

XIII.

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

Von

Dr. Fritz Noll.

II. Theil.¹⁾

(Mit 8 Holzschnitten.)

Im ersten Theil dieses Aufsatzes wurde zunächst gezeigt, daß die große Mehrzahl der monosymmetrischen Blüten zu den ausgeprägt dorsiventralen Gebilden gehört. Nur ein kleiner Theil derselben, welcher als un wesentlich-zygomorph bezeichnet wurde, vereinigt mit der monosymmetrischen Ausbildung nicht auch zugleich physiologische Dorsiventralität. Alle anderen zygomorphen Blüten führen, wenn sie in abnorme Lagen gebracht werden, sehr energische Bewegungen aus, um die Dorsalseite auf kürzestem Wege wieder oben hin zu bringen. Es geschieht dies in der Regel durch Torsionen des Blütenstiels oder der, letzteren vertretenden Organe (wie durch unterständige Fruchtknoten oder durch die Kronröhre selbst).

Wir hatten es uns dann zur näheren Aufgabe gemacht, die Art und Weise zu studiren, auf welche diese Torsionen entstehen. Die kritische Betrachtung der Meinungen, welche bisher über die Mechanik dieser eigen thümlichen Bewegungsform geäußert wurden, ergab nämlich, daß dieselben nicht ausreichen, um alle thatsächlich zu beobachtenden Erscheinungen zu erklären, daß sie insbesondere einen Cardinalpunkt, nämlich die Orientirung auf dem kürzesten Wege, ganz unaufgeklärt lassen. Es wurde deshalb an der Hand genauer Beobachtung und unter Anstellung neuer Versuche nach einer anderen Erklärungsweise gesucht. Dabei ergab sich das Resultat, daß Kräfte, welche sich in einer einzigen Richtung geltend machen, wie Schwerkraft und Licht, niemals allein Orientirungs-Torsionen hervorrufen, sondern daß solche immer erst aus der Kombination zweier oder mehrerer solcher Faktoren entstehen.

1) Der I. Theil ist erschienen im II. Heft des dritten Bandes der Arbeiten des Botan. Instituts in Würzburg. 4885.

Die wichtigste Orientirung dorsiventraler Gebilde, diejenige gegen die Schwerkraft, erfolgt in durchaus genügender Weise schon durch geotropische einfache Krümmung, welche meist von der, bei zygomorphen Blüten sehr allgemein verbreiteten Epinastie modifizirt wird.

Wenn es sich lediglich um die normale Lage zum Erdradius handeln würde, dann hätten vorher invers gestellte Blüten mit der Vollendung ihrer geotropischen Mediankrümmung, welche keinerlei Torsion hervorruft, das Endziel ihrer Bewegung schon erreicht. Wir haben aber gesehen, daß bei vielen Blüten neben der Orientirung gegen den Horizont noch eine solche gegen das Licht oder aber bezüglich der eigenen Mutteraxe in's Spiel kommt. Der Natur der Sache nach werden diese spezielleren Richtungs-bewegungen, die heliotropische und die »exotropische«, vorzugsweise durch Längendifferenzen von Seitenkanten ausgeführt; sie wurden deshalb als Lateralbewegungen bezeichnet. Erst mit der Ausführung der Lateralbewegung ist bei vorliegender Mediankrümmung dann nothwendig eine Torsion verknüpft, zumal, wenn die normale Stellung der Symmetrale durch Geotropismus und Epinastie erhalten und garantirt wird. — Zu Experimenten waren bisher ausschließlich Pflanzen verwandt worden, deren zygomorphe Blüten an der Mutteraxe in normaler Weise angelegt werden und sich an aufrechten Trieben demgemäß von vornherein in der Normalstellung entwickeln.

Es wurde aber schon darauf hingewiesen, daß nicht alle zygomorphen Blüten diesen Vorzug genießen, und wir wollen uns in Folgendem gerade mit Pflanzen beschäftigen, deren Blüthensymmetrale ursprünglich schief oder quer steht oder deren Blüten gar invers ausgebildet werden. Derlei Verhältnisse finden sich in der Natur keineswegs selten. Bei den Solanaceen, manchen Asperifoliaceen, bei den Sapindaceen, Malpighiaceen, Vochysiaceen und Trigonaceen steht die Symmetrieebene, welche zugleich die Dorsiventralität bestimmt, ursprünglich schief zur Richtung der Mutteraxe; bei den Solanaceen, den Malpighiaceen und Trigonaceen um 36° , bei den Sapindaceen, den Vochysiaceen und den betreffenden Asperifoliaceen um 72° verschoben. Die Familie der Fumariaceen ist die einzige, welche Repräsentanten mit querrer Zygomorphie aufweist, wo also die Symmetrale — aufrechte Infloreszenzaxen vorausgesetzt — horizontal angelegt wird. Am sonderbarsten gestalten sich die Verhältnisse dann bei den Lobeliaceen, den Balsaminaceen, den meisten Orchideen und vereinzelt Gattungen und Arten anderer Familien, bei welchen die Blüten geradezu verkehrt, mit dem endgiltigen physiologischen Scheitel nach unten angelegt werden.

Woher es kommt, daß die Zygomorphie dieser Blüten in der Anlage nicht mit ihrer normalen Stellung im Einklange steht, das zu untersuchen, liegt weniger in der hier gestellten Aufgabe und würde theilweise zu Problemen führen, die noch völlig außerhalb einer auf Erfahrung gegründeten

Diskussion liegen. Wo, wie bei den Fumariaceen und Orchideen sich aber irgend ein Weg zeigte, dieser räthselhaften Erscheinung auch nur oberflächlich näher zu treten, da habe ich es doch, so weit als zulässig, wenigstens einmal versucht. Es ist immerhin möglich, daß noch andere Verhältnisse gefunden werden, welche auf dieselben dabei in's Auge gefassten Punkte hindeuten — und in dieser Hinsicht haben derartige Erörterungen, wenn auch zunächst auf hypothetischer Basis stehend, doch wohl eine gewisse Berechtigung. Auch glaube ich eine mehr theoretische Betrachtung der vorliegenden höchst merkwürdigen Verhältnisse nicht ganz vernachlässigen zu dürfen, obgleich meine eigentliche Aufgabe hier auf dem Gebiete des exakten Experimentes liegt.

Bevor nun die Bewegungen der eben erwähnten schief oder quer symmetrischen Blüten betrachtet werden, wird es sich empfehlen, die dabei in Betracht zu ziehenden Dinge zunächst einmal rein sachlich, von mechanischem Gesichtspunkt aus zu beleuchten. Jeder mit der Vorstellung räumlicher Verhältnisse nicht genügend vertraute Leser wird dabei gut thun, die oft etwas komplizirt sich lesenden, im Grunde aber einfachen Dinge, auf die es hier ankommt, an einem Modell sich klar zu machen.

Bezüglich der schräg oder horizontal gelegten zygomorphen Blüten wurde oben nur die Thatsache beiläufig erwähnt, daß auch sie sich mit Hilfe von Krümmungen und Torsionen in die Normallage zurückfinden. In welcher Weise dieses geschieht, wollen wir einmal an einem möglichst einfachen Beispiel nachsehen. Wir setzen dazu eine zygomorphe Blüthe voraus, deren Symmetrale median angelegt ist und deren Blütenstiel horizontal steht, also den »Zenithwinkel« 90° anzunehmen sucht. Die Symmetrale einer solchen Blüthe sei dann durch geeignetes Umlegen der Mutteraxe horizontal gestellt worden, in der Weise, daß der Blütenstiel seine normale horizontale Lage beibehalten hat. Die ganze Veränderung in der Stellung der Blüthe beschränkt sich also auf eine Umdrehung des Blütenstiels um seine eigene Axe in der Bogengröße von 90° , so daß durch das Umwenden der Mutteraxe nun eine, z. B. die linke Flanke des Stiels unten liegt. Ein radiäres Organ würde auf eine derartige Veränderung überhaupt nicht reagiren. Ist das Gebilde jedoch, wie in unserem Falle, dorsiventral, so wirkt nun trotz der horizontalen Lage des Blütenstiels der Geotropismus so lange auf die Unterseite (linke Flanke) des Blütenstiels, wachsthumsfördernd ein, bis die Symmetrale der Blüthe wieder in senkrechte Ebene gestellt ist. Dies tritt ein, wenn die Blütenaxe selbst aufrecht gerichtet, also um 90° gehoben ist, wobei der Blütenstiel in einem Bogen aufwärts gekrümmt ist. In zweiter Linie tritt dann die Erscheinung ein, daß das senkrecht emporgerichtete Organ-Ende wieder in seinen normalen Zenithwinkel eingeführt wird, und dies geschieht durch Wachsthumsförderung der Dorsalseite, also mit Hilfe deren Epinastie, so daß

die Dorsalseite bei diesem Vorgang oben hin gelangt. Die Ebene, in welcher diese zweite Bewegung vor sich geht, steht natürlich in unserem Falle senkrecht auf derjenigen, in welcher die Vertikalbewegung durch geotropische Förderung der linken Flanke ausgeführt wurde. Wird dabei die Symmetrale der Blüthe trotz des bogenförmigen Verlaufes der Dorsalseite in senkrechter Ebene erhalten, so tritt mit der Einführung des Blüthenstiels aus seiner Vertikalstellung in die horizontale Lage allmählich eine Torsion um 90° auf. An dieser Torsion ändert die eventuell später auftretende exotropische Lateralbewegung, welche den Blüthenstiel von der Hauptaxe wieder geradeah richtet, nichts mehr, sie gleicht nur die Krümmung innerhalb der Horizontalebene aus. Überhaupt muß bei diesen Betrachtungen daran festgehalten werden, daß Bewegungen, innerhalb der Krümmungsebene ausgeführt, wohl Richtungsänderungen, nicht aber Torsionen im Gefolge haben. Letztere treten erst dann ein, wenn das bogig gekrümmte dorsiventrale Organ Schwenkungen in einer anderen als seiner Krümmungsebene ausführt.

Nach stattgehabter exotropischer Bewegung ist der Effekt aller einzelnen Bewegungen natürlich derselbe, als ob das Organ an Ort und Stelle um 90° links um torquirt worden wäre. Der hier in seine verschiedenen Componenten zerlegte Orientirungsvorgang, wie er sich bei einzelnen besonders günstigen Versuchsobjekten (*Aconitum*, *Linaria cymbalaria*, zuweilen) in Wirklichkeit darbietet, zeigt zugleich, daß die Orientirung auf kürzestem Wege erfolgen muß. — Die Componenten der Bewegung treten natürlich nicht immer so scharf von einander getrennt auf, sondern führen, oft gleichzeitig wirkend, zu demselben Ergebnis.

Von diesem speziellen Falle, welcher das, worauf es hier ankommt, in möglichst einfacher und anschaulicher Weise zur Vorstellung bringen soll, ist durch verschiedene elementare Erwägungen der Übergang zu jedem allgemeineren Falle gegeben. Wir nehmen dafür an, daß der Blüthenstiel mit der Vertikalen ursprünglich den Winkel α bilde, und es soll dabei die Symmetrie-Ebene der Blüthe selbst von der Vertikalen um den Winkel γ (36° bei den Solanaceen) verschoben sein. Die Blüthe soll dann später mit senkrecht gestellter Symmetrale in den Zenithwinkel β eingerückt werden. ¹⁾ Die Bogengröße der auftretenden Lateralbewegung mag mit dem Winkel δ bezeichnet sein. Zu diesen vier Winkeln muß der Winkel der Torsion τ in einem festen Abhängigkeitsverhältniß stehen. Der Winkel α ist dabei maßgebend, insofern er die Größe der ersten geotropischen Krümmung bestimmt. Es ist weiterhin leicht einzusehen, daß mit dem Wachsen des Winkels β die Torsion im Stiel in einer gewissen Weise

¹⁾ α stellt somit den Zenithwinkel der Knospe, β den der offenen Blüthe dar. Daß beide sehr verschieden sein können, lehrt das Beispiel von *Epilobium angustifolium* (Theil I, Seite 494).

gt. Die
türlich in
bewegung
e. Wird
aufes der
hrnung des
llmählich
ell später
el von der
ie Krüm-
liesen Be-
rhalb der
ieht aber
wenn das
idern als

er einzel-
und Stelle
chiedenen
zeln be-
ia, zuwei-
nung auf
der Be-
inander
kend, zu

ankommt,
g bringen
g zu jedem
lüttenstiel
soll dabei
um den
soll dann
eingertückt
mag mit
er Winkel
en. Der
geotropi-
, daß mit
sen Weise

Blüthe dar-
um angusti-

zunehmen muß. Auf den Winkel γ kommt es an, weil er bestimmt, um wieviel Grade die Ebene, in welcher die epinastische Rückkehr¹⁾ in den normalen Zenithwinkel (an vertikaler Mutteraxe der »Grenzwinkel«) erfolgt, verschoben ist gegen die, in welcher die erste Vertikalbewegung vor sich ging. Die Lateralbewegung muß unter Umständen — so lange sie nicht in der Krümmungs-Ebene selbst erfolgt — den Torsionswinkel τ natürlich ebenfalls modifiziren.

Das Abhängigkeitsverhältniß dieser Winkel unter einander findet sich durch folgende Betrachtungen: Denken wir uns die Torsion auf dem oben bezeichneten Weg ausgeführt, d. h. die Blüthe aus der Anfangslage OA (Fig. 4), in welcher die Symmetrale den Winkel γ mit der Vertikalebene bildete, durch Z und I in die Endlage OE gebracht²⁾ und die Symmetrale senkrecht gestellt, so entspricht der Winkel AOZ dem Winkel α , der Winkel ZOE dem Winkel β . Wir denken uns, daß vor dem Erreichen der jetzigen Endlage die Blüthe schon eine gewisse Lateralbewegung um den Winkel δ ausgeführt hat. Der Winkel der Ebenen, in welchen A und E liegen, ist also $= (\gamma - \delta)$. Der Winkel der Ebenen bei A ($ZA - AE$) sei $\pi - x$, derjenige bei E ($ZE - EA$) $= y$.

$$\begin{aligned} \text{Es ist dann } \tau &= y - (x - \gamma) \\ &= \gamma - x + y \\ \text{oder } \gamma - \tau &= x - y. \end{aligned}$$

Nach einem Satze der sphärischen Trigonometrie ist aber

$$\lg \frac{\pi - x + y}{2} = \frac{\cos \frac{\alpha - \beta}{2}}{\cos \frac{\alpha + \beta}{2}} \operatorname{cotg} \frac{\gamma - \delta}{2}$$

1) Die Rückkehr in den normalen Zenithwinkel ist hier der Einfachheit halber als rein epinastisch hingestellt.

2) In Wirklichkeit liegt E wegen des Wachstums des Blütenstiels nicht auf derselben Kugelfläche wie A . Auf die Torsionsgröße des ganzen Stiels hat die Länge desselben aber keinen Einfluß, so daß dieselbe hier vernachlässigt resp. der ursprünglichen gleich gedacht werden kann.

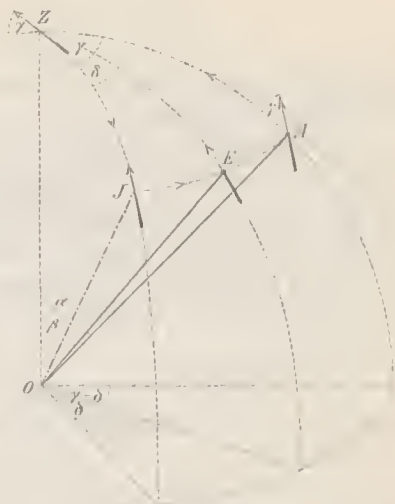


Fig. 4.

Erklärung im Text. Die kleinen Pfeilspitzen auf den punktierten Linien deuten den Weg der Componenten an (von A über Z nach I und E). Von A aus wird die schräge Blüthensymmetrale durch Geotropismus in eine senkrechte Ebene gestellt in Z . Von dort aus wird der normale Zenithwinkel (β) durch Verlängerung der Dorsalkante erreicht (I). Die hingirte Blüthe ist dadurch um den Winkel γ von ihrer exotropischen Endlage entfernt, soll aber in diesem Fall mittels Lateralbewegung wieder um den Winkel δ sich ihr nähern (E).

$$\text{oder } \cotg \frac{x-y}{2} = \frac{\cos \frac{\alpha-\beta}{2}}{\cos \frac{\alpha+\beta}{2}} \cotg \frac{\gamma-\delta}{2}$$

$$\text{daher } \tg \frac{\gamma-\tau}{2} = \frac{\cos \frac{\alpha+\beta}{2}}{\cos \frac{\alpha-\beta}{2}} \tg \frac{\gamma-\delta}{2}$$

Daraus läßt sich dann τ durch Einsetzen der bekannten Werthe für α , β , γ und δ leicht bestimmen.

Um einmal ein reales Beispiel diesen Berechnungen zu Grunde zu legen, setzen wir eine Solanaceenblüthe voraus, die in dem Zenithwinkel von 40° von der Mutteraxe ursprünglich absteht und in diesen Zenithwinkel dann wieder eingeführt wird. Die auftretende Lateralbewegung soll um 20° angeführt werden. In dem obigen allgemeinen Ausdruck wird also $\alpha = 40^\circ$, $\beta = 10^\circ$, $\delta = 20^\circ$, γ ist bei den Solanaceen, wie bereits erwähnt, $= 36^\circ$.

Es ist dann

$$\begin{aligned} \tg \left(\frac{36^\circ - \tau}{2} \right) &= \frac{\cos 40^\circ}{4} \tg 8^\circ \\ \frac{36^\circ - \tau}{2} &= \text{rund } 6^\circ \\ \tau &= 24^\circ. \end{aligned}$$

Eine solche Solanaceenblüthe hat also, wenn sie bei normal vertikaler Stellung der Symmetrale — die ja vom Geotropismus bei dorsiventralen Organen immer garantiert wird — noch um 46° von der exotropischen Endstellung entfernt ist, eine Torsion von nur 24° aufzuweisen. Wäre die Lateralbewegung noch um 46° weiter gegangen, so wäre damit der Torsionswinkel 36° erreicht worden und es lägen dann natürlich die Verhältnisse so, als ob die Blüthe an Ort und Stelle um diesen Winkel gedreht worden wäre. Dies geht natürlich auch aus der allgemeinen Formel hervor, indem für $\delta = \gamma$ die $\tg \frac{\gamma-\delta}{2} = 0$, $\frac{\gamma-\tau}{2} = 0$ und somit $\tau = \gamma$ wird.

In diesem Falle, wo also die exotropische Endstellung erreicht wird, ist die endgiltige Torsion unabhängig von α und β .

Für $\alpha = \beta$, wie im oben angeführten Beispiel, ist

$$\tg \left(\frac{\gamma-\tau}{2} \right) = \cos \alpha \tg \left(\frac{\gamma-\delta}{2} \right)$$

Der zuerst als Einleitung für diese Betrachtungen angeführte Fall, wo α und β der Einfachheit halber $= 90^\circ$ angenommen waren, sei der Kontrolle halber auch noch einmal mit dieser allgemeinen Formel verglichen. Es

wird dann $\frac{\cos \frac{\alpha+\beta}{2}}{\cos \frac{\alpha-\beta}{2}} = 0$, folglich $\frac{\gamma-\tau}{2} = 0$ und $\tau = \gamma$, wobei demnach auf

den Winkel δ gar nichts ankommt. Dasselbe Resultat ergab sich ja auch bei

der einleitenden Betrachtung, indem wir die Lateralbewegung in der Krümmungsebene des Stieles selbst auftreten sahen. Ist daneben, wie in jenem ersten Beispiel $\gamma = 90^\circ$ und δ zunächst $= 0^\circ$, so ergibt sich durch geeignete Umformungen

$$\frac{\cos \frac{\tau}{2} - \sin \frac{\tau}{2}}{\cos \frac{\tau}{2} + \sin \frac{\tau}{2}} = \frac{\cos \frac{\beta}{2} - \sin \frac{\beta}{2}}{\cos \frac{\beta}{2} + \sin \frac{\beta}{2}},$$

worans folgt, daß τ in diesem Falle gleich β ist. Das heißt also, die Torsion wächst in diesem Falle in gleichem Schritte mit dem Zenithwinkel.

Die hier entwickelten, mathematisch geforderten Relationen zwischen den Winkeln α , β , γ , δ und der Torsionsgröße τ fand ich bei schließlich lothrechter Stellung der Symmetrale — welche bei diesen Berechnungen immer vorausgesetzt ist — an natürlichen Objekten stets gut bestätigt. Es wird natürlich kein Pflanzenphysiologe verlangen, daß diese Beziehungen bei natürlichen Versuchsobjekten mit mathematischer Genauigkeit auf die Bogensekunde zutreffen. Abgesehen davon, daß es schon seine praktischen Schwierigkeiten hat, die Torsionen in einem glatten runden Stiel auch nur bis auf Bogengrade genau zu bestimmen, so treten bei lebenden Wesen neben der Variation in den Reaktionen gegen gewisse Reize auch Störungen durch Lichteinflüsse, durch Nutationen u. s. w. ein. Dies berücksichtigt, ist es oft geradezu staunenswerth, mit welcher Exaktheit die geforderte Abhängigkeit bei den Versuchsobjekten zutrifft. Auch das allmähliche Eintreten der Torsion bei Ausführung der Vertikal- und Lateralbewegungen zeigte sich bei geeigneten Versuchsobjekten, bei welchen diese Bewegungen zeitlich ziemlich getrennt auftreten, in der vorausgesetzten Weise sehr deutlich, so daß das Zustandekommen der Torsion auf bezeichnetem Wege unter den Augen des Beobachters erfolgt.

So, wie die Dinge nach unserer Auffassung (p. 317, 318) liegen, versteht es sich auch von selbst, daß die Orientirung der Blüthen aus jeder Lage im Raum in rationeller Weise, nämlich auf kürzestem Wege erfolgt, eine Thatsache, auf welche schon wiederholt hingewiesen wurde, und welcher bisher keine andere Torsions-Theorie gerecht werden konnte.

Nach diesen allgemein geltenden Betrachtungen würde es überflüssig sein, noch einmal an den Repräsentanten aller, mit schiefer Zygomorphie begabten Familien die Mechanik der Einführung ihrer Blüthen in die Normalstellung im Einzelnen zu verfolgen. Es genüge der Hinweis, daß bei den an Solanaceen, Sapindaceen und Malpighiaceen¹⁾ vorgenommenen Beobachtungen sich die oben dargelegte Entstehungsweise der Torsion allenthalben kundgab, vorausgesetzt natürlich, daß überhaupt die Tendenz vorhanden ist, die Symmetrale der Blüthe vertikal zu stellen. Diese Tendenz ist bei Blüthen mit stark ausgeprägter Zygomorphie bei diesen Familien

1) Soweit mir Vertreter dieser Familien zu Gebote standen.

aber durchweg vorhanden. Sehr häufig wird aber die exotropische Endstellung bei denselben nicht erreicht, sondern die Blüten sehen in schiefer Stellung aus ihrer Blattachsel nach außen und weisen deshalb, auch bei normaler Stellung der Symmetrale nicht Torsionen um volle 36° resp. 72° auf, wie man es häufig in der Literatur angegeben findet. Diese seitliche Stellung deutet andererseits wieder auf die Entstehung der Torsion auf dem dargelegtem Wege zurück.

Zu besonderen Experimenten wurden verwandt die beiden **Solanaceen** *Petunia* (Gartenformen) und *Schizanthus retusus* Hook., bei welchen nach unserer Definition von »rechts« und »links« — siehe Theil I Seite 203 — die Symmetrale von links oben nach rechts unten läuft. Die Gattung *Schizanthus* zeigt immer eine sehr ausgesprochene Zygomorphie, welche bei *Petunia* nicht immer so augenfällig ist; physiologisch ist aber die Dorsiventralität von *Petunia* gerade so scharf entwickelt, wie die der erstgenannten Gattung. Versuche, bei welchen die normal aufrechte Mutteraxe senkrecht abwärts gerichtet wurde, beanspruchen das meiste Interesse.

Das Verhalten der Knospen, welche noch keine Orientierungsbewegungen ausgeführt haben, ist nach unserer Auffassung des Torsionsvorganges durch die Lage ihrer Symmetrale nach der geotropischen Aufrichtung gegeben. Sie müssen rechtsum drehen bis zu einem Winkel von 144° , was in der That durchgehends beobachtet wird. Interessanter ist das Verhalten von älteren Knospen und Blüten, welche ihre Orientierung an der noch aufrechten Spindel bereits vollendet hatten, also bei exotropischer Endstellung schon um 36° links um torquiert waren. Diese drehten beim erneuten Aufsuchen der normalen Stellung alle rechtsum, so daß die frühere Torsion rückgängig gemacht wurde, eine Thatsache, auf die Gewicht zu legen ist, und welche uns bei Versuchen mit *Cytisus*- und *Orchis*-Blüten wieder begegnen und dort eingehender beschäftigen wird.

Von einzelnen Gattungen, in denen schräg-zygomorphe Blüten auftreten, sind hier u. a. die Irideen *Gladiolus* und *Antholyza* zu nennen. Die in zweizeiligen Ähren stehenden Blüten vieler *Gladiolus*-Arten weisen sehr deutliche schräge Zygomorphie auf. Die Symmetrale der großen Blüte von *Gladiolus floribundus* Jacq., auch von *Gl. psittacinus* Hook. und *Gl. gandavensis* Hort. geht dabei durch eines der inneren vorderen Perigonblätter und eines der äußeren, hinteren. Der Scheitel, also die Dorsalseite, liegt auf dem betreffenden inneren Perigonblatt. Die Blüten werden vor dem Aufblühen einseitswendig und führen dabei neben der dazu erforderlichen Krümmung eine Torsion von 30° aus, indem die Symmetrale bei den Blüten der einen Zeile durch das linke vordere, bei denen der gegenüber stehenden Zeile durch das rechte vordere Perigonblatt des inneren Kreises verläuft. Die Blüten beider Zeilen wenden sich dann nach derjenigen Seite der Spindel, nach welcher hin ihre physiologische Ventralseite gerichtet ist. Das beigegebene Diagramm, worin eine Blüte (A) in

der ursprünglichen Lage, die andere (*B*) nach stattgehabter Orientirung dargestellt ist, wird diese Verhältnisse aber besser darlegen, als alle Worte. (Fig. 2.)¹⁾ Es sind übrigens nicht alle Gladiolen einseitwendig, man findet auch solche, z. B. *Gladiolus recurvus* L., deren Blüten unter sonst gleichen Verhältnissen oft exotropisch sind, sich senkrecht von der Spindel abrichten und demgemäß starke Torsionen aufweisen. Es ist dieses letztere Vorkommen von einigem Interesse, weil es geeignet ist, ein Licht auf die Torsionen zu werfen, wie sie bei den Antholyzen vorzuliegen scheinen. Da mir von

Antholyza nur die *Species aethiopica* L. u. *emonia* L. in Herbarmaterial zur Verfügung standen, so ist es mir nicht möglich, darüber Genaueres mitzutheilen.

Wenn bei dieser Gattung aber wie bei den übrigen Irideen die Stamina des äußeren Kreises zur Entwicklung gelangen, dann fällt in der Antholyzablüthe der Scheitel wie bei *Gladiolus* auf ein vorderes Perigonblatt des inneren Kreises. Die

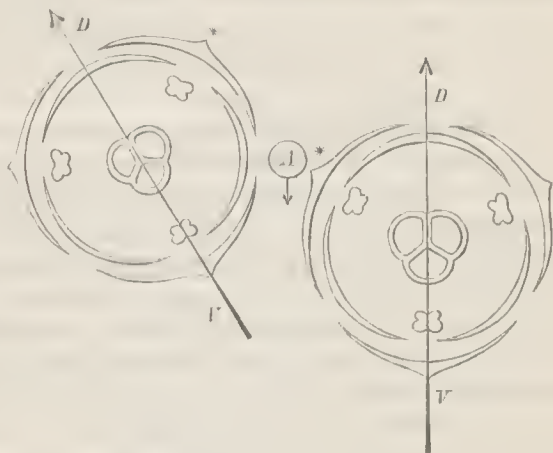


Fig. 2.

Gladiolus gandavensis Hort. Diagramme zweier aufeinanderfolgender Blüten; Deck- und Vorblätter weggelassen. Die linke Blüthe in ursprünglicher Lage. Die rechte, ältere, nach stattgehabter Orientirung. *D* Dorsal- und *V* Ventral- seite. *A* Mutteraxe. Die mit * versehenen Perigonblätter in der Regel größer als die andern, wodurch die Krone streng genommen asymmetrisch wird. Der kleine Pfeil an *A* deutet die Richtung der Einseitwendigkeit an.

Blüthe ist daher bei exotropischer Endstellung um 120° gedreht. Nach dem von mir untersuchten aufgeweichten Herbarmaterial ist dies meist der Fall, doch

1) Bei *Gladiolus cardinalis* Curt. liegen die Dinge nach EICHLER (Blüthen-Diagramme. Leipzig 1875. I. Theil. Seite 161, Text 162) anders, indem dort die Symmetrale durch ein äußeres hinteres und ein inneres vorderes Perigonblatt verläuft, wobei die Dorsal- seite auf das äußere hintere Blatt fällt. Bezüglich der sehr variablen Verhältnisse, wie sie bei *Gladiolus*-arten angetroffen werden, vergleiche man URBAN: »Zur Biologie der einseitwendigen Blütenstände.« (Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. III. Jahrg. 1886. Heft 10.) Dieser Autor hat eine größere Anzahl lebender *Gladiolus*-arten untersucht und führt drei Typen an. Bei der Beschreibung des *Gl. Saundersii* Hook. fil. (Seite 417) muß es dort wohl: »inneres vorderes und äußeres hinteres« heißen, statt »inneres hinteres und äußeres vorderes Perigonblatt«. Es sei hier übrigens erwähnt, daß ich im Frankfurter Botan. Garten an einem Stocke von *Gl. floribundus* eine Blüthe fand, bei welcher ausnahmsweise der Blüthenscheitel auf ein äußeres hinteres Perigonblatt fiel (in Fig. 2 mit * bezeichnet), und die deshalb eine ganz andere Orientirungsbewegung gemacht hatte, als ihre Schwesterblüthen am selben Stock, nämlich um 36° anderstäufig.

kann durch Einseitigwerden diese Torsionsgröße modifiziert sein. Durch das Pressen in eine Ebene sind die Befunde an Herbarmaterial jedoch äußerst unzuverlässig. — Literaturangaben über die Drehung konnte ich nicht auffinden.

Sehr eigenthümliche Verhältnisse treten uns entgegen, wenn wir uns hiernach zur Betrachtung der zygomorphen **Fumariaceen** wenden. Wie schon erwähnt, steht die Symmetrie-Ebene bei diesen quer. Diese Eigenthümlichkeit der abnormen Stellung läßt sich bei den Fumariaceen vielleicht durch Variation vom dicentrischen (doppelt-symmetrischen) Typus ableiten. Die typische Fumariaceenblüthe ist durch zwei Ebenen in symmetrische Theile zerlegbar, welche Eigenschaft durch die zweizähligen Blattquirle hauptsächlich bedingt ist. Diese Symmetrieverhältnisse treten besonders deutlich hervor, wenn in der Corolle, wie das bei *Dielytra* und *Adlumia* der Fall ist, Spornbildung sich zeigt. Die Sporne erscheinen da als Aussackungen des äußeren, quer gestellten Kronkreises. Die lange Axe der meist seitlich zusammengepreßten Blüthe geht durch die Mediane der gespornen Blätter. Es ist nun leicht möglich, daß aus solchen dicentrischen Blüthen die monosymmetrischen Blüthen von *Corydalis* sich durch Rückbildung eines Spornes entwickelt haben.¹⁾ Diese Annahme wird unterstützt durch das zeitweilige Auftreten echt dicentrischer *Corydalis*-blüthen und durch den Umstand, daß der eine Sporn von *Corydalis* scheinbar willkürlich auf der rechten oder linken Seite entsteht. — Andererseits könnte sich allerdings der einspornige Typus auch aus dem spornlosen, wie ihn *Hypecoum* repräsentirt, entwickelt haben. Spornlose monströse Blüthen sind von der einspornigen *Fumaria* auch bekannt.²⁾ Bei dieser Voraussetzung ist es aber nicht recht verständlich, warum der Sporn, wenn er überhaupt einmal neu auftrat, nicht in einem medianen Quirl entstand. Ich halte demnach die erste Voraussetzung für die wahrscheinlichste, zumal die *Corydalis*- und *Fumaria*-Blüthe auch in der ganzen Bauart dem *Dielytra*-Typus viel näher steht, als dem der spornlosen und höchst einfach gebauten Blüthen von *Hypecoum*. Auch das in seiner Art einzig dastehende Vorkommen von endständigen zygomorphen Blüthen, wie es bei *Corydalis glauca* Pursh. beobachtet wird, spricht meiner Meinung nach für die Ableitung der monosymmetrischen von der dicentrischen Blüthe durch Fehlschlagen eines Spornes. Aus einer endständigen dicentrischen Blüthe kann derart sehr

1) Die in ganzlicher Verkennung morphologischer Gesetze von Godron (Memoire sur les Fumariacees à fleurs irrég. et sur la cause de leur irrégularité. Comptes rend. T. 59. 1864) ausgesprochene Meinung, daß die Ausbildung des Sporns bald auf der rechten, bald auf der linken Seite der Blüthe, eine rein mechanische Ursache habe, wurde schon von Eichler (Flora 1865. Seite 455) gründlich widerlegt.

2) BAILLON. Histoire des plantes. Tome III. p. 427. Paris 1872. Diese spornlose Form dokumentirt sich schon durch die damit verbundene Vergrünung als ziemlich tief stehende Monstrosität.

leicht eine zygomorphe entstehen, während die Ausbildung der Zygomorphie an Scheitel einer Infloreszenzaxe weiterhin niemals vorzukommen pflegt.

Mag dem aber sein, wie ihm wolle; das, worauf es hier zunächst ankommt, ist, daß der Sporn thatsächlich im äußeren Kronblattquirl, also in der Querrichtung vorhanden ist, und daß durch diese einseitige morphologische Ausbildung der physiologische Charakter des ganzen Gebildes wesentlich alterirt, d. h. dorsiventral wird. Bei den *Corydalis*blüthen ist das Auftreten des Spornes, wie kurz erwähnt, merkwürdigerweise nicht an eine bestimmte Organseite gebunden, sondern wechselt scheinbar ganz zufällig, so daß in einem Blütenstande eine Anzahl der Blüthen die Sporne rechts, die übrigen die Sporne links aufweisen. Jedenfalls wird aber immer diejenige Seite zur Dorsalseite, auf welcher der Sporn zur Ausbildung gelangt.

Betrachtet man eine Blütentraube von *Corydalis solida* Smith. oder *cava* Wblbrg., dann findet man ganz gewöhnlich die Blüthen etagenweise einseitwendig. Eine Anzahl derselben ist nach dieser, eine andre Anzahl nach jener Richtung hingeneigt. Die Einseitwendigkeit kommt zunächst daher, daß die exotropische Lateralbewegung von der großen Mehrzahl der Blüthen nicht ausgeführt wird. Nach der geotropischen Aufwärtskrümmung folgt bei diesen wesentlich nur die Einführung der Blüthe bis zum Grenzwinkel durch Verlängerung der Dorsalseite. Demzufolge müssen die linksgesporneten Blüthen rechts, die rechtsgesporneten links aus ihren Tragblättern hervorsehen. Wenn nun zwei gegenüberstehende Blüthen¹⁾ sich so entwickeln, daß die eine den Sporn rechts, die andre denselben links ausbildet, so müssen diese Blüthen einseitwendig werden. Dies Verhältniß trifft oft für eine ziemlich weite Strecke der Blütentraube zu, bis dasselbe sich weiter oben umkehrt, oder auch streckenweise gar keine gemeinschaftliche Richtung zu erkennen ist. Die einzelnen Blütenstände sind in dieser Beziehung auch unter einander sehr verschieden. Neben manchen sehr schön streckenweise einseitwendig geordneten Trauben trifft man am selben Standorte, wenn auch seltener, solche, deren Blüthen alle wirt durch einander stehen. Um eine Vorstellung davon zu geben, wie sich die Vertheilung der Sporne nach rechts und links in der Natur darbietet, sind hier die Blüthen einiger Infloreszenzen von *Corydalis solida* von unten nach oben aufgezählt, wobei r bedeutet, daß die betreffende Blüthe den Sporn rechts trug, l, daß er links angelegt war.

- I. Pflanze: r l r l r l r l r r r r
 II. » : r l r l r l r l r l
 III. » : r l l r l r r l r l r l r l l r l r l
 IV. » : l r l l r l l r l r r r r l r l
 V. » : r l l r l r l l r l r l r l r l u. s. f.

1. Bei *Corydalis* ist $\frac{2}{3}$ Stellung vorherrschend; die Blüthen sind daher nicht genau diametral einander gegenüber gestellt.

Eine ziemlich reine Einseitwendigkeit kommt, wie leicht aus der Aufzeichnung eines Diagrammes mit $\frac{2}{5}$ -Stellung ersichtlich ist, dadurch zu Stande, daß bei Rechtsumlängigkeit der genetischen Spirale die Blüten 1 und 4 untereinander gleichsinnig, und umgekehrt gespornt sind als die Blüten 2 und 5, wobei es auf die Blüte 3 nicht ankommt, wenn dieselbe die exotropische Endstellung annimmt. Bei manchen Blüten ist das tatsächlich der Fall; ihr Stiel ist dann um volle 90° torquirt, während bei den seitlich abstehenden Blüten wegen der ziemlich steilen Anfangsstellung des Blütenstieles die Torsion nur eine sehr geringe ist, wie das nach der, Seite 320 abgeleiteten Formel nicht anders möglich ist. Die in Büchern allgemein verbreitete Angabe, daß die *Corydalis*-Blüten vor dem Aufblühen sich um 90° drehen, um in die normale Stellung zu gelangen, ist also nur bedingungsweise richtig.

Experimente mit künstlich veränderten Lageverhältnissen wurden mit *Corydalis* zwar angestellt, die oft dichtgedrängten Blüthentrauben, die großen Tragblätter und die langen Sporne stellen der freien Bewegung der Einzelblüten aber solche Hindernisse in den Weg, daß brauchbare Beobachtungen nicht zu erhalten waren. Versuche, bei welchen die Beweglichkeit durch Verstümmelungen der hindernden Organe erreicht war, sind aber zu den brauchbaren, eben der Verstümmelungen wegen, nicht zu zählen. Günstiger schienen die Verhältnisse in dieser Beziehung bei Arten der Gattung *Fumaria*, z. B. bei der gemeinen *F. officinalis* L. zu liegen, bei welcher die Blüten ziemlich weit auseinander und in den Achseln sehr kleiner Tragblättchen stehen. Hier aber erwies sich die Reaktionsfähigkeit der Blütenstiele durchschnittlich als sehr gering. Es kamen bei umgekehrter Lage der Spindel Mediankrümmungen bis höchstens zu 400° zu Stande. Nur hier und da wurde ein Übergehen in die Lateralbewegung konstatiert, was aber insofern von Interesse war, als es zeigte, daß auch hier dieselbe in dem Sinne eintritt, daß die ursprüngliche Torsion im Stiel älterer Knospen und jüngerer Blüten rückgängig gemacht wird.

Mit diesen wenigen Betrachtungen wären die uns hier interessirenden Orientirungsverhältnisse der *Fumariaceen* erschöpft und wir wenden uns zu den Pflanzen, bei welchen die Blüten Torsionen um volle 180° ausführen müssen, um in exotropischer Endstellung normal orientirt zu sein. Da treten uns zunächst einige *Papilionaceen* mit hängenden Blüthentrauben, wie z. B. *Cytisus Laburnum* L., *Robinia Pseudacacia* L., *hispida* L. u. a., *Wistaria sinensis* DC. entgegen. Bei diesen Pflanzen stehen die Blütenstandsachsen ursprünglich aufrecht in der Knospe, das Vexillum der Blüte ist normal akroskop angelegt. Nachträglich biegen sich aber die dünnen schlaffen Spindeln unter dem Gewichte der Blütenknospen abwärts und verkehren die Stellungsverhältnisse der Blüthentheile dadurch vollständig. HOEFMEISTER¹⁾

1) W. HOEFMEISTER. Allgemeine Morphologie der Gewächse (Handbuch der physiologischen Botanik I. Bd. 2. Abtheil.) Leipzig 1867, pag. 626.

war meines Wissens der Erste, welcher den Orientirungsbewegungen gerade dieser Schmetterlingsblüthler seine Aufmerksamkeit zugewandt hat und die Torsionen derselben zu erklären suchte. Der genannte Autor sagt darüber: »Die Torsion orientirt sich nach der Richtung intensivster Beleuchtung. Sie ist gegenwärtig in den beiden Hälften eines einseitig beleuchteten Blütenstandes, welche rechts und links von der Ebene der einfallenden Lichtstrahlen liegen; in der (vom Lichtquell aus gesehen) rechten Längshälfte meist linkswendig und umgekehrt. Die Torsion erfolgt, während der Blütenstiel noch in die Länge wächst, offenbar in Folge einer Verminderung der Expansion der Gewebe der stärker beleuchteten Seite, über welche das, zur Axe tangentialsehiefe Streckungsstreben der beschatteten Längshälfte die Oberhand erhält. — Inloreszenzen, welche nicht dauernd einseitiges Licht empfangen, drehen ihre Blütenstiele ziemlich regellos, je nach der (zu verschiedenen Tageszeiten verschiedenen) Richtung der stärksten Beleuchtung während eines bestimmten Entwicklungszustandes der successiv sich ausbildenden Stiele.« Die in diesen Zeilen beschriebene Beobachtung ist vollständig zutreffend, während das Zustandekommen der Torsion durch die Annahme eines »zur Achse tangentialsehiefen Streckungsstrebens« so gut wie keine Erklärung erfahren hat. Die Bedeutung des Lichteinfalls für die Richtung der Torsion — ob rechts- oder linksrum — ist vollständig klar erkannt, entgangen ist dem Beobachter aber die Mediankrümmung, mit welcher sich die zunächst heliotropische Lateralkrümmung erst zu Torsionen kombinirt. Dem Lichte kommt aber bei der Torsionsbewegung durchaus nicht die wesentliche Bedeutung zu, welche HORNEMASTER, durch seine Beobachtung verleitet, demselben zuschreibt. Die Blüten des *Cytisus Laburnum*, der *Robinia* und der *Wistaria* drehen sich sowohl in ziemlich allseitiger Beleuchtung oder dann, wenn sie an einem Südfenster beständig langsam um eine vertikale Axe gedreht werden (wobei heliotropische Lateralkrümmungen ausgeschlossen werden), ebenfalls um 480° . Dieselbe Drehung erfolgt auch im Dunkelrecipienten, wo jegliche Lichtwirkung ausgeschlossen ist. Es ist die exotropische Lateralbewegung, welche hier nach der Vertikalkrümmung die Torsion veranlaßt. Auch an einseitig beleuchteten Blüthentrauben ist dieselbe thätig, denn an solchen sind die Blüten niemals genau dem Lichte entgegen gestreckt, sondern nach der exotropischen Endstellung hin mehr oder weniger weiter gegangen; ihre Lage ist die Gleichgewichtslage zwischen ihrem Heliotropismus und ihrer Exotropie. Dass die Drehung der Blüthe von der Richtung des Lichtes in gewissem Sinne beeinflusst wird, kommt eben einfach daher, daß sich die median aufwärts gebogenen Stiele durch ihren Heliotropismus seitwärts dem Lichte zuwenden, so daß die exotropische Lateralbewegung in der schon heliotropisch verlängerten Seitenkante, welche dadurch der Spindel zugekehrt ist, eintreten muß. Das Licht übernimmt also anfangs auf eine kurze Zeit die Führerschaft, und wenn dann

die exotropische Lateralbewegung eintritt, so ist der direkte Weg zur Außenstellung eben der vom Heliotropismus schon theilweise zurückgelegte. Fehlt die Führerschaft des Lichtes, dann geht die exotropische Lateralbewegung ihre eigenen Wege und bringt auch ganz ohne dessen Mitwirkung die Drehung hervor. Gerade die herabhängenden Blütenstände der genannten Papilionaceen — und anderer sich ebenso verhaltender, — gehören zu den elegantesten Demonstrationsobjekten für die Beobachtung des allmählichen Entstehens der Torsion aus ihren Komponenten.

Wird eine herabhängende Spindel des *Cytisus*, deren Blüten sich zum größten Theil schon richtig orientirt haben, wieder aufwärts gerichtet, und sind die Blüten noch nicht zu alt, sondern ihre Stiele noch in lebhaftem Wachsthum begriffen, so beginnen sie erneute Orientirungsbewegungen, um sich den veränderten Verhältnissen wieder anzupassen. Um die Art und Weise besser beobachten zu können, in welcher dies geschieht, ist es vortheilhaft, irgend eine Seite des Blütenstiels leicht kenntlich zu machen. Es geschah dies bei den Versuchen dadurch, daß die Dorsalseite noch untorquirter Knospen mit einem dicken rothen Farbstriche kenntlich gemacht wurde. Als Farbe wurde Zinnober-Roth benutzt, das gegen Nässe ziemlich resistent ist, gut haftet und leicht in die Augen fällt. Nachdem die Blüthe an der hängenden Spindel sich orientirt hat, findet man, daß der rothe Strich, also die Dorsalkante, den Stiel in einer Spirale um 180° umläuft. Wird danach die Spindel wieder aufgerichtet, so richten sich die Blüten zunächst geotropisch rasch empor und dann gewahrt man, wie sie sämmtlich ihre Torsion rückgängig machen und so in die Normalstellung zurückkehren. Die roth markirten Dorsalkanten präsentiren sich dann wieder als gerade Linien oben auf. Daß die normale Stellung durch weitere Drehung um abermals 180° erlangt wurde (wie das ja auch möglich wäre), wurde in keinem Falle beobachtet. Nach der Erklärung der Orientirungstorsionen, wie sie in diesen Zeilen versucht worden, muß aber die erneute Orientirungsbewegung vorher torquirter und abermals invers gestellter Blüten ganz nothwendig mit einer Rückdrehung verbunden sein. Denn nehmen wir an, es liege eine um 180° nach links gedrehte Blüthe vor, so läuft bei deren Umkehrung die Dorsalseite so um die Axe des Stiels, daß sie an seiner Basis oben liegt und dann über rechts nach unten läuft.¹⁾ Sobald nach der geotropischen Aufrichtung die Epinastie der Dorsalseite sich geltend macht, muß sie demnach die Blüthe nach rechts schwenken lassen und die exotropische Lateralbewegung, welche nun die der Spindel zugekehrte linke Flanke verlängert (während sie bei der

1) Diese Verhältnisse möge sich der Leser an einem Modell, als welches aber jeder Papierstreifen dienen kann, klar machen. Auf andere Weise ist es für einen im Vorstellen räumlicher Dinge nicht Bewanderten schwer, sich hinein zu finden, und gerade die Rückdrehung ist für das Verständniß der Orientirungsbewegung sehr wesentlich.

ersten Torsion die rechte verlängert hatte) gleicht die frühere Torsion nothgedrungen wieder aus. Neben dem Interesse, welches das Rückdrehen im Allgemeinen hat, zeigt es außerdem wiederholt, daß in einem Blütenstiel nicht eine ganz bestimmte Seitenkante zur exotropischen Lateralbewegung ausschließlich befähigt ist, sondern daß letztere in derjenigen Flanke auftritt, welche der Spindel gerade zugewandt ist.

Physiologisch mit diesen Blüten vergleichbar, deren Mutteraxe eine nachträgliche Lageänderung erfährt, sind unsere einheimischen Orchideen, die zygomorphen Lobeliaceen und Balsaminaceen, wozu sich dann noch vereinzelt Pflanzenarten aus anderen Familien gesellen.

Bekanntlich wird bei allen **Orchideen** das Labellum akroskop angelegt. Da es aber bei der normalen Stellung der Blüthe in weitaus den meisten Fällen unten stehen muß¹⁾, so befinden sich jene Orchideenblüthen, die sich an aufrechten Spindeln entwickeln, von vornherein in inverser Lage, aus welcher sie sich allgemein durch Torsion erheben. Die Drehung des Fruchtknotens unserer einheimischen und vieler ausländischer Orchideen um 180° ist auch eine so auffallende Erscheinung, daß sie längst allgemein bekannt und beobachtet ist. Ursprünglich als ein rein morphologisches Merkmal, als eine autonome Wachstums-Erscheinung aufgefaßt, wurde die Drehung zuerst von Hofmeister als eine von äußeren Momenten abhängige Orientirungsbewegung gedeutet. Hofmeister sagt darüber²⁾: »Bei der Drehung der Fruchtknoten der Ophrydeen, der Blütenstiele der *Neottia ovata* und *N. nidus avis* finden völlig analoge Verhältnisse³⁾ statt. In der Dunkelheit, selbst in sehr gemindertem Lichte unterbleibt die Drehung (der Fruchtknoten von *Orehis Morio*)«. — Ohne überhaupt ein Experiment anzustellen — die Angabe Hofmeister's über das Unterbleiben der Drehung im Dunkeln ist, vorläufig gesagt, nicht zutreffend — kann man es schon vermuthen, daß die Drehung der Orchideenfruchtknoten nicht auf rein inneren Wachstumsursachen beruht, wenn man die Blütenstände unserer Wiesenophrydeen etwas genauer ansieht. Da finden sich im selben Blütenstande neben rechtsum torquirten Fruchtknoten links um torquirte. Eine Thatsache, welche es allein schon unwahrscheinlich macht, daß die Drehung von inneren Momenten abhängt. In unzweideutiger Weise giebt es sich aber kund, daß hier eine Orientirung bezüglich der Richtung der Erdschwere vorliegt, wenn man Blütenstände findet, welche durch irgend welche Ursachen eine schräge oder horizontale Richtung innehaben. An diesen sind die Lippen sämtlicher Blüten vertikal abwärts, nicht der Spindelbasis zu gerichtet; die Drehung in den Fruchtknoten ist je nach der Lage der Spindel entsprechend kleiner als 180° .

Ein eingehenderes Studium erfordern die Torsionen der Orchideen-

1) Einige Ausnahmen später.

2) Bei *Cytisus* l. c. pag. 626.

3) nämlich wie bei *Cytisus*, *Robinia*.

blüthen durch PFITZER.¹⁾ Dieser Autor zeigte, daß entgegen der Angabe HOFMEISTER's die Resupination auch in tiefer Finsterniß stattfindet, daß also dem Lichte keine wesentliche Rolle bei der Mechanik der Drehung zukommt, sondern daß sich die Orientirung der Blüthe lediglich nach der Richtung der Gravitation richtet und von dieser veranlaßt wird. PFITZER wies an der Hand einfacher Versuche weiterhin nach, daß diese geotropischen Drehungen mit aktiver Kraft vor sich gehen, daß sie nicht etwa durch das Übergewicht des ursprünglich oben stehenden schweren Labellums passiv bewirkt werden. Damit charakterisirt sich diese Torsionserscheinung als eine gewöhnliche Orientirungsbewegung, wie sie uns bei so vielen anderen künstlich invers gestellten zygomorphen Blüthen schon begegnet ist. Die vielen und mannigfaltigen Versuche, welche ich meinerseits mit Orchideen anstellte, bestätigen dies ausnahmslos.

Eine genauere Beobachtung der Vorgänge an einem Blütenstande der *Gymnadenia conopsea* R. Br. oder der *Orchis palustris* Jacq. zeigt, daß diese Torsionen der Orchideenblüthen auch die Art des Entstehens mit der schon kennen gelerntem gemein haben, indem sie sich deutlich aus einer Medianbewegung und einer Lateralbewegung zusammensetzen. Eine junge, noch nicht resupinirte Knospe einer solchen Orchidee zeigt in einem gewissen Alter eine aktive Verlängerung der unten liegenden²⁾ Dorsalseite, also eine Mediankrümmung. Kurz darauf beginnt dann eine Seitenkante sich kräftig gegenüber der anderen zu verlängern. Die Blüthe wird dadurch seitlich umgekippt, bald jedoch mit ihrer Symmetrieebene wie die jeder schräg liegenden Blüthe wieder senkrecht gestellt, während die Krümmung der Dorsalseite hauptsächlich am oberen Ende des Fruchtknotens weiter fortschreitet. Es kommt durch dieses Zusammenwirken von Bewegungen eine eigenartige S-förmige Krümmung zu stande, welche aber nicht in einer Ebene verläuft. Die Raumkurve, welche entsteht, gleicht derjenigen im wesentlichen, welche ein Cylinder beschreibt, der in halber Drehung spirallig um einen anderen gewunden ist. — An den mir vorliegenden Blütenständen der *Orchis palustris* macht die normal orientirte Blüthe geradezu den Eindruck, als ob sie nach vollendeter Mediankrümmung durch rohe äußere Gewalt nach außen gedreht und so fixirt worden wäre (Fig. 3). Auch bei *Gymnadenia* verräth sich die kombinierte Torsion durch das äußere Ansehen meist sehr deutlich. Derartige Objekte sind sehr instruktiv gegenüber den Blüthen von *Orchis latifolia* L., *O. Morio* L. und vielen anderen, wo die Fruchtknoten

1) E. PFITZER. Beobachtungen über Bau und Entwicklung der Orchideen. — Über die Umdrehung der Orchideenblüthen. In den Verhandlungen des naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg. Neue Folge, zweiter Band, erstes Heft, pag. 49 u. f.

Außerdem Ders. in »Grundzüge einer vergleich. Morphologie der Orchideen. Heidelberg 1882, pag. 54, 55, 132.

2) Vergl. die Terminologie, Teil I., pag. 203.

mehr gerade gestreckt, und an Ort und Stelle, d. h. um ihre eigene Axe, gedreht erscheinen. Bei genauerem Zusehen findet man aber auch hier, daß jeder Fruchtknoten mit seiner Längsaxe eine Krümmung beschreibt, als ob er um eine dünne, fremde Axe sich herumgewunden, wobei die Dorsalseite am Ende des Fruchtknotens auf die obere Seite der gedachten Stütze gerathen ist. Manche Blüten, besonders jüngere, auch der letztgenannten Arten, bieten dafür geradezu musterhafte Beispiele. Ein wirkliches Drehen an Ort und Stelle, eine »Drillung« der Seitenkanten um die Längsaxe des Organs kommt thatsächlich nicht vor.

Über den Charakter der Mediankrümmung ist nach alF dem vorher Gesagten kein Wort mehr zu verlieren. Was die Lateralbewegung betrifft, so ist dieselbe außer von der Stellung der Blüthe zur Spin- del in der gewissen Weise vom Lichte abhängig, wie es bei Betrachtung der Blüten von *Cytisus* schon dargestellt wurde. Es mag dies HOFMEISTER zu seiner oben citirten Ansicht verführt haben, denn an einseitig beleuchteten Infloreszenzen von *Ophrydeen* findet man die Torsionen thatsächlich in der Weise durchgängig ausgeführt, wie es HOFMEISTER für die hängenden Blüthentrauben des Goldregens beschrieben hat. Seine Angabe bezüglich des Unterbleibens der Drehung im Dunkeln beruht jedenfalls auch auf einer richtigen Beobachtung, aber auf mangelhafter Versuchsanstellung. Eingetopfte Pflanzen von *Orchis latifolia* und *Gymnadenia conopsea*, welche ich im Dunkelzimmer ihren Blüthenschaft strecken ließ, blühten zum Theil auf, ohne ihre Blüten resupinirt zu haben, aber das ganze Aussehen dieser Versuchsobjekte war dabei derartig, daß man die Ausführung energischer Torsionen von diesen Dunkel-arrestanten billig nicht mehr verlangen konnte. Die Blüten und Fruchtknoten waren klein und schwächlich, letztere chlorophylllos, erstere ebenfalls blaß geblieben, die Laubblätter vergilbt und trotz reichlicher Wasserversorgung der Wurzeln theils schlaff und welk geworden. — Brauchbare Versuche werden nur dann erhalten, wenn man den vegetativen Theil der Pflanze selbst im vollsten Tages- resp. Sonnenlicht beläßt und nur den Blütenstand sorgfältig in einen Dunkelrecipient einführt, wo derselbe in nahezu normaler Weise sich ausbildet. Nach dem Öffnen des Recipienten findet man dann sämtliche Blüten auch ohne Lichteinfluß resupinirt. Nur hier und da ist eine in verkehrter Stellung geblieben, ein Verhalten, welches aber auch an jeder normal beleuchteten Blüthentraube im Freien nicht selten zu beobachten ist.

Die sichersten Beweise dafür, daß es sich bei der Drehung der Orchideenblüthe lediglich um ihre Orientirung bezüglich ihrer Lage zur Gravi- tationsrichtung handelt, gewinnt man natürlich durch Verbringen der



Fig. 3.

Einzelne Blüthe von *Orchis pinnatifida*. Das linke äußere Perigonblatt zum Theil entfernt. Fruchtknoten ausgesprochen schraubig torquirt.

Blütenstandsaxe in verschiedene Lagen gegen den Horizont. Kehrt man junge, noch in vollem Wachstum begriffene Blüthenspindeln von Ophrydeen einfach um und erhält sie in der bekannten oben angegebenen Weise¹⁾ straff senkrecht abwärts bis zur Blüthezeit, so öffnen sich alle Blüten, ohne die geringste Torsion auszuführen, da sie alle sich nun von vorn herein in der normalen Stellung befanden. Es vollzieht sich nur eine Hebung in der Vertikalebene, meist aber nicht ganz bis zum normalen Grenzwinkel. An horizontal oder sehräg gelegten Spindeln sind die Torsionen entsprechend kleiner, sie gehen alle soweit, daß die Abwärtsstellung der Labellums auf kürzestem Wege erreicht wird.

Einen Beweis für die Abhängigkeit der Torsion von der Schwerkraft gewinnt man fernerhin durch Versuche mit dem Klinostaten. Da uns Versuche mit diesem Apparat in Zukunft in größerer Zahl beschäftigen werden, so ist es wohl hier am Platze, über die Einrichtung des angewandten Klinostaten, sowie über die Art und Weise der Versuchsanstellung einige Worte zu sagen, indem diese beiden Umstände immerhin im Stande sind, das erhaltene Resultat zu beeinflussen, so daß sie deshalb in Rechnung zu ziehen sind.

Als treibendes Werk für die Klinostatenaxe diente in Ermangelung eines besseren Triebwerkes ein altes Räderwerk einer großen Schwarzwälder Uhr, welches ich soweit umbaute und mit einem sehr kurzen schweren Pendel versah, daß die Axe des großen Zeigers eine volle Umdrehung in 20 Minuten, statt in 60, vollendete. Das Pendel machte 260 Einzelschwingungen in der Minute, die Klinostatenaxe bewegte sich also in etwa 5200 kleinen Rucken einmal um sich selbst. Diese stoßweise Bewegung, welche im gegebenen Falle nur sehr klein aber desto frequenter ist, kann auf das Wohlbefinden der Versuchsobjekte und deshalb auf die Versuchsergebnisse unter Umständen eine Störung ausüben. Genauer bestimmen ließe sich dieselbe nur, wenn man damit die Versuchsergebnisse vergleichen könnte, welche an einem mittels Kegelpendels oder durch Windflügel regulierten Klinostaten erhalten wurden; im allgemeinen habe ich aber eine nachhaltige Schädigung der Versuchspflanzen durch die Stöße des Pendels nicht bemerkt. Um die Pflanzen nun recht lange Zeit unter sonst möglichst normalen Zuständen halten zu können — was nicht möglich ist, wenn sie abgeschnitten und in Wasser tauchend an der Klinostatenaxe befestigt werden — so wurde die eingewurzelte Pflanze sammt dem Erdballen, mit welchem sie verwachsen war, in eine kreisylindrische Thonzelle gebracht, wie sie in galvanischen Elementen zur Verwendung kommen. Die Zelle wurde mit der Drehaxe des Uhrwerks fest verbunden und bewegte sich leicht und genau horizontal auf einem Lager von vier Friktionsrollen. Ein rechtwinklig gebogenes Triichterrohr, dessen langer Schenkel bis nahe an den Boden der Thonzelle reichte, diente zur Bewässerung des Erdballens.

1) Teil I. pag. 205.

dessen Durchlüftung im Interesse der Wurzelathmung durch die poröse Thonzelle hindurch hinreichend gesichert war. Der ganze Apparat war dicht an einem offenen, breiten und hohen Südfenster aufgestellt, so daß er während mehrerer Stunden des Tages direktes Sonnenlicht hatte. Das Uhrwerk war dabei so hoch aufgehängt, daß das treibende Gewicht an der Kette 12 Stunden brauchte, bevor es den Fußboden erreichte. Mittels der genannten Vorrichtung gelingt es nun leicht, Pflanzen während mehrerer Wochen oder Monate bei kräftigem Wachstum, aber der einseitigen Gravitationswirkung entzogen, zu unterhalten. Eine junge Pflanze der *Orehis latifolia*, im ersten Frühjahr aus dem Wiesengrunde ausgehoben, durchlief an diesem Klinostaten ihre volle Entwicklung, einschließlic der Reife ihrer Samen nach künstlicher Befruchtung, in voller natürlicher Üppigkeit. Feucht gehaltene Sphagnum-Rasen, in der nächsten Umgebung der Versuchspflanzen ausgebreitet, erhielten den Wasserdampfgehalt der Luft auf relativ hohem Grade. Die am Klinostaten meist sehr stark auftretenden Nutationen des sich streekenden Blüthenschafes werden zweckmäßig durch lose Befestigung desselben an einem geraden Holz- oder Elfenbeinstab an zu großen Amplituden gehindert.

Die Blüten unserer Orchisarten öffnen sich unter diesen Umständen ohne Drehung des Fruehtknotens, womit der Nachweis, daß die Gravitation bei den Torsionen von maßgebendem Einflusse ist, abermals auf anderem Wege erbracht ist. Künstlich befruchtet, brachten auch diese nicht resupinirten Blüten, wie gesagt, normale große Samenkapseln zur Reife.

Der Umstand, daß gerade in der Familie der Orchideen Formen vorkommen, welche den Blütenstiel resp. den, diesen vertretenden unterständigen Fruehtknoten um 360° drehen, so daß das Labellum an der aufrechten Spindel wieder wie in der Knospelage nach oben gerichtet wird, veranlaßte mich, mit den mir zu Gebote stehenden Ophrydeen eine Reihe von Versuchen anzustellen, um das Verhalten der Blüten kennen zu lernen, welche nach ausgeführter Resupination eine erneute Umkehrung erfahren. Das Verhalten von vielen Hunderten von Orchideenblüten, welche zu solchen Versuchen verwandt wurden, war, wenn sie überhaupt noch wachstumsfähig und zu Orientirungsbewegungen angelegt waren, immer das gleiche: Sie kehrten, wie die ähnlich behandelten *Cytisus*blüten, durch Auflösen der Torsion in ihre Normalstellung zurück.

Bei den Versuchen wurde so verfahren, daß Orchispflanzen, deren älteste Blüten sich eben bis zu 480° gedreht hatten, im Freien auf dem Experimentirtische in bekannter Weise ganz abwärts fixirt wurden. Der Torsionswinkel der Blüten, welcher sich durch die Verschiebung der Blüthensymmetrieebene gegen die Vertikale zu erkennen giebt, wurde auf eine vorgesetzte Glasplatte projizirt und seine Veränderungen so gemessen. Zu diesem Zwecke waren die Platten mit einer sehr dünnen Schicht eines

wasserhellen Firnisses überzogen worden, auf welche mittels einer Nadelspitze und eines kleinen Lineals die Projektionen der Symmetrieebenen aufgetragen wurden.¹⁾ Um eine Verwechslung der Blüten zu vermeiden, wurden dieselben mit verschiedenen Farbenzeichen auf wechselnden Perigonstellen versehen. Auf diese Weise kann man eine große Zahl gleichzeitiger Versuchsobjekte auf sehr einfachem Wege genau identifizieren.

Nach dem Abwärtskehren der Spindel war bei den jungen, eben in der Drehung befindlichen Blüten noch ein Zunehmen der angefangenen Torsion während der Dauer eines bis mehrerer Tage bemerkbar. Die Nachwirkung der früheren Verhältnisse zeigte sich hier in hohem Grade, wie sich überhaupt die Orchideen, man möchte sagen durch ein gewisses Phlegma auszeichnen. Nach einer gewissen Dauer tritt dann der Ruhe- und Wendepunkt ein, von dem aus die Rückkehr verhältnismäßig rasch vollendet wird. Sehr eigentümlich sind Schwankungen der Lage der Symmetrale, welche ich bei manchen Blüten, die aus der resupinirten Stellung unter diesen Umständen zurückkehrten, beobachten konnte. Es zeigte sich da in einigen Fällen ein Überschwenken über die normale Lage hinaus, ein Verhalten, welches sich unschwer aus dem eben charakterisirten Phlegma der Bewegungen erklären läßt. Auffallender und physiologisch sehr merkwürdig sind aber Schwankungen, welche in umgekehrter Richtung auftraten. Dieselben traten meist an ganz jungen Knospen auf, welche an aufrechter Spindel die Resupinationsbewegung kaum begonnen hatten. An der darauf abwärts gekehrten Spindel gingen diese nach einiger Zeit durch Auflösen ihrer Torsion nach der Normalstellung zurück, bis sie plötzlich wieder, gleichsam als eine Reminiszenz an die früheren Verhältnisse, eine Torsion in dem früheren Sinne ausführten, um schließlich doch wieder in die Normalstellung zurückzukehren. Um ein anschauliches Bild von der Bewegungsweise schon torquirter Blüten an abwärts fixirter Spindel zu geben, sollen nachfolgend die auf 3 abgerundeten Torsionswinkel dreier einzelner Blüten herausgegriffen werden, welche sich durch verschiedenes Verhalten auszeichneten. Der Buchstabe *l* oder *r* hinter den Winkelgraden bezeichnet den Sinn der Torsion nach links resp. nach rechts.

Erste Blüthe. Abwärts gekehrt am 3. Juni.

3. Juni als Knospe	torquirt um	40 °	<i>r</i>	} Torsion weitergegangen durch Nachwirkung.
4. » » » »	»	75 °	<i>r</i>	
5. » » » »	»	90 °	<i>r</i>	
6. » » Blüthe	»	80 °	<i>r</i>	
7. » » » »	»	40 °	<i>r</i>	
8. » » » »	»	0 °		
9. » » » »	»	0 °		

¹⁾ Derartige Projektionsplatten leisten mir schon längere Zeit vorzügliche Dienste und empfehlen sich auch besonders dadurch, daß sie nach Gebrauch gesäubert und mit frischer Firnißschicht überzogen werden können.

Zweite Blüthe. Abwärts gekehrt am 3. Juni.

3. Juni als Knospe	torquirt um	45° l
4. » » » » »	»	95° l (bis hierher Nachwirkung.)
5. » » » » »	»	15° l
6. » » Blüthe » »	»	5° r! (Überschwenken.)
7. » » » » »	»	20° r
8. » » » » »	»	0°
9. » » » » »	»	0°

Dritte Blüthe. Abwärts gekehrt am 6. Juni.

6. Juni als Knospe	torquirt um	45° l
7. » » » » »	»	25° l
8. » » » » »	»	5° l
9. » » » » »	»	0°
10. » » » » »	»	40° l (Rückschwenken.)
11. » » » » »	»	60° l
12. » » » » »	»	0°
13. » » » » »	»	0°
14. » » » » »	»	0°

Es soll hier gleich, um Irrthümer zu vermeiden, noch einmal darauf hingewiesen werden, daß die obigen kleinen Tabellen nicht etwa Durchschnitzahlen liefern, sondern daß dabei besonders exquisite Beispiele aus einer großen Zahl weniger auffallender Fälle herausgegriffen sind.

Das durch das Beispiel der dritten Blüthe illustrierte Verhalten ist ein höchst sonderbares. Wenn dasselbe nicht von autonomen Ursachen herührt, die in solchen Blüten ja zufällig thätig sein können, dann wird es wohl daher kommen, daß ein noch unter anderen äußeren Bedingungen aufgenommenener Reiz nachträglich und plötzlich ausgelöst wird. Dies Verhältnis liegt bei jeder Nachwirkung vor, das Merkwürdige in dem speziellen Falle ist nur das, daß eine Nachwirkung sich in akuter Weise geltend machen würde zu einer Zeit, wo der antagonistische Reiz seine Auslösung zum Theil schon erfährt. Ein zeitweiliges Latentbleiben irgend einer Einwirkung ist in der animalischen Physiologie und der Pathologie eine längst hekannte Erscheinung, und so dürfen wir uns in diesem Falle vielleicht mit Recht die Vorstellung bilden, daß das Rückschwenken die Reaktion gewisser Zellparticen auf einen älteren stark empfundenen Reiz ist, welche die von einem neuen Reize erst kürzlich induzirte Reaktion zeitweilig überstimmt. Es scheint dies eine etwas gezwungene Erklärungsweise, die Thatsache selbst deutet aber darauf hin, daß die Sache nicht einfach liegen kann. Einer komplizirten Erklärung darf man aber auf physiologischem Gebiete keinerlei Mißtrauen entgegenbringen, im Gegentheil, die Pflanzenphysiologie wird voraussichtlich, wie die vorangeschrittenere thierische, denselben Weg von einfacheren Vorstellungen zu komplizirteren wandern müssen, wenn ein annähernd richtiges Verständnis von Lebensfunktionen ergründet werden soll.

Eine leicht zu beobachtende Erseheinung, welcher bislang eine besondere Aufmerksamkeit noch nicht zugewandt wurde, ist das Rückgängigwerden der Torsion des Fruchtknotens während der Sammentwicklung. Der dünne gedrehte Fruchtknoten schwillt bei diesem Vorgange bedeutend an, ohne erheblich in der Länge zuzunehmen. Mit der Anschwellung hält dann die Geradestreckung der vorher schraubig verlaufenden Seitenkanten ziemlich gleichen Schritt. Diese Rückdrehung ist nun von äußeren Richtkräften, von Licht und Gravitation unabhängig. Bei Orhispflanzen, welche mit gedrehten Fruchtknoten in den Klinostat eingesetzt werden, wird die Torsion bei der Samenreife ebenso rückgängig gemacht, wie bei solchen, welche der einseitigen Schwerkraft- und Lichtwirkung unterworfen bleiben. Die Geradestreckung ist demnach autonom und kommt rein mechanisch dadurch zu Stande, daß das hinzukommende Dickenwachsthum das Längenwachsthum des Organes bedeutend überwiegt. Die sich wenig verlängern den peripherischen Kanten werden dann auf dem kürzesten Wege ausgespannt, d. h. sie laufen zuletzt in gerader Linie auf der Außenfläche entlang. Das rein mechanische Moment, welches dabei in Wirksamkeit ist, kann man natürlich an jedem todtten Körper ebenso gut studiren. Eine in schlaffem Zustande um ihre Längsaxe gedrehte Schweinsblase zum Beispiel verliert ihre Torsion ganz aus demselben Grunde, wenn man unter genügendem Druce Wasser in dieselbe preßt. Das Dickenwachsthum des Orhisfruchtknotens ist aber nicht eigentlich durch Anschwellung von Füllgeweben veranlaßt, da er im Innern nur lockere Samen trägt; es wird vielmehr wesentlich dadurch veranlaßt, dass die drei Wände, welche die Samenleisten tragen (die »Fruchtklappen« nach EICHLER), bedeutend an Breite zunehmen. Sie werden 3—5 mal so breit, als sie während der Blüthezeit waren, und etwa noch einmal so dick. Die schmalen »nervenartigen Zwischenstücke« verändern ihre Dimensionen nicht wesentlich. Wird der Turgor der Gewebe, welcher demnach die Auflösung der Torsion offenbar veranlaßt, durch Plasmolyse aufgehoben, dann wird die frühere Torsion in gewissem Grade wieder hergestellt. Es wurde dies in der Weise gefunden, daß ein halbreifer Fruchtknoten sammt einem kurzen Stengelstücke in einer Schale mit 48 procentiger wässeriger Kochsalzlösung mit der Basis gut fixirt wurde. Durch das freie Ende des Fruchtknotens wurde ein feiner Draht als Zeiger gezogen, dessen Anfangsrichtung auf einer gefirnigten, oben über die Schale aufgeklebten Glasplatte eingeritzt wurde. Nach vollendeter Plasmolyse wurde die Richtung des Drahtes abermals auf die Glasplatte vertikal projizirt und der Winkel der beiden Richtungen dann gemessen. Derselbe betrug im Sinne der Torsion bei verschiedenen Versuchsobjekten 4—40 Grad; bei anderen Fruchtknoten war keine Bewegung des Zeigers zu bemerken. Negative Resultate haben aber gegen die Richtigkeit der eben geäußerten Anschauung keine Beweiskraft, da ein Rückgehen auf frühere Verhältnisse durch Plasmolysiren keineswegs

eo ipso bedingt wird. Es würde dies nur dann der Fall sein, wenn dabei Dehnungen bei vollkommen elastischen Geweben vorgelegen hätten. Mangel an Elastieität und echtes Wachstum stehen dem aber in vielen Fällen entgegen.

Daß die Auflösung der Torsion nur dem Dickenwachstum des Fruchtknotens zuzuschreiben ist, darauf deutet auch schon der Umstand hin, daß bei *Neottia nidus avis* zum Beispiel, wo die Torsion vornehmlich in den unteren Stieltheil fällt, dieselbe bei der Fruchtreife nicht rückgängig gemacht wird, weil eben der Stiel kein erhebliches Dickenwachstum zeigt.

Bevor wir nun zusehen, in welcher mannigfachen Weise einzelne Orchideengattungen und -arten für die Normalstellung ihrer Blüten sorgen, wollen wir ein paar einfache Versuche mit einigen Ophrydeen betrachten, welche nicht nur einige bei gewissen Orchideen vorkommende Stellungsverhältnisse näher beleuchten, sondern auch für das Verständniß der Lateralbewegung von Bedeutung sind.

Wird an einer kräftigen noch jungen Blüthenspindele oberhalb noch unterquirter Blüten vorsichtig der Gipfel mit den jüngeren Knospen abgeschnitten, so zeigt die Blüthe, welche jetzt die oberste geworden, besonders wenn man ihr durch Entfernen der gegenüberstehenden und nächststehenden Schwesterblüthen freien Bewegungsraum schafft, eine Orientirung in die Normalstellung auf eigenartige, ungewohnte Weise. Der Fruchtknoten dieser Blüthe wird nämlich dann nicht wie sonst torquirt, sondern biegt sich einfach mit Hilfe der Mediankrümmung über den Spindelstumpf hinüber, so daß die Blüthe in normaler Stellung anlangt, indem sie auf die andre Spindelseite übernickt. (Siehe Fig. 4.) Die ihr nächste zeigt zuweilen das gleiche Verhalten, indem sie sich ebenfalls median krümmt, so weit, bis auch sie nach der andern Seite übernickt. Dies Experiment ist mir mit *Orchis militaris*, *O. latifolia*, *O. morio*, *O. maculata* und *Gymnadenia conopsea* jedesmal gelungen, ein Zeichen dafür, daß die Erscheinung nicht etwa ausnahmsweise auftritt. Auch kann jede noch unterquirte Knospe dazu ausersehen werden, sich allein durch Mediankrümmung zu orientiren, wenn man sie auf die eben beschriebene Weise künstlich zur Endknospe macht.

Diesem Versuch lege ich eine besondere Bedeutung bei, weil er deutlich darauf hinweist, daß die geotropische Mediankrümmung den Cardinalpunkt der ganzen Orientirungsbewegung darstellt. Es unterbleibt hier eben nur die Lateralbewegung, welche sich sonst mit ihr kombinirt und durch Hervorrufen einer Torsion den Charakter jener ersteren etwas verwischt, aber nicht wesentlich alterirt. Die Annahme, daß die Gravitation direkt auf eine Torsion hinwirke, ist, wenn man für diese



Fig. 4.

Gymnadenia conopsea R. Br.
Blüthe isolirt. Die Orientirung ausschließlich durch Mediankrümmung erreicht.

künstlich endständig gemachten Blüten nicht total andere Voraussetzungen, als für die Schwesterblüten machen will — was aber durch nichts gerechtfertigt ist — durch diesen Versuch vollständig ausgeschlossen. Weiterhin, und das ist ein nicht minder wichtiger Punkt, geht aus diesem Versuche hervor, daß die Lateralbewegung von den hier entfernten Theilen gewissermaßen induziert wird. Dieselbe Blüthe, welche sich jetzt nur median krümmte, würde die Lateralbewegung in vollem Maße ausgeführt haben, wenn das obere Spindelstück und die gegenüber sitzenden Blüten nicht entfernt worden wären. Die Lateralbewegung der Orchisblüthe wird demnach von benachbarten Organtheilen aus inducirt — ob dies ein direkter oder ein indirekter Stimulus ist, das soll erst später in Erwägung gezogen werden.

Nach diesen Versuchen an einigen der gemeinsten Orchideen mit charakteristischen Orientierungstorsionen sollen nun gelegentlich eines raschen Überblickes über die ganze Familie der Orchideen die uns speziell interessirenden Fälle besonders herausgegriffen werden, bei welchen die Orientierung für gewöhnlich anders als durch Torsion um eine halbe Peripherie erreicht wird. Die hier zu betrachtenden Verhältnisse werden neue Illustrationen zur Entstehung der Orientierungstorsionen liefern.

Im Anschluß an den zuletzt erwähnten Entgipfelungsversuch interessiert hier zunächst die Art und Weise, wie die Gattungen *Ophrys* und *Serapias* im Allgemeinen ihre Blüten einstellen. Es geschieht dies nämlich allein durch eine Mediankrümmung, welche ein Ueberblicken nach der anderen Spindel-seite zur Folge hat — ohne Torsion. Besonders ausgeprägt ist diese einfachste Art der Orientierungsbewegung bei fast allen *Ophrys*-arten, weniger weitgehend bei den *Serapias*-arten, wo meist nur der kurze obere Theil des Fruchtknotens gekrümmt ist. Die Blüten sind bei diesen Gattungen weit von einander entfernt und behindern sich gegenseitig in ihren Bewegungen nicht. Exotropie ist nicht, oder nur in ganz vereinzelt Fällen zu beobachten. Nur hier und da trifft man an Blütenständen von *Ophrys*-arten auch Blüten an, die mehr oder weniger exotropisch nach der Seite gerückt sind, noch seltener findet man Blüten, deren Exotropie eine vollkommene ist und die dann bis 180° torquirt sind.¹⁾ Die Verhältnisse bei den *Ophrys*-arten sind für das Verständniß der Torsionsmechanik äußerst instruktiv. Daß die Exotropie den meisten *Ophrys*-blüthen fehlt, das kommt nicht allein von dem großen Abstand der Blüten von einander; denn erstens kann die Exotropie auch trotz eines solchen zuweilen auftreten, zweitens ist dieselbe in der Regel stark vorhanden bei den Blüten von *Orchis anatolica* Boiss., *O. iberica* MB. und *Cephalanthera rubra* Rich. u. a., welche in eben so weiten Abständen an der Spindel sitzen, wie die

1) Siehe beispielsweise die Abbildungen von *O. oxyrrhynchos*, *O. thendredinifera* in REICHENBACH fil.: »Die Orchideen der deutschen Flora.« Tab. 462 u. 463.

der nicht exotropischen Ophrysarten. Der Anlaß zu der exotropischen Lateralbewegung geht da augenscheinlich allein von der Spindel aus, da nahe benachbarte Blüten fehlen.

Bei *Gymnadenia cucullata* Rich. finden sich nach REICHENBACH's Abbildungen¹⁾ Tab. 448, I, beide Orientirungsweisen neben einander vor. Ebenso verhält sich auch *Aceras secundiflora* Ldl. Auf die Abbildungen REICHENBACH's kann man sich in dieser Beziehung mit ziemlicher Sicherheit verlassen. Wo ich Gelegenheit hatte, natürliche Objekte mit seinen Darstellungen zu vergleichen, fanden sich die Verhältnisse immer naturgetreu wiedergegeben und gerade darin unterscheiden sich die Darstellungen dieses Autors vortheilhaft von denen vieler anderen, daß die Torsionen mit der sonstigen Stellung der Blüten in gutem Einklange stehen. Hatte doch REICHENBACH, wie er in der Vorrede zu seinem Orchideenwerke sagt, zuerst die Gattungen auf die Frage hin geordnet, ob die Fruchtknoten gedreht oder gerade wären. Erst später, nach der Entdeckung, »daß diese Organe in denselben Gattungen in beiden gedachten Weisen auftreten«, verließ er diese Einteilungsweise.

Die bei Ophrys die ganze Länge des Fruchtknotens einnehmende Krümmung ist bei anderen Gattungen oft auf die scharfe Biegung einer kurzen oberen oder unteren Strecke des Fruchtknotens oder seines Stieles beschränkt (Fig. 5), (Serapias, Spiranthes, Phajus- und Pachychilusarten z. B.) wie auch die Torsion selbstverständlich nur auf einer kurzen Strecke auftreten kann (*Neottia nidus avis*). *Cypripedium* besitzt meist nur eine, scheinbar endständige Blüte, welche durch Verlängerung der Dorsalseite, wie die oberste Blüte einer entgipfelten Orchisspindel überrückt. Ist der Blütenstand mehrblütig, dann verhalten sich die unterhalb stehenden Blüten entweder wie die von Ophrys oder sie sind exotropisch und drehen sich um 180° nach außen. (*Cypripedium* — *Selenipedium caudatum* Ldl. —) Bei der letztgenannten Spezies ist oft auch die oberste Blüte lateral gedreht, indem sie sich von der nächst unteren wendet.

Auf interessante Weise wird die Normalstellung bei den Blüten von *Spiranthes autumnalis* Rich. begünstigt, indem die Spindel, welche die Blüten auf besonderen Vorsprüngen trägt, selbst in erheblichem Maße gedreht er-



Fig. 5.
Links *Ophrys bombylifera* Willd., rechts *Serapias Lingua* L. (Nach REICHENBACH.)

1) l. c.

scheint, so daß die in bestimmter Weise um die Spindel vertheilten Blüten in einer sehr schwach gewundenen steilen Spirale über einander zu stehen kommen. Die Fruchtknoten sind durch ihre Insertionsweise und die eigenartige Drehung der Spindel in eine Lage gebracht, daß sie zur Erreichung der Normalstellung einer sehr geringen Eigenbewegung bedürfen. Ein geringes Übernicken reicht dazu vollkommen aus. Hier und da zeigen sich auch ungedrehte Spindeln von *Spiranthes autumnalis*. Die Blüten stehen an diesen nicht in einer so sehr steilen Spirale, sondern sind nach verschiedenen Richtungen hin orientirt und der Dicke der Spindel gemäß, welche sie zu einer erheblichen Lateralbewegung zwingt, indem die Blüten seitlich an ihr vorbei gebogen werden, auch etwas torquirt. Im Großen und Ganzen stimmt *Spiranthes* mit *Serapias* ziemlich überein, was auch aus den Abbildungen, welche REICHENBACH von *Sp. aestivalis* Rich. und *Sp. australis* Ldl. mit ungedrehten Spindeln giebt¹⁾, deutlich hervorgeht. Die Torsion verläuft nicht in allen Blüthenspindeln gleichsinnig und bei einzelnen unterbleibt sie, wie schon erwähnt, vollständig. Auf 10 lebende Exemplare der *Spiranthes autumnalis* kam bei meinem Beobachtungsmaterial eines, dessen Spindel überhaupt nicht gedreht war; die Spindel von dreien war links, die von sechsen rechts torquirt.

In der Familie der Orchideen zeigen sich, wie ein Blick in ein Orchideenhaus lehrt, die mannigfachsten Orientungsverhältnisse, die, wie wir gesehen, sogar bei ein und demselben Individuum verschieden sein können. Die ganze Mannigfaltigkeit tritt so recht hervor bei Epiphyten, deren Blüthenspindeln oft nicht vertikal gerichtet sind, sondern irgend welche andere Lage im Raume einnehmen. Ohne auf die dabei zu beobachtenden nebensächlicheren Momente einzugehen, sei nur das betont, daß in allen Fällen die Vertikalbewegung auf das Klarste sich als die Seele der ganzen Orientirung zu erkennen giebt und daß größere oder geringere Torsionen nur in so weit auftreten, als durch Lateralbewegungen die Stellung der Blüthe zur Spindel oder zum Licht verändert wird. —

Bisher war nur von Orchideen die Rede, welche das Labellum vertikal abwärts zu stellen suchen — es geschieht das bei der großen Mehrzahl aller Repräsentanten dieser Familie. Außerdem giebt es aber eine Reihe von Formen, welche normaler Weise die Lippen nach oben richten, während wieder andere überhaupt keine Orientirung bezüglich des Erdradius annehmen. In den Fällen, wo die Lippe nach oben gestellt wird, fällt die physiologische Dorsalseite mit der morphologischen Oberseite zusammen. An aufrechter Spindel tritt demnach für gewöhnlich keine Drehung²⁾ ein, während bei senkrecht herabhängender Mutteraxe exotropische Blüthen

1) Nach dem REICHENBACH'schen Text sind die Ährenspindeln gedreht, abgebildet sind untorquirte. BLUME stellt in seiner Flora Javae Tomus I (Orchid.) tab. 38 *Spiranthes* (*Gyrostachys*) *australis* mit stark torquirter Spindel dar.

2) Oder eine solche um 360°.

um 180° torquieren. Diese spezielle Art der Orientirung, bei welcher die Lippe an hängender Spindel oben hin gebracht wird, kommt u. a. vor bei *Angreem superbum* Pet. Th., *Cynoches Warezewiezii* Rehb. f., *Masdevallia verrucosa* Rehb. f.¹⁾ und *Brassia maculata* R. Br. An *Masdevallia* hat PFITZER durch den Versuch festgestellt, daß das Labellum aus jeder ihm künstlich gegebenen anderen Lage wieder nach oben gebracht wird.

Auf eigenartige Weise erlangt das Labellum von *Gongora*-Arten in der Blüthe die oberste Stellung. Die Blüten sitzen hier an hängenden Spindeln und das Labellum wird durch eine Mediankrümmung, welche abwärts erfolgt, oben hin gebracht. Es tritt da mit anderen Worten der eigenthümliche vielleicht einzige Fall ein, daß die Dorsalseite durch eine nach unten eingeleitete, gleichsam positiv geotropische Krümmung oben hin gelangt. Da die Blüten nicht exotropisch sind, so erhält dadurch der Blütenstand einer *Gongora* das bekannte eigenartige Aussehen. — Es bieten die eben angeführten Fälle ein hohes biologisches Interesse dar; für die hier in den Vordergrund der Betrachtung gestellte Genesis der Torsionen haben sie weiter keine wesentliche Bedeutung.

Ein wesentlich neues Moment bieten dagegen *Microstylis*- und einige *Malaxis*-Arten, auch *Angreem superbum*. Hier ist, wie angegeben wird, die Lippe an aufrechter Spindel auch nach oben gestellt. Diese Stellung ist aber nicht etwa dadurch veranlaßt, daß der Fruchtknoten untorquirt bleibt, sondern dadurch, daß er um eine ganze Peripherie, um volle 360° gedreht ist, wodurch wieder die ursprüngliche Knospelage erreicht wird. DARWIN²⁾ drückt sein Erstaunen über diese eigenartige Erscheinung in folgenden Worten aus: »The position of the labellum is the more remarkable, because it has been purposely acquired, as shown by the ovarium being spirally twisted. In all orchids the labellum is properly directed upwards, but it assumes its usual position on the lower side of the flower by the twisting of the ovarium; but in *Malaxis* the twisting has been carried so far that the flower occupies the position which it would have held if the ovarium has not been at all twisted and which the ripe ovarium afterwards assumes by a process of gradual untwisting.«

Zu Experimenten stand mir leider keine dieser sonderbaren Formen zur Verfügung, so daß ich nicht sagen kann, ob das Labellum auch bei schräger resp. horizontaler Stellung der Spindel oben hin gebracht wird, oder ob die Drehung unter allen Umständen um 360° erfolgt. Man könnte versucht sein, die Erscheinung so zu erklären, daß in einem gewissen Alter der Blüthe (resp. Knospe) das Labellum normal unten hin gerichtet wird, während es zur Blüthezeit durch eine innere Umstimmung wieder die höchste Stelle einzunehmen hätte. Diese Erklärung wäre keineswegs eine gesuchte, denn es

1) Nach PFITZER, Grundzüge einer vergl. Morph. d. Orch. pag. 54. 432.

2) CH. DARWIN, The various contrivances by which Orchids are fertilised by insects. (On the fertilisation of Orchids) London 1877. pag. 431.

finden sich selbst bei radiatblüthigen Arten der Beispiele genug, wo die Blüten in verschiedenen Altersstadien ganz bestimmte und wechselnde Lagen zum Horizont einnehmen. So entstehen viele Blüten, wie die des Mohns, in aufrechter Stellung, richten sich durch aktive Krümmungen abwärts, um später sich wieder in derselben Weise aufrecht zu stellen. Die für *Malaxis* in Anregung gebrachte Annahme wäre also durch weitverbreitete Analogien gerechtfertigt. Es tritt dabei nur eine Schwierigkeit zu Tage, nämlich die Beantwortung der Frage, warum lösen die Knospen bei der Rückkehr in ihre angeborne Stellung die entstandene Torsion nicht auf? Die Auflösung der vorhandenen Torsion haben wir bisher als durchgängige Regel kennen gelernt, welche zu der hier vertretenen Erklärungsweise der Torsion in engster Beziehung steht. Man sollte danach erwarten, daß die in ihre Knospenlage zurückstrebenden *Malaxis*-Blüthen sich ebenso verhielten, wie *Orchis*- oder *Cytisus*-Blüthen, deren Spindeln man nach der Resupination umkehrt. Welche Gründe vorliegen, daß dies bei *Malaxis* nicht geschieht, das ließe sich erst bei Versuchen mit lebenden Objekten beantworten. Nur so viel soll hier erwähnt werden, daß die Weiterdrehung bis zu 360° sich nicht etwa mit unserer Torsionserklärung gar nicht in Einklang bringen ließe, sondern sich unter der Voraussetzung sehr wohl damit vereinigen läßt, daß die Lateralbewegung bei der erneuten Orientirung dieselbe Seite begünstigt, welche sie zuerst förderte, während die *Epinastie* eine sehr geringe ist. Es müßte dies z. B. dann zutreffen, wenn regelmäßig vor der neuen Orientirung ein Übersehwenken stattgefunden hätte, wie es bei allen *Orchideen* zuweilen vorkommt. Nach einem derartigen Übersehwenken liegen die Verhältnisse wesentlich anders und der kürzeste Weg in die ursprüngliche Lage ist der durch Weiterdrehen zurückzulegende.

Die Orientirungsweise der *Malaxis*blüthe steht ziemlich isolirt in der Reihe der mannigfachen Orientirungsbewegungen da und es war mir deshalb von größtem Interesse, durch Zufall eine Analogie zu finden, die freilich einen nicht normalen Fall betraf. An einem kräftigen Exemplar der *Lobelia splendens* var. *atro-sanguinea*, welche eben zu Hunderten in unseren Anlagen gezogen wird, und deren Blüten, wie hier vorgreifend mitgetheilt werden soll, genau wie die der *Orchideen* vor dem Aufblühen resupinirt werden, fand ich zwei Blüten vor, deren Lippen akroskop orientirt waren, und deren Blütenstiel ebenfalls nicht unterquirt geblieben war, sondern wie die Stiele und Fruchtknoten von *Malaxis* sich um volle 360° gedreht hatte. Es ist dies bei der genannten Pflanze ein gewiß seltener Ausnahmefall, derselbe zeigt jedoch, wie eine Drehung um eine ganze Peripherie bei dorsiventralen Organen unter Umständen auftreten kann. Die eine der beiden abnorm gestellten Blüten wurde untersucht, ohne daß sich jedoch irgend eine Abweichung gezeigt hätte, welche dies sonderbare physiologische Verhalten dem Verständniß näher gebracht hätte. Die andere Blüthe wird in Spiritus bewahrt.

Ein letzter Fall, welcher bei der Stellung der Orchideenblüthen beobachtet ist, braucht uns hier nicht lange zu beschäftigen. Es betrifft derselbe diejenige Kategorie von Blüthen, welche bezüglich ihrer Lage zum Horizont unempfindlich sind, oder doch nicht das Vermögen besitzen, auf geotropische Reize zu reagiren. Die Stellung der Blüthe im Raume richtet sich da natürlich ganz nach der Lage der Mutteraxe, oder bei gebogenen oder gekrümmten Spindeln nach der Lage des kleinen Stückes, dem der unbewegliche Blüthenstiel gerade inserirt ist. So findet man an einer, in schrägem Bogen herabhängenden Blüthenähre von *Dendrobium glumaceum* Ldl. die Symmetrieebene der basalen Blüthchen schräg, mit dem Labellum oben, eine Strecke weiter an der Spindel horizontal, entsprechend weiter wieder schräg, mit dem Labellum unten, und schließlich vertikal, mit dem Labellum unten, stehen. Ein Gleiches beobachtete ich an einem blühenden Exemplar der *Laelia albida* Baten. Die Blüthen waren an der von mir im Frankfurter Palmgarten beobachteten Pflanze an horizontal überhängender Spindel entwickelt und hatten ihre Lippen alle der letzteren zugekehrt. Ob dies freilich das normale Verhalten ist, kann ich wegen Mangels an Vergleichsmaterial nicht entscheiden. — Auch konnte ich leider nicht experimentell untersuchen, ob hierher auch die Gattungen *Nigritella* und *Epipogon* zu zählen sind, deren Lippe an aufrechter Spindel oben stehen bleibt, oder ob bei schräger Stellung der Spindel die Knospenstellung als spezifische Normalstellung wieder aufgesucht wird, wie bei *Masdevallia verrucosa*.

Es würde außerhalb des Rahmens unserer Aufgabe liegen, nun alle Orchideengattungen und -Arten einzeln aufzuführen, bei welchen diese oder jene Orientierungsweise die gebräuchlichste ist. Wir wollen uns hier damit begnügen, das thatsächliche Vorkommen sehr verschiedener Wege, auf denen die Normalstellung erreicht werden kann, kurz übersehen zu haben. Wir wollen diese hochinteressante Pflanzenfamilie, mit deren außerordentlicher Vielgestaltigkeit nicht einmal die dem Proteus nachbenannte Familie, die der Proteaceen, wetteifern kann, nicht verlassen, ohne einmal danach gefragt zu haben, was denn wohl der Grund dafür sein kann, daß die Orchideenarten das Labellum akroskop, die ganze Blüthe also eigentlich in verkehrter Stellung anlegen. Eine Antwort ist schon darauf zu geben möglich, aber es ist vorläufig nicht zu sagen, ob dieselbe auch thatsächlich zutrifft. Eine einzige Beobachtung, die man jederzeit an den Paradenpflanzen eines Orchideenhauses, den Stanhopeen, machen kann, legt diese Antwort nahe. Diese Stanhopeen haben eine hängende Blüthenspindel und an dieser sind dann die Blüthen durch die Akroskopie des Labellums so angelegt, daß sie ohne eigenes Zuthun sich von vorne herein in normaler Stellung entwickeln und entfalten. Sind nun Epiphyten mit herabhängender Spindel die nächsten Stammpflanzen unserer und aller Erdorchideen, dann löst sich die Frage in einfacher Weise, wobei der Annahme eines Überganges der Infloreszenzaxe von positivem zu negativem Geotropismus kein Hinderniß entgegensteht.

Derartige Übergänge kommen, wie eben noch erwähnt, selbst in der Lebensgeschichte eines einzelnen Individuums vor. Das Plasma eines und desselben Organes kann in verschiedenen Entwicklungsstadien auf ganz gleiche Reize in verschiedenster Weise reagiren, wie es die Blütenstiele des Mohns, die blüthentragenden Stengel des Pelargonium¹⁾ gegenüber der Schwere, die Blütenstiele der *Linaria cymbalaria* gegenüber dem Licht thun. Eine derartige Umstimmung ist also keineswegs etwas Außerordentliches.

Die oben gegebene Erklärung für die eigenartige Anlage der Orchisblüthe hat die Einfachheit — aber auch nichts weiter für sich, was ich zu ihren Gunsten hier anführen könnte. Ganz dieselbe Frage tritt uns aber noch einmal bei den Lobeliaceen und anderen Pflanzen in ihrer ganzen Räthselhaftigkeit entgegen. Bei den letzteren bieten sich dieselben Anlageverhältnisse dar, aber es sind keine epiphytischen Familienangehörige vorhanden, welche man als die Urformen ansehen könnte, und es ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß diese Formen selbst früher einmal ein Baumleben geführt haben,²⁾ oder an senkrechten Wänden wuchsen, wo sie hängende Blüthenspindeln entwickeln konnten.³⁾ Wir werden bei diesen Formen aber durch einzelne vorhandene Übergänge auf eine andere plausible Erklärungsweise ihrer Eigenheit geführt. — Mit der Annahme einer »inneren Disposition« zu der Ausbildung, wie sie thatsächlich vorliegt, ist freilich weiter nichts gesagt, als was man eben vor sich sieht, und an die Stelle der einen Frage ist eine andere getreten, die uns nicht einen Schritt weiter bringt. Auf die exakte Lösung derartiger hochinteressanter Räthsel muß eben die Pflanzenphysiologie noch — und wahrscheinlich noch geraume Zeit — verzichten.

Nach der eingehenderen Behandlung der Orientirungsbewegungen bei den Orchideen bleiben für die Lobeliaceen und Balsaminaceen eigentlich keine wesentlich neuen Gesichtspunkte übrig.

Bei den meisten zygomorphen **Lobeliaceen** (*Lobelia*, *Siphocampylos*, *Tupa* etc.) ist, wie bei den Orchideen, die morphologische Unterseite die physiologische Dorsalseite, so daß, in physiologischem Sinne genommen, auch hier die Blüten an aufrechter Spindel verkehrt angelegt werden. Je nachdem die Blüten der Lobeliaceen exotropisch sind oder nicht, orientiren sich dieselben durch Torsionen bis zu 180° oder durch einfaches Übernicken nach der entgegengesetzten Spindel­seite mittels allein auftretender Mediankrümmung. Die meisten Lobelien sind exotropisch, wobei der Heliotropismus der Blütenstiele den ganzen Blütenstand etwas einseitig machen kann. Die Einseitigkeit, welche bei *Lobelia splendens* zu beobachten ist, scheint sich übrigens bezüglich ihres Zustande-

1) Siehe Theil I. Seite 223.

2) Über eine Lobeliacee mit hängenden Zweigen siehe weiter unten.

3) Eine andere für die Lobeliaceen passende Erklärungsweise siehe weiter unten.

kommens an die von *Digitalis purpurea* anzuschließen.¹⁾ Die Lateralbewegung tritt bei den Lobelien oft in sehr hervorragender Weise auf, so, daß die Blüten dadurch, bevor sie noch starke Medianbewegungen ausgeführt haben, seitlich umgekippt werden. Der Geotropismus sorgt dann dafür, daß sich die Blüte aus dieser Lage wieder in die Normalstellung aufrichtet, während die Lateralbewegung deren Schwenkung bis zur exotropischen Endstellung vollzieht. Im Dunkelrecipienten kommt bei exotropischen Blüten die Orientierung wie im Lichte durch Torsion zu Stande. Die Blüten bleiben jedoch an der etiolirten Spindel meist klein und schwächlich, die Bewegungen sind wenig energisch. An künstlich abwärts gekehrter Mutteraxe öffnen sich die Blüten der untersuchten Formen, nämlich der *L. pyramidalis* Wall. und *L. syphilitica* L., ohne Drehung, da sie mit der Abwärtskehrung in ihre Normalstellung schon eingeführt sind. Die Resupination präsentirt sich also auch bei den Lobelien als geotropische Orientierungsbewegung. Es soll hier kurz erwähnt werden, daß eine Lobeliacee, der *Siphocampylus Orbignyianus* DC., von Natur schlaffe hängende Zweige besitzt, an welchen die Blüten keine oder nur geringe Torsionen auszuführen nöthig haben.²⁾ Es ist dies übrigens die einzige Lobeliacee mit hängenden Zweigen, die mir bekannt wurde.

Auch bei den Lobeliaceen giebt es neben den Formen mit exotropischen Blüten solche, bei denen der Heliotropismus der Blütenstiele bei weitem die Exotropie überstimmt, bei denen also vornehmlich das Licht die Richtung der Blüte und damit die Größe der Lateralbewegung bestimmt. Einem derartigen Verhalten begegnet man bei fast allen Lobelien vom Habitus der kleinen hellblauen *L. Erinus* L. An einseitig beleuchteten Stöckchen findet man durchschnittlich alle Blüten dem Lichte zugewandt und je nach ihrer Ursprungsstelle am Stengel — ob an dessen Licht- oder Schattenseite — um 180° torquirt oder nur median überrückend. Daß die Exotropie den Blüten nicht ganz mangelt, sondern vom Heliotropismus nur sehr in den Hintergrund gedrängt wird, das beweisen die Blütenstellungen von Pflänzchen, die ziemlich allseitig beleuchtet werden und dabei zuweilen exotropische Bewegungen wahrnehmen lassen. Die Stellung der geöffneten langgestielten Blüte von *Lob. Erinus* ganz in der Nähe des kurzen sproßgipfels, welchen sie weit überragt, ist aber für einen von der Mutteraxe ausgehenden exotropischen Einfluß wenig geeignet. Die oberste Blüte von *L. Erinus* verhält sich in ihrer Jugend wie etwa eine Orchisblüte an entgipfelter Spindel.

Nach der Mannigfaltigkeit, welche uns bei den Blütenstellungen der

1) Siehe Theil I. pag. 235.

2) DE CANDOLLE giebt im *Prodromus* Pars VII. pag. 405 »rami erecti« an. Diese, auf Herbarmaterial des Pariser Museums bezügliche Angabe ist wohl nicht zutreffend, da eine lebende Pflanze, offenbar mit DE CANDOLLE'S *S. Orbignyianus* identisch, in den Royal Gardens in Kew normal hängende Zweige entwickelte.

Orchideen begegnete, ist es gewiß von Interesse, auch hier auf einige Lobelien hinzuweisen, welche eine spezifische Normalstellung insofern besitzen, als die drei Corollenzipfel, welche in der resupinirten Lobelienblüthe die Unterlippe bilden, normal oben stehen. Es sind das die *Monopsis* (*Lobelia*) *lutea* L. vom Cap, wie nach URBAN¹⁾ die ganze Gattung *Monopsis*, wahrscheinlich auch *Lobelia thermalis* Thunbg. und, wie ich noch hinzufügen kann, die ebenfalls daher stammende *Lobelia ilicifolia* Sims., deren Blüten an aufrechter Mutteraxe nicht resupinirt werden.²⁾

Wenden wir uns nach diesen Bemerkungen über die Lobeliaceen nunmehr zu den **Balsaminaceen**, so begegnen uns auch hier wieder sehr ausgesprocheno zygomorphe Blüten, welche gezwungen sind, das ursprünglich, morphologisch gegebene Oben und Unten ihrer Blüten vollständig zu vertauschen, um in die Normalstellung zu gelangen. Die bekannteren Impatiensarten stellen sich bezüglich ihrer Blütenstände in zwei Typen dar. Der eine, von der gemeinen *Impatiens parviflora* L. repräsentirt, trägt die Blüten an langen Hochblattzweigen, welche aus den Achseln der obersten Laubblätter entspringen. Bei dem anderen Typus, wie ihn die Gartenbalsamine vor Augen führt, sitzen die Blüten zu zwei, drei oder vier in den Achseln der Laubblätter an kurzer verkümmerter Axe. Betrachten wir nun zunächst die Blüten bei *Impatiens parviflora*, so ist zu berücksichtigen, daß die Hochblattzweige wie die oberen laubblatttragenden Stammtheile gewöhnlich nicht vertikal stehen, sondern sich stark dem Lichte zuwenden, wodurch ihre Lage sich bis zur Horizontalen senken kann. Da die einzelnen Blüten rings um die Axe vertheilt sind, so ist dadurch ihre Lage zur Erde eine sehr verschiedene; einige sind dadurch schon in die normale Lage, in welcher der Kelchsporn unten steht, eingeführt, andere tragen diesen Sporn horizontal, andere schräg seitlich, während die an der Unterseite sitzenden den Sporn direkt oben tragen. Je nach der verschiedenen Anfangsstellung ist die Art der Einführung in die Normalstellung verschieden. Median- und Lateralkrümmung sind bei diesem Objekte übrigens nicht deutlich von einander getrennt, sondern verwechseln sich durch ziemlich gleichzeitige Combination unter einander und mit der Gravitationswirkung, welche die Blüthe wieder aufzurichten sucht.

1) URBAN, Die Bestäubungseinrichtungen bei den Lobeliaceen nebst einer Monographie der afrikanischen Lobeliaceen-Gattung *Monopsis*. Jahrbuch des Königlichen Botan. Gartens zu Berlin, Bd. I, 1884. Seite 260.

2) Wer Gelegenheit hat, diese Formen in CURTIS' Botanical Magazine nachzuschlagen, lasse sich durch die Angaben, daß die Blütenstiele gedreht seien, nicht irreführen. Das Wort »Drehung« ist hier ganz gedankenlos gebraucht und soll heißen, daß die Blüten dieser Arten gegenüber denen der meisten übrigen anders orientirt sind. Die Resupination der meisten Lobeliaceen ist SIMS augenscheinlich entgangen und er hält deshalb, ohne nachzusehen, diejenigen Blüten für gedreht, deren Stellung die ursprüngliche geblieben ist.

Verhältnißmäßig vielen Blüten geht das Bewegungsvermögen ab, sie verbleiben in jeder abnormen Lage.

Bei der *Impatiens Balsamina* L. treten Median- und Lateralkrümmungen mehr gesondert von einander auf, sie sind daher in ihren einzelnen Wirkungen besser zu erkennen. Sehr ausgesprochen ist anfangs besonders die Lateralbewegung, welche die Blüte seitwärts umkippt. Die Blütenstiele bleiben dabei oft ziemlich gerade gestreckt, da sich die Krümmungen nur in einer kurzen basalen Zone vollziehen.

Interessant und für das Verständniß der Lateralbewegung wichtig ist auch hier wieder die Thatsache, daß da, wo an der verkürzten Blütenstandsaxe nur eine Blüte sich ausbildet oder künstlich isolirt wird, diese meist auf die andere Seite des Tragblattes übernickt, ohne Lateralbewegung und ohne deshalb auch Torsion auszuführen. Es ist also für gewöhnlich die gegenüberliegende Knospe, welche das Wegwenden von ihrer Seite des Tragblattes veranlaßt und durch die inducirte Lateralkrümmung die erste Blüte bei ihrer Mediankrümmung auf die Seite ihres Entstehungsortes zurückweist. Von der an sich verkümmerten Blüthenspindel geht bei den Balsaminen der Impuls zur Lateralbewegung nicht aus. — Bei gewissen Orchideen kann dieser Einfluß, wie wir gesehen haben, von der oberen Spindel allein ausgeübt werden.

Bei der *Impatiens fasciculata* Lam. von Ceylon sitzen die Blüten einzeln in den Blattachseln an langen Stielen; sie sind bezüglich der Hauptaxe streng exotropisch und demgemäß entsprechend um 180° torquirt. — Auch bei den Balsaminaceen werden Torsionen nicht ausgeführt, wenn die Muttersprosse abwärts fixirt werden und die Blüten dadurch schon in die normale Lage eingeführt sind. Ausnahmen derart, daß der Kelchsporn normal oben hin orientirt bleibt, sind mir bei den Balsaminaceen nicht bekannt geworden. —

Es bleiben nach Betrachtung dieser ganzen Familien, bei welchen Restupinationen vorkommen, noch vereinzelte Spezies und die Gattung *Alstroemeria* zu erwähnen übrig, wo dieselben Verhältnisse obwalten.

Bei den Alströmerien von aufrechtem Wuchse werden sowohl Blüten wie Blätter in verkehrter Stellung angelegt. Die Blüten orientiren sich dann meistens durch Mediankrümmung des Stieles oder, falls Exotropie oder Heliotropismus zu Lateralbewegungen veran-



Fig. 6.

Blatt und Blüte von *Alstroemeria ligata* L. Mit *u* ist bei beiden die morphologische Unterseite bezeichnet.

lassen, durch Torsionen. Die Blätter erfahren eine Drehung um eine halbe Peripherie meist in der basalen schmalen Strecke, so daß das auf der Unterseite ausgebildete Pallisadenparenchym oben hin gelangt. Dieses höchst sonderbare Verhalten der genannten Gattung ist durch eine Skizze von *Alstroemeria Ligtu* L. (Fig. 6) illustriert.

Weiterhin kommen, soweit mir bekannt, Torsionen an Blüten einzelner Arten der Gattungen *Justicia*, *Goldfussia*, *Erythrina* und *Trifolium* vor.

Während viele Arten der Gattung *Justicia*, die meist sehr ausgesprochen zygomorphe Blüten aufweist, die Blüten so, wie sie angelegt werden, zum Befruchtungsgeschäft gelangen lassen, giebt es einige, von denen mir *Justicia speciosa* Roxb. als besonders auffallendes Beispiel bekannt ist, bei welchen in der Kronröhre eine Umkehrung derart auftritt, daß die drei sonst unten stehenden Kronzipfel nach oben gerichtet werden, wo also



Fig. 7.

Justicia speciosa. Linke Blüte durch Mediankrümmung allein orientiert, rechte Blüte durch Ausführung einer Lateralbewegung torquiert; beide in normaler Stellung. (Einer Abbildung der Pflanze von W. J. Hooker entnommen.)

scheinbar eine Lippenbildung von $\frac{3}{2}$ vorliegt (vgl. Fig. 7). Die Torsion der Kronröhre setzt sich, wie in dem abgebildeten Falle, oft deutlich aus einer Mediankrümmung und einer

lateralen Außenbewegung zusammen, was ähnlich wie bei den Fruchtknoten der *Orchis palustris* noch in der Gestalt der fertig torquierten Corolle zum Ausdruck kommt. Neben torquierten Kronröhren genannter *Justicia* findet man auch solche, welche die Mediankrümmung allein ausgeführt haben,

also auch ihre spezifische Normalstellung erreicht haben, aber nicht torquiert sind. Aus der Gattung *Goldfussia* standen mir zwei Spezies zur Beobachtung zur Verfügung, *Goldfussia isophylla* Nees. und *Goldfussia anisophylla* Nees. Bei beiden fällt die Dorsalseite auf die Mitte des unteren vorderen Kronzipfels. Die morphologische Unterlippe ist dadurch zur Oberlippe designiert und wird durch eine Mediankrümmung des unteren Röhrentheiles hintüber thatsächlich dazu gemacht. Die Blüten neigen daher an den kurzen endständigen Inloreszenzen auf die andere Seite über. weisen jedoch in den meisten Fällen heliotropische oder exotropische Lateralbewegungen auf, welche eine größere oder geringere Torsion hervorrufen. Die Lateralbewegung erfolgt auch im unteren dünneren Röhrenheil,

in welchem demgemäß auch die Torsion auftritt. Bei *Trifolium resupinatum* L. geht die Drehung nach CARUEL¹⁾, welcher lebendes Material untersuchte, in dem basalen Theil der »corolla gamopetala« vor sich, indem die Stiele dieser Blüten kurz und unbeweglich sind.

Bezüglich der Gattung *Arachis*, welche ihre Blüten nach SAINT-HILAIRE (Morph. vég.) umkehren soll, kann ich leider nichts näheres angeben.

Einer Resupination begegnet man weiter bei der *Erythrina crista galli* L., einer in unseren Anlagen häufig gezogenen, mit großen scharlachrothen Blüten begabten Papilionacee. Die große Mehrzahl der *Erythrina*-Arten, die ich kennen gelernt, *E. herbacea*, *caltra*, *poianthes*, *velutina*, *carnea*, zeigen ihre Blüten in der bei Schmetterlingsblumigen sonst üblichen Stellung, daß die Fahne oben als schützendes Dach die anderen Blüthentheile überdeckt. *Erythrina crista galli* macht aber davon eine interessante Ausnahme, indem ihre Blüten nachträglich so gedreht werden, daß die Fahne nach unten gerichtet wird. Die Drehung erfolgt im Blütenstiel und beträgt an aufrechter Mutteraxe daher 180°. Die blüthentragenden Zweige dieser Pflanze stehen — wenigstens bei uns — meist nicht aufrecht, sondern hängen bogenförmig über. An ihren senkrecht stehenden basalen Stücken sieht man die Knospen deutlich ihre Medianbewegungen ausführen, welche das Vexillum gegen die Mutteraxe zu bewegen, bis die Lateralbewegung dasselbe davon wegwendet und nach außen richtet. Das etwas umgeschlagene große Vexillum ist dann nach unten gekehrt und das Staubladenbündel von der Carina oben bedeckt. Diese Normalstellung wird von den Blüten aus jeder Anfangsstellung gewonnen, an den bogenförmig gekrümmten Zweigen werden also die Orientirungsbewegungen je nach dem Insertionspunkte der Blüten verschieden ausgeführt, wie das schon früher an den Blütenständen epiphytischer Orchideen klar gemacht wurde. Die Rückenseite der Fahne, welche bei Normalstellung erdwärts gekehrt ist, scheint gegen stärkeres, vom freien Himmel kommendes Licht empfindlich zu sein, denn an künstlich fixirten Knospen, welche die Resupination nicht ausführen können, blasst die Fahne rasch ab und wird weißfleckig, viel früher, als dies bei resupinirten Blüten eintritt, wo es erst um die Zeit des Abblühens geschieht. Eine unter dem Namen *E. laurifolia* im Frankfurter Botanischen Garten cultivirte Pflanze verhielt sich wie *E. crista galli*. Auch bei *E. Corallo dendron* L. liegt, nach den Angaben PAYER's zu urtheilen, dieselbe Art der Resupination, wie bei den genannten beiden Species vor. *E. Corallo dendron* stand mir lebend leider nicht zur Verfügung. PAYER giebt aber²⁾ für diese von ihm untersuchte Art folgendes an: Dans les *Erythrina*, la position des sépales est inverse c'est à dire qu'il y en a deux antérieurs, deux latéraux et un postérieur . . . Dans les *Erythrina corallo dendron*

1) T. CARUEL. Nota sopra alcuni fiori rivoltati di Fescolacee. — Nuovo giornale botanico Italiano. Vol. XI. Gennaio 1879.

2) PAYER, Traité d'organogenie comparee de la fleur. Paris 1857. Texte pag. 517.

où les sépales sont placés en sens inverse que dans les *Trifolium ochroleucum*, on comprend que les pétales qui alternent avec les sépales doivent aussi être placés en sens inverse, et que l'étendard, au lieu d'être postérieur sera antérieur, et c'est en effet ce qu'on observe . . . Le côté de l'ovaire qui est tendu est dit ventral et l'autre côté dorsal. La règle générale c'est que le côté ventral est superposé au pétale appelé étendard; le ventre de l'ovaire sera donc postérieur dans le *Trifolium* et antérieur dans l'*Erythrina corallodendron*. « PAYER kann zu diesen Angaben nur dadurch verleitet worden sein, dass er die isolirt beobachteten Entwicklungsstadien auf die ausgebildete und resupinirte Blüthe bezog, wobei er die nachträgliche Umdrehung der Knospe übersah. »¹⁾

Überblicken wir nach diesen Erörterungen noch einmal die Reihe der Pflanzen, bei welchen Blüten auftraten, welche zur Erreichung ihrer Normalstellung sich um eine halbe Peripherie drehen müssen, so begegnen uns sowohl in den Familien, denen diese Eigenthümlichkeit zukommt, als auch in den betreffenden Gattungen Gewächse, deren Blüten normaler Weise nicht resupinirt werden. Bei den Orchideen waren es die Formen mit hängender Blüthenspindel und einige mit aufrechter (*Nigritella*), bei welchen keine Resupination stattfand. Unter den Lobeliaceen lernten wir die Gattung *Monachanthus* Urb. und *Lobelia ilicifolia* kennen, bei welchen die ursprüngliche Knospenlage zugleich die Normallage war. Unter den Justicien, Erythrinen, Trifolien kommen neben der Mehrzahl der Arten, welche nicht resupiniren, einzelne vor, welche Drehungen ihrer Blüten aufweisen. Nur bei den Balsaminen war es mir nicht möglich, eine Form unter dem freilich beschränkten, mir zu Gebote stehenden Material zu finden, welche den Kelchsporn während der Blüthezeit oben trägt.

Man kann diese Beobachtungen einfach als eine Thatsache hinnehmen und sich dabei beruhigen, denn bei dem Versuch einer Befriedigung unseres Bedürfnisses nach Erkennung des Causalzusammenhanges in dieser Hinsicht verlieren wir den sicheren Boden der Erfahrung und des Experimentes unter den Füßen. Wenn wir aber heute sehen, wie einzelne Repräsentanten großer Familien, z. B. der Papilionaceen, die ihnen ursprüngliche, sozusagen angeborene Normalstellung vertauschen gegen eine andere, in welcher die Blütenformverhältnisse umgekehrt werden, so wird es jedermann selbstverständlich erscheinen, jene Formen mit resupinirten Blüten zurückzuführen auf solche, welche nicht erst drehen vor dem Aufblühen. Die Resupination stellt sich bei *Erythrina crista galli*, bei *Justicia speciosa*, *Trifolium resupinatum* als eine angenscheinlich später, einer eigenartigen Normalstellung zu liebe angenommene Eigenthümlichkeit dar, mittelbar hervorgerufen durch eine Verschiebung der physiologischen Dorsalseite

1) Vergleiche auch Rohrbach. Botan. Zeitung 1870 Seite 824, 822.

(unmittelbar wohl durch äußere biologische Faktoren). Was hier aber in wenigen Fällen vorliegt, das kann ebensogut bei anderen Pflanzen in der Mehrzahl der Fälle nachträglich eingetreten sein, ohne daß an dem Prinzip der vorliegenden Überlegung etwas geändert würde: Mit genau der gleichen Berechtigung, wie wir die Resupination der *Justicia speciosa* als eine secundäre Erscheinung gegenüber ihren nicht resupinirenden Gattungsverwandten auffassen, dürfen wir annehmen, daß auch die Resupination der Lobelien ein nachträglich erworbener Charakter ist, obgleich dieselbe jetzt der großen Mehrzahl aller Lobeliaceen eigen ist. Was der Grund dafür ist, daß die ursprüngliche, mit der morphologischen Unterseite identische Ventralseite bei diesen Formen mit einem Mal zur physiologischen Dorsalseite wird, das ist wie gesagt eine biologische Frage für sich. Die eigenthümlichen Anlageverhältnisse bei den *Alstroemerien*, bei welchen, wie gesagt, Blätter wie Blüten jetzt resupinirt werden müssen, legen die Vermuthung nahe, daß auch diese Pflanzen früher einmal unter Lebensbedingungen wuchsen, in welchen die anatomische Orientirung, die jetzt inhärent geworden, der Lebensweise von vornherein accommodirt war. Bei den Orchideen kann man im Zweifel sein, welches Verhältniß wohl das ursprüngliche gewesen sein mag: Ob das, wo an hängender Blüthenspindel das Labellum unten steht, wie bei den *Stanhopeen* oder das von *Nigritella* repräsentirte, wo an aufrechter Blüthenstandsaxe das Labellum oben stehen bleibt. Ich kenne keinen Umstand, welcher mehr für die eine oder die andere Ansicht spräche, halte aber, wenn man überhaupt eine Ableitung vornehmen will, die oben erwähnte von hängenden Blüthenständen dem ganzen Blüthenbau nach für die wahrscheinlichere.

Es wäre das, wie viel oder wenig man auch auf solche mehr philosophischen Erwägungen geben mag — mit welchen eine Disziplin der exakten Naturwissenschaft, die Geologie, aber in hervorragender Weise rechnet — immerhin eine Art, wie man sich die genannten Eigenthümlichkeiten erklären könnte, deren Möglichkeit wenigstens nicht zu bezweifeln ist. Es sei hier übrigens kurz erwähnt, daß WETTERIAN¹⁾, gestützt auf eigenartige Befruchtungs- und Keimungsverhältnisse gewisser Orchideen, auch schon den Schluß gezogen hat, daß seit Ausprägung der Orchideenblüthe große Umwandlungen in den Lebensbedingungen stattgefunden haben müssen.

Nach diesem kurzen Exkurs in das Gebiet der Hypothese, zu welchem die oben betrachteten räthselhaften Verhältnisse aber herausforderten, wenden wir uns nun wieder realeren Dingen zu. Die Reihe derjenigen wesentlich zygomorphen Blüten, deren Orientirung uns hier interessiren mußte, sei aber damit verlassen und es sollen uns jetzt die asymmetrischen Blüten noch einen Augenblick beschäftigen.

Unter asymmetrischen Blüten versteht man bekanntlich solche,

1) WETTERIAN. Antiquity of Orchids. In »Nature« Vol. XX. pag. 53.

welche sich durch keine Ebene in symmetrische Hälften zerlegen lassen, während dies bei aktinomorphen Blüten durch mehrere, bei zygomorphen nur durch eine Ebene möglich ist. Es resultirt jene Eigenthümlichkeit der asymmetrischen Blüten meist daraus, daß einzelne Organkreise derselben ausgesprochen monosymmetrisch ausgebildet werden, daß aber die Symmetrieebenen aller oder einzelner Organkreise in verschiedenen Richtungen verlaufen. Zuweilen herrscht auch schon in einem einzigen Organkreise die Asymmetrie vor. Das letztere ist beispielsweise der Fall bei der Corolle von *Centranthus*, wo der Sporn in die Mediane fällt, die Oberlippe aber von einem der beiden oberen Kronzipfel gebildet wird, so daß die Lippenbildung nicht in der Mediane erfolgt. Bei *Valeriana officinalis* L. ist dagegen die Corolle bei radiatem Kelch median monosymmetrisch durch die Spornbildung des vorderen medianen Kronblattes und durch Lippenbildung der beiden hinteren gegentüber den 3 vorderen Kronblättern. Auch das dreizählige Androeum ist monosymmetrisch ausgebildet, seine Symmetrieebene steht aber nicht median, sondern um 72° nach rechts¹⁾ von der Mediane verschoben. Das dreifächrige Gynaeum ist durch Fehlschlagen zweier Fruchtfächer ebenfalls ausgesprochen monosymmetrisch und stellt seine Symmetrieebene senkrecht zur Mediane.

Neben den Valerianaceen finden sich ganz allgemein asymmetrische Blüten in der Familie der Marantaceen vor. Auch bei manchen Vochysiaceen veranlaßt der eine Staubfaden streng genommen eine Asymmetrie.

Die uns hier interessirende Frage ist nun die, ob die Symmetrale irgend eines Kreises eine bestimmte Stellung zur Gravitationsrichtung bei diesen Blüten einzunehmen sucht, oder ob sich asymmetrische Blüten in dieser Beziehung wie aktinomorphen verhalten. Untersuchen konnte ich in Bezug auf diesen Punkt nur die Blüten von *Valeriana officinalis*, *Centranthus ruher* DC. und *Canna coccinea* Ait. — Die Blüten der genannten Valerianaceen verhielten sich genau wie radiär gebaute. Die von *Centranthus* mit langen Spornen versehenen stehen fast vollkommen senkrecht aufwärts. Wird eine ganze Inflorescenz abwärts gehalten, dann führen die unterständigen Fruchtknoten energische geotropische Krümmungen aus. Der untere Theil der Kronröhre setzt, wenn nöthig, diese Krümmung weiter fort, bis schließlich die Öffnung der Blüthe senkrecht nach oben sieht. An den Blütenständen der *Valeriana officinalis* sind nicht alle Blüten so steil aufgerichtet, sondern grobentheils mehr oder minder schräg oder horizontal gestellt. Das bloße Betrachten eines solchen Blütenstandes zeigt da schon, dass die kurzen Sporne, mithin auch die Queraxen der Blüten keine bestimmte Orientirung zum Erdradius zeigen, da sie bald oben, bald unten oder seitlich angetrollen werden.

Ganz anders verhält sich die genannte *Canna*. Die Blüten dieser

1) Nach der hier angewandten Definition von links und rechts.

Pflanze stehen ziemlich steil von der Spindel ab, sind zweilippig, wenn auch nicht symmetrisch ausgebildet, das zurückgeschlagene Labellum sieht nach unten. Nach der Umkehrung der Blüthenspindel führen die Blüten starke Medianbewegungen aus und fangen dann an sich zu torquieren, um das Labellum wieder nach unten zu stellen. Sie verhalten sich gerade so wie wesentlich zygomorphe Blüten und wurden deshalb auch schon im ersten Theile der Arbeit erwähnt wegen des eigenartigen Verhaltens von Stiel, Fruchtknoten und Kronröhre bei der Orientirung. Als streng dorsiventrals Organe können wir die Blüten der *Canua* vom physiologischen Standpunkte aus auch anstandslos den wesentlich-zygomorphen zuzählen, obgleich sie, geometrisch betrachtet, keine symmetrischen Hälften besitzen. Die Unregelmäßigkeit in der geometrischen Figur ist aber physiologisch ganz bedeutungslos, sie kommt nur morphologisch in Betracht.

Ebenfalls asymmetrisch sind auch die Blüten vieler *Gladiolus*-arten, indem derjenige hintere Perigonzipfel, welcher bei der normalen Lage der Blüthe der Spindel zugedreht wird, gewöhnlich größer ist, als die beiden anderen desselben Kreises (siehe Figur 2 der mit einem * bezeichnete), während der Scheitel der normal gestellten Blüthe auf ein inneres Perigonblatt fällt. Trotz ihrer geometrischen Asymmetrie haben wir aber *Gladiolus*, wie auch allgemein gebräuchlich, als schräg-zygomorphe Blüthe behandelt.

Angesichts der hier sich ergebenden terminologischen Schwierigkeiten, welche dadurch hervorgerufen werden, daß man einerseits den geometrischen, andererseits den physiologischen Standpunkt bei der Betrachtung maßgebend sein läßt, wird es nicht überflüssig sein, der terminologischen Seite der Frage noch einmal etwas näher zu treten. Der Ausdruck »echt-zygomorph« wurde in diesen Zeilen, welche den physiologischen Charakter in den Vordergrund stellen, nur von solchen monosymmetrischen Blüten gebraucht, welche zugleich dorsiventral waren. Die auffallend monosymmetrisch ausgebildeten Randblüthen der Umbelliferen wurden ihres radiaten Charakters wegen, weil also ihre bilaterale Ausbildung eine rein äußerliche, gar nicht in das Wesen des Gebildes eingreifende ist, als »unwesentlich-zygomorph« bezeichnet. Die Blüten des *Epilobium angustifolium*, welche auch ihrem ganzen Bau nach radiat sind, nur während der Blüthezeit durch unbedeutende geotropische Biegung von Kronblättern und Staubfäden monosymmetrisch werden, wurden ihrer Ausbildung und ihrem radiaten Charakter nach stillschweigend zur Illustration der Verhältnisse, wie sie bei radiären Blüten gefunden werden, verwandt. Die ersten Versuche, welche ich mit *E. angustifolium* anstellte, waren in der Absicht vorgenommen, Aufschluß über das Verhalten zygomorpher Blüten zu erlangen. Als sich dann zeigte, daß der radiate Charakter durch die geotropische Empfindlichkeit einzelner Blüthentheile nicht im mindesten alterirt worden war, wurde der rein geometrische Standpunkt ganz beiseite ge-

lassen und wurden nur dorsiventrale Organe als echt-zygomorph anerkannt. Will man anders vom geometrischen Standpunkt aus ganz streng und consequent verfahren, jede Verschiebung und unregelmäßige Ausbildung in einer radiaten Blüthe als ihren aktinomorphen Charakter alterierend betrachten, dann dürften sich in der Natur schwerlich überhaupt noch Blüten finden, die genau radiat sind. Geotropismus, Heliotropismus und autonome Nutationen wirken so allgemein auf die Theile aktinomorph angelegter Blüten etwas ein, daß sich wohl die meisten als monosymmetrisch herzustellen, wenn man ihren Umriß als mathematische Figur auffassen will. Von geringen Abweichungen in dieser Hinsicht bis zu ziemlich ausgesprochener Monosymmetrie geht der Weg nur durch allmähliche quantitative Veränderungen, ohne daß eine scharfe Grenze festzustellen möglich wäre, wo »polysymmetrisch« (radiat), wo monosymmetrisch. Ein die ganze Qualität beeinflussendes Moment kommt aber mit dem Charakter der Dorsiventralität hinzu. Um diesen prinzipiellen Unterschied auch kurz ausdrücken zu können, wurden eben die Ausdrücke »wesentlich- und unwesentlich-zygomorph« eingeführt, was nach dem Gesagten gerechtfertigt erscheinen wird. Daß die zygomorphe Gestalt in beiden Fällen eine inhärente oder eine nachträglich angenommene sein kann, wurde von Vöcuring¹⁾ und Dufour²⁾ gezeigt.

Orientirungsbewegungen von Blättern.

Wir verlassen damit die Betrachtung der Blüten, jener großen Gruppe dorsiventraler Gebilde, bei welchen die Orientirungsbewegungen am reinsten und vollkommensten sich darstellen, weil Lichtstrahlen die Lage der Symmetrale nicht beeinflussen, wie dies bei Blättern der Fall ist. Die letzteren suchen nicht nur eine bestimmte Stellung zum Erdradius einzunehmen, sondern werden in ihren Bewegungen und Stellungen vom Lichte ganz erheblich beeinflußt, derart, daß ihre Lage zum Erdradius eine, an sich betrachtet, unnatürliche sein kann. Seltsamerweise sind es aber gerade die Laubblätter gewesen, an welchen man bisher die Studien über die Orientirungsbewegungen vornahm, so daß deren Verhalten bei gewissen Versuchen ziemlich gut bekannt ist, während die zygomorphen Blüten seither fast gänzlich unbeachtet geblieben waren. Aber trotz jenes eingehenden Studiums, welches den Bewegungen der Blätter seit Bonnet³⁾ zugewandt war, werden die Resultate, welche man daraus gewonnen,

1) H. VÖCURING. Über die Ursachen der Zygomorphie der Blüten. Ber. Deutsch. Bot. Gesellschaft. 1885. Bd. 3, pag. 344.

2) DUFOUR. De l'influence de la gravitation sur les mouvements de quelques organes floraux. Archives des Sciences physiques et naturelles. Novembre 1885. Troisième période, tome XIV. pag. 447 (Extrait pag. 5).

3) BONNET. Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes. 1754.

niemanden befriedigen, welcher sich ernster um das Zustandekommen ihrer Orientierungsbewegungen kümmert.

Es wäre überflüssig, an dieser Stelle auf die Befunde und Vorstellungen älterer Forscher einzugehen, da dies in kritischer Darstellung von DE VRIES bereits in diesen »Arbeiten« geschehen ist.¹⁾ Die Ansicht, welche dieser Autor an Stelle der von ihm verworfenen älteren setzte, ist es, welche ihrerseits hier einer kurzen Besprechung und Prüfung unterworfen werden soll. DE VRIES faßt seine Meinung über das Entstehen der Orientierungstorsionen²⁾ in folgenden Worten zusammen: »Die auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung kann in stark wachsenden, nicht vertikalen Pflanzentheilen Torsionen verursachen, welche durch das Wachstum dauernd und immer größer gemacht werden. In allen von mir untersuchten Fällen, worin Pflanzentheile aus künstlichen unnatürlichen Lagen durch Torsion die natürliche Stellung wieder zu erreichen suchen, müssen die Torsionen dieser Ursache zugeschrieben werden. Der einfache anschauliche Beweis dafür ist der, daß die gleichen Theile unter gleichen Umständen sich nicht tordiren, wenn durch Entfernung der Belastung zugleich das einseitige Übergewicht entfernt worden ist.«

Nachdem im ersten Theil dieser Untersuchungen für die Blüten der Nachweis Fall für Fall erbracht wurde, daß das durch Belastungsverhältnisse erzeugte statische Moment nicht als die Ursache der Torsion angesehen werden kann, war mir das Gleiche auch für Blattorgane wahrscheinlich. Immerhin ist es aber von vornherein denkbar, daß bei der großen Flächenausdehnung der Blätter das statische Moment eine größere Rolle bei deren Torsionen spielt; daß sich also Blätter in dieser Beziehung wesentlich anders als Blüten verhalten. Jedenfalls wäre es ein übereilter Analogieschluß, die an Blüthengebilden gewonnenen Resultate ohne weiteres auch als für Blattgebilde gültig anzunehmen, und es stellt sich deshalb die Aufgabe ein, die Frage, inwieweit Torsionen und Belastungen zusammenhängen, auch bezüglich der Blätter noch einmal eingehend zu erörtern. Die Versuche, auf Grund deren H. DE VRIES die oben citirte Anschauung gewann, bezogen sich sowohl auf Blätter, als auf wagrecht sich ausbreitende Sprosse, die mit dekussirten Blattpaaren besetzt, in der Regel Torsionen um 90° pro Internodium ausführen, um die Blätter zweizeilig in eine Horizontalebene zu bringen. Bei den uns hier zunächst interessirenden Blättern beobachtete DE VRIES nach inverser Stellung derselben sowohl Krümmungen wie Torsionen. Entfernte er aber durch scharfe Schnitte vorher die Spreite (und das obere Ende der Blattrippe) und ließ nur den Stiel und ein Stück der Blattrippe allein stehen, dann traten wohl Krümmungen, niemals aber Torsionen ein. Diese Erfahrung interpretirt

1) Über einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile. Arbeiten Bot. Inst. Würzburg, pag. 223.

2) l. c. pag. 276.

DE VRIES so: »Augenscheinlich war es also die Last der Spreite, welche die Torsion verursacht und zwar dadurch, daß beim Anfange des Versuchs die sich aufwärts krümmende Mittelrippe nicht genau in einer vertikalen Ebene blieb, sondern sich etwas seitwärts bog, wodurch für den unteren Theil der Rippe eine auf beiden Seiten ungleiche Belastung entstand. Die hierdurch entstandene mechanische Torsion wurde durch das von ihr beeinflußte Wachstum bleibend und immer größer, so lange die tordirende Ursache noch da war.« An Kürbisblättern, welche eben von der Aufwärtskrümmung zur Torsion übergingen, gewährte DE VRIES nach dem Entfernen der Spreiten, wie die begonnene Torsion wieder zurückging. — DE VRIES läßt bei der Beurtheilung dieser Versuche einen Einwand zu, nämlich die Beeinträchtigung der Ernährung der Blattstiele und Rippen nach der Entfernung der Spreite. Um den Einfluß dieser Störung zu prüfen, ersetzte er an isolirten Blattrippen das Gewicht der Spreite durch andere Gewichte, so z. B. Stecknadeln, welche mit Siegellacktröpfchen beschwert derart in die Rippen gespießt wurden, daß sie ein einseitiges Übergewicht darstellten. So behandelte Blattrippen sollen sich dann nach der Seite des Übergewichtes hin torquiren¹⁾, womit DE VRIES die wesentliche Bedeutung der Belastung für das Entstehen der Torsion erwiesen zu haben glaubt.

In gleicher Weise soll die Drehung der Internodien an den horizontalen Zweigen vieler Sträucher dadurch hervorgebracht werden, »daß das obere Blatt (des opponirten Blattpaares) entweder ein größeres Gewicht oder doch ein größeres mechanisches Moment hat, als das untere, und daß die hierdurch entstehende, auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung die Ursache der Torsion ist.« Wurden nämlich an solchen horizontalen Sprossen vor ihrer Torsion die Blattpaare entfernt, dann trat dieselbe überhaupt nicht auf. Wurde das obere Blatt allein entfernt, dann soll die Drehung ebenfalls unterblieben sein. Wenn andererseits nur das untere Blatt entfernt, das obere aber stehen gelassen wurde, so beobachtete DE VRIES eine Torsion um etwa 90°.

So bestechend alle diese Versuche zu sein scheinen, so kommt denselben eine Beweiskraft gleichwohl nicht zu. Man muß zunächst bedenken, daß mit dem Abschneiden der Spreite der Blätter nicht nur einfach ein mechanisches Gewicht entfernt ist, sondern daß diese Operation tief in die ganzen Lebensvorgänge einzugreifen geeignet ist. Das Verhalten solch total verstümmelter Krüppel ist mit dem intakter, gesunder Organe nicht vergleichbar. Die veränderte Ernährung ist die geringste Störung,

1) Bei hinreichender Überlastung trifft das auch zu, die Torsionen sind aber dann etwas anderer Natur und die Stiele stellen sich dadurch allein nicht so, daß die Spreite später horizontal stände. Bei sehr duktilen Geweben genüge natürlich schon geringe Belastungen, um eine Torsion unter Umständen hervorzurufen. Siehe PRÉFERE, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875. Seite 450 ff.

welche dabei zu beachten ist. Weit gewichtiger ist schon der correlative Einfluß, welchen die Spreite auf die Bewegungen des Stieles ausüben wird. Es kommt auf die Stimmung des Gebildes als morphologische und physiologische Einheit an. Sobald diese Einheit gestört wird, hört das Organ auf, direkt mit intakten, gesunden Organen vergleichbar zu sein. Aber ganz abgesehen davon, lassen sich den de VRIES'schen Versuchen mit Blättern andere entgegenhalten, welche damit nicht in Einklang gebracht werden können. Nach dem, was im ersten Theil über den höchst unbedeutenden Einfluß einseitiger Übergewichte auf die Orientirungsbewegungen der Blüthen gezeigt wurde, genügen einige wenige Versuche, um dasselbe auch für die Bewegungen von Blattorganen erkennen zu lassen. Wenn nämlich wirklich eine geringe einseitige Überlastung auf rein mechanischem Wege ausgesprochene Torsionen hervorrufen soll, dann müßte consequenterweise jedes in Ruhelage befindliche Blatt, jeder Zweig zu beiden Seiten seiner Drehaxe völlig gleich belastet sein, wie ein Wagebalken im Gleichgewicht. Ein einziger Blick in einen Garten genügt aber schon, um erkennen zu lassen, daß dem ganz augenscheinlich in vielen Fällen nicht so ist. Man kann die Verhältnisse, auf die es hier ankommt, aber auch künstlich auf die Spitze treiben. Ich befestigte auf junge Blätter von *Corylus Avellana* L., von *Dentzia scabra* Thunb. und vielen anderen Sträuchern einseitig kleine Pappscheiben: diese Blätter erhielten ihre fixe Lichtlage trotz des Gewichtes mit großer Zähigkeit.¹⁾ Andererseits schnitt ich von solchen Blättern einseitig große Stücke der Spreite weg, an den Blättern der *Robinia* die sämtlichen Fiederblättchen einer Seite. Die einseitig überlasteten Stiele blieben abgesehen von der ersten kleinen Schwankung in ihrer Lage. Invers gestellte Blätter wurden in großer Zahl einseitig belastet und es zeigte sich, daß sie sich bei der Ausführung der Torsion keineswegs immer nach dem Sinne des wirkenden Gewichtes drehten, sondern diesem oft entgegen und zwar immer dann, wenn es galt, die normale Lage auf kürzestem Wege zu erreichen. Wird freilich das Gewicht unverhältnißmäßig groß gewählt, so daß es von vorn herein eine starke Neigung auf eine Seite hervorruft, dann folgt ihm die aktive Drehung in gleichem Sinne; das hat aber darin seinen Grund, daß das Blatt dadurch in eine Lage gebracht ist, aus welcher es auch ohne weiteres Zuthun des Gewichtes auf demselben (d. h. kürzesten) Wege in die Normallage zurückkehren würde. Das Gewicht wirkt da nur insofern bestimmend auf die Drehung ein, als es einen kürzesten Weg zur Normallage schafft. Im Ubrigen erfolgte die Orientirungstorsion von Blättern trotz antagonistischer Belastung so, wie es nach der für Blütenbewegungen entwickelten Anschauung zu

1) Es versteht sich von selbst, daß man das Übergewicht nicht zu hoch greifen darf. Es darf immerhin so gewählt werden, daß es zunächst das Blatt etwas einseitig herabzieht, dann wird das letztere aber wieder in die fixe Lage gehoben.

erwarten war. BONNET¹⁾ beobachtete übrigens schon um die Mitte des vorigen Jahrhunderts, daß die speziell leichteren Blätter im Wasser dieselben Bewegungen ausführen, um in ihre normale Stellung zu gelangen, wie in der Luft.

Auch die Angaben bezüglich der Torsionen horizontaler Internodien sprechen, oberflächlich betrachtet, scheinbar sehr zu Gunsten der Wirkung eines Gewichts. Einmal gilt aber bezüglich der vorgenommenen Verstümmelung der eben erst gemachte Einwand. Zweitens geht aber aus dem Versuch, bei welchem das untere Blatt entfernt, das obere stehen gelassen wurde, gerade das Gegenteil von dem hervor, was DE VRIES daraus schließt. Wäre nämlich das statische Moment dieses Blattes die Ursache der Torsion, dann könnte dieselbe nicht bei 90° aufhören, wenn das Blatt horizontal absteht, denn gerade dann ist das statische Moment, welches rein mechanisch auf eine Torsion der Mutteraxe hinwirkt, am größten. Es zeigt somit gerade dieser DE VRIES'sche Versuch auf das Evidenteste, daß das Gewicht eine sehr untergeordnete Rolle spielt, die von den aktiven physiologischen Vorgängen geradezu ignoriert resp. überboten wird. Das sieht man auch sofort, wenn man das untere Blatt eines noch ungedrehten Zweiges künstlich, nicht allzusehr, aber doch so beschwert, daß es entscheiden ein größeres Gewicht repräsentiert, als das obere. Es erfolgt dann die Torsion wie gewöhnlich; das untere Blatt wird um 90° gehoben, das obere leichtere um ebensoviel gesenkt. Der Einwand, daß die Bewegungsfähigkeit des Internodiums zu der Zeit überhaupt aufhöre, wo das Blatt eben in die Horizontale eingerückt ist, läßt sich leicht durch das Verbringen eines ebenfertig torquirten Zweigstückes in abnorme Lagen entkräften. Es werden dann nämlich von neuem Drehungen ausgeführt.

FRANK, welcher sich kurz vorher mit dem Zustandekommen der normalen Stellung der Laubblätter beschäftigt hatte,²⁾ beschrieb wohl auch schon, und zwar in sehr eingehender Darstellung Orientierungstorsionen bei Blättern und Internodien; um den eigentlichen Torsionsmechanismus hatte er sich jedoch wenig gekümmert, insofern man nicht seine Hypothese von der eigenartigen Polarität der Zellstofftheilehen als einen Versuch dazu betrachten will. Die Torsionen waren diesem Beobachter nur in so weit von Interesse, als sie dazu beitrugen, dem Organ zu seiner fixen Lage zu verhelfen. Abgesehen von der im Prinzip richtigen Beschreibung der Torsionen hat FRANK einen bedeutsamen Punkt besonders hervorgehoben, nämlich das Erreichen der fixen (normalen) Lage durch Torsionen auf dem kürzesten Wege.

Zwei andere Autoren, I. WIESNER und O. SCHMIDT, welche sich später als DE VRIES um die Erforschung des Zustandekommens der fixen Lage von

1) BONNET, l. c. Theil I.

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

Blättern bemühten, sahen sich, um eine Ursache für die Torsionen dieser Gebilde bei der Hand zu haben, genöthigt, sich der Anschauung DE VRIES' anzuschließen.

FRANK hatte zwar auch schon einen Weg angedeutet, auf dem man das Entstehen einer Torsion erklären könne, nämlich durch das relativ stärkere Wachsthum der peripheren Gewebe des sich torquirenden Organes gegenüber den axilen. Bei einem fertig torquirten Organ liegen ja derartige Längendifferenzen ganz offenbar und nothwendigerweise vor. Mit dieser einfachen Umschreibung der Thatsache war aber kein Schritt weit des unbekanntem Terrains gewonnen, zumal ein Zusammenhang zwischen dieser Torsionsursache und der hypothetischen Polarität transversalgeotropischer resp. -heliotropischer Gebilde genau betrachtet gar nicht zu erkennen war. Die DE VRIES'sche Erklärung bot das erste handgreifliche Moment dar, welches in gemeinverständlicher Weise auf eine Torsion hinwirken konnte. WIESNER¹⁾ schloß sich nach Wiederholung einiger Versuche von DE VRIES, welche zu denselben Resultaten führten, dessen Anschauung über die wesentliche Bedeutung des Übergewichtes bei Torsionen an, glaubte jedoch, daß auch das Licht eben so gut die Drehung des Internodiums, bei *Cornus* z. B., veranlassen kann, wie das Übergewicht des oberen Blattes. WIESNER fühlt bei seinen Betrachtungen offenbar die Unzulänglichkeit des rein mechanischen Faktors, ohne jedoch die letzten Konsequenzen zu ziehen. Nachdem er die DE VRIES'schen Versuche besprochen, sagt er: »Ich habe die Versuche an *Cornus mas* und *C. sanguinea* wiederholt, auch in verschiedener Weise abgeändert und bin genau zur selben Auffassung gelangt. Nur möchte ich bemerken, daß allerdings an etiolirten Trieben es stets die Belastungsverhältnisse sind, welche die vertikalen Blattpaare, d. h. jene Paare, deren Glieder ihrer Anlage nach vertikal über einander zu stehen kommen, ausschließlich in die wagerechte Lage bringen, nicht aber stets an solchen Trieben, welche unter dem Einflusse des Lichtes stehen. Hier kann das Licht durch positiven Heliotropismus eben so gut, als durch das Übergewicht des oberen Blattes die Drehung der Blätter eines vertikalen Paares und damit die Drehung des Internodiums veranlassen. Ja, ich möchte glauben, daß der gewöhnliche Fall der ist, daß die Blätter eines vertikalen Paares sich im labilen Gleichgewichte befinden, welches durch positiven Heliotropismus des Blattstieles gestört wird, wodurch die Drehung des Blattpaares eingeleitet wird.« Weiter bemerkt WIESNER, daß »die mechanische Drehung der Blattpaare durch äußere Kräfte, wie sich später zeigen wird durch das Licht, sistirt werden kann, die Drehung also nicht stets zur Gleichgewichtslage der Blätter eines Paares führt.« —

Daß es aber das Licht nicht ist, welches die Drehung auf einem ge-

1) J. WIESNER, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. II. Theil. P. 52 ff. In den Denkschriften der Kaiserl. Akad. d. Wissenschaften. Math.-naturw. Klasse. 43. Bd. Wien 1882.

wissen Punkte sistirt, geht ja aus der kaum mitgetheilten Beobachtung an etiolirten Trieben hervor, bei welchen die Bewegung auch unter Lichtabschluß sistirt wird, sobald die ursprünglich vertikal über einander stehenden Blätter in die wagerechte Lage kommen. Man sieht daraus, daß die WIESNER'sche Kombination von nicht näher definirten heliotropischen Wirkungen mit denen der Last ebensowenig geeignet ist, die thatsächlich vorliegenden Drehungsverhältnisse zu erklären, wie das Aufsuchen des stabilen Gleichgewichts seitens der Last allein.

O. SCHMIDT¹⁾ machte dann die Torsionen von Blättern zum Gegenstande einer speziellen Untersuchung. Wie schon kurz bemerkt, kam dieser Beobachter allerdings auf einem neuen Wege zu demselben Resultate wie DE VRIES. SCHMIDT glaubt nach seinen Untersuchungen,²⁾ »daß WIESNER seinerseits die Bedeutung der Belastungsverhältnisse beim Zustandekommen der fixen Lichtlage nicht genügend gewürdigt, um nicht zu sagen verkannt hat«, und sagt im Anschluß daran: »Ebenso wird seine Vorstellung über die Mechanik der sog. heliotropischen Torsionen sich als unrichtig erweisen; es soll gezeigt werden, daß wir zu einer mechanischen Erklärung derselben nicht der Annahme einer besonderen Kraft (des Lichtes) bedürfen, sondern daß wir genöthigt sind, die sog. heliotropischen Torsionen mit den durch Belastungsverhältnisse verursachten in eine und dieselbe Kategorie zu stellen.« Es gründet sich diese Ansicht auf die Beobachtung, daß Pflanzen, welche am Klinostat rotirten und in der Richtung der Klinostatenaxe von der Rückseite her beleuchtet waren, keine Torsionen ihrer Blätter zeigten, während in gleicher Weise beleuchtete ruhig dastehende Pflanzen starke heliotropische Torsionen ihrer Blattstiele aufwiesen. Die Versuche wurden so oft wiederholt, daß Täuschungen durch an sich abnorme Objekte völlig ausgeschlossen waren. — Das Resultat der SCHMIDT'schen Versuchsreihe ist ein höchst merkwürdiges, und es liegt nahe, wenn man das Verhalten in mechanisch möglichst einfacher Weise sich erklären will, es auf Kosten der Aufhebung einseitig wirkender Belastung zu setzen. Nach den oben gegebenen Auseinandersetzungen und nach meinen eigenen Versuchen mit künstlich belasteten Blättern, welche direkt beweisen, daß die gehotene Ungleichheit der Belastung nicht maßgebend ist für die Drehungsrichtung, kann diese Interpretation trotzdem nicht zulässig sein und muß durch eine andere ersetzt werden.³⁾ Um denjenigen Lesern dieser Zeilen, welche die SCHMIDT'sche Arbeit kennen, jeden Zweifel darüber zu bannen, welcher aus den gemachten bestimmten Angaben und den Deutungen noch anderer Versuche zurückbleiben könnte, muß ich noch einen Versuch, welchen SCHMIDT für seine Ansicht in's Feld führt, hier näher besprechen. Es

1) OSCAR SCHMIDT, Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion. Inaugural-Dissertation. Berlin 1883.

2) l. c. Seite 48 oben.

3) Siehe weiter unten darüber.

handelt sich dabei um den Punkt, daß von zwei seitlich beleuchteten opponirten Blättern das eine rechtsum, das andere links um dreht. SCHUMBR beobachtete diese von FRANK schon hervorgehobene Erscheinung an einseitig beleuchteten jungen Phaseolus-Pflanzen und meint, »daß die von FRANK hervorgehobene unerklärliche Fähigkeit, daß ein und dasselbe Glied je nach Bedürfnis hier rechts-, dort links um, nämlich auf dem kürzesten Wege sich um seine Axe drehen kann,« ihre Erklärung findet.«¹⁾ — »Da nämlich die beiden opponirten Blätter von Phaseolus multiflorus«, sagt er weiter, »in den meisten Fällen vollkommen symmetrisch entwickelt sind, so daß das eine fast genau das Spiegelbild des andern darbietet, so wird, wenn z. B. bei einer in Normalstellung²⁾ befindlichen Pflanze die vordere Hälfte des linken Blattes stärker entwickelt ist, als die hintere Hälfte, auch bei dem opponirten Blatte die entsprechende, also ebenfalls vordere Hälfte kräftiger entwickelt sein. Da nun die durch die ungleiche Entwicklung beider Blatthälften gebotene Ungleichheit der Belastung maßgebend ist für die Drehungsrichtung, so muß nothwendigerweise das an der rechten Seite des Stengels inserirte Blatt sich rechts um, das opponirte Blatt aber links um drehen.« — Wenn nun aber die besagte Pflanze beispielsweise von der entgegengesetzten Seite beleuchtet worden wäre? Dann hätten sich sicherlich, trotz des jetzt entgegenwirkenden statischen Momentes die Blätter dem Lichte ebenfalls auf kürzestem Wege zugewandt. Dieser einfache Controlversuch, — ja schon eine einfache Überlegung auf Grund bekannter Thatsachen, würde SCHUMBR sofort über seinen Fehlschluß belehrt haben.

Die merkwürdigen Ergebnisse, welche sich am Klinostat zeigten, verlangen wie gesagt deshalb eine andere, weniger einfache Erklärung, und es muß dabei berücksichtigt werden, daß neben der einseitigen Belastung auch die einseitige Gravitationswirkung, insofern sie geotropische Bewegungen hervorruft, dabei aufgehoben wurde. Es handelte sich bei jenen Versuchen SCHUMBR's allerdings um heliotropische Bewegungen; da STYLL³⁾ aber eine höchst auffallende, gegenseitige Beeinflussung beider experimentell aufgefunden hat, wird jene Entdeckung SCHUMBR's vielleicht einmal neue und höchst interessante Beziehungen zwischen geotropischen und heliotropischen Bewegungen klarlegen helfen. Daß solche existiren

1) Das hier unverändert wiedergegebene SCHUMBR'sche Citat entspricht wegen der Weglassung des Wortes »scheinbare« vor »unerklärliche« nicht mehr dem FRANK'schen Sinne.

2) Unter »Normalstellung« versteht S. diejenige, in welcher das Licht senkrecht auf die Insertions- resp. Meridianebene der Blätter einfällt. Das Wort, jedenfalls von dem mathematischen Begriff der »Normale« abgeleitet, darf also durchaus nicht mit dem verwechselt werden, was man in der Pflanzenphysiologie sonst mit »Normalstellung« bezeichnet, und ist daher sehr unglücklich gewählt.

3) E. STYLL, Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellschaft. Bd. II. 1884. Seite 383.

müssen, geht schon allein daraus hervor, daß sonst geotropisch recht empfindliche Blätter ihrer »fixen Lichtlage« zu liebe alle denkbaren abnormen Lagen zum Erdradius annehmen, als ob sie ihren Geotropismus bei dem Lichtgenuß gänzlich verloren oder — umgewandelt hätten. Denn es sind nicht etwa Gleichgewichtslagen zwischen dem Geotropismus und dem Heliotropismus, welche dabei zu beobachten sind.

Vorgreifend sei hier schon erwähnt, daß ich bezüglich der Lateralbewegung von Blüten am Klinostat zu ganz ähnlichen merkwürdigen Resultaten wie SCHMIDT bezüglich der heliotropischen Bewegungen gelangte. Denselben ist weiter unten eine kurze Besprechung reservirt.

Die etwa ein Jahr nach der SCHMIDT'schen Arbeit von AMBRONN¹⁾ noch ausgesprochene Meinung über das Entstehen heliotropischer und geotropischer Torsionen ist bereits im ersten Theil²⁾ ausführlich besprochen.

Aus den obigen eingehenden Auseinandersetzungen geht wohl zur Genüge hervor, daß die Rolle, welche einseitige Übergewichte bei den Orientierungstorsionen spielen, keine wesentliche, keine maßgebende, sondern nur eine sehr untergeordnete sein kann. Physiologische aktive Orientierungsbewegungen, durch Reize veranlaßt, sind, wie wir es eingehend schon bei zygomorphen Blüten beobachtet haben, so auch hier die Seele dieser Torsionen; wohl können die letzteren vom Gewicht der Organe unterstützt werden, anderenfalls überwinden sie dieses mechanische Hinderniß aber, so lange es nicht zu groß, mit der Kraft der durch Turgor und Wachsthum erzeugten Spannungen. Auch für die Orientierungsbewegungen der Blätter läßt sich dies leicht zeigen und es ist dies mit der Berufung auf eigene Experimente in dieser Richtung geschehen. Es bleibt hier nur noch die Aufgabe, die Torsionen der Blätter auf andere Weise zu erklären, und auch dies kann leicht nach dem, was wir bereits über dorsiventrale Blüten wissen, in der Weise geschehen, daß sich die vollkommene Analogie der Bewegungen in beiden Fällen ergibt. Der Einfachheit halber halten wir uns lediglich an geotropische Torsionen und lassen die heliotropischen, welche zu weiteren Complicationen durch das Endziel einer, bezüglich der Orientierung zum Erdradius oft abnormen fixen Lichtlage führen, ganz bei Seite.

Wird ein junger Laubsproß, der senkrecht bei gleichmäßiger Beleuchtung ausgetrieben ist, dessen Blätter also der Mutteraxe in ihrer ursprünglichen Lage inserirt sind, künstlich vertikal abwärts fixirt, so führen die Blätter Bewegungen aus, um aus der abnormen Lage wieder in die normale zurückzukommen. Hat man dazu beispielsweise einen Sproß von *Philadelphus coronarius* L. verwandt, so sieht man, wie sich zunächst alle Blätter durch starke Mediankrümmungen erheben, bis ihre Spreiten etwa senkrecht

1) Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellschaft, 4884, Heft 3, Seite 483.

2) Seite 249.

stehen. Dann tritt auf einmal zu dieser negativ geotropischen Bewegung, welche in diesem Falle genau in der Mediane erfolgte, eine andere hinzu, welche das Blatt aus jener Ebene hinauschiebt und es seitlich umkippt. Wurde der Blattstiel vor der Anstellung des Versuches auf vier Seiten mit scharfen Tuschmarken von Millimeter-Abstand versehen, dann sieht man jetzt, daß diese Lateralbewegung von dem relativ stärkeren Wachstum einer Seitenkante des Blattstiels veranlaßt wird. Während diese Bewegung weiterdauert, beginnt nun auch das Blatt auf die geotropischen Reize, welche sich bezüglich der neu eingenommenen Lage geltend machen, zu reagieren. Das Blatt bringt durch das Wachstum der jeweils unten liegenden Gewebepartien und mit Hilfe der Epinastie die Oberseite nach oben in die normale Stellung zurück. Wie sich Lateralbewegung und die eben beschriebenen geotropischen Bewegungen combiniren, wurde schon im ersten Theil an einem Modelle gezeigt, wo nach der Mediankrümmung die Lateralbewegung eingeleitet und dabei Sorge getragen wurde, daß, wie es die sekundären geotropischen Einflüsse mit Hilfe der Epinastie in der Natur bewirken, die Symmetrale des Organs in aufrechter Stellung gehalten wurde.

Man sieht also auch, günstige Versuchsobjekte vorausgesetzt, bei Blättern die Torsion unter den Augen sich in der beschriebenen Weise combiniren. Wie es aber Blüten giebt, bei welchen sich diese Orientirungsbewegungen ziemlich gleichzeitig vollziehen, und deshalb im Einzelverlaufe nicht erkennbar sind, so zeigen auch viele, besonders kurzstielige Blätter, das gleiche Verhalten, indem sie mehr oder weniger an Ort und Stelle sich zu drehen scheinen. Wie bei Blüten, kann man auch bei Blättern durch geeignete Behandlung der Versuchsobjekte (Entfernen der gegenüberliegenden Blätter und eines Theiles der Mutteraxe) es erzielen, daß die Lateralbewegung ausbleibt und die Orientirung ausschließlich durch Mediankrümmungen erfolgt, doch gelingt dies nicht immer mit gleichem Erfolge. Es lassen sich auch andererseits nicht wenig Fälle konstatiren, wo die Lateralbewegung aus innerem Unvermögen der Organe ausbleibt, wo also ebenfalls die Orientirung nur mittels Mediankrümmung erfolgt.

Wir haben bei den Versuchen mit Blüten, speziell mit denen von *Cytisus* gesehen, daß ein Umkehren der torquirten Organe die Auflösung der Torsion zur Folge hat, und haben weiter gesehen, daß dies eintreten muß, wenn wir die hier vertretene Ansicht vom Torsionsmechanismus dieser Beobachtung zu Grunde legen. Die Blätter verhielten sich bei allen damit angestellten Versuchen genau eben so, und es war mir von Interesse, zu sehen, wie auch schon FRANK diesen Punkt beobachtet hat. Die betreffende Bemerkung, welche ich hier statt eigener Worte reproduciren will, findet sich in der citirten Abhandlung Seite 61. FRANK hatte horizontal wachsende Zweige von Laubhölzern, deren Blätter bereits um 90° torquirt waren, umgekehrt und beschreibt die beobachteten Vorgänge folgendermaßen: »An wagerecht ungewendeten Zweigen drehten

sich dann in der Regel die Stiele der zweizeilig an beiden Seiten stehenden Blätter so um ihre Axe, daß die Lamina wieder ihre Oberseite gen Himmel kehrte. Und zwar drehten sich die Stiele der rechten Blätter, welche Anfangs rechtsum gedreht waren, jetzt linksum und die linken rechtsum. Bisweilen, jedoch seltener, krümmten sich auch die Stiele, statt sich um ihre Axe zu drehen. Dann wurde ihre jetzt oben liegende Unterkante concav, und zwar so stark, bis die dadurch zunächst aufgerichtete Lamina wieder nahezu horizontal stand, nun die Oberseite nach oben kehrend.« (Unsere Mediankrümmung) . . . »Bei aufrecht fixirten Zweigen drehten sich die Stiele solcher Blätter, deren Stengelstück unbeweglich war, so um ihre Axe, daß die Spreiten wieder horizontal wurden und die Oberseite nach oben kehrten, also die Stiele der rechten Blätter, die Anfangs rechts gedreht waren, nunmehr linksum, die der linken rechtsum, also wieder in die Anlagerichtung. An den in abwärts gerichteter Stellung fixirten drehten sich dagegen die Stiele der rechten Blätter noch weiter nach rechts, die der linken noch weiter links, bis abermals die Spreiten in horizontaler Stellung sich befanden. Es wurden also auch hier wiederum die natürlichen Stellungen jedesmal durch Drehungen auf dem kürzesten Wege erreicht.« — Daß die in abwärts gerichteter Stellung fixirten, an den horizontalen Zweigen schon um 90° torquirten Blätter nun bis zur vollen Resupination weiter drehen, versteht sich nach den Darlegungen auf Seite 347, 328 ebenso von selbst, wie das Rückdrehen aus den anderen Stellungen.

Wie wir gesehen, braucht man nicht, wie FRANK es that, »den wachsenden Zellhäuten eine Eigenschaft zu substituiren, welche denen aller, nur mit gemeinem Geotropismus und Heliotropismus ausgerüsteten Organe abgeht«⁴⁾, sondern diese Erscheinungen entkleiden sich auch nach der hier vertretenen Ansicht auf sehr einfache und natürliche Weise ihres wunderbaren Antriebes. Es ist mir bei den sehr zahlreichen Experimenten mit Blättern keine Bewegung vorgekommen, welche die Heranziehung eines anderen Faktors als der genannten bedurft hätte, keine Torsion, welche nicht auf Geotropismus und Heliotropismus, Epinastie und Exotropie zurückzuführen gewesen wäre. Alle Orientierungstorsionen der Blätter erwiesen sich, von heliotropischen Störungen abgesehen, als völlig analog mit denen zygomorpher Blüten, nämlich als Combinationen von Geotropismus, Epinastie und Exotropie. Zur Erreichung der normalen Lage gegen den Erdradius reichen geotropisch-epinastische Krümmungen vollständig aus, Torsionen entstehen nur insoweit, als der exotropische Charakter des Gebildes mit Hilfe von Lateralbewegungen zum Ausdruck gebracht wird. Daß Lateralbewegungen auch heliotropischer Natur sind, ist natürlich nicht ausgeschlossen, für das Entstehen der Torsion sind sie aber von keiner wesentlich anderen Bedeutung, als die exotropischen.

4) l. c. Seite 80.

Es wurde schon bei Betrachtung der Blütenstellungsverhältnisse hervorgehoben, daß keineswegs alle Blüten den Vortheil genießen, von vorn herein in der Normalstellung ausgebildet zu werden, sondern daß viele gezwungen sind, dieselbe durch eigene Bewegungen aufzusuchen. Wir haben gesehen, daß dies einmal Blüten trifft, deren Scheitel zwar akroskop angelegt, deren Mutteraxe aber nicht vertikal aufrecht wächst, das andre Mal aber solche, die wohl an aufrechten Mutteraxen entstehen, deren Scheitel aber nicht akroskop ist. Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich bei Blättern vor. Bei ihnen ist es sogar die große Mehrzahl, die nicht an vertikalen Trieben steht, sondern je nach dem Plagiotropismus der Mutteraxe anfangs mehr oder minder abnorme Lagen einnimmt. — An den Trauerformen unserer Zierbäume sieht man daher die Blätter ganz gewöhnlich Drehungen von ca. 180° ausführen. Da diese Trauerformen nachweislich alle von aufrecht wachsenden Formen abstammen, so ist es nicht weiter auffallend, daß die Blätter daran ursprünglich in verkehrter Lage stehen. Auffallend dagegen ist es, daß es auch unter wildwachsenden Pflanzen Sonderlinge giebt, welche die Blätter invers, mit der Dorsalseite nach unten ausbilden. Das bekannteste Beispiel dafür ist das einheimische *Allium ursinum* L., weniger bekannt, weil exotisch, sind z. B. die Alstroemerien und die Insektivore *Darlingtonia californica* Torr. Bei diesen



Fig. 8.

Zwei Blätter von *Darlingtonia californica*. Links ein junges Blatt vor, rechts ein älteres torquirt, nach der exotropischen Lateralbewegung; die übrigen Blätter weggelassen.

Pflanzen wird die zunächst unten angelegte Dorsalseite, welche bei dem genannten *Allium* und den Alstroemerien das Pallisadenparenchym entwickelt, während auf der morphologischen Oberseite Schwammparenchym und Spaltöffnungen zur Ausbildung gelangen, obenhin gebracht. Für *Allium* hat FRANK¹⁾ den Vorgang schon eingehender beschrieben und es geht aus seinen Angaben sehr deutlich hervor, wie die erste Orientirung gewöhnlich eine Mediankrümmung ist, der dann die exotropische Lateralkrümmung mit Begleitung der Torsion folgt. Bei den Alstroemerien findet sehr gewöhnlich eine Torsion des basalen Theils der Blätter statt, welche je nach der Größe der Lateralbewegung auch bis zu 180° erfolgt.

In Gegensatz zu den eben betrachteten Blättern, bei welchen es sich darum handelte, das Pallisadenparenchym der Unterseite dem vollen Lichtgenuß auszusetzen, finden wir bei der *Darlingtonia californica* ganz eigenenthümlich beschaffene dorsiventrale Blattgebilde vor. Wie bei den *Sarra-*

1) FRANK, l. c. Seite 46.

cenien sind die Blätter in Gestalt offener langer Schläuche entwickelt und speziell als Insektenfallen eingerichtet. Wie bei *Sarracenia* ist die morphologische Oberseite des Blattes breit gekielt, die Unterseite rund, auch in der Längsrichtung schwach gewölbt. Während die Blätter der *Sarracenia* in dieser Anlagstellung verharren, ist bei *Darlingtonia* die Unterseite zur Dorsalseite designirt. Eine scharfe Mediankrümmung bringt dieselbe am oberen Ende des Gebildes nach oben; die Öffnung des Schlauches ist dadurch nach innen gewandt, der Axe zugekehrt. Es wäre nun offenbar für den Insektenfang höchst unvorteilhaft, wenn alle Schlaueheingänge einwärts zusammengedrängt wären, und wir sehen in der That die Blätter alle ausgesprochen exotropisch sich nach außen wenden, was auch hier mit einer deutlichen Torsion verbunden ist. (Siehe Fig. 8.) *Darlingtonia* bietet der handgreiflichen Verhältnisse wegen ein eklatantes Beispiel für das Entstehen der Torsionen, leider sind aber die Pflanzen noch zu kostbar, um Experimente damit zu gestatten.

Bezüglich der Torsionen, welche von FRANK und H. DE VRIES an horizontalen Zweigen mit dekussirten Blattpaaren beobachtet wurden, habe ich meinerseits noch keine Experimente angestellt. Da, wie ich zu zeigen mich bemühte, das Gewicht der Blätter für die Drehungen nicht verantwortlich gemacht werden kann, so werden es auch hier aktive Orientirungsbewegungen sein, welche die normale Lage des Organs herbeiführen. Welcher Natur dieselben sind, und ob sich bei diesen Internodien Dorsiventralität nachweisen läßt, welche vielleicht mit Hilfe der Rectipetalität zu Torsionen führt, können erst umfassende, ad hoc angestellte Versuche lehren.

Nach der eingehenden Beschreibung und Prüfung der Orientirungsvorgänge, wie sie sich bei Versuchen mit den verbreitetsten dorsiventralen Organen, den zygomorphen Blüten und Laubblättern, der Beobachtung darbieten, mögen hier noch einige allgemeinere Bemerkungen ihren Anschluß finden, die sich auf das Längenverhältniß der Seitenkanten torquirter Organe und auf die Natur der Lateralbewegung beziehen.

Was zunächst das Längenverhältniß der peripherischen Gewebsreihen betrifft, so ist zu beachten, daß bei einem nicht zu stark gekrümmten torquirten Organ sämtliche Seitenkanten länger sein müssen, als die Axe. Durch eine relative Überverlängerung der äußeren Gewebsreihen gegenüber den centralen wird also auch umgekehrt, wenn den Zellen geringe seitliche Verschiebungen gestattet sind, Torsion entstehen. Diese richtige Überlegung hat dazu geführt, daß Drehungen von Pflanzenorganen um ihre Axe allgemein mit dieser Annahme a priori erklärt wurden. Es ist dies bei genauerer Betrachtung aber gar keine eigentliche Erklärung, sondern nur eine, nicht einmal ganz richtige Umschreibung des thatsächlichen Verhältnisses. Wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, ist damit die Drehung der Organe in die nor-

male Lage auf kürzestem Wege überhaupt nicht zu erklären, es bleibt ganz unklar, warum von zwei gegenüber liegenden, analog gebauten Organen das eine rechtsum, das andere links um drehen kann. Aber auch die Fundamentalforderung, daß bei gewissen abnormen Lagen des Organs die Richtkräfte, Licht und Gravitation, einmal auf beschattete, wie in verschiedenem Maße beleuchtete, das andere Mal sowohl auf oben, unten oder seitlich liegende Zellen in ganz der gleichen Weise Wachstums-fördernd wirken sollen, ist eine völlig willkürliche, durch kein exaktes Experiment erwiesene, ja nicht einmal durch eine Analogie wahrscheinlich gemachte Annahme. Durch genaue Verfolgung der Vorgänge beim Torquieren sieht man aber geradezu, daß die Drehung in anderer Weise vor sich geht und zwar durch oft sehr ungleichzeitiges Zusammenwirken gut bekannter geotropischer und epinastischer Bewegungen mit einer Lateralbewegung, die wir in ihrem Charakter näher kennen zu lernen uns bemühten. Die nächstliegende Frage ist nun die, wie es kommt, daß zum Schluß der Orientierungsbewegung die peripherischen Kanten länger sind, als die Axe. Nehmen wir der Einfachheit halber ein direkt invers gestelltes dorsiventrales Organ zu dieser Betrachtung heraus, so wird durch die geotropische Mediankrümmung die Dorsalseite gegenüber der Axe gefördert. Danach möge in der rechten Flanke sich die Lateralbewegung durch Förderung dieser Kante geltend machen. Wie wir wiederholt gesehen, kippt dadurch dies Organ nach der linken Seite über und der Geotropismus wird nun die linke Kante gegenüber der Axe zu fördern suchen, aber nicht genau die linke, sondern die durch die fortschreitende Überkipfung jedesmal unten liegende Kante der linken Flanke. Gegen das Ende der Orientierungsbewegung ist dies aber die Ventralseite. Auch sie wird daher noch geotropisch etwas gefördert, aber am wenigsten. Die Folge der ungleich starken Verlängerung der peripheren Gewebe ist die, daß die torquirte Strecke des Organs nicht nur dessen gerade gestreckte Axe torquirt ist, sondern die Form einer Schraubenlinie annimmt. Das Organ macht den Eindruck, als sei es wie ein schlingender Stengel um eine Stütze gewunden worden, wobei die kurze Ventralseite dieser Stütze angelegt worden wäre. Auch auf dieses Verhalten, welches sich in verschieden deutlicher Weise geltend macht, wurde schon wiederholt bei Beschreibung der Torsionen hingewiesen und es ist dasselbe gerade bei den ziemlich dicken Orchideenfruchtknoten oft leicht zu beobachten. Es ist also in den meisten Fällen nicht richtig, zu sagen, daß sich alle Kanten gleichmäßig und gleichzeitig überverlängern.

Wenden wir uns nun zuletzt noch einmal einer kurzen allgemeineren Betrachtung der exotropischen Lateralbewegung und ihres Charakters zu.

Bei dem Wegwenden der median gekrümmten *Aeonitum*-, *Delphinium*- und *Scrophularia*-Blüthen von der Mutteraxe könnte man versucht sein, negativen Hydrotropismus für diese Bewegung verantwortlich zu machen, denn er ist es ja, welcher in vielen Fällen die Richtung eines Organs zum

»Substrat« beeinflußt. Es ist allerdings, wie man sich sagen kann, von vorn herein nicht sehr wahrscheinlich, daß die von der Spindel verdunsteten Wasserdämpfe die exotropische Bewegung veranlassen sollen. Immerhin könnten aber die Blüten hydrotropisch besonders empfindliche Objekte sein und es schien darum eine Prüfung dieses Punktes wünschenswerth. Dieselbe wurde in der Weise vorgenommen, daß Blüthenspindeln von *Aconitum Napellus*, *Delphinium Ajacis* und *Scrophularia nodosa* in der bekannten Weise abwärts gehalten wurden. Die Spindeln wurden streckenweise mit dünnem Staniol, andere mit geöltem Papier umschlossen, um den von ihnen sonst abgegebenen Wasserdampf abzuschließen. Dicht gegenüber den nach kurzer Zeit median gekrümmten Blüten wurden dann breite Streifen doppelten dicken Filtrirpapieres aufgehängt, welche mit dem unteren Ende in Schalen mit Wasser tauchten und die außerdem, um sie auch oben genügend feucht zu erhalten, beständig von oben berieselt wurden. Unter diesen Umständen vollführten die Blüten ihre exotropischen Bewegungen ganz in der gewohnten Weise, und wurden dadurch oft in direkte Berührung mit dem nassen Filtrirpapier gebracht. Damit ist aber der sichere Beweis geliefert, daß negativer Hydrotropismus nicht die Ursache der exotropischen Lateralbewegung sein kann.

Es geht vielmehr aus dem bisher Mitgetheilten hervor, daß wir es bei dieser Lateralbewegung augenscheinlich mit einer correlativen Wachstumserscheinung zu thun haben. Wir haben gesehen, daß die Verlängerung einer Seitenkante früher oder später nach der Mediankrümmung eintritt und daß sie diejenige Kante im Wachstum fördert, welche der Mutteraxe zugekehrt ist, so daß das Organ auf kürzestem Wege in die Außenstellung gelangt. Sind beide Seitenkanten in dieser Beziehung gleichwerthig, wie bei einem genau in der Medianebene gekrümmten, auch von seitlichen Lichteinflüssen nicht alterirten Organ, dann tritt die Lateralbewegung scheinbar willkürlich in einer der beiden Seiten auf oder unterbleibt auch ganz. Die Außenstellung ist als das Endziel der Bewegung zu betrachten, denn nach Erreichung derselben hört die Lateralbewegung auf und wird sogar, falls ein Überschwenken durch Nachwirkung stattgefunden hat, durch Rückkehr wieder aufgesucht. Im Laufe der Versuche haben wir auch Mittel kennen gelernt, die Lateralbewegung, welche manchen Orchideenblüthen, z. B. den Ophrysarten, von selbst fehlt, auch künstlich bei Blüten- und Blattgebilden zu inhibiren, dadurch, daß ein Theil der Mutteraxe oder mit ihr benachbarte oder gegenüber sitzende Blüten und Blätter entfernt wurden. Wir sahen, daß in diesem Falle die Orientirung in die Normallage gewöhnlich durch die Mediankrümmung allein besorgt wird, so daß also der Antrieb zur Lateralbewegung von jenen Theilen ausgehen muß. Wir haben danach die Lateralbewegung so aufzufassen, daß sie aus inneren Wachstumsursachen, inneren Reizen und zwar vermittelt des correlativen Zusammenhangs der Organe eines

Sprosses inducirt wird. Leider ist man heutzutage noch nicht in der Lage, bestimmte physiologische Vorstellungen mit dem Begriffe »Correlation« zu verbinden. Was man bis jetzt darüber weiß, ist lediglich das überraschende und oft räthselhafte Vorhandensein gewisser Wechselbeziehungen zwischen der Entwicklung und Funktion verschiedener Theile eines Organismus. — Wie eine Aktinie unter normalen Umständen das Bestreben zeigt, alle ihre zahlreichen Arme in radialer Richtung von sich wegzustrecken, so scheint auch dem Pflanzenkörper (den ich physiologisch im Ganzen als einen individuellen Plasmakörper auffasse, wie es Sachs auch in morphologischer Hinsicht thut) eine Art inneren Empfindungsvermögens¹⁾ von der gegenseitigen Stellung seiner Organe innezuwohnen. — Jedenfalls ist die exotropische Endstellung der Blüten von großer Bedeutung für ihre Befruchtung durch Insekten; dieselbe kann aber von äußeren Richtkräften (Licht, Gravitation) nicht erreicht werden²⁾, sondern ist, wie es die angestellten Versuche sehr wahrscheinlich machen, von inneren Dispositionen abhängig.

Ich habe mir bezüglich der exotropischen Lateralbewegung dann noch die Frage vorgelegt, ob dieselbe direkt oder indirekt inducirt werde. Bei der Bezeichnung »indirekte« Induktion denke ich an die Erscheinung, daß an einer entgipfelten jungen Tanne ein (oder mehrere) eigentlich plagiotroper Seitenzweig sich aufrichtet und die Rolle der orthotropen Hauptaxe übernimmt. Die Aufrichtung des plagiotropen Zweiges ist unstreitig geotropischer Natur, denn sie geht nur soweit, bis derselbe in die Richtung des Erdradius eingestellt ist. Andererseits ist der ganze Vorgang ein correlativer, durch die Abtragung der morphologischen Spitze erst eingeleiteter. Wir hätten danach anzunehmen, daß auf correlativem Wege den Seitenzweigen negativer Geotropismus inducirt wird, welcher seinerseits erst die Bewegungserscheinung hervorruft. In diesem Sinne habe ich das Wort »indirekt inducirt« gebraucht. Daß kein Heliotropismus bei der exotropischen Lateralbewegung im Spiel ist, wurde bereits im ersten Theil eingehend erörtert. Es handelte sich also nur noch um eine irgendwie von der Schwerkraft bewirkte Bewegung.

Trotz der Aussichtslosigkeit einer solchen Annahme trat ich der experimentellen Prüfung dieses Punktes mittels Klinostatversuche näher und fand recht merkwürdige Resultate, die ich jedoch zu einem befriedigenden Abschlusse noch nicht gebracht habe, obgleich mich weit über hundert eingehende Versuche in dieser Richtung durch zwei Sommer beständig beschäftigten. Ich kann hier nur so viel mittheilen, daß die Lateralbewegung bei der großen Mehrzahl der Versuchsobjekte, geringe Nachwirkungen ab-

1) Ich denke dabei nur an Reizempfänglichkeit, nicht etwa an ein dunkles Bewußtsein.

2) Siehe die betreffenden Bemerkungen in Theil I.

gerechnet, unterblieb oder sehr abgeschwächt wurde, während sonst ganz ebenso behandelte ruhig stehende Kontroll Exemplare dieselbe in hohem Maße entwickelt zeigten. Nur in ganz vereinzelt Fällen sah ich dieselbe auch am Klinostat etwas weiter vor sich gehen; ob es sich bei diesen letzteren aber um verlängerte Nachwirkung handelt, oder ob dies das normale Verhalten ist, welches an den unbeweglichen Blüten durch sonstige Störungen nicht zum Ausdruck kam, konnte ich bis jetzt trotz aller Vorsichtsmaßregeln und trotz der großen Zahl der Versuchsanstellungen noch nicht entscheiden. Ich theile dies vorläufige Ergebnis hier gleichwohl mit, erstens, um in dieser Hinsicht vielleicht glücklichere Experimentatoren zu solchen Versuchen anzuregen, zweitens wegen der auffallenden Analogie mit den oben erwähnten Klinostat-Versuchen von O. Schomb, bei welchen die heliotropischen Torsionen merkwürdigerweise ausblieben. Auch Schomb scheint in dieser Beziehung an umfassendem Material seine Erfahrungen gemacht zu haben, denn er sagt u. A.¹⁾: »Durch die vielen Versuche, welche ich bezüglich dieser Frage anstellte, war es mir im Laufe der Zeit zur Gewißheit geworden, daß ich auf dem Klinostaten niemals Drehungen wahrnehmen würde.«

Es wäre zu wünschen, daß bald mehr Licht in dieses jetzt noch etwas unverständliche Verhalten käme; es sind möglicherweise Dinge, welche für unsere physiologischen Vorstellungen von Bedeutung sind, welche sich da herausstellen, möglicherweise löst sich aber das Räthsel ungeahnt einfach.

Wenn wir am Schlusse dieser Ausführungen über das Verhalten dorsiventraler Organe bei Orientierungsbewegungen noch einmal einen kurzen Rückblick auf die wichtigsten Resultate werfen, so sei zunächst auf die Schlußbemerkungen des ersten Theiles noch einmal hingewiesen, wo die Erfahrungen aus der ersten Versuchsreihe zusammengestellt sind. Die im zweiten Theile beschriebenen Versuche bestätigen jene Erfahrungen an den schräg- und quer-zygomorphen Blüten der Solanaceen und Fumariaceen, wie an den invers angelegten der Orchideen, Lobeliaceen und Balsaminaceen und den Blättern.

Die hier aufgestellte Torsionserklärung zieht außer den gewöhnlichen allbekannten Richtungsbewegungen in vielen Fällen noch eine neue, die exotropische Lateralbewegung in Betracht. Letztere veranlaßt die Außenstellung des Organs an seiner Mutteraxe, also seine Orientierung gegenüber der Stammpflanze. Äußere Richtkräfte sind dazu nicht direkt befähigt, der Einfluß auf diese Orientierung geht von der Mutterpflanze selbst aus.

Mit Beihilfe jener durch experimentelle Beläge gerechtfertigten Annahme einer Exotropie lassen sich alle beobachteten Orientierungsbewegungen auf einfache Weise erklären, ja sogar in ihren Details voraussagen.

¹⁾ l. c. Seite 29.

Man sieht nach der in Obigem vertretenen Theorie der Torsionen ein, daß die normale Lage auf kürzestem Wege erreicht werden muß, daß Lasten und einseitige Übergewichte, entgegen der Annahme von DE VRIES durch aktive Spannungen, wenn nöthig überwunden werden. Ebenso zeigt sich die Rückdrehung invers gewesener und dann wieder umgekehrter Blüten in völliger Übereinstimmung als eine nothwendige Erscheinung in Bezug auf die hier versuchte Erklärungsweise der Drehungen. Die Fälle, wo keine Drehung bei der Orientirung vorkommt, sondern diese durch Mediankrümmung erreicht wird, stellen sich als die einfachsten dar, welche eigentlich allen anderen mit Drehung impleite zu Grunde liegen. — Bezüglich mancher speziellen Resultate sei auf die einzelnen, diese behandelnden Theile vorliegender Arbeit hingewiesen.

Berichtigung.

Auf Seite 328 muss es in Zeile 3 von unten statt »über rechts« heissen »links«.

„ „ „ „ muss es in Zeile 3 von unten statt »rechts« heissen »links«.

ZOBODAT - 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 315-374](#)