekten sichtbar gemacht wird, und dies geschieht bei dem einseitig vom freien Himmel her einfallenden Lichte am einfachsten durch die Orientirung nach diesem hin. Ein den Heliotropismus überwindendes Wegwenden der Blüten von der

1) Unter heliotropisch und geotropisch ist dem Sinne der Ausdrücke nach nun positiv h. und positiv g. verstanden. — Nur das Gegentheil habe ich im Laufe dieser Zeiten mit dem Zusatz »negativ« bezeichnet.

Mutteraxe hätte hier gar keinen Sinn; es würde geradezu bewirken, daß ein großer Theil der Blüten versteckt würde und unbefruchtet bleiben müßte. Außerdem ist der Stiel so lang und biegungsfähig, daß die Blüthe durch den Geotropismus meist nicht der Spindel angepreßt, sondern nach der andern Seite hin übergebogen wird (Fig. 44, 45).

Bezüglich der Spannkkräfte und der Tragfähigkeit, deren der dünne Stiel fähig ist, soll hier nur der Umstand angeführt werden, daß Pappstückchen, in irgend welcher Lage an der Blüthe befestigt, die Orientirungsbewegungen wohl etwas verlangsamen, aber niemals hinderten. Auf das Gewicht eines solchen Pappstückchens gingen aber etwa ein Dutzend Corollen der *Linaria*!



Fig. 46.

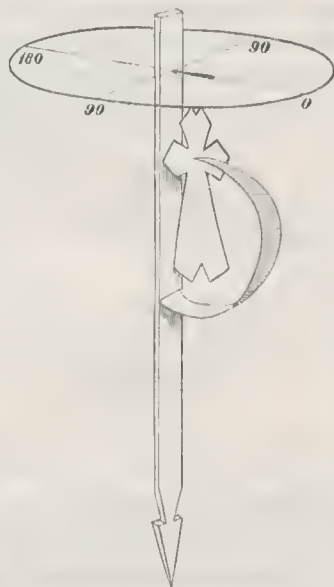


Fig. 47.

Nachdem die Erdstellung erreicht und durch den fortwährend einflußreichen Geotropismus garantiert ist, wird je nach dem einfallenden Lichte also auch hier wieder eine Seitenkante, nämlich die Schattenseite verlängert, bis die Blüthe dem Lichte entgegen sieht. Die Folge davon ist auch hier wieder eine Torsion, deren Größe abhängt von der heliotropischen Verlängerung einer Seitenkante, resp. von der Richtungsverschiedenheit des einfallenden Lichtes mit der ursprünglichen Blütenrichtung. Man kann sich das, worauf es hier ankommt, sehr gut an einem Papierstreif schon klar machen, der uns den Blütenstiel versinnlichen soll. — Wir nehmen zunächst an, wir hätten die Blüthe in inverse Lage gebracht (Fig. 46). Die Nachahmung der Medianbewegung bewirkt dann wieder die Normal-

stellung des Modells bezüglich des Erdradius (Fig. 47). Kommt bei einer wirklichen *Linaria*-Blüthe das Licht von links (Punkt 180), so bleibt es bei dieser Medianbewegung, ohne daß Torsion eintritt. Kommt das Licht statt von links von hinten (Punkt 90), so verlängert sich die vordere beschattete Blüthenstielkante so lange, bis die Blüthe nach hinten (Punkt 90) sieht. Führen wir diesen Vorgang am Modell aus und achten darauf, daß die Erdlage der fingirten Blüthe die normale bleibt, was in Wirklichkeit Geotropismus und Epinastie bewirken, drehen wir daran das Blüthenende also nach hinten um  $90^\circ$ , so tritt in dem Papierstreifen eine Torsion ebenfalls um  $90^\circ$  ein. Verschieben wir die Lichtquelle um weitere  $90^\circ$ , so bekommen wir nach ausgeführter Bewegung des immer in normaler Erdstellung gehaltenen Blüthenobjectes zu der Lichtquelle hin eine weitere Torsion um  $90^\circ$  im Papierstreif (Fig. 48). Die Lichtrichtung ist in letzterem Falle von der im ersten um  $180^\circ$  verschieden und demzufolge die Torsion des in die normale Lichtlage gelangten Blüthenstieles auch  $180^\circ$ . Dieselbe Gesetzmäßigkeit zwischen Torsion und dem Winkel, welche die Lichtlage mit der rein geotropisch erreichten Lage bildet, läßt sich auch an den lebenden Objecten jeder Zeit durch entsprechende Experimente genau feststellen.

An diesem Objecte wird der Charakter der Torsion, das rein mechanische Zustandekommen derselben aus zwei verschiede-

nen Componenten, der geotropischen und einer Lateralbewegung, besonders klar. Was hier das von außen wirkende Licht thut, das bewirkt bei *Aconitum* u. a. die exotropische Lateralbewegung. Man hat es aber bei *Linaria* besonders günstig in der Hand, beide Componenten nach einander — erst bei Lichtabsehluß die Gravitation, dann in Verbindung damit das Licht — wirken zu lassen, oder von vornherein gleichzeitig, wodurch dann die Bewegung sich nicht klar nach den Wirkungen zerlegt, sondern eine aus beiden resultirende Richtung einschlägt. Außerdem steht es einem frei, wie weit man gerade die heliotropische Lateralbewegung will vor sich gehen lassen.

Bei Projection eines bestimmten Punktes der Blüthe auf eine Glasplatte erhält man bei gleichzeitiger geotropischer und heliotropischer Ein-

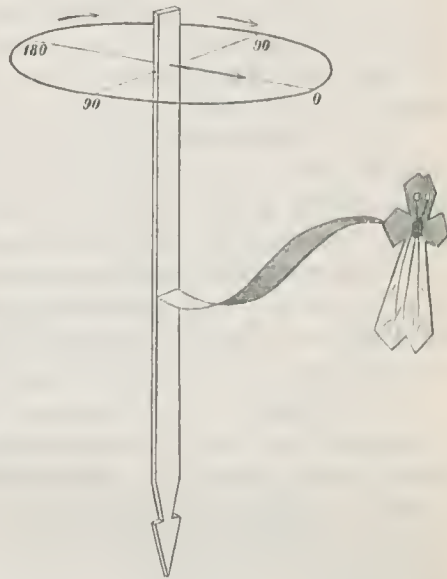


Fig. 48.



wirkung ähnliche Kurven, welche man an Blüten beobachten kann, bei denen Median- und exotropische Lateralbewegung gleichzeitig wirken.

Die Torsion der Blütenstiele zygomorpher Blüten giebt sich also durchgehends klar zu erkennen als eine aus verschiedenen combinirten Bewegungsercheinungen zusammengesetzte; sie kann nicht erklärt werden durch das statische Moment eines einseitigen Übergewichtes.

Auch eine Drehung des Blütenstieles, hervorgerufen durch ein gleichzeitiges stärkeres Wachstum aller Seitenkanten gegenüber axilen Gewebepartien, eine Erklärung der Torsion, wie sie mit Vorliebe gegeben wird, ist, wie wir aus den Versuchen gesehen haben, wo invers gehaltene Blüten in einem Ringe um ihre eigene Axe frei beweglich eingeführt waren, oder wo hohle röhrlige Organe, wie die Corollen von *Lonicera* die Torsion ausführten, nicht anzunehmen.<sup>1)</sup> Wenn Blüten in ihren charakteristischen Neigungswinkel zum Horizont sich nicht an Ort und Stelle tordirten, so ist dies ein, wenn auch nicht absolut sicheres Zeichen für das Unzutreffende dieser letztgenannten Vorstellung.

Auf die großen Schwierigkeiten, welche die letztgenannte Vorstellungsweise zur Erklärung einer für die Blüten rationell ausgeführten Torsion bieten würde, kommen wir später noch einmal zurück. Von allem abgesehen, haben wir ja aber die Torsion auf die oben näher bezeichnete Weise gerade unter der Hand entstehen sehen, und wo die Thatsachen in dieser Weise sprechen, wären theoretische Erörterungen bezüglich anderer Erklärungsweisen eigentlich überflüssig, wenn es sich nicht darum handelte, von bereits bestehenden Vorstellungen über diese Dinge ganz loszukommen.

Es wird auch hier am Platze sein, auf die Ansichten über das Zustandekommen heliotropischer und geotropischer Torsionen etwas näher einzugehen, welche AMBRONN in einer kürzlich erschienenen vorläufigen Mittheilung<sup>2)</sup> vertritt.

AMBRONN macht darin auch darauf aufmerksam, wie Torsionen durch die Wirkung zweier Kräfte, deren eine auf derjenigen Krümmungsebene senkrecht steht, welche die andere in dem betreffenden Organe hervorgerufen hat, zu stande kommen können. Er hat dabei aber nur radiär gebaute Organe im Auge, bei welchen nicht durch den fortwirkenden Einfluß der Gravitation eine bestimmte Kaute oben erhalten wird, wie es bei dorsiventralen Organen der Fall ist. Es geht das bestimmt daraus hervor, daß der betreffende Autor ganz besonders betont, wie der Kreisbogen des Organs nach der Wirkung der zweiten Kraft als Kreisbogen erhalten bleibt, indem er bei der zweiten Krümmung zur Basalkante eines Kegelmantels wird. Bei einem in senkrechte Ebene gestellten und unten fixirten Kreisbogen, wie man ihn bei den median gekrümmten Blütenstielen etwa vor sich hat,

1) Im letzteren Falle würde eine Verlängerung der Seitenkanten eine einfache Verlängerung des Gebildes zur Folge haben, nicht aber eine Torsion.

2) Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. 1884. Heft 5. pag. 183.

muß aber dadurch die obere Kante ganz nothwendig unten hin gelangen.<sup>1)</sup> Bei dorsiventralen Organen tritt dies jedoch nicht ein und die Sachlage ändert sich dadurch ganz wesentlich, daß durch beständige Gravitationswirkung der Scheitel der Blüthe oben gehalten wird. Aus dem Kreisbogen geht also in unserem Falle eine Schraubenlinie hervor, wie man es direkt an einem Modell konstatiren kann, wenn man nur Sorge trägt, daß die fingirte Blüthe in normaler Erdstellung verbleibt und, der Natur des Vorganges in Wirklichkeit entsprechend, nur die Richtung zur Mutteraxe ändert.

Wir bekommen in dem Modell dann eine wirkliche, keine scheinbare Torsion.

Eine wesentlich andere Erklärungsweise giebt AMBRONN für die Torsionen symmetrisch gebaueter Organe. Diese stützt sich auf die verschiedene Widerstandsfähigkeit und Vertheilung besonderer Gewebe (Collenchym, Sklerenchym) in denselben, wodurch bei einseitig wirkender Kraft verschiedene starke Spannungen im Organ eintreten, und zur Torsion führen sollen. Daß es sich um einen derartigen Torsionseffekt bei den Blütenstielen nicht handelt, geht einmal aus der direkten Beobachtung der von Blüten ausgeführten Bewegungen, dann aber auch daraus hervor, daß eine Vertheilung resistenter Gewebe, wie sie die AMBRONN'sche Erklärung voraussetzt, in den meisten Blütenstielen thatsächlich nicht vorhanden ist.

Ob die mechanisch sehr einleuchtende Theorie, wie sie AMBRONN für die Torsionen symmetrischer Organe sich denkt, von seinen Modellen überhaupt auf die beschränkte Reihe natürlicher Objekte — eine Anzahl Blattstiele, vereinzelt Blütenstiele — übertragbar ist, möchte ich noch bezweifeln. Denn für's Erste bleiben bei dieser Annahme die Orientirungsbewegungen in rationellem Sinne unaufgeklärt. Ganz oberflächliche Versuche zeigten mir aber auch, daß symmetrisch gebaute Blattstiele unter Umständen gerade die entgegengesetzte Bewegung ausführten, als nach der Berechnung im AMBRONN'schen Sinne zu erwarten war, wenn es sich dabei um die Erreichung der normalen Lage auf kürzestem Wege handelte. Weiterhin muß man bedenken, daß man es bei der Bewegung der herediten Organe noch mit verhältnißmäßig jungen, oder doch wachsthumfähigen Gehilden zu thun hat und daß bei diesen die im Alter mechanisch resistenter werdenden Gewebe am Wachsthum noch theilnehmen. Eine dritte Schwierigkeit würde sich dann damit ergehen, die vollständige Analogie der Bewegungen von symmetrischen, und nicht so konstruirten Organen in Einklang zu bringen; eine Aufgabe, die der Natur der Sache nach nicht ungezwungen zu lösen möglich ist.

Die Natur deutet aber selbst ganz überzeugend darauf hin, daß es bei

1) Jeder Versuch mit einem halbirtten Papierringe, wie er Fig. 20 abgebildet ist, macht das anschaulich.

dem Zustandekommen geotropischer und heliotropischer Torsionen sich um etwas ganz anderes dreht, als um eine passende peripherische Vertheilung resistenter Gewebe, indem gerade da, wo jene an gewisse Strecken eines Stiels gebunden sind, die streng symmetrische und peripherische Anordnung von Gefäßbündeln, von Sklerenchym- und Collenchymsträngen abgeändert wird und einer centrischen Anordnung Platz macht. Es braucht hier nur auf den bekannten Bau der Blattstielpolster gegenüber den unbeweglichen Blattstielen vieler Pflanzen hingewiesen zu werden.

Wir werden später sehen, daß es sich auch bei den geotropischen Torsionen der Blattstiele um eine Combination von geotropischen Bewegungen mit exotropischer Lateralbewegung handelt und daß dann die eben ausgeführten Punkte nicht nur keine Schwierigkeiten bieten, sondern erst recht verständlich werden.

Um zu unserem Ausgangspunkte zurückzukehren, bleibt noch zu bemerken, daß sich die Gattung *Tropaeolum* in ihren meisten Arten bezüglich der Orientirungsbewegung der Blüten ganz so verhält wie *Linaria cymbalaria*.

Durch die fast ganz aufrechte Stellung der Blütenstiele von *Tr. majus* treten einige Modifikationen der bei *Linaria* dargestellten Vorgänge auf, die jedoch für unsere Betrachtungen unwesentlich sind, da es bei dieser Gattung ebenso die Schwere und das Licht sind, welche die normale Stellung zum Horizont und zum Lichte veranlassen, womit der Pflanze vollkommen gedient ist.

Wir verlassen nach dieser Charakteristik zweier der gewöhnlichsten Beispiele diesen eben besprochenen Habitus von Pflanzen mit zygomorphen Blüten, obgleich hier noch eine Reihe anderer, vorzüglich fremdländischer Gewächse (z. B. Gesneriaceen) anzuführen wären, die aber keine wesentlich neuen Gesichtspunkte darhieten.

Unsere weitere Aufgabe wird nun sein, jene zahlreichen Gruppen von Pflanzenfamilien und Gattungen näher zu betrachten, deren Blüten nicht so angelegt werden, daß sie bei aufrechter Wuchse der Mutteraxe von vornherein in normaler Stellung sich befinden. Es werden hier alle jene Formen zu betrachten sein, deren einzige Symmetrie-Ebene ursprünglich schräg und quer gerichtet ist, oder deren Blützenscheitel in der Anlage direkt abwärts gekehrt ist.

Diese Sonderlinge haben trotzdem das Bestreben, den Blützenscheitel nach oben zu richten, und sind deshalb gezwungen, vor dem Aufblühen regelmäßig erst Orientirungsbewegungen auszuführen. Da sich diese im allgemeinen denjenigen direkt vergleichen lassen, welche wir an gewaltsam abnorm gestellten Blüten bis jetzt kennen gelernt haben, so ist es wohl am Platze, hier einen kurzen Rückblick auf die bisherigen wichtigsten Erfahrungen zu werfen:



Die Zygomorphie der Blüten steht mit ihrer Befruchtungsweise meist in sehr enger Beziehung und ist nur dann von Bedeutung, wenn der Blüthe zugleich eine ganz bestimmte Stellung zum Horizont zukommt; denn Lageveränderungen bedeuten dem anfliegenden Insekte gegenüber so viel, als ob die Pflanze mit einer wesentlich anders gestalteten Blüthe begabt sei.

Neben diesen zygomorphen Blüten, welche bei plagiotroper Stellung im Raume physiologisch streng dorsiventral sind, giebt es eine Kategorie von Blüten, deren Zygomorphie einen ganz anderen Sinn hat, nämlich nur dazu dient, den Blütenstand, dem sie angehören, für Insekten auffälliger zu machen. Es verhalten sich diese als »unwesentlich-zygomorphe« bezeichneten Blüten wie ihre radiaten Schwesterblüten, sie sind nicht physiologisch dorsiventral, sondern bezüglich ihres Geotropismus den Nebenwurzeln I. Ordnung zu vergleichen, sehr oft auch nur eingeschlechtig oder geschlechtslos.

Bei der großen Mehrzahl der Pflanzen sind die Blüten so angelegt, daß sie sich an aufrechter Mutteraxe schon von vorn herein in »Normalstellung« befinden. Durch den negativen Geotropismus der Mutteraxe wird ihnen diese Stellung ohne eigenes Zuthun fast in allen Fällen gesichert. Der Ort der stärksten geotropischen Aufwärtskrümmung der Blüthenspindel befindet sich meist unterhalb aller noch nicht geöffneten Blütenknospen, seltener unterhalb aller offenen Blüten. Trotz dieser Einrichtung besitzen die zygomorphen Blüten dieser Pflanzen das Vermögen, an der in abnormer Lage festgehaltenen Spindel selbständig ihre Normalstellung aufzusuchen, in hohem Maße. Die normale Lage zum Horizont wird aus jeder der Blüthe künstlich gegebenen abnormen Stellung durch geotropische Vertikalbewegungen, außerdem durch Epinastie wieder erlangt.

Neben der normalen Stellung zum Horizont kommt vielen Blüten eine solche zum einfallenden Lichte, anderen eine solche zur Mutteraxe zu. Im letzten Falle sind die Blüten befähigt, sich von der Mutteraxe nach außen wegzuwenden, welche Eigenschaft als Exotropie bezeichnet wurde.

Wenn die »normale Erdlage« der Blüthe auf die bezeichnete Weise erreicht ist, erfolgt bei heliotropischen Blüten die Orientirung nach der Lichtquelle hin durch heliotropische Verlängerung der beschatteten Seitenkante (heliotropische Lateralbewegung). Bei nicht oder schwach heliotropischen, aber exotropischen Blüten tritt eine exotropische Lateralbewegung ein, bis die Blüthe wieder direkt auswärts gerichtet ist.

Die exotropische Lateralbewegung tritt nicht mit der Constanz anderer Orientirungsbewegungen auf. (Da die bisher betrachteten Blüten verhältnißmäßig selten in die Lage kommen, sie ausführen zu müssen, übt die Zuechtwahl nicht den Einfluß darauf, wie z. B. auf geotropische Orientirungsbewegungen, wodurch dieses Faktum vielleicht eher verständlich wird.) Sie ist an keine bestimmte Organseite gebunden, ergreift scheinbar willkürlich irgend eine, wenn beide dazu gleich geeignet wären, und wird mit

Activität ausgeführt. Mit Erreichung der Außenstellung der Blüthe wird sie sistirt; sehr oft wird aber dieser Endeffekt gar nicht erreicht.

Wo vor Eintritt der exotropischen Lateralbewegung bereits eine heliotropische eingetreten ist, da tritt auch die exotropische in der heliotropisch verlängerten Seitenkante auf, so daß die Orientirung auf dem kürzesten Wege zu stande kommt.

Die normale Erdlage wird während der Lateralbewegungen durch Geotropismus fortwährend beibehalten und regulirt, oder nach kurzen Störungen doch bald wieder erreicht.

Durch Combination der geotropischen Vertikalbewegungen mit der Lateralbewegung entsteht eine Torsion, welche der Größe der Lateralbewegung direkt proportional ist.

Nur auf diese thatsächlich zu beobachtende Weise ist das Zustandekommen der orientirenden Torsionen auf rationellem (kürzestem) Wege zu verstehen. Einseitiges Übergewicht getragener Theile, gleichzeitige Verlängerung aller Seitenkanten gegenüber einer axilen kürzeren Gewebemasse, oder ungleichmäßige Vertheilung resistenter Gewebe auf dem Organquerschnitt, sind zur Erklärung dieser Dinge nicht geeignet und kommen thatsächlich nicht in Betracht.

Die Orientirungsbewegungen werden meist von den Blütenstielen ausgeführt, unterständige Fruchtknoten und Corollentheile sind zur Ausführung derselben aber auch — in manchen Fällen anschließend — befähigt.

Wo die Mutteraxe nicht normaler Weise aufwärts gerichtet ist, sondern beliebige Lagen im Raume einnimmt, da sind die Blüten auf selbständige Orientirungsbewegungen regelmäßig angewiesen, wenn ihnen nicht, wie in seltenen Fällen, die normale Stellung durch ihr Eigengewicht und lange biegsame Stiele garantirt ist.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Noll Fritz

Artikel/Article: [Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben 188-252](#)