## XIII.

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

Von

Dr. Fritz Noll.

H. Theil.1)

(Mit 8 Holzschnitten.)

Im ersten Theil dieses Aufsatzes wurde zunächst gezeigt, daß die große Mehrzahl der monosymmetrischen Blüthen zu den ausgeprägt dorsiventralen Gebilden gehört. Nur ein kleiner Theil derselben, welcher als unwesentlich-zygomorph bezeichnet wurde, vereinigt mit der monosymmetrischen Ausbildung nicht auch zugleich physiologische Dorsiventralität. Alle anderen zygomorphen Blüthen führen, wenn sie in abnorme Lagen gebracht werden, sehr energische Bewegungen aus, um die Dorsalseite auf kürzestem Wege wieder oben hin zu bringen. Es geschicht dies in der Regel durch Torsionen des Blüthenstiels oder der, letzteren vertretenden Organe (wiedurch 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 eigentumlichen Bewegungsform geänßert 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 genaner 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.

<sup>4)</sup> Der 1. Theil ist erschienen im 11. Heft des dritten Bandes der Arbeiten des Botan, Instituts in Würzburg, 4885.

Die wichtigste Orientirung dorsiventraler Gebilde, diejenige gegen die Schwerkraft, erfolgt in durchaus genftgender Weise sehon durch geotropische einfache Krümmung, welche meist von der, bei zygomorphen Blüthen sehr allgemein verhreiteten Epinastie modifizirt wird.

Wenn es sich lediglich um die normale Lage zum Erdradins handeln würde, dann hätten vorher invers gestellte Blüthen mit der Vollendung ihrer geotropischen Mediankrümmung, welche keinerlei Torsion hervorruft, das Endziel ihrer Bewegung schon erreicht. Wir haben aber gesehen, daß bei vielen Blüthen 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 Richtungsbewegungen, die heliotropische und die »exotropische«, vorzugsweise durch Längendifferenzen von Seiten kanten ausgeführt; sie wurden deshalb als Lateralbewegungen bezeichnet. Erst mit der Ausführung der Lateralbewegung ist bei vorliegender Mediankrümmung dann nothwendig eine Torsion verknüpft, znmal, wenn die normale Stellung der Symmetrale durch Geotropismus und Epinastie erhalten und garantirt wird. — Zu Experimenten waren bisher ausschließlich Pflanzen verwandt worden, deren zygomorphe Blüthen an der Mutteraxe in normaler Weise angelegt werden und sich an anfrechten Trieben demgemäß von vornherein in der Normalstellung entwickeln.

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

Woher es kommt, daß die Zygomorphie dieser Blüthen 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 Disl irge fläe ster häll Pun wer wis der läss

> me in l nis lich die an!

> > WH

111

ein vor zor tra axa noa Ste

Stie Um lies nic ver Ge

BI SW

11.9

in

ge W To gegen die h-geotron Blüthen

s handelu bllendung ervorruft, chen, daß ine solche n's Spiel ichtungsise durch eshalb als ateralbedig eine ale durch perimenren zygorden und

rmalstel-

morphen m gerade ch schief n. Derlei lanaceen. , Voehygleich die utterave; , bei den ifoliaceen e, welche Symmeangelegt bei den einzelten geradezu nten an-

er Anlage ersuchen, weise zu rundeten Diskussion liegen. Wo, wie bei den Funnariaceen und Orehideen sich aber irgend ein Weg zeigte, dieser räthselhaften Erscheinung auch nur oberflächlich näher zu treten, da habe ich es doeh, 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 hindenten — 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 Blüthen betrachtet werden, wird es sieh 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 ankonunt, an einem Modell sieh klar zu machen.

Bezüglich der schräg oder horizontal gelegten zygomorphen Blüthen 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 geschicht, wollen wir einmal an einem möglichst einfachen Beispiel nachsehen. Wir setzen dazu eine zygomorphe Blüthe Voraus, deren Symmetrale median angelegt ist und deren Blüthenstiel hori-<sup>zo</sup>ntal steht, also den »Zenithwinkel« 90° anzunehmen sucht. Die Symme-Trale einer solchen Blüthe sei dann durch geeignetes Umlegen der Mutterave horizontal gestellt worden, in der Weise, daß der Blitthenstiel seine <sup>no</sup>rmale horizontale Lage beibehalten hat. Die ganze Veränderung in d<mark>er</mark> Stellung der Blüthe beschränkt sich also auf eine Unidrehung des Blüthenstiels 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 Blüthenstiels der Geotropismus so lange auf die Unterseite (linke Flanke) des Blüthenstiels, Wachsthumsfördernd ein, bis die Symmetrale der Blüthe wieder <sup>in</sup> senkrechte Ebene gestellt ist. Dies tritt ein, wenn die Blüthenaxe selbst anfrecht gerichtet, also nm 90° gehoben ist, wobei der Bluthenstiel in einem Bogen aufwärts gekrummt ist. In <sup>z</sup>weiter Linie tritt dann die Erscheinung ein, daß das se n krecht empor-Serichtete Organ-Ende wieder in seinen normalen Zenith-Winkel eingeführt wird, und dies geschieht durch Wachsthums-<sup>för</sup>derung der Dorsalseite, also mit Hilfe deren Epinastic, so daß

zun Wie

nor

Ver

gin

unt

niel sell

n J

die

siel

Det

obo

lag

Syr

Ver

/ in

die

So Wi

Wi

Voi En

Wis

Wi

Wi

ηη. π\_

als

de

de:

lic

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 dahei 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 Hanptaxe wieder geradealı richtet, nichts mehr, sie gleicht nur die Kritmmung innerhalb der Herizontalebene aus. Überhaupt muß bei diesen Betrachtungen daran festgehalten werden, daß Bewegungen, innerhalb der Krümmungsebene ausgeführt, wohl Richtungsänderungen, nicht aber Torsionen im Gelolge haben. Letztere treten erst dann ein, wenn das bogig gekyttminte 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 au Ort und Stelle un 900 linksum torquirt worden wäre. Der hier in seine verschiedenen Componenten zerlegte Orientirungsvorgang, wie er sich bei einzelnen besonders günstigen Versuchsobjekten (Aconitum, Linaria eymbalaria, zuweilen) in Wirklichkeit darbietet, zeigt zugleich, daß die Orientirung auf kürzestem Wege erfolgen muß. — Die Gomponenten der Bewegung treten natürlich nicht immer so scharf von einander getrennt auf, sondern führen, oft gleichzeitig wirkend, zu demselben Ergebniß.

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  $\alpha$  bilde, und es soll dabei die Symmetrie-Ebene der Blüthe selbst von der Vertikalen um den Winkel  $\gamma$  (36° bei den Solanaceen) verschoben sein. Die Blüthe soll dann später mit senkrecht gestellter Symmetrale in den Zenithwinkel  $\beta$  eingerückt werden. 1) Die Bogengröße der auftretenden Lateralbewegung mag mit dem Winkel  $\delta$  bezeichnet sein. Zu diesen vier Winkeln muß der Winkel der Torsion  $\tau$  in einem festen Abhängigkeitsverhältniß stehen. Der Winkel  $\alpha$  ist dabei maßgebend, insofern er die Größe der ersten geotropischen Krümmung bestimmt. Es ist weiterlin leicht einzusehen, daß mit dem Wachsen des Winkels  $\beta$  die Torsion im Stiel in einer gewissen Weise

<sup>4)</sup>  $\alpha$  stellt somit den Zenithwinkel der Knospe,  $\beta$  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 hrnng des allmählich ell später el von der lie Krüm-liesen Bearhalb der icht aber

ler einzelund Stelle chiedenen telnen beia, zuweiung auf der Beinander tend, zu

wenn das

ideren als

ankommi,
g bringen
g zu jedem
litthenstiel
soll dabei
um den
soll dann
eingerückt
mag mit
er Winkel
nen. Der
geotropi, daß mit
sen Weise

Blüthe dat'um angustir 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 natürlich ebenfalls modifiziren.

Das Abhängigkeitsverhältniß dieser Winkel unter einander findet sieh 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 7 mit der Vertikalebene bildete, durch Zund I in die Endlage OE gebracht  $^2$ ) und die Symmetrale senkrecht gestellt, 80 entspricht der Winkel AOZ dem Winkel z, der Winkel ZOE dem Winkel B. Wir denken uns, daß vor dem Erreichen der jetzigen Eudlage die Blüthe schon-eine ge-Wisse Lateralbewegung nm den Winkel & ausgeführt hat. Winkel der Ebenen, in welchen A

Fig. 4.

Erklärung im Text. Die kleinen Pfeilspitzen auf den punktirten Linien denten den Weg der Componenten au (von A über Z nach / und Et. Von A aus wird die schräge Blüthensymmetrale durch Georopismus in eine senkrechte Ebene gestellt in Z. Von dort aus wird der normale Zenithwinkel (3) durch Verlängerung der Dorsalkante erreicht (1). Die längirte Blüthe ist dudurch um den Winkel y von ihrer exotropischen Endlage entfernt, soll aber in diesem Fall mittels Lateralbewegnng wieder um den Winkel & sich ihr nähern (E).

und E liegen, ist also  $= (\gamma - \delta)$ . Der Winkel der Ebenen bei A (ZA - AE) sei  $\pi - x$ , derjenige bei E (ZE - EA) = y.

Es ist dann 
$$\tau = y - (x - \gamma)$$
  
 $= \gamma - x + y$   
oder  $\gamma - \tau = x - y$ .

Nach einem Satze der sphärischen Trigonometrie ist aber

Satze der spharischen Frigonometrie i 
$$\lg \frac{\pi - x + y}{2} = \frac{\cos \frac{\alpha - \beta}{2}}{\cos \frac{\alpha + \beta}{2}} \cot \beta \stackrel{\text{formula}}{=} \frac{\pi - \beta}{2}$$

 Die Ruckkehr in den normalen Zenithwinkel ist hier der Einfachheit halber als rein epinastisch hingestellt,

2) In Wirklichkeit liegt E wegen des Wachsthums des Blüthenstiels 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.

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

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

de

Kr jei

11

W

de

lo

in

W

1)(

B

Si

hi

di

1

bj

de

u)

La ei w sc b m d oi h;

lı. is

Daraus läßt sich dann  $\tau$  durch Einsetzen der bekannten Werthe für  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  und  $\delta$  leicht bestimmen.

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

Es ist dann

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

Eine solche Solanaceenblüthe hat also, wenn sie bei normal vertikaler Stellung der Symmetrale — die ja vom Geotropismus bei dorsiventralen Organen immer garantirt wird — noch um  $46^{\circ}$  von der exotropischen Endstellung entfernt ist, eine Torsion von nur  $24^{\circ}$  aufzuweisen. Wäre die Lateralbewegung noch um  $46^{\circ}$  weiter gegangen, so wäre damit der Torsionswinkel  $36^{\circ}$  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, we also die exetropische Endstellung erreicht wird, ist die endgiltige Torsion unabhängig von  $\alpha$  und  $\beta$ .

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

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

Der zuerst als Einleitung für diese Betrachtungen angeführte Fall, wo zund  $\beta$  der Einfachheit halber =  $90^{\circ}$  angenommen waren, sei der Kontrole 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 dennach auf

den Winkel & gar nichts ankommt. Dasselbe Resultat ergab sich ja anch 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  $\delta$  zunächst  $=0^{\circ}$ , so ergiebt 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  $\tau$  in diesem Falle gleich  $\beta$  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 a, b, r, b und der Torsionsgröße r 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 Pllanzenphysiologe verlangen, daß diese Bezichungen bei natürlichen Versuchsobjekten mit mathematischer Genauigkeit auf die Bogensekunde zutreffen. Abgesehen davon, daß es schou 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 zutrillt. 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 dentlich, so daß das Zustandekommen der Torsion auf bezeichnetem Wege unter den Augen des Beobachters erfolgt.

So, wie die Dinge nach unserer Auffassung (p. 347, 348) 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 überllüssig 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 Malpighiaceen 1) vorgenommenen Bebachtungen sich die oben dargelegte Entstehungsweise der Torsion allentlahen kundgab, voransgesetzt 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

e zu legen. el von 40° nkel dann oll um 20° wird also bereits er-

vertikaler siventralen schen End-Wäre die it der Torie Verhältvel gedreht ormel her-

= γ wird. eicht wird,

te Fall, w<sup>o</sup> er Kontrole ichen. Es

mnach auf

ja auch bei

für α, β, γ

<sup>1</sup> Soweit mir Vertreter dieser Familien zu Gebote standen.

aber durchweg vorhanden. Sehr häufig wird aber die exotropische Endstellung bei denselben nicht erreicht, sondern die Blüthen sehen in schiefer Stellung ans 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 andrerseits wieder auf die Entstehung der Torsion auf dargelegtem Wege zurück.

Zu besonderen Experimenten wurden verwandt die beiden Solanaceen Petunia (Gartenformen) und Schizanthus retusus flook., bei welchen nach naserer 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 Orientirungsbewegungen 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 444°, was in der That durchgehends beobachtet wird. Interessanter ist das Verhalten von älteren Knospen und Blüthen, welche ihre Orientirung an der noch aufrechten Spindel bereits vollendet hatten, also bei exotropischer Endstellung schon um 36° links um torquirt 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-Blüthen wieder begegnen und dort eingehender beschäftigen wird.

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

Sp let au ne

de

dan

W

ma

SOI

Au Sp u. ba

ftt: ist lic

V Ga de

äu

Eu

ge Ar Se die re;

in Bl

Le

ein sa ni Bi 48 ko (Sa

bir iel be (ir m; che Endn schiefer auch bei resp. 72° seitliche auf dar-

lanaceen
hen nach
03 — die
Schizanelche bei
Dorsivencenannten
senkrecht

rewegun-

vorganges htung ge-44°, was Verhalten noch auf-Endstelbeim erdaß die sache, auf isus- und gen wird. ithen aufu nennen. en weisen en Blüthe . und Gl. onblättter eite, liegt erden vor erforderle bei den er gegenes inneren nach der-

e Ventral-

the (A) in

der ursprünglichen Lage, die andere (B) nach stattgehabter Orientirung dargestellt ist, wird diese Verhältnisse aber besser darlegen, als alle Worte. (Fig. 2.) <sup>1</sup>) Es sind übrigens nicht alle Gladiolen einseitswendig, man findet auch solche, z. B. Gladiolus recurvus L., deren Blüthen 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 schei-

nen. Da mir von Antholyza nur die Species aethiopica L. u. cynonia L. in Herbarmaterial zur Verfügung standen, so ist es mir nicht möglich, darüber Genaneres mitzutheilen. Wenn bei dieser Gattung aber wie bei den übrigen Irideen die Stamina des außeren Kreises zur Entwickehunggelangen, dann fällt in der Antholyzablüthe der Scheitel wie bei Gladiolus auf ein vorderes Perigonblatt des inneren Kreises. Die

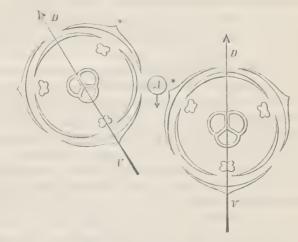


Fig. 2.

Gladiolus gandavensis Hort, Diagramme zweier aufeinanderfolgender Blüthen; Deck- und Vorblätter weggelassen. Die linke Blüthe in ursprunglicher Lage. Die rechte, ältere, nach stattgehalter Orientfrung. D Dorsalseite, V Ventralseite. A Mutheraxe. Die mit \*versehenen Perigonblätter in der Regel größer als die andern, wodurch die Krone streng genommen asymmetrisch wird. Der kleine Pfeil an A dentet die Richtung der Einseitswendigkeit au.

Blüthe ist daher bei exotropischer Endstellung um  $420^{\rm o}$  gedreht. Nach dem von um untersuchten aufgeweichten Herbarmaterial ist dies meist der Fall, doch

<sup>4)</sup> Bei Gladiolus cardinalis Curt. liegen die Dinge nach Eighten-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 Dorsalseite auf das äußere hintere Blatt fällt. Bezüglich der sehr variabelen Verhältnisse, wie sie bei Gladiolusarten angetroffen werden, vergleiche man Urban: "Zur Biologie der einseilswendigen Blüthenstande." (Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. III. Jahrg. 1886. Heft 10.) Dieser Autor hat eine größere Anzahl lebender Gladiolusarten untersuchen können und führt drei Typen an. Bei der Beschreibung des Gl. Saundersii Hook. fil. (Seite 147) muß es dort wohl: "inneres vorderes und äußeres hinleres" heißen, statt "inneres hinteres und äußeres vorderes Perigonblatt". Es sei bier übrigens erwähnt, daß ich im Frankfurter Bolan. Garten an einem Slocke von Gl. floribundus eine Blüthe fand, bei welcher ausnahmsweise der Blüthenscheitel auf ein äußeres hinteres Perigonblatt tiel (in Fig. 2 mit \* bezeichnet/, und die deshalb eine ganz andere Orientirungsbewegung gemacht hatte, als ihre Schwesterblüthen am selben Stock, nämlich um 36° and er stäufig.

kann durch Einseitswendigwerden diese Torsionsgroße modifizirt sein. Durch das Pressen in eine Ebenc sind die Befunde an Herharmaterial jedoch äußerst unzuverlässig. — Literaturangaben über die Drehung konnte ich nicht auflinden.

aı

d

51

11

di

111

7.1

re in

d

W

S

je

n

6

d

H

d

Sehr eigenthümliche Verhältnisse treten ims entgegen, wenn wir uns hiernach zur Betrachtung der zygomorphen Funuriaceen wenden. Wie schon erwähnt, steht die Symmetrie-Ebene bei diesen quer. Diese Eigenthümlichkeit der abnormen Stellung läßt sich bei den Fumariaceen vielteicht 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 lauptsächlich bedingt ist. Diese Symmetrieverhältnisse treten besonders deutlich bervor, 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 gespornten Blätter. Es ist nun leicht möglich, daß aus solchen dicentrischen Blüthen die monosymmetrischen Blüthen von Corydalis sich durch Rückbildung eines Spornes eutwickelt haben. 1 Diese Annahme wird unterstützt durch das zeitweilige Auftreten echt dicentrischer Corydalisblüthen und durch den Umstand, daß der eine Sporn von Corydalis scheinhar willkürlich auf der rechten oder linken Seite entsteht. - Andercrseits 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 verstandlich, warum der Sporn, wenn er aberhaupt einmal neu auftrat, nicht in einem medianen Quirl entstand. tch halte demnach die erste Voraussetzung für die wahrscheinlichste, zumal die Corydalis- und Fumaria-Blüthe auch in der ganzen Banart dem Dielytra-Typns 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, beabachtet 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

<sup>1)</sup> Die in ganzlicher Verkennung morphologischer Gesetze von Goddon (Memoire sor les Fuddaniacees à lleurs irrég, et sur la cause de leur irrégularite. Comples rend T. 39, 4864) ausgesprochene Meinung, daß die Ausbildung des Sporns bald auf der rechten, bald auf der linken Seite der Bluthe, eine rein mechanische Ursache habe, wurde schon von Eicher (Flora 4865, Seite 455) gründlich widerlegt.

<sup>2;</sup> Baillox. Histoire des plantes. Tome III. p. 427. Paris 4872. Diese spornlose Form dokumentirt sich schon durch die damit verbindene Vergrünung als ziemlich tief stellende Monstrositat.

izirt sein. armaterial ing konnte

n wir uns den. Wie ese Eigeniceen vielien) Typns en in synieizähligen isse treten elytra mid cheinen da Die lange ic Mediane olchen disich durch ahme wird Corydalislis scheinadererseits en, wie ihn se Blüthen er Vorausi, wenn er entstand. iste, zumal n Dielytrah gebauten nende Voralis glauca eitung der

ov (Memoire imptes rend batd auf der rsache habe,

agen cines

derart sehr

se spornløse als ziemlich leicht eine zygomorphe entstehen, während die Ausbildung der Zygomorphic am Scheitel einer Infloreszenzaxe weiterhin niemals vorzukommen pllegt.

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 Corydalisblüthen ist das Auftreten des Spornes, wie kurz erwähnt, merkwürdigerweise nicht an eine bestimmte Organseite gebunden, sondern wechselt scheinbar ganz zufällig, so daß in einem Blüthenstande 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 Bläthentraube von Corydalis solida Smith, oder cava Whlbrg., dann findet man ganz gewöhnlich die Blüthen e Lage uweise einseitswendig. Eine Anzahl derselben ist nach dieser, eine andre Auzahl nach jener Richtung hingeneigt. Die Einseitsweudigkeit kommt zunächst daher, daß die exotropische Lateralbewegung von der großen Mehrzahl der Blüthen nicht ausgeführt wird. Nach der geotropischen Aufwärtskrümmung lolgt bei diesen wesentlich nur die Einführung der Blüthe bis zum Grenzwinkel durch Verlängerung der Dorsalseite. Demzufolge müssen die linksgespornten Blüthen rechts, die rechtsgespornten links aus ihren Tragblättern her vorsehen. Wenn nun zwei gegenüberstehende Bluthen 1) sich so entwickeln, daß die eine den Sporn rechts, die undre denselben links ausbildet, so müssen diese Blüthen einseitswendig werden. Dies Verhältuib trifft aft für eine ziemlich weite Strecke der Blüthentraube zu, bis dasselbe sich weiter oben umkehrt, oder auch streckenweise gar keine gemeinschaftliche Richtung zu erkennen ist. Die einzelnen Blüthenstände sind in dieser Beziehung auch unter einander sehr verschieden. Neben manchen sehr schön streckenweise einseitsweudig geordneten Trauben trifft man am selben Standorte, wenn auch seltener, solche, deren Blüthen alle wirr 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 anfgezählt, wobei r bedeutet, daß die betrelfende Blüthe den Sporn rechts trug, I, daß er links angelegt war.

L Pflanze: rlrrlrlrlrrrr

11. » rtrtrrlrl

III. » : rliriririririliririliriri

IV. » : Irlirlirlirliririrlir

V. » : rHrlrlrlrlrlrl. u.sf.

<sup>4.</sup> Bei Corydalis ist  $^2\epsilon_o$  Stellung vorherrschend; die Blüthen sind daher nicht genau diametrat einander gegenüber gestellt.

W

gd

ui

da

le

le

ľa

Li

W. Ve

ül

Se

ni

Zie

Ri

11

7.0

 $Z_1$ 

ti

[]

0(

al

Li

be

211

se di

aı

11

el

W:

٧í

de

St

W

11

R

ei

13.

W

Eine ziemlich reine Einseitswendigkeit kommt, wie leicht aus der Aufzeichnung eines Diagrammes mit <sup>2</sup>/<sub>5</sub>-Stellung ersichtlich ist, dadurch zu Stande, daß hei Rechtsumläuligkeit der genetischen Spirale die Blüthen I und 4 untereinander gleichsinnig, und umgekehrt gespornt sind als die Blüthen 2 und 5, wobei es auf die Blüthe 3 nicht ankommt, wenn dieselbe die exotropische Endstellung annimmt. Bei manchen Blüthen ist das thatsächlich der Fall; ihr Stiel ist dann um volle 90° torquirt, während bei den seitlich abstehenden Blüthen wegen der ziemlich steilen Anfangsstellung des Blüthenstieles die Torsion nur eine sehr geringe ist, wie das nach der, Seite 320 abgeleiteten Formel nicht anders möglich ist. Die in Büchern allgemein verbreitete Angahe, daß die Corydalis-Blüthen vor dem Aufhlühen sieh um 90° drehten, 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 Einzelblüthen aber solche Hindernisse in den Weg, daß branchbare Beobachtungen nicht zu erhalten waren. Versuche, bei welchen die Beweglichlichkeit durch Verstümmehungen der hindernden Organe erreicht war, sind aber zu den branchbaren, 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 Blüthen ziemtich weit auseinander und in den Achseln sohr kleiner Tragblättchen stehen. Hier aber erwies sich die Reaktionsfähigkeit der Blüthenstiele 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 konstatirt, was aber insofern von Interesse war, als es zeigte, daß auch hier dieselbe in dem Sinne eintritt, daß die ursprüngliche Torsion im Stiel alterer Knospen und jungerer Blüthen rückgängig gemacht wird.

Mit diesen wenigen Betrachtungen wären die uns hier interessirenden Orientirungsverhältnisse der Fumariaeeen erschöpft und wir wenden uns zu den Pflanzen, bei welchen die Blüthen Torsionen um volle 480° ausführen müssen, um in exotropischer Endstellung normal orientirt zu sein. Da treten uns zumächst einige Papilionaeeen 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 Blüthenstandsaxen ursprünglich aufrecht in der Knospe, das Vexillum der Blüthe ist normal akroskop angelegt. Nachträglich biegen sieh aber die dünnen schlaffen Spindeln unter dem Gewichte der Blüthenknospen abwärts und verkehren die Stellungsverhältuisse der Blüthentheile dadurch vollständig. Hofmeisten die

<sup>4)</sup> W. HOFMEISTER. Allgemeine Morphologie der Gewächse (Handbuch der physiolog-Botanik I. Bd. 2. Abtheil.) Leipzig 4867, pag. 626.

der Aufdurch zu
Blüthen
d als dic
dieselbe
das thatI bei den
sstellung
hach der,
thern allufblühen

ırden mit ben, die gung der re Beobweglichvar, sind nieht zu bei Arten egen, bei seln sohr sfähigkeit ei umge- $1400^{\circ} \text{ zm}$ ewegung auch hier im Stiel

ssirenden nden uns 80° anst zu seinntrauben, ,Wistaria saxen urst normal schlaffen verkehren fmeisten<sup>1</sup>)

physiolog.

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 daritber: »Die Torsion orientirt sich nach der Richtung intensivster Belenchtung. Sie ist gegenwendig in den beiden Hälften eines einseitig beleuchteten Blitthenstandes, welche rechts und links von der Ebene der einlallenden Lichtstrahlen liegen; in der (vom Lichtquell aus gesehen) rechten Längshälfte meist linkswendig und umgekehrt. Die Torsion erfolgt, während der Blüthenstiel noch in die Länge wächst, offenbar in Folge einer Verminderung der Expansion der Gewebe der stärker beleuchteten Seite, ither welche das, zur Axe tangentialschiefe Streekungsstreben der beschatteten Längshälfte die Oberhand erhält. - Inlloreszenzen, welche nicht danernd einseitiges Licht empfangen, drehen ihre Blüthenstiele ziemlich regellos, je nach der (zu verschiedenen Tageszeiten verschiedenen) Richtung der stärksten Beleuchtung während eines bestimmten Entwickelungszustandes der successiv sich ausbildenden Stiele.« Die in diesen Zeilen beschriehene 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 rechtsoder linksum — ist vollständig klar erkannt, entgangen ist dem Beobachter aber die Mediankrümmung, mit welcher sieh die zunächst heliotropische Lateralkrümmung erst zu Torsionen kombinirt. Dem Lichte kommt aber bei der Torsionsbewegung durchaus nicht die wesentliche Bedeutung zn, welche Hofmeister, durch seine Beobachtung verleitet, demiselben zuschreibt. Die Blüthen des Cytisus Laburnum, der Robinia und der Wistaria drehen sich sowohl in ziemlich allseitiger Belenchtung oder dann, wenn sie an einem Südfenster beständig langsam um eine vertikale Axe gedreht werden (wohei heliotropische Lateralkrümmungen ausgeschlossen werden). cbenfalls nm 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 Blüthen 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 anf 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 Blüthenstände 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 Blüthen sich zum größten Theil schon richtig orientirt haben, wieder aufwärts gerichtet, und sind die Blüthen noch nicht zu alt, sondern ihre Stiele noch in lebhaften Wachstlum 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 Blüthenstiels 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 Zinnoher-Roth benutzt, das gegen Nässe ziemlich resistent ist, gut haltet 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 480° umläuft. Wird danach die Spindel wieder aufgerichtet, so richten sich die Blüthen 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 480° erlangt wurde (wie das ja auch möglich wäre), wurde in keinem Falle beobachtet. Nachder Erklärung der Orientirungstorsionen, wie sie in diesen Zeilen versucht worden, muß aber die erneute Orientirungsbewegung vorher torquirter und abermals invers gestellter Blüthen ganz nothwendig mit einer Ritckdrehung verbunden sein. Denn nehmen wir an, es liege eine um 480° nach Links gedrehte Blüthe vor, soläuft 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 denmach die Blüthe nach rechts schwenken lassen und die exotropische Lateralbewegung, welche nun die der Spindel zugekehrte linke Flanke verlängert (während sie bei der ged im stie bev Flan

ers

hae die Ver

3010

mei

die Lag des dee alle logi WIII abh BBe Nec  $l_{\rm H}$ Dre  $E_{XI}$ der mai ant uns Blu (in  $D_{Pe}$ es . Erd Wel

dies Spil Lag

<sup>4)</sup> Diese Verhältnisse möge sich der Leser an einem Modell, als welches aber jeder Papierstreifen dieuen kann, klar machen. Auf andere Weise ist es für einen im Vorstellen räumlicher Dinge nicht Bewanderten sehwer, sich hinein zu finden, und gerade die Rückdrehung ist für das Verständniß der Orientirungsbewegung sehr wesentlich.

Weg zur kgelegte. Lateralsen Mitenstände nder, hachtung

sich zum itet, und ebhaftem ngen, um Art and it, ist es machen. noch ungemacht ziemlich lie Blüthe ler rothe umläuft. Blüthen ämmtlieh zurückrieder als weitere s ja auch Erklärung len, muß abermals erhunden gedrehte e Ave des neh unten astie der rechts

s aber jeder en im Vorund gerade entlich.

e nun die

e bei der

ersten Torsion die rechte verlängert hatte) gleicht die frühere Torsion nothgedrungen wieder aus. Nehen dem Interesse, welches das Rückdrehen
im Allgemeinen hat, zeigt es außerdem wiederholt, daß in einem Blüthenstiel 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 Blüthen vergleichbar, deren Mutteraxe eine nachträgliche Lageänderung erfährt, sind unsere einheimischen Orchideen, die zygomorphen Lobeliaceen und Balsaminaceen, wozu sich dann noch vereinzelte Pflanzen arten aus anderen Familien gesellen.

Bekanntlich wird bei allen Orchideen das Labellum akroskop angelegt. Da es aher bei der normalen Stellung der Blüthe in weitans den meisten Fällen unten stehen muß 1), so befinden sich jene Orehideenblüthen, 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 480 ° ist auch eine so auffallende Erscheinung, daß sie längst allgemein bekannt und beobachtet ist. Ursprünglich als ein rein morphologisches Merkmal, als eine autonome Wachsthums-Erscheinung aufgefaßt, Wurde die Drehung zuerst von Hofmeister als eine von äußeren Momenten abhängige Orientirungsbewegung gedeutet. Horneister sagt darütber2; Bei der Drehung der Fruchtknoten der Ophrydeen, der Blüthenstiele der Neottia ovata und N. nidus avis finden völlig analoge Verhältnisse<sup>3</sup>) statt. In der Dunkelheit, selbst in sehr gemindertem Lichte unterbleibt die Drehning (der Fruchtknoten von Orchis Morio)«. - Ohne überhaupt ein Experiment anzustellen — die Angabe Hormeister'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 Wachsthumsursachen beruht, wenn man die Blüthenstände Unserer Wiesenophrydeen etwas genauer ansielit. Da linden sieh im selben Bluthenstande neben rechtsum torquirten Fruchtknoten linksum torquirte. eine Thatsache, welche es allein schon unwahrscheinlich macht, daß die <sup>D</sup>rehung von inneren Momenten abhängt. In mzweideutiger Weise giebt <sup>es</sup> sich aber kund, daß hier eine Orientirung bezüglich der Richtung der Erdschwere vorliegt, wenn man Blüthenstände findet, welche durch irgend Welche Ursachen eine schräge oder horizontale Richtung innehaben. An <sup>die</sup>sen sind die Lippen sämmtlicher Blüthen vertikal abwärts, nicht der Spindelbasis zu gerichtet; die Drehung in den Fruchtknoten ist je nach der Lage der Spindel entsprechend kleiner als 480 °.

Ein eingehenderes Studium erhihren die Torsionen der Orchideen-

<sup>1,</sup> Einige Ausnahmen später.

<sup>2,</sup> Bei Cytisus 1, e. pag. 626.

<sup>3)</sup> nämlich wie bei Cytisus, Robinia.

me

geo

dal

als

 $D^{01}$ 

Sti

nan

liel

Sei

tha

na

din

del

es l

gel

obe

Seji

fine

dui

der

tun

Ore Blü

Zu

arti arr

kno bla

Ver

 $v_{e_1}$ 

Pff:

Blu

nal

find

hie ahe

20

dee

երլլ

Hormeister'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. Pritzer 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 Blüthenstande der Gymnadenia conopea R. Br. oder der Orchis palustris Jacq. zeigt, daß diese Torsionen der Orchideenblüthen auch die Art des Entstehens mit der schon kennen gelernten gemein haben, indem sie sich dentlich aus einer Medianbewegung und einer Lateralbewegung zusammensetzen. Eine junge, noch nicht resupinirte Knospe einer solehen Orchidee zeigt in einem gewissen Alter eine aktive Verlängerung der unten liegenden?) 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 Borsalseite hamptsächlich 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 spiralig um einen anderen gewunden ist. - An den mir vorliegenden Blüthenständen 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 kombinirte 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

Außerdem Ders. in »Grundzüge einer vergleich, Morphologie der Orchideen. Heidelberg 4882, pag. 54, 55, 432.

<sup>4)</sup> E. Pettzer. Beobachtungen über Bau und Entwickelung der Orchideen. — Über die Umdrehung der Orchideenblüthen. In den Verhandlungen des naturhistorisch- medicinischen Vereins zu Heidelberg. Neue Folge, zweiter Band, erstes Heft, pag. 49 u. f.

<sup>2</sup> Vergl. die Terminologie, Teil I., pag. 203.

r Angabe
, daß also
zukommt,
Richtung
ies an der
rehungen
ergewieht
irkt wergewöhnkünstlich
ielen und

anstellte,

henstande eq. zeigt, des Entm sie sieh ewegung ospe einer rlängerung ing. Kurz er anderen ppt, bald liegenden Dorsalseite reitet. Es eigenartige ne verläuft. sentliehen, g um einen länden der Eindruck, iewalt nach lymnadenia meist sehr en Blütheil

deen, — Übet orisch- medipag, 49 u. f leen, Heidel-

uchtknoten

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 dünue, fremde Axe sieh herumgewunden, wobei die Dorsalseite am Ende des Fruchtknotens auf die obere Seite der gedachten Stütze gerathen ist. Mauche Blüthen, besonders jüngere, auch der letztgenanuten Arten, bieten dafür geradezu musterhafte Beispiele. Ein wirk-

liches Drehen an Ort und Stelle, eine »Drillung« der Seitenkanten um die Längsaxe des Organs kommt thatsäehlich nicht vor.

Über den Charakter der Mediankrümmung ist nach all' dem vorher Gesagten kein Wort mehr zu verlieren. Was die Lateralbewegung betrifft, so ist dieselbe außer von der Stellung der Blüthe zur Spindel in der gewissen Weise vom Liehte abhängig, wie es bei Betrachtung der Blüthen von Cytisus sehon dargelegt wurde. Es mag dies Hofmeister zu seiner oben eitirten Ansicht verführt haben, denn an einseitig beleuchteten Infloreszenzen von Ophrydeen findet man die Torsionen thatsächlich in der Weise



Fig. 3.
Einzelne Blüthe von Orchis pa-Instris. Das linke äußere Perigoublatt zum Theil entfernt. Fruchtknoten ausgesprochen schraubig torquirt.

durehgängig ausgeführt, wie es Horneister für die hängenden Blüthentrauben des Goldregens beschrieben hat. Seine Angabe bezüglich des Unterbleibens der Drehung im Dunkeln beruht jedenfalls auch auf eiuer richtigen Beobachtung, aber auf mangelhafter Versuchsanstellung. Eingetopfte Pflanzen von <sup>Or</sup>chis latifolia und Gymnadenia eonopea, welche ich im Dunkelzimmer ihren Blüthenschaft strecken ließ, blühten zum Theilauf, ohne ihre Blüthen resupinirt <sup>2</sup>u haben, aber das ganze Aussehen dieser Versuchsobjekte war dabei derartig, daß man die Ausführung energischer Torsionen von diesen Dunkelarrestanten billig nicht mehr verlangen konnte. Die Blüthen und Fruchtknoten waren klein und schwächlich, letztere ehlorophylllos, erstere ebenfalls blaß geblieben, die Laubblätter vergilbt und trotz reichlicher Wasser-Versorgung 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 Blüthenstand sorgfältig in einen Dunkelrecipienten einführt, wo derselbe in nahezu normaler Weise sich ausbildet. Nach dem Öffnen des Recipienten lindet man dann sämmtliche Blüten auch ohne Lichteinfluß resupinirt. Nur hie und da ist eine in verkehrter Stellung geblieben, ein Verhalten, welehes <sup>ah</sup>er auch an jeder normal beleuchteten Blüthentraube im Freien nicht selten tu beobachten ist.

Die siehersten Beweise dafür, daß es sieh bei der Drehung der Orchideenblüthe lediglich um ihre Orientirung bezüglich ihrer Lage zur Gravitationsrichtung handelt, gewinnt man natürlich durch Verbringen der

de

T

di

er

U

K

80

W

 $G_{\parallel}$ 

0

di

R

Ü

d

L

tr

m

E

0

la

aı

ni

21

st ve ve

fä

E T B

6

Blüthenstandsaxe in versehiedene Lagen gegen den Horizont. Kehrt man junge, noch in vollem Wachsthum begriffene Blüthenspindeln von Ophrydeen einfach um und erhält sie in der bekannten oben angegebenen Weise 1) straff senkrecht abwärts bis zur Blüthezeit, soöffnen sich alle Blüthen, ohne die geringste Torsión 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 Sehwerkraft 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 Einzelsehwingungen 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 Versuehsresultate unter Umständen eine Störung ausüben. Genauer bestimmen ließe sich dieselbe nur, wenn man damit die Versuehsergebnisse vergleichen könnte, welche an einem mittels Kegelpendels oder durch Windflügel regulirten 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 möglich<sup>st</sup> 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 Erdhallen, mil welchem sie verwaehsen war, in eine kreiscylindrische Thonzelle gebracht, wie sie in galvanischen Elementen zur Verwendung kommen. Die Zelle wurde mit der Drehaxe des Uhrwerks fest verbunden und bewegte sielt leicht und genau horizontal auf einem Lager von vier Friktionsrollen. Ein rechtwinklig gebogenes Triehterrohr, dessen langer Schenkel bis nahe all den Boden der Thonzelle reichte, diente zur Bewässerung des Erdhallens

t) Teil I. pag. 205.

Kehrt man Ophrydeen en Weise 1) (then, ohne n herein in bung in der vinkel. An tspreehend pellums auf

ehwerkraft la uns Veren werden. dten Klinoge Worte zu as erhaltene hen sind. relung eines warzwälder n sehweren ndrehung in zelschwingetwa 5200 Bewegung. quenter ist, auf die Verr bestimmen e vergleichen Iflügel reguh aber eine des Pendels nst möglieh<sup>st</sup> st, wenn sie ixe befestigt rdhallen, m<sup>il</sup> elle gebracht n. Die Zelle bewegte sich

nsrollen. Ei<sup>p</sup>

I bis nahe an

s Erdballens

dessen Durchlüftung im Interesse der Wurzelathmung durch die poröse Thonzelle hindureh hinreiehend gesiehert 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 hoeh aufgehängt, daß das treibende Gewicht an der Kette 12 Stunden brauchte, bevor es den Fußboden erreichte. Mittels der genannten Vorrichtung gelingt es nun leieht, Pflanzen während mehrerer Wochen oder Monate bei kräftigem Wachsthum, 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 Entwickelung, einschließlich der Reife ihrer Samen nach kitnstlieher Befruehtung, in voller natürlieher Uppigkeit. Feucht gehaltene Sphagnum-Rasen, in der nächsten Umgebung der Versuehspflanzen ausgebreitet, erhielten den Wasserdampfgehalt der Luft auf relativ hohem Grade. Die am Klinostaten meist sehr stark auftretenden Nutationen des sich streekenden Blüthenschaftes werden zweekmäßig durch lose Befestigung desselben an einem geraden Holz- oder Elfenbeinstab an zu großen Amplituden gehindert.

Die Blüthen 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 Blüthen, wie gesagt, normale große Samenkapseln zur Reife.

Der Umstand, daß gerade in der Familie der Orehideen Formen vorkommen, welche den Blüthenstiel resp. den, diesen vertretenden unterständigen Fruehtknoten um 360° drehen, so daß das Labellum an der aufrechten Spindel wieder wie in der Knospenlage nach oben geriehtet wird, veranlaßte mich, mit den mir zu Gebote stehenden Ophrydeen eine Reihe von Versuehen anzustellen, um das Verhalten der Blüthen kennen zu lernen, welche nach ausgeführter Resupination eine erneute Umkehrung erfahren. Das Verhalten von vielen Hunderten von Orehideenblüthen, welche zu solchen Versuehen verwandt wurden, war, wenn sie überhaupt noch wachsthumsfähig und zu Orientirungsbewegungen aufgelegt waren, immer das gleiche: Sie kehrten, wie die ähnlich behandelten Cytisusblüthen, durch Auflösen der Torsion in ihre Normalstellung zurück.

Bei den Versuehen wurde so verfahren, daß Orchispflanzen, deren älteste Blüthen sich eben bis zu 480° gedreht hatten, im Freien auf dem Experimentirtische in bekannter Weise ganz abwärts fixirt wurden. Der Torsionswinkel der Blüthen, welcher sich durch die Verschiebung der Blüthensymmetrieebene gegen die Vertikale zu erkenuen 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. <sup>1</sup>) Um eine Verweehslung der Blüthen zu vermeiden, wurden dieselben mit verschiedenen Farbenzeichen auf wechselnden Perigonstellen versehen. Auf diese Weise kann man eine große Zahl gleichzeitiger Versuchsobjekte auf sehr einfachen Wege genau identifiziren.

Nach dem Abwärtskehren der Spindel war bei den jungen, eben in der Drehung besindlichen Blüthen noch ein Zunehmen der angefangenen Torsion während der Dauer eines bis mehrerer Tage bemerkbar. Die Nachwirkung der früheren Verhältnisse zeigte sieh 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 eigenthümlich sind Sehwankungen der Lage der Symmetrale, welche ich bei manchen Blüthen, 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 sieh 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, gleichsamals eine Reminiszenz an die früheren Verhältnisse, eine Torsion in dem früheren Sinne ausführten, um schlicßlich doch wieder in die Normalstellung zurückzukehren. Um ein anschauliehes Bild von der Bewegungsweise sehon torquirter Blüthen an abwärts fixirter Spindel zu geben, sollen nachfolgend die auf 5 abgerundeten Torsionswinkel dreier einzelner Blüthen 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.

futue. Abwarts gekentt am 5. Juni.										
3.	Juni	als	Knospe	torquirt	um	40	0	r		
4.	))	))	))	))	))	75	0	7°	f Torsion waitergegangell	
5.	))	1)	))	))	))	90	()	i	{ Torsion weitergegangen durch Nachwirkung.	mg.
-6.	))	3)	Blüthe	))	))	80	0	1,	•	
7.	))	))	))	))	D	40	0	r		
8.	1)	))	))	))	))	0	()			
9	,,,	11	3)	))	))	0	0			

r(

F.

D)

ŀċ

e

];

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

er Nadelench aufrmeiden, chselnden hl gleichren.

eben in

efangenen
Die Nachrade, wie
s Phlegma
d Wendendet wirde, welche
iesen Umn einigen
Verhalten,
n der Beerkwürdig
ten. Dieaufrechter
ler darauf

Auflösen h wieder, Torsion in e Normal-wegungs-en, sollen er Blütlien aus-bezeichnet

tergegangen hwirkung.

che Dienste ert und mit 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! (Uberschwenken.)

7. " " " " " 20 ° 1.

8. " " " " " " " "

9. " " " " " " "

Dritte Blüthe. Abwärts gekehrt am 6. Juni.

6. Juni als Knospe torquirt um 45 º l

7. » » » » » 25 ° *l* 

8. » » » » 5  $^{\circ}$  l

9. » » » » »

10. " " " " 10° l (Rückschwenken.)

44. » » » » 60 ° l

12, " " " " " " "

13. " " " " " " " "

14. » » » » ° °

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

Das durch das Beispiel der dritten Blüthe illustrirte Verhalten ist ein höchst sonderbares. Wenn dasselbe nicht von autonomen Ursachen herrührt, die in solchen Blüthen ja zufällig thätig sein können, dann wird es Wohl daher kommen, daß ein noch unter anderen äußeren Bedingungen aufgenommener 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 wurde 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 bekannte Erscheinung, und so dürfen wir uns in diesem Falle vielleicht mit Recht die Vorstellung bilden, daß das Rückschwenken die Reaktion ge-Wisser Zellpartieen 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 Saehe 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 riehtiges Verständnis von Lebensfunktionen ergrindet werden soll.

eo

nu

Ela

kn

be

un

ma

 $O_1$ 

ge

tra

St

de

(II

se

ge

 $d_{\mathbb{R}}$ 

SI

ti

11.

W

S

d

ü

la

(8

gl

aı

0)

ti E

Eine leicht zu beobachtende Erseheinung, welcher bislang eine besondere Aufmerksamkeit noch nicht zugewandt wurde, ist das Rückgängigwerden der Torsion des Fruchtknotens während der Samenentwickelung. Der dünne gedrehte Fruchtknoten schwillt bei diesem Vorgange bedeutend an, ohne erheblich in der Länge zuzunehmen. Mit der Ansehwellung hält dann die Geradestreckung der vorher schraubig verlaufenden Seitenkanten ziemlich gleichen Schritt. Diese Rückdrehung ist nun von äußeren Richtkräften, von Lieht und Gravitation unabhängig. Bei Orehispflanzen, welche mit gedrehten Fruchtknoten in den Klinostat eingesetzt werden, wird die Torsion bei der Samenreife ebenso rückgängig gemacht, wie bei solchen, welche der einseitigen Sehwerkraft- und Liehtwirkung unterworfen bleiben. Die Geradestreekung ist demnach autonom und kommt rein mechanisch dadurch zu Stande, daß das hinzukommende Dickenwaehsthum das Längenwachsthum des Organes bedeutend überwiegt. Die sieh wenig verlängernden peripherischen Kanten werden dann auf dem kürzesten Wege ausgespannt, d. h. sie lausen zuletzt in gerader Linie auf der Außenfläche entlang. Das rein mechanische Moment, welehes dabei in Wirksamkeit ist, kann man natürlich an jedem todten 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 Drueke Wasser in dieselbe preßt. Das Diekenwachsthum des Orehisfruehtknotens ist aber nicht eigentlich durch Anschwellung von Füllgeweben veranlaßt, da er im Innern nur lockere Samen trägt; es wird vielmehr wesendieh dadurch veranlaßt, dass die drei Wände, welche die Samenleisten tragen (die »Fruchtklappen« nach Eiguler), bedeutend an Breite zunehmen. Sie werden 3-5 mal so breit, als sie während der Blüthezeit waren, und etwa noch einmal so diek. Die sehmalen »nervenartigen Zwischenstücke« verändern ihre Dimensionen nicht wesentlich. Wird der Turgor der Gewebe, weleher 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 Fruehtknoten sammt einem kurzen Stengelstücke in einer Schale mit 48 procentiger wässeriger Kochsalzlösung mit der Basis gut fixirt wurde. Durch das freie Ende des Fruehtknotens wurde ein feiner Draht als Zeiger gezogen, dessen Anfangsriehtung auf einer gefirnißten, 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 verselriedenen Versuehsobjekten 4-40 Grad; bei anderen Fruehtknoten war keine Bewegung des Zeigers zu bemerken. Negative Resultate haben aber gegen die Richtigkeit der eben geäußerten Ansehauung keine Beweiskraft, da ein Rückgehen auf frühere Verhältnisse durch Plasmolysiren keineswegs g eine beckgängigiekelung. bedeutend llung hält tenkanten en Richten, welche wird die i solehen, n bleiben. iechanisch ıs Längenerlängern-Vege ausıBenfläche amkeit ist, ren. Eine blase zum man unter isthum des

welche die leutend an ihrend der n »nervenvesentlieh. der Torsion die frühere der Weisc en Stengellösung mit tens wurde if einer geitzt wurde.

g von Füll-

; es wird

permals aul Riehtungen seliiedenen keine Beaber gegen raft, da ein

keinesweg<sup>s</sup>

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 Wachsthum stehen demaber in vielen Fällen entgegen.

Daß die Auflösung der Torsion nur dem Diekenwachsthum 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 Dickenwachsthum zeigt.

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

Wird an einer kräftigen noch jungen Blüthenspindel oberhalb noch untorquirter Blitthen vorsiehtig der Gipfel mit den jungeren Knospen abge-

schnitten, so zeigt die Blüthe, welehe 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, unge-Wohnte Weise. Der Fruchtknoten dieser Blüthe wird nämlich dann nieht wie sonst torquirt, Sondern biegt sich einfach mit Hilfe der Mediankrummung über den Spindelstumpf hintiber, so daß die Brüthe in normaler Stellung an-langt, indem sie auf die andre Spindelseite übernickt. Mediankrunmung erreicht. (Siehe Fig. 4.) Die ihr nächste zeigt zuweilen das



Fig. 4.

gleiche Verhalten, indem sie sieh ebenfalls median krummt, so weit, bis auch sie nach der andern Seite überniekt. Dies Experiment ist mir mit Orchis militaris, O. latifolia, O. morio, O. maculata und Gymnadenia conopea jedesmal gelungen, ein Zeichen dafür, daß die Erscheinung nicht etwa ausnahmsweise auftritt. Auch kann jede noch untorquirte Knospe dazu ausersehen werden, sich allein durch Mediankrummung zu orientiren, wenn man sie auf die eben beschriebene Weise kunstlich zur Endknospe macht.

Diesem Versuch lege ich eine besondere Bedeutung bei, weil er deutlich darauf hinweist, daß die geotropische Mediankrümmung den Gardinalpunkt 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

de

La

au

ge

ve

BA

la

lu

W

di

de

RE

Zu

ZU

hi

ge

sp

di

ge

au

th

de Kr

ge

ei

St

se cl

ze

De De

ni st

uı

tu

künstlich endständig gemachten Blüthen nicht total andere Voraussetzungen, als für die Schwesterblüthen 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 induzirt 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 Blüthen 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 Versuehen an einigen der gemeinsten Orchideen mit charakteristischen Orientirungstorsionen sollen nun gelegentlich eines raschen Überblickes über die ganze Familie der Orchideen die uns speziell interessirenden Fälle besonders herausgegriffen werden, bei welchen die Orientirung für gewöhnlich anders als durch Torsion um eine halbe Peripherie erreicht wird. Die hier zu betrachtenden Verhältnisse werden neue Illustrationen zur Entstehung der Orientirungstorsionen liefern.

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

<sup>1)</sup> Siehe beispielsweise die Abbildungen von O. oxyrrhynchos, O. thendredinifera in Reichenbach fil.: »Die Orchideen der deutschen Flora.« Tab. 462 u. 463.

raussetzunurch nichts
eschlossen.
aus diesem
ten Theilen
i jetzt nur
ausgeführt
den Blüthen
r Orchiseilen aus
us ist, das

hideen nit tlich eines uns speziell velchen die halbe Periverden neue

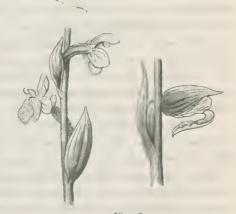
uch interes-

s und Seraies nämlich nach der ausgeprägt en Ophrysr der kurze l bei diesen genseitig in vercinzelhenständen opisch nach n Exotropie die Verhältnsmechanik ithen fehlt, a einander; weilen auflen Blüthen rubra Rich. der nicht exotropischen Ophrysarten. Der Anlaß zu der exotropischen Lateralbewegung geht da augenscheinlich alle in von der Spindel aus, da nahe benachbarte Blüthen fehlen.

Bei Gymnadenia cucullata Rich. finden sich nach Reichenbach's Abbildungen 1) Tab. 448, I, beide Orientirungsweisen neben einander vor. Ebenso verhält sich auch Aceras secundiflora Ldl. Auf die Abbildungen Reichenbach's kaun 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 naturgetren wiedergegeben und gerade darin unterscheiden sich die Darstellungen dieses Autors vortheilhaft von denen vieler anderen, daß die Torsionen mit der sonstigen Stellung der Blüthen 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 Eintheilungsweise.

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



Ing. 5.
Links Ophrys bombylifera Willd., rechts Serapias
Lingua L. (Nach Reichenbach.)

scines Stieles beschränkt (Fig. 5), (Serapias, Spiranthes, Phajus- und Pachychilusarten z. B.) wie auch die Torsion selbstverständlich nur auf einer kurzen Strecke auftreten kann (Ncottia nidus avis). Cypripedium besitzt meist nur eine, scheinbar endständige Blüthe, welche durch Verlängerung der borsalseite, wie die oberste Blüthe einer entgipfelten Orchisspindel übernickt. Ist der Blüthenstand mehrblüthig, dann verhalten sich die unterhalb stehenden Blüthen 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 Blüthe lateral gedreht, indem sie sich von der nächst unteren wegwendet.

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

n, wie die

thendrediniu. 463.

<sup>4) 1.</sup> c.

um

Lip

An

Va]

hal

ihi

Bl

de

W

thi

u r

hir

Bli

die

hie

ha

Mi

di

ist

 $h_{1}$ 

ge

 $\mathbf{D}_{\lambda}$ 

 $f_0$ 

ka

p6

111

by

ri

i[

W

Ζį

80

0(

B

0

ir

scheint, so daß die in bestimmter Weise um die Spindel vertheilten Blüthen in einer sehr sehwach gewundenen steilen Spirale über einander zu stehen kommen. Die Fruchtknoten sind durch ihre Insertiousweise und die eigenartige Drehung der Spindel in eine Lage gebraeht, daß sie zur Erreichung der Normalstellung einer sehr geringen Eigenbewegung bedürfen. Ein geringes Übernicken reicht dazu vollkommen aus. Hie und da zeigen sich auch ungedrehte Spindeln von Spiranthes autumnalis. Die Blüthen stehen an diesen nicht in einer solch steilen Spirale, sondern sind nach verschiedenen Richtungen hin orientirt und der Dicke der Spindel gemäß, welche sie zu einer erheblichen Lateralbewegung zwingt, indem die Blüthen 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 Exemplaro der Spiranthes autumnalis kam bei meinem Beobachtungsmaterial eines, dessen Spindel überhanpt nicht gedreht war; die Spindel von dreien war links, die von sechsen rechts torquirt.

In der Familie der Orchideen zeigen sieh, wie ein Bliek in ein Orehideenhaus lehrt, die mannigfachsten Orientirungsverhältnisse, 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 zn beobachtenden nebeusächlicheren Momente einzugehen, sei nur das betont, daß in allen Fällen die Vertikalbewegung auf das Klarste sieh 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 Lieht verändert wird. —

Bisher war nur von Orchideen die Rede, welche das Labellum vertikal abwärts zu stellen suchen — es geschicht 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 Drehung 2) ein, während bei senkrecht herabhängender Mutteraxe exotropische Blüthen

<sup>4)</sup> 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.

<sup>2)</sup> Oder eine solche um 360°.

ten Blüthen r zu stehen l die eigen-Erreichung irfen, Ein zeigen sich then stehen ch verschienäß, welche lüthen seit-Großen und uch aus den Sp. australis Die Torsion ei einzelnen e Exemplare terial eines,

n ein Orehie, die, wie
chieden sein
Epiphylen,
dern irgend
bei zu beobbetont, daß
lie Secle der
er geringere
gen die Stel-

dreien war

Hum vertikal Ben Mehrzahl er eine Reihe ten, während rdradius anvird, fällt die e zusammen rehung 2) ein, sche Blüthen

dreht, abgebilrchid.) tab. <sup>38</sup> um 180° torquiren. Diese spezielle Art der Orientirung, bei welcher die Lippe an hängender Spindel oben hin gebracht wird, kommt u. a. vor bei Angreeum superbum Pet. Th., Cyenoches Warezewiezii Rehb. f., Masdevallia verrueosa Reehb. 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 Blüthen 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 eigenhümliche vielleicht einzige Fall ein, daß die Dorsalseite durch eine nach unt en eingeleitete, gleichsam positiv geotropische Krümmung oben hin gelangt. Da die Blüthen nicht exotropisch sind, so erhält dadurch der Blüthenstand 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 wesentlieh neues Moment bieten dagegen Mierostylis- und einige Malaxis-Arten, auch Angreeum superbum. Hier ist, wio 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 Knospenlage 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 llower 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 gesuehte, denn es

<sup>1)</sup> Nach Pritzer, Grundzüge einer vergl. Morph. d. Orch. pag. 54, 432.

<sup>2)</sup> Ch. Darwin, The various contrivances by which Orchids are fertilised by insects, (On the fertilisation of Orchids) London 1877, pag. 431.

ael

sel

 $11_0$ 

gel

Sie

bo

un

sel

Ld

ob.

de

be

 $E_{X}$ 

im

de

01

glo

me

gu

od

fis

01

je

he

de

W

lie

di

fr

ar

St

es

ei:

de

St

di

ei

er

St

eį

Vi

finden sich selbst bei radiatblüthigen Arten der Beispiele genug, wo die Blitthen in versehiedenen Altersstadien gauz bestimmte und wechselmle Lagen zum Horizont einnehmen. So entstehen viele Blüthen, wie die des Mohns, in aufrechter Stellung, richten sieh 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 gerechtsertigt. Es tritt dabei nur eine Schwierigkeit zu · Tage, nämlich die Beantwortung der Frage, warum lösen die Knospen bei der Rückkehr in ihre angehorene 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 sieh ebenso verhielten, wie Orchis- oder Cytisus-Blüthen, deren Spindeln man nach der Resupination umkehrt. Welche Gründe vorliegen, daß dies bei Malaxis nicht geschicht, das ließe sich erst bei Versuchen mit lebenden Objekten beantworten. Nur so viel soll hier erwähnt werden, daß die Weiterdrehung bis zu 360° sieh nicht etwa mit unserer Torsionserklärung gar nicht in Einklang bringen ließe, sondern sieh 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 Überschwenken liegen die Verhältnisse wesentlich anders und der kürzeste Weg in die ursprüngliche Lage ist der durch Weiterdrehen zurückzulegende.

Die Orientirungsweise der Malaxisblüthe 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 Blüthen, wie hier vorgreifend mitgetheilt werden soll, genau wie die der Orehideen vor dem Aufblühen resupinirt werden, fand ich zwei Blüthen vor, deren Lippen akroskop orientirt waren, und deren Blüthenstiel ebenfalls nicht untorquirt 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 nm eine ganze Peripherie bei dorsiventralen Organen unter Umständen auftreten kann. Die eine der beiden abnorm gestellten Blüthen wurde untersucht, ohne daß sieh jedoch irgend eine Abweichung gezeigt hätte, welche dies sonderbare physiologische Verhalten dem Verständniß näher gebracht hätte. Die

andere Blüthe wird in Spiritus bewahrt.

rug, wo die weehselnde wie die des muugen abstellen. Die veitverbreiierigkeit zu Knospen bei n nicht auf? ureligängige gsweise der ten, daß die ebenso vernan nach der bei Malaxis len Objekten eiterdrehung nicht in Einr wohl damit Orientirung die Epinastie wenn regelunden hätte, m derartigen der kürzeste ckzulegende. solirt in der war mir deslen, die frei-Exemplar der rten in unsegreifend mitn Aufblühen roskop orieneblieben war, ım volle 360° wiß seltener n eine ganze streten kaun. rsucht, ohne dies sonder nt hätte. Die

Ein letzter Fall, welcher bei der Stellung der Orchideenblitthen 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 nieht das Vermögen besitzen, auf Seotropische 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 Dendrochilon glumaceum Ldl. die Symmetrieebene der basalen Blüthchen sehräg, mit dem Labellum ohen, eine Strecke weiter an der Spindel horizontal, entsprechend weiter wieder schräg, mit dem Labellum unten, und sehließlich vertikal, mit dem Labellum unten, stehen. Ein Gleiches beobachtete ich an einem blühenden Exemplar der Laelia albida Batem. 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 freilieh 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 Epipogum 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 Orientirungsweise die gebräueldichste ist. Wir wollen uns hier damit begnügen, das thatsächliche Vorkommen sehr versehiedener 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 Orchisarten 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 mau jederzeit an den Paradepflanzen eines Orchideenhauses, den Stanhopeen, machen kann, legt diese Antwort nahe. Diese Stanhopeen haben eine hangende 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 Spiudel die nächsten Stammpflanzen unserer und aller Erdorchideen, dann löst sieh die Frage in einfacher Weise, wobei der Annalune eines Überganges der Infloreszenzaxe Von positivem zu negativem Geotropismus kein Hinderniß entgegensteht.

kc

W

da

fü

fü

ri

se Bl

bl

B

M

L

A

SI

0

L

L

Derartige Übergänge kommen, wie eben noch erwähnt, selbst in der Lebensgeschiehte eines einzelnen Individuums vor. Das Plasma eines und desselben Organes kann in versehiedenen Entwickelungsstadien auf ganz gleiche Reize in verschiedenster Weise reagiren, wie es die Blüthenstiele des Mohns, die blüthentragenden Stengel des Pelargonium 1) gegenüber der Schwere, die Blüthenstiele der Linaria cymbalaria gegenüber dem Licht thun. Eine derartige Umstimmung ist also keineswegs etwas Außerordentliches.

Die oben gegebene Erklärung für die eigenartige Anlage der Orehisblüthe hat die Einfaehheit - 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 unwahrseheinlich, daß diese Formen selbst früher einmal ein Baumleben geführt haben, 2) oder an senkreehten Wänden wuchsen, wo sie hängende Blüthenspindeln entwickeln konnten. 3) Wir werden bei diesen Formen aber durch einzelne vorhandene Übergänge auf eine andere plausible Erklärungweise ihrer Eigenheit geführt. — Mit der Annahme einer »inneren Disposition« zu der Aushildung, wie sie thatsächlich vorliegt, ist freilieh weiter nichts gesagt, als was man eben vor sieh 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 Lobeliaeeen und Balsaminaeeen eigentlich keine wesentlich neuen Gesichtspunkte übrig.

Bei den meisten zygomorphen Lobeliaceen (Lobelia, Siphoeampylos, Tupa etc.) ist, wie bei den Orchideen, die morphologische Unterseite die physiologische Dorsalseite, so daß, in physiologischem Sinne genommen auch hier die Blüthen an aufrechter Spindel verkehrt angelegt werden. Je nachdem die Blüthen der Lobeliaeeen exotropisch sind oder nicht, orientiren sich dieselben durch Torsionen bis zu 480° oder durch einfaches Übernicken nach der entgegengesetzten Spindelseite mittels allein auftretender Mediankrümmung. Die meisten Lobelien sind exotropisch, wobei der Heliotropismus der Blüthenstiele den ganzen Blüthenstand etwas einseitswendig machen kann. Die Einseitswendigkeit, welche bei Lobeliasplendens zu beobachten ist, scheint sich übrigens bezüglich ihres Zustander

<sup>4)</sup> Siehe Theil I. Seite 223.

<sup>2)</sup> Über eine Lobeliaeee mit hängenden Zweigen siehe weiter unten.

<sup>3)</sup> Eine andere für die Lobeliaceen passende Erklärungsweise siehe weiter unten-

bst in der a eines und n auf ganz lüthenstiele genüber der dem Licht vas Außer-

der Orchiswas ieh zu tt uns aber irer ganzen selben Annangehörige d es ist im üher einmal vuclisen, wo len bei dieeine andere ahme einer vorliegt, ist und an die inen Sehritt nter Räthsol ch geraume

egungen bei n eigentlich

noeampylos, erseite die genonimen, egt werden. icht, orienh einfaches lein auftreiseh, wobei etwas einbei Lobelia s Zustande-

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 Blüthen dadurch, bevor sie noch starke Medianbewegungen ausgeführt haben, seitlich umgekippt werden. Der Geotropismus sorgt dann dafür, daß sieh die Blüthe aus dieser Lage wieder in die Normalstellung aufrichtet, während die Lateralbewegung deren Sehwenkung bis zur exotropisehen Endstellung vollzieht. Im Dunkelreeipienten kommt bei exotropischen Bluthen die Orientirung wie im Lichte durch Torsion zu Stande. Die Blüthen bleiben jedoch an der etiolirten Spindel meist klein und sehwächlich, die Bewegungen sind wenig energisch. An künstlieh abwärts gekehrter Mutteraxe öffnen sich die Blüthen 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 Orientirungsbewegung. Es soll hier kurz erwähnt werden, daß eine Lobeliaeee, der Siphoeampylus Orbignyanus DC., von Natur schlaffe hängende Zweige besitzt, an welchen die Blüthen 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 Lobeliaeeen giebt es neben den Formen mit exotropischen Blüthen solche, bei denen der Heliotropismus der Blüthenstiele bei Weitem die Exotropie überstimmt, bei denen also vornehmlich das Licht die Richtung der Blüthe und damit die Größe der Lateralhewegung bestimmt. Einem derartigen Verhalten begegnet man bei fast allen Lobelien vom llabitus der kleinen hellblauen L. Erinus L. An einseitig beleuchteten Stöckehen findet man durchsehnittlich alle Blüthen dem Lichte zugewandt und je nach ihrer Ursprungsstelle am Stengel - ob an dessen Licht- oder Schattenseite — um 180° torquirt oder nur median übernickend. Daß die Exotropie den Blüthen nicht ganz mangelt, sondern vom Heliotropismus nur sehr in den Hintergrund gedrängt wird, das beweisen die Blüthenstellungen von Pflänzchen, die ziemlich allseitig beleuchtet werden und dabei znweilen exotropische Bewegungen wahrnehmen lassen. Die Stellung der geöffneten langgestielten Blüthe 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. Bluthe von L. Erinus verhält sieh in ihrer Jugend wie etwa eine Orchisbluthe an entgipfelter Spindel.

Nach der Mannigfaltigkeit, welche uns bei den Blüthenstellungen der

1) Siehe Theil I. pag. 235.

<sup>2)</sup> DE CANDOLLE gieht im Prodromus Pars VII. pag. 405 »rami erecti« an. Diese. auf Herbarmaterial des Pariser Museums bezügliche Augabe ist wohl nicht zutreffend, da eine lebende Pflanze, offenbar mit De Candolle's S. Orbignyanus identisch, in den Royal Gardens in Kew normal hängende Zweige entwickelte.

Ve

ble

me

kn

die

sti

hu

au

st.

me

un

8€

ch

So

un

m

kr

Ste

Sic

be

ra

01

Re

al

VI

de

Sin

tre

Ba

ah

La

11

SIL

111

BI

131

0(

Orchideen begegnete, ist es gewiß von Interesse, auch hier auf einige Lobelien hinzuweisen, welche eine spezifische Normalstellung insofern besitzen, als die drei Gorollenzipfel, 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 ieh noch hinzufügen kann, die ebenfalls daher stammende Lobelia ilieifolia Sins., deren Blüthen an aufrechter Mutteraxe nicht resupinirt werden. ²)

Wenden wir uns nach diesen Bemerkungen über die Lobeliaeeen nunmehr zu den Balsaminaceen, so begegnen uns auch hier wieder sehr ausgesproeheno zygomorphe Blüthen, welche gezwungen sind, das ursprünglich, morphologisch gegebene Oben und Unten ihrer Blüthen vollständig zu vertausehen, um in die Normalstellung zu gelangen. Die bekannteren Impatiensarten stellen sieh bezüglich ihrer Blüthenstände in zwei Typen dar. Der eine, von der gemeinen Impatiens parvillora L. repräsentirt, trägt die Blüthen an langen Hochblattzweigen, welche aus den Achseln der obersten Laubblätter entspringen. Bei dem anderen Typus, wie ihn die Gartenbalsamine vor Augen führt, sitzen die Blüthen zu zwei, drei oder vier in den Aehseln der Laubblätter an kurzer verkümmerter Axe. Betraehten wir nun zunächst die Blüthen bei Impatiens parviflora, so ist zu berücksiehtigen, daß die Hoehblattzweige wie die oberen laubblatttragenden Stammtheile gewöhnlich nicht vertikal stehen, sondern sich stark dem Lichte zuwenden, wodurch ihre Lage sieh bis zur Horizontalen senken kann. Da die einzelnen Blüthen rings um die Axe vertheilt sind, so ist dadurch ihre Lage zur Erde eine sehr verschiedene; einige sind dadurch sehon in die normale Lage, in welcher der Kelehsporn unten steht, eingeführt, andere tragen diesen Sporn horizontal, andere sehräg 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 Lateralkrummung sind bei diesem Objekte übrigens nicht deutlich von einander getrennt, sondern verwischen sich durch ziemlich gleichzeitige Combination unter einander und mit der Gravitationswirkung, welche die Blüthe wieder aufzuriehten sucht.

4) Urban, Die Bestäubungseinrichtungen hei den Lobeliaceen nebst einer Monographie der afrikanischen Lobeliaceen-Gattung Monopsis. Jahrbuch des Königlichen Botan. Gartens zu Berlin. Bd. I, 4884. Seite 260.

<sup>2)</sup> Wer Gelegenheit hat, diese Formen in Curtis' Botanical Magazine nachzuschlagen, lasse sieh durch die Angahen, daß die Blüthenstiele gedreht seien, nicht irreführen. Das Wort »Drehung« ist hier ganz gedankenlos gebraucht und soll heißen, daß die Blüthen dieser Arten gegenüher denen der meisten übrigen anders orientirt sind. Die Resupination der meisten Lobeliaeeen ist Sims augenscheinlich entgangen und er hält deshalb, ohne nachzuschen, diejenigen Blüthen für gedreht, deren Stellung die ursprüngliche geblieben ist.

einige Losofern belienblüthe opsis (Losis, wahrinzufügen n Blüthen

eeen nun-

eder sehr das urthen voll-Die bede in zwei räsentirt, ehseln der e ihn die wei, drei rter Axe. so ist zu atttragenstark dem n senken nd, so ist d dadureh it, eingeieh, wähngen. Je ng in die d bei diedern ver-

ner Mono-Königlichen

inder und

ten sucht.

ie nachzueien, nicht oll heißen, rs orientirt entgangen en Stellung

Verhältnißmäßig vielen Blüthen 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 Blüthe seitwärts umkippt. Die Blüthenstiele bleihen dabei oft ziemlich gerade gestreckt, da sich die Krümmingen 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 Blüthenstandsaxe nur eine Blüthe sich ausbildet oder künstlich isolirt wird, diese meist auf die andere Seite des Tragblattes übernickt, ohne Lateralbewegung und ohne deshalh auch Torsion auszuführen. Es ist also für gewöhnlich die

gegenübersitzende Knospe, welche das Wegwenden von ihrer Seite des Tragblattes veranfaßt und durch die inducirte Lateralkrümmung die erste Blüthe bei ihrer Mediankrimmung 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 Einlluß, wie wir gesehen haben, von der oberen Spindel allein ausgeübt werden.

Bei der Impatiens fasciculata Lam. von Ceylon sitzen die Blüthen einzeln in Blatt und Blüthe von Alstroemeria Ligtu L. Mit u den Rluttnehseln an langen Stielen; sie ist bei beiden die morphologische Unterseite hezeichnet. sind bezüglich der Hauptaxe streng exo-

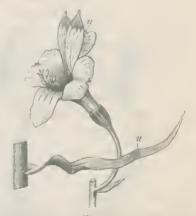


Fig. 6.

tropisch und demgemäß entsprechend um 480° torquirt. — Auch bei den Balsaminaceen werden Torsionen nicht ansgeführt, wenn die Muttersprosse abwärts fixirt werden und die Blüthen dadurch schon in die normale Lage eingeführt sind. Ausnahmen derart, daß der Kelchsporn normal ben hin orientirt bleibt, sind mir bei den Balsaminaceen nicht bekannt ge-Worden. -

Es bleiben nach Betrachtung dieser ganzen Familien, bei welchen Re-Supinationen vorkommen, noch vereinzelte Spezies und die Gattung Alstroemeria zu erwähnen ührig, wo dieselben Verhältnisse obwalten.

Bei den Alströmerien von aufrechtem Wuchse werden sowohl Blüthen wie Blätter in verkehrter Stellung angelegt. Die Blüthen orientiren sich dann meistens durch Mediankrümmung des Stieles Oder, falls Exotropie oder Heliotropismus zu Lateralbewegungen veranlassen, durch Torsionen. Die Blätter erfahren eine Drehung um eine halbe Peripherie meist in der basalen schmalen Strecke, so daß das auf der Unterseite ausgebildete Pallisadenparenehym oben hin gelangt. Dieses höchst sonderbare Verhalten der genannten Gattnng ist durch eine Skizze von Alstroemeria Ligtu L. (Fig. 6) illustrirt.

Weiterhin kommen, soweit mir bekannt, Torsionen an Blüthen einzelner Arten der Gattungen Justicia, Goldfussia, Erythrina und Trifolium vor-

Während viele Arten der Gattung Justicia, die meist sehr ausgesprochen zygomorphe Blüthen aufweist, die Blüthen so, wie sie augelegt werden, zum Befruchtungsgeschäft gelaugen 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 Blüthe durch Mediankrümmung allein orientirt, rechte Blüthe durch Ausführung einer Lateralbewegung torquirt; beide in normaler Stellung. (Einer Abbildung der Pflanze von W. J. HOOKER entnommen.) scheinbar eine Lippenbildung von <sup>3</sup>/<sub>2</sub> 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 torquirten Corolle zum Ausdruck kommt. Neben torquirten Kronröhren genannter Justicia findet man auch solche, welche die Mediankrümmung allein ausgeführt haben,

also anch ihre spezifische Normalstellung erreicht haben, aber nicht torquirt sind. Aus der Gatting 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 designirt und wird durch eine Mediankrümmung des unteren Röhrentheiles hintüber thatsächlich dazu gemacht. Die Blüthen nieken daher an den kurzen endständigen Infloreszenzen auf die andere Seite überweisen jedoch in den meisten Fällen heliotropische oder exotropische Lateralbewegungen auf, welche eine größere oder geringere Torsion hervorrufen. Die Lateralbewegung erfolgt anch im unteren dünneren Röhrentheil,

di A

in

m

ro An ze Iu iii

na an Pf bc m Ve

se

gr de je V del Sta Fa

sta an kö di

Control Andrews für

(;;

()e

łıc

n eine halbe ıf der Unter-Jieses höchst Jizze von Al-

Ithen einzelrifolium vor. sehr ausgesie angelegt ge, von denen spiel bekannt ritt, daß die den, wo also e Lippenbilvorliegt (vgl. Torsion der tzt sich, wie ildeten Falle, nus einer Meng und einer ußenbewenen, was ähnden Frucht-Orchis paluer Gestalt der rten Gorolle uck komint. rten Kronröhr Justicia fina solche, welankrummung führt haben, nicht torquirt znr Beoliach-Goldfussia lie Mitte des e ist dadurch g des interell othen nicken re Seite fiber: opische Latersion hervor

a Röhrentheil,

in welchem demgemäß auch die Torsion auftritt. Bei Trifolium resupinatum L. geht die Drehung nach Canuel<sup>1</sup>), welcher lebendes Material untersuchte, in dem basalen Theil der »corolla gamopetala« vor sich, indem die Stiele dieser Blüthen kurz und imbeweglich sind.

Bezüglich der Gattung Arachis, welche ihre Blüthen nach Saint-Hilaire Morph, vég.) umkehren soll, kann ich leider nichts näheres angeben.

Einer Resupination begegnet man weiter bei der Erythrina erista galli L., einer in unseren Anlagen häufig gezogenen, mit großen scharlachrothen Blüthen begabten Papilionacee. Die große Mehrzahl der Erythrina-Arten, die ich kennen gelernt, E. herbacea, caffra, poianthes, velutina, carnea, zeigen ihre Blüthen in der hei Schmetterlingsblumigen sonst üblichen Stellung, daß die Fahne oben als schützendes Dach die anderen Blüthentheile Wherdeckt. Erythrina crista galli macht aber davon eine interessante Ausnalune, indem ihre Blüthen nachträglich so gedreht werden, daß die Falme hach unten gerichtet wird. Die Drehung erfolgt im Bläthenstiel und heträgt 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 sicht man die Knospen deutlich ihre Medianhewegungen ansführen, welche das Vexillum gegen die Mutteraxe zu bewegen , bis die Lateralbewegung dasselbe davon wegwendet und nach anßen richtet. Das etwas umgeschlagene Sroße Vexillum ist dann nach unten gekehrt und das Staubladenbündel von der Carina oben bedeckt. Diese Normalstellung wird von den Blüthen ans Jeder Anfangsstellung gewonnen, an den bogenförmig gekritimmten Zweigen Werden also die Orientirungsbewegungen je nach dem Insertionspunkte der Blüthen verschieden ausgeführt, wie das sehon früher an den Blüthenständen 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 in kinstlich fixirten Knospen, welche die Resupination nicht ausfithren können, blasst die Falme rasch ab und wird weißfleckig, viel früher, als dies bei resupinirten Blüthen eintritt, wo es erst um die Zeit des Abblühens Seschieht. Eine unter dem Namen E. laurifolia im Frankfurter Botanischen Garten cultivirte Pflanze verhielt sich wie E. crista galli. Auch bei E. Corallodendron L. liegt, nach den Angaben Paver's zu urtheilen, dieselbe Art der Resupination, wie bei den genannten beiden Species vor. E. Corallodendron stand nor lebend leider nicht zur Verfügung. Payer gieht aber 2) 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 latéranx et un postérieur . . . . Dans les Erythrina corallodendron

<sup>4)</sup> T. CARUEL. Nota sopra alcuni fiori rivoltati di Fascolacce, — Nuovo giornale botanico ttaliano, Vol. VI. Gennaio 1879.

<sup>2.</sup> Paver, Traite d'organogenie comparer de la fleur. Paris 1857. Texte pag. 517.

(ti

in

in

 $\mathbf{p}_{\mathbf{l}}$ 

de

als

G

Str

di

Gi

id

1)(

th

th

W

(1)

k;

W

ш

11

k(

SI

n;

1.

in

kI

B

de

U

0

11

ii]

Ц

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 elfet ec qu'on observe . . . . Le côté de l'ovaire qui est lendu est dit ventral et l'antre 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.« Paver kann zu diesen Angaben nur dadurch verleitet worden sein, dass er die isolirt beobachteten Entwickelungsstadien auf die ansgebildete und resupinirte Blüthe bezog, wobei er die nachträgliche Umdrehung der Knospe übersah. 1)

Überblicken wir nach diesen Erörterungen noch einmal die Reihe der Pllanzen, bei welchen Blüthen auftraten, welche zur Erreichung ihrer Normalstellung sich um eine halbe Peripherie drehen müssen, so begegnen uns sowohl in den Familien, denen diese Eigenthümliehkeit zukommt, als anch in den betreffenden Gattungen Gewächse, deren Blüthen 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 ilieifolia 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 Blüthen aufweisen. Nur bei den Balsamineen war es mir nicht möglich. eine Form unter dem freilich beschränkten, mir zu Gebote stehenden Material zu linden, welche den Kelchsporn während der Blüthezeit oben trägt.

Man kann diese Beobaehtungen 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 Papilionaeeen, die ihnen ursprüngliche, sozusagen angeborene Normalstellung vertauschen gegen eine andere, in welcher die Blüthenformverhältnisse umgekehrt werden, so wird es jedermann selbstverständlich erscheinen, jene Formen mit resupinirten Blüthen zurückzuführen auf solehe, welche nicht erst drehen vor dem Aufblühen. Die Resupination stellt sich bei Erythrina crista galli, bei Insticia speciosa-Trifolium resupinatum als eine angenscheinlich später, einer eigenartigen Normalstellung zu liebe angenommene Eigenthümlichkeit dar, mittelhar hervorgerufen durch eine Versehiebung der physiologischen Dorsalseite

<sup>1]</sup> Vergleiche auch Rohrbach. Bolan. Zeitung 1870 Seite 824, 822.

ium oehrodes doivent
d'être poLe côté de
gle générale
l; le ventre
rieur dans
ur dadurch
vickelungsobei er die

e Reihe der
hung ihrer
o begegnen
kommt, als
n normaler
die Formen
ritella), bei
lernten wir
bei welchen
Unter den
der Arten,
ngen ihrer
eht möglich,
stehenden

Blüthezeit

hinnehmen
ung unseres
ser Hinsicht
sperimentes
Repräsenprüngliche,
andere, in
rd es jederten Blüthen
ia speciosaigenartigen
, mittelbar
Dorsalseite

(unmittelbar wohl durch äußere biologische Faktoren). Was hier aber in wenigen Fällen vorliegt, das kann ebensognt bei anderen Pllanzen in der Mebrzahl 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 Erscheimung 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 Blüthen jetzt resupinirt werden mitssen, 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 ge-Wesen sein mag: Ob das, wo an hängender Blüthenspindel das Labellum unten steht, wie bei den Stanhopeen oder das von Nigritella repräsentirte, wo an aufrechter Blitthenstandsaxe das Labellum oben stehen bleibt. Ich kenne keinen Umstand, welcher mehr für die eine oder die andere Ansicht Spräche, halte aber, wenn man fiberhaupt 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 Wetterman<sup>1</sup>), 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 Exeurs 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 wesentlichzygomorphen Blüthen, deren Orientirung uns hier interessiren mußte, sei aber damit verlassen und es sollen uns jetzt die asymmetrischen Blüthen hoch einen Augenblick beschäftigen.

Unter asymmetrischen Blüthen versteht man bekanntlich solche,

<sup>1)</sup> WETTERNAN. Antiquity of Orchids. In »Nature« Vol. XX. pag. 53.

Pff

am

na

Sta

da

Wi

er.

Sti

Ve

St

ob

Di

SH

ine

131

an

W

50

GI

he

W

m

1p

10

)) (

U

BI

m

ih

re

fo

B

ľ

1

ŀ

welche sich durch keine Ebene in symmetrische Halften zerlegen lassen, während dies bei aktinomorphen Blüthen durch mehrere, bei zygomorphen nur durch eine Ebene möglich ist. Es resultirt jene Eigenthümlichkeit der asymmetrischen Blitthen meist daraus, daß einzelne Organkreise derselben ausgesprochen monosymmetrisch ausgebildet werden, daß aber die Symmetricebenen 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 Gorolle von Centranthus, wo der Sporn in die Mediane fallt, 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 gegenüher den 3 vorderen Kronblättern. Auch das dreizählige Andröceum ist monosymmetrisch ausgebildet, seine Symmetricehene steht aber nicht median, sondern um 72° nach rechts 1) von der Mediane verschoben. Das dreifächrige Gynäceum ist durch Fehlschlagen zweier Fruchtfächer ebenfalls ausgesprochen monosymmetrisch und stellt seine Symmetrieebene senkrecht zur Mediane.

Neben den Valerianaceen finden sich ganz allgemein asymmetrische Blitthen in der Familie der Marantaceen vor. Auch hei 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 Blüthen einzunehmen sucht, oder ob sich asymmetrische Blüthen in dieser Beziehung wie aktinomorphe verhalten. Untersuchen konnte ich in Bezug anf diesen Punkt nur die Blüthen von Valeriana officinalis. Centranthus ruher DC, und Canna coccinea Ait. - Die Blüthen der genaunten Valerianaceen verhielten sich genau wie radiär gebaute. Die von Centranthus mit langen Spornen verschenen 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 Ölfnung der Blüthe senkrecht nach oben sieht. An den Blüthenständen der Valeriana officinalis sind nicht alle Blüthen so steil aufgerichtet, sondern großentheils mehr oder minder schräg oder horizontal gestellt. Das bloße Betrachten eines solchen Blüthenstandes zeigt da schob dass die kurzen Sporne, mithin auch die Queraxen der Blüthen keine bestimmte Orientirung zum Erdradins zeigen, da sie bald oben, bald unten oder seitlich angetrollen werden.

Ganz anders verhält sich die genannte Canna. Die Blüthen dieser

<sup>1)</sup> Nach der hier angewandten Definition von links und rechts.

en lassen, gomorphen ichkeit der derselben aber die men Richen Organall bei der Oberhippe so daß die nalis L. ist isch durch ch Lippenonblättern. ldet, seine echts<sup>1</sup>) von chlschlagen

mnetrische i Vochysiaametrie,

und stellt

ynunetrale ichtung bei he Blüthen konnte ich s, Centrannnten Va-

Die von a senkrecht führen die a aus. Der ang weiter sieht. An aen so steil horizontal t da schon, a keine hebald unten

hen dieser

Pflanze stehen ziendich 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 Blüthen starke Medianbewegungen aus und fangen dann an sich zu torquiren, um das Labellum wieder nach unten zu stellen. Sie verhalten sich gerade so wie wesentlich zygomorphe Blüthen 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 dorsiventrale Organe können wir die Blüthen der Ganna vom physiologischen Standpunkte aus auch austandslos 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 Blüthen vieler Gladiolusarten, 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 fallt. Trotz ihrer geometrischen Asymmetrie haben wir aber Gladiolus, wie auch allgemein gebräuchlich, als schräg-zygomorphe Blüthe behandelt.

Angesichts der hier sieh ergebenden terminologischen Schwierigkeiten, welche dadurch hervorgernfen werden, daß man einerseits den geometrischen, andererseits den physiologischen Standpunkt bei der Betrachtung maßgebend sein läßt, wird es nicht überllüssig 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 Blitthen gebraucht, welche zugleich dorsiventral waren. Die auffallend monosymmetrisch ausgebildeten Randblüthen der Umbelliferen wurden ihres radiaten Charakters wegen, weil also ihre bilaterale Ausbildung eine rein anßerliche, gar nicht in das Wesen des Gebildes eingreifende ist, als »unwesentlich-zygomorph« bezeichnet. Die Blüthen des Epilobium angustifolium, welche auch ihrem ganzen Bau nach radiat sind, nur während der Blüthezeit durch unbedeutende geotropische Biegung von Kronblättern und Stanbfäden monosymmetrisch werden, wurden ihrer Ausbildung und ihrem radiaten Charakter nach stillschweigend zur Illustration der Verhältnisse, wie sie bei radiären Blüthen gefunden werden, verwandt. Die ersten Versuche, welche ich mit E. angustifolium anstellte, waren in der Absicht Vorgenommen, Aufschluß über das Verhalten zygomorpher Blüthen zu erlangen. Als sich dann zeigte, daß der radiate Charakter durch die geo-<sup>tro</sup>pische Empfindlichkeit einzelner Blüthentheile nicht im mindesten alterirt Worden war, wurde der rein geometrische Standpunkt ganz beiseite ge-

n O

b

Λ

il

t(

u P

14

T

Т

B

S

S

1)

1

1

T

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 alterirend betraehten, dann dürften sich in der Natur sehwerlich überhaupt noch Blütheit finden, die genau radiat sind. Geotropismus, Heliotropismus und autonome Nutationen wirken so allgemein auf die Theile aktinomorph angelegter Blüthen etwas ein, daß sich wohl die meisten als monosymmetrisch heransstellen, wenn man ihren Umriß als mathematische Figur auffassen will. Von geringen Abweiehungen 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 Vöcnting 1) und Dufour 2) gezeigt.

## Orientirungsbewegungen von Blättern.

Wir verlassen damit die Betrachtung der Blüthen, jeuer 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 sieh betrachtet, nunatürliche sein kann. Seltsamerweise sind es abei gerade die Lauhblätter 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 Blüthen seither fast gänzlich unbeachtet geblieben waren. Aber trotz jeues eingehenden Studiums, welches den Bewegungen der Blätter seit Bonner ab zugewandt war, werden die Resultate, welche man daraus gewonnen,

<sup>4)</sup> H. Vöchting. Über die Ursachen der Zygomorphie der Blüthen. Ber. Deutsch-Bot. Gesellschaft. 4885. Bd. 3, pag. 344.

<sup>2)</sup> DUFOUR. De l'influence de la gravitation sur les mouvements de quelques organes floraux. Archives des Sciences physiques et naturelles. Novembre 4885. Troisième période, tome XIV. pag. 447 (Extrait pag. 5).

<sup>3)</sup> Bonnet. Recherches sur l'usage des feuilles dans les plantes. 4754.

anerkannt. ig und consbildung in erirend beoch Blüthen d autonome angelegter sch herausassen will. mlich ause quantilen möglich n die ganze arakter der auch kurz ntlich- und rechtfertigt

en eine in-• von Vöcn-

Ben Grnppe gungen am en die Lage er Fall istlradins einungen vom radius eine, ind es aber tudien über en bei gegomorphen trotz jenes it Bonner,

Ber. Deatsch.

lques organes 5. Troisièm<sup>e</sup> niemanden befriedigen, welcher sich ernster um das Zustandekommen ihrer Orientirungsbewegungen kümmert.

Es ware überflüssig, an dieser Stelle auf die Befinde und Vorstellungen älterer Forscher einzugehen, da dies in kritischer Darstellung von de Vrues 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 Orientirungstorsionen<sup>2</sup>) in folgenden Worten zusammen: »Die auf verschiedenen Seiten ungleiche Belastung kann in stark wachsenden, nicht vertikalen Pllanzentheilen Torsionen verursachen, welche durch das Wachsthum dauernd und immer größer gemacht werden. In allen von mir untersuchten Fällen, worin Pilanzentheile aus künstlichen unnatürlichen Lagen durch Torsion die natürliche Stellung wieder zu erreichen suchen, müssen die Torsionen dieser Ursache zugeschrieben werden. Der einfache anschaufiche 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 Untersnehungen für die Blüthen der Nachweis Fall für Fall erbracht wurde, daß das durch Belastungsverhältnisse erzengte 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 Blüthen verhalten. Jedenfalls wäre es ein übereilter Analogieschluß, die an Blüthengebilden gewonnenen Besultate ohne weiteres auch als für Blattgebilde gültig anzunehmen, und es stellt sich deshalb die Aufgabe ein, die Frage, inwieweit Torsionen und Belastnugen zusammenhängen, auch bezüglich der Blätter noch einmal eingehend zu erörtern. Die Versuche, auf Grund deren II. 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 znnächst interessirenden Blättern beobachtete be Vries nach inverser Stellung derselben sowohl Krummungen 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 Kritminingen, niemals aber Torsionen ein. Diese Erfahrung interpretirt

<sup>4)</sup> Über einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile. Arbeiten Bot. Inst. Würzburg, pag. 223.

<sup>2)</sup> I. c. pag. 276.

10

11

pl

0  $\Lambda$ 

В

11

de

20

Se

11.

Sc

si S

G

is

ŀi.

fai

1

11

(1)

1

d

DE VIGES SO: »Augenscheinlich war es also die Last der Spreite, welche die Forsion vermsacht und zwar dadnrch, daß beim Anfange des Versuchs die ach aufwärts krümmende Mittelrippe nicht genau in einer vertikalen Ebene blieb, sondern sich etwas seitwarts bog, wodurch für den unteren Theil der Rippe eine auf beiden Seiten augleiche Belastung entstand. Die hierdurch entstandene mechanische Torsion wurde durch das von ihr beein-Hußte Wachsthum bleibend und immer größer, so lange die tordirende Ursache noch da war.« An kürbisblättern, welche eben von der Aufwärtskrümnung zur Torsion übergingen, gewahrte be Vrus nach dem Entfernen der Spreiten, wie die begonnene Torsion wieder zurückging. - De Vines laßt 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, ersetzle er an isolirten Blattrippen das Gewicht der Spreite durch andere Gewichte, so z. B. Stecknadeln, welche mit Siegellacktröpfehen 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 torquiren!), 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 Sträncher dadurch hervorgebracht werden, »daß das ohere 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 ihn 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 Verhaltensolch total verstümmelter Krüppel ist mit dem intakter, gesunder Organenicht vergleichbar. Die veränderte Ernährung ist die geringste Störung,

<sup>4)</sup> Bei hibreichender Überlastung trifft des auch zu, die Torsionen sind aber dannetwas anderer Natær und die Stiele stellen sich dedurch allein nicht so, daß die Spreite späler horizontal stände. Bei schr duktilen Geweben genügen naturlich schon geringe Bekaslungen, um eine Torsion unter Umständen hervorzurufen. Siehe Perefer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 4875. Seite 450 ff.

velche die rsuchs die len Ebene eren Theil Die hierihr beeintordirende Aufwärts-Entfernen - DE VRIES , nämlich n nach der ortifen, erreh andere beschwert bergewicht r Seite des tliche Beı zu haben

horizonta-, »daß das es Gewicht e, und daß e Belastung orizontalen selbe übernn soll die das nutere tete ne Vries

commit denchst bedenht mur eine Operation as Verhalten der Organe ste Störung,

nd aber dann So, daß die gere naturlich rufen. Siehe Seite 450 ff. welche dabei zu beachten ist. Weit gewichtiger ist schon der correlative Einlluß, 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, hort das Organ auf, direkt mit intakten, gesunden Organen vergleichbar zu sein. Aber ganz abgesehen davon, lassen sich den de Vines'schen Versuchen mit Blättern andere entgegenhalten, welche damit nicht in Einklang gebracht Werden können. Nach dem, was im ersten Theil über den höchst unbedentsamen Einfluß einseitiger Übergewichte auf die Orientirungsbewegungen der Bläthen gezeigt wurde, genügen einige wenige Versuche, um dasselbe auch für die Bewegungen von Blattorganen erkennen zu lassen. Wenn namlich wirklich eine geringe einseitige Überlastung auf brein 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, aher auch künstlich auf die Spitze treiben. Ich befestigte auf junge Blatter von Corylus Avellana L., von Deutzia scabra Thunb, und vielen anderen Sträuchern einseitig kleine Pappscheiben : diese Blätter erhielten ihre lixe Lichtlage trotz des Ge-Wichtes mit großer Zähigkeit. 4) Andererseits schnitt ich von solchen Blattern einseitig große Stücke der Spreite weg, an den Blättern der Robinia die sämmtlichen Fiederblättchen einer Seite. Die einseitig überlasteten Stiele blieben abgesehen von der ersten kleinen Schwankung in ihrer Lage. In-Vers gestellte Blätter wurden in großer Zahl einseitig belastet und es zeigle 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, 80 daß es von vorn herein eine starke Neigung auf eine Seite hervorrnft, 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 olme 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 Aurzesten Weg zur Normallage schafft. Im Ubrigen erfolgte die Orientirungstorsion von Blättern trotz antagonistischer Belastung 80, wie es nach der für Blüthenbewegungen entwickelten Anschauung zu

<sup>4)</sup> Es versteht sich von selbst, daß man das Ubergewicht nicht zu hoch greifen darf. Es darf immerhin so gewählt werden, daß es zunächst das Blatt etwas einseitig herabbiegt, dann wird das letztere aber wieder in die fixe Lage gehoben.

erwarten war. Boxxer¹) beobachtete übrigens sehon um die Mitte des vorigen Jahrhunderts, daß die spezifisch leichteren Blätter im Wasser dieselben Bewegungen ausführen, um in ihre normale Stellung zu gelangen, wie in der Luft,

B

(

ŀ

1

d

ľ

ľ

0

1

þ

Auch die Angaben bezüglich der Torsionen horizontaler Internodien sprechen, oberffächlich 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 Gegentheil von dem hervor, was de Vries daraus schließt. Wäre nämlich das statische Moment dieses Blattes die Ursache der Torsion, dann könnte dieselbe nicht hei 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 ignorirt resp. üherboten wird. Das sieht man auch sofort, wenn man das untere Blatt eines noch ungedrehten Zweiges künstlich, nicht allzusehr, aber doch so beschwert, daßes entschieden ein größeres Gewicht repräsentirt, als das ohere. Es erfolgt dann die Torsion wie gewöhnlich; das untere Blatt wird um 90° gehoben, das obere teichtere um ebensoviel gesenkt. Der Einwand, daß die Bewegungsfähigkeit des Internodiums zu der Zeit überhanpt aufhöre, wo das Blatt eben in die Horizontale eingerückt ist, läßt sich leicht durch das Verhringen eines ebenfertig torquirten Zweigstückes in abnorme Lagen entkräften. Es werden dann nömlich von neuem Drehungen ausgeführt.

Frank, welcher sich kurz vorher mit dem Zustandekommen der normalen Stellung der Laubblätter beschäftigt hatte,2 beschrieb wohl auch sehon, und zwar in sehr eingehender Darstellung Orientirungstorsionen 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 hervorgehohen, nämlich das Erreichen der fixen (normalen) Lage durch Torsionen auf dem kürzesten Wege.

Zwei undere Autoren, J. Wiesner und O. Schmidt, welche sich später als de Vries um die Erforschung des Zustandekommens der fixen Lage von

4) Bonnet, I. c. Theil I.

<sup>2)</sup> A. B. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen und ihre Abhangigkeit vom Licht und von der Gravitation. Leipzig 4870.

te des vorier dieselben langen, wie

Internodien er Wirkung nenen Verit aber ans stehen ge-TAS DE VRIES ittes die Urn, wenn das ent, welches ım größten. Evidenteste, den aktiven wird. Das ingedrehten es entschielgt dann die n, das obere gungsfähig-Blatt ehen in ringen eines . Es werden

ommen der chrieh wohl rientirungs-en Torsionsn man nicht theilchen als em Beobachm Organ zu ip richtigen kt besonders Lage durch

e sich später en Lage von

eilen und ihre

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

Frank hatte zwar auch sehon einen Weg angedeutet, auf dem man das Entstehen einer Torsion erklären könne, nämlich durch das relativ stärkere Wachsthum der peripheren Gewebe des sieh torquirenden Organes gegenüber den axilen. Bei einem fertig torquirten Organ liegen ja derartige Längendifferenzen ganz offenbar und nothwendigerweise vor. Mit dieser einlachen Umschreibung der Thatsache war aber kein Schritt weit des unbekannten Terrains gewonnen, zumal ein Zusammenhang zwischen dieser Torsjonsursache und der hypothetischen Polarität transversalgeotropischer resp. -heliotropischer Gebilde genau betrachtet gar nicht zu erkennen war. Die DE VBIES'sche Erklärung bot das erste handgreifliche Moment dar, Welches in gemeinverständlicher Weise auf eine Torsion hinwirken konnte. Wiesner 1) schloß sich nach Wiederholung einiger Versuche von de Vries, Welche zu denselben Resultaten führten, dessen Anschauung fiber die wesentliehe 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 Unzulängliehkeit des rein wechanischen Faktors, ohne jedoch die letzten Konsequenzen zu ziehen. Nachdem er die de Vries'schen Versuehe besprochen, sagt er: »Ich habe die Versuche an Cornus mas und C. sanguinea wiederholt, auch in verschiedener Weise abgeändert und bin genau zur selben Anffassung gelangt. Nur möchte ich bemerken, daß allerdings an etiolirten Trieben es stets die Belastungsverhöltnisse sind, welche die vertikalen Blattpaare, d. h. jene Paare, deren Glieder ihrer Anlage nach vertikal üher einander zu stehen kommen, aussehließlich in die wagerechte Lage bringen, nicht aber stets an solehen Trieben, welche unter dem Einflusse des Lichtes stehen. Hier kann das Licht durch positiven Heliotropismus eben so gut, als durch das Uhergewicht des oheren Blattes die Drehung der Blätter eines vertikalen Paares und damit die Drehung des Internodiums veraulassen. Ja, ich möchte glauben, daß der gewöhnliche Fall der ist, daß die Blätter eines Vertikalen Paares sich im labilen Gleichgewichte befinden, welches durch Dositiven 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 sieh 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-

J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. H. Theil.
 52 ff. In den Denkschriften der Kaiserl. Akadem. d. Wissenschaften. Math.naturw. Klasse. 43. Rd. Wien 1882.

l

1)

Ŀ

S

В

wissen Punkte sistirt, geht ja aus der kaum mitgetheilten Beobaehtung an etiolirten Trieben hervor, bei welehen die Bewegung auch unter Lichtabschfuß 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 ebeusowenig geeignet ist, die thatsäehlich vorliegenden Drehungsverhältnisse zu erklären, wie das Außuchen des stabilen Gleichgewichts seitens der Last allein.

O. Schmidt 1) machte dann die Torsionen von Blättern zum Gegenstande einer speziellen Untersuchung. Wie schon kurz hemerkt, kam dieser Beobachter allerdings auf einem neuen Wege zu demselben Resultate wie DE VIIIES. 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 nurichtig erweisen; es sall gezeigt werden, daß wir zu einer meehanischen 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 heleuchtete ruhig dastehende Pflanzen starke heliatropische 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 merkwitrdiges, 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 Ungleiehheit der Belastung nicht maßgebend ist für die Drehungsrichtung, kann diese Interpretation trotzdem nicht zulässig sein und muß durch eine andere ersetzt werden.<sup>3</sup>) Um denjenigen Lesern dieser Zeilen, welche die Samur'sche Arbeit kennen, jeden Zweifel darüber zu benehmen, welcher ans den gemachten bestimmten Angaben und den Deutungen noch underer Versuche zurückbleiben könnte, muß ich noch einen Versuch, welchen Schmor für seine Ansicht in's Feld führt, hier näher besprechen. Es

<sup>4)</sup> Oscar Schmidt, Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion. Inaugural-Dissertation. Berlin 4883.

<sup>2)</sup> l. c. Seife 48 oben.

<sup>3)</sup> Siehe weiter unten darüber.

achtung an er Lichtabder stehenis, daß die schen Wirichlich vorles stabilen

egenstande dieser Besultate wie aß Wiesner idekommen n verkannl ng über die erweisen; g derselben n, sondern den durch rie zu stel-B Pilanzen, tenaxe von ter zeigten, izen starke he wurden jekte völlig chsreihe ist erhalten in Kosten der n oben gesuchen mit ie gebotene gsrichtung, durch eine welche die n, welcher ch anderer h, welchen

echen. Es

tiger Organe

handelt sich dabei um den Punkt, daß von zwei seitlich beleuchteten opponirten Blättern das eine rechtsum, das andere linksum dreht. Schmidt beohachtete diese von Frank schon hervorgehobene Erscheinung an einseilig beleuchteten jungen Phaseolus-Pflanzen und meint, »daß die von Frank be-»tonte »»unerklärliche Fähigkeit, daß ein und dasselbe Glied je nach Bedürf-»niß hier rechts-, dort linksnm, nämfich auf dem kürzesten Wege sich um »seine Axe drehen kann, «« ihre Erklärung findet. «!) — »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 genan das Spiegelhild des andern darhietet, so wird, wenn z. B. hei »einer in Normalstellung 2) belindlichen Pflanze die vordere Hälfte des lin-»ken Blattes stärker entwickelt ist, als die hintere Hälfte, auch bei dem »opponirten Blatte die entsprechende, also ehenfalls vordere Hälfte kräftiger entwickelt sein. Da nun die durch die ungleiche Entwickelung beider »Blatthäfften gebotene Ungleichheit der Belastung maßgebend ist für die »Drehungsrichtung, so muß nothwendigerweise das an der rechten Seite »des Steugels inserirte Blatt sich rechtsum, das opponirte Blatt aber links-»um drehen.« — Wenn nun aber die besagte Pflanze beispielsweise von der entgegengesetzten Seite belenchtet worden wäre? Dann hätten sich sicherlich, trotz des jetzt entgegenwirkenden statischen Mamentes die Blätter dem Lichte ebenfalls auf kurzestem Wege zuge-Wandt. Dieser einfache Controlyersuch, — ja schon eine einfache Überlegung auf Grund bekannter Thatsachen, würde Schmidt sofort über seinen Fehlschhiß belehrt haben.

Die merkwürdigen Ergebnisse, welche sich am Klinostat zeigten, verlangen wie gesagt deshalb eine andere, weniger einfache Erklärung, und es muß dahei berücksichtigt werden, daß neben der einseitigen Belastung auch die einseitige Gravitationswirkung, insofern sie geotropische Bewegungen hervorrult, dahei aufgehohen wurde. Es handelte sich bei jenen Versuchen Schmurt's afferdings um heliotropische Bewegungen; da Srun. 3) aber eine höchst auffallende, gegenseitige Beeinllussung beider experimentell aufgefunden hat, wird jene Entdeckung Schmurt's vielleicht einmal nene und höchst interessante Beziehungen zwischen geotropischen und heliotropischen Bewegungen klarlegen helfen. Daß satche existiren

Das hier unverändert wiedergegebene Schund'sche Citat entspricht wegen der Weglassung des Wortes »scheinbar« vor »nuerklärtich« nicht mehr dem Frankschen Sinne.

<sup>2)</sup> Unter »Normalstellung« versteht S. diejenige, in welcher das Licht senkrecht auf die Insertious- resp. Meridianebene der Blätler einfallt. 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« hezeichnet, und ist daher sehr unglacklich gewählt.

<sup>3)</sup> E. Stant, Einfinß des Lichtes auf den Geotropismus emiger Pflanzenorgane, Berichte d. Hentsch, Botan, Gesellschaft, Bd. H. 4884, 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 Blüthen am Klinostat zu ganz ähnlichen merkwürdigen Resultaten wie Schmur bezüglich der heliotropischen Bewegungen gelangte. Denselben ist weiter unten eine kurze Besprechung reservirt.

Die etwa ein Jahr nach der Schmidtschen Arbeit von Ambrons 1) noch ausgesprochene Meinung über das Entstehen heliotropischer und geotropischer Torsionen ist bereits im ersten Theil 2) ausführlich besprochen.

Aus den obigen eingehenden Auseinandersetzungen geht wohl zur Genüge hervor, daß die Rolle, welche einseitige Übergewiehte bei den Orientirungstorsionen spielen, keine wesentliche, keine maßgebende, sondern nur eine sehr untergeordnete sein kann. Physiologische aktive Orientirungsbewegungen, durch Reize veranlaßt, sind, wie wir es eingehend schon bei zygomorphen Blüthen 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 Orientirungsbewegungen 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 Blüthen wissen, in der Weise geschehen, daß sich die vollkommene Analogie der Bewegungen in beiden Fällen ergiebt. Der Einfachheit halber halten wir uns lediglich an geotropische Torsionen und lassen die heliotropischen, welche zu weiteren Complikationen durch das Endziel einer, bezüglich der Orientirung 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 zurückzukonumen. Hat man dazu beispielsweise einen Sproß von Philadelphus coronarius L. verwandt, so sieht man, wie sieh zunächst alle Blätter durch starke Mediankrümmungen erheben, bis ihre Spreiten etwa senkrecht

<sup>1)</sup> Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellschaft, 4884. Heft 5. Seite 483.

<sup>2)</sup> Seite 249.

nst geoiehtlage« ndius anchtgenuß nn es sind und dem

Lateralbeigen Resulgelangte.

onn 1) noch d geotropihen.

t wohl zur te bei den bende, sontive Orienehend schon Seele dieser unterstützt lerniß aber, clisthum er-· Blätter läßt Experimente ufgabe, die h dies kann ssen, in der regungen in lediglich an zn weiteren itiring zum

er Beleuchr ursprüngp führen die
die normale
on Philadelalle Blätter
va senkrecht

3.

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 hinausschiebt und es seitlich umkjupt. 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 Wachsthum einer Seitenkante des Blattstiels veranlaßt wird. Während diese Bewegung weiterdauert, beginnt nun auch das Blatt auf die geotropischen Reize, welche sich bezüglich der neu eiugenommenen Lage geltend machen, zu reagiren. Das Blatt bringt durch das Wachsthum 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 heschriebenen geotropischen Bewegungen eombiniren, 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 sieh in der beschriebenen Weise combiniren. Wie es aber Blüthen 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 Blüthen, 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 Blüthen, 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 heobachtet hat. Die betreffende Bemerkung, welche ich hier statt eigener Worte reproduciren will, findet sich in der eitirten Abhandlung Seite 61. Frank hatte horizontal wachsende Zweige von Laubhölzern, deren Blätter bereits um 90° torquirtwaren, umgekehrt und beschreibt die beobachteten Vorgänge folgendermaßen: »An wagerecht umgewendeten Zweigen drehten

lie

Vo

vi

W

ak

da

de

Sic

an

Mi

Tr

Wi

W

da

ste

es

30

ter

un

Be

AL

We

me

to

Pf

ge

W

u

ha

se lic

m

lic Gr

da

ge th

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 Anfaugs rechtsum gedreht waren, jetzt linksum und die liukeu rechtsum. Bisweilen, jedoch seltener, krümmten sieh auch die Stiele, statt sich um ihre Axe zu drehen. Dann wurde ihre jetzt oben liegende Unterkante concay, und zwar so stark, bis die dadurch zunächst aufgerichtete Lamina wieder nahezu horizoutal staud, 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 uaeh 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 sieh befanden. Es wurden also auch hier wiederum die natürliehen Stellungen jedesmal durch Drehungen auf dem kürzesten Wege erreicht.« -Daß die in abwärts gerichteter Stellung fixirten, an den horizoutaleu Zweigen schon um 90° torquirten Blätter nun bis zur vollen Resupination weiter drehen, versteht sieh nach den Darlegungen auf Seite 347, 328 ebenso von selbst, wie das Rückdrehen aus den auderen Stellungen.

Wie wir gesehen, braueht man nicht, wie Fhank es that, »den wachsenden Zellhäuten eine Eigensehaft zu substituiren, welehe denen aller, nur mit gemeinem Geotropismus und Heliotropismus ausgerüsteten Organe abgeht«1), sondern diese Erscheinungen entkleiden sich auch nach der hier vertretenen Ansicht auf sehr einfache und uatürliche Weise ihres wunderbaren Anstriehes. Es ist mir bei den sehr zahlreiehen 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 Orientirungstorsionen der Blätter erwieseu sieh, von heliotropischen Störungen abgesehen, als völlig analog mit denen zygomorpher Blüthen, 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 siud, ist natürlich nicht ausgeschlossen, für das Entstehen der Torsion sind sie aber von keiner wesentlich anderen Bedeutung, als die exotropischen.

<sup>4)</sup> L. c. Seite 80.

stehenden en Himmel velche Anrechtsum. tt sieh um Unterkante ete Lamina kehrend.« en drehten var, so um Oberseite ings rechts wieder in en drehten ts, die der er Stellung ichen Stelreicht.« --alen Zweition weiter

n wachsenaller, nur en Organe h der hier s wundernenten mit nung eines n, welche tropie zunen der ngen ab-Blüthen, pinastie n den Erdandig aus, rakter des racht wird. trlich nicht

von keiner

ebenso von

Es wurde sehon bei Betrachtung der Blüthenstellungsverhältnisse hervorgehoben, daß keineswegs alle Blüthen 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 Blüthen trifft, deren Scheitel zwar akroskop angelegt, deren Mutteraxe aber nicht vertikal aufrecht wüchst, 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. 480 ° 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 wild wachsenden 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 Alstrocherien und die Insektivore Darlingtonia ealifornica Torr. Bei diesen



Fig. 8.
Zwei Blätter von Darlingtonia californica. Links ein junges Blätt vor, rechts ein älteres torqufrt, 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 Allinm hat Frank 1) 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 480 ° erfolgt.

Im Gegensatze zu den eben betrachteten Blättern, bei welchen es sich darum handelte, das Pallisadenparenchym der Unterseite dem vollen Licht-genuß auszusetzen, finden wir bei der Darlingtonia californica ganz eigenthümlich beschaffene dorsiventrale Blattgebilde vor. Wie bei den Sarra-

<sup>1)</sup> Frank, l. c. Seito 46.

m

Ur

ei

ta

Li

M.

de

m

In

si

7,1

tr

11

li

b d

d

11

1"

(]

ίį

d

d a

[)

1

S

cenien sind die Blätter in Gestalt offener langer Schlänche entwiekelt und speziell als Insektenfallen eingerichtet. Wie bei Sarraeenia ist die morphologische Oberseite des Blattes breit gekielt, die Unterseite rund, auch in der Längsrichtung schwach gewölbt. Während die Blätter der Sarracenia in dieser Anlagestellung verharren, ist bei Darlingtonia die Unterseite zur Dorsalseite designirt. Eine scharfe Medianki ümmung bringt dieselbe am oberen Ende des Gebildes nach oben; die Öffnung des Sehlauehes ist dadurch nach innen gewandt, der Axe zugekehrt. Es wäre nun offenbar für den Insektenfang höchst unvortheilhaft, wenn alle Sehlaueheingänge einwärts zusammengedrängt wären, und wir sehen in der That die Blätter alle ausgesprochen exotropisch sieh 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 Besehreibung und Prüfung der Orientirungsvorgänge, wie sie sich bei Versuchen mit den verbreitetsten dorsiventralen Organen, den zygomorphen Blüthen und Laubblättern, der Beobachtung darboten, mögen hier noch einige allgemeinere Bemerkungen ihren Anschlußtinden, 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 sänmtliche 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, nieht einmal ganz richtige Umschreibung des thatsächlichen Verhältnisses. Wie schonmehrfach hervorgehoben wurde, ist damit die Drehung der Organe in die nor

wiekelt und lie morphond, auch in Sarracenia Unterseite dieselbe ame hes ist daun offenbar icheingänge, die Blätter sauch hier Darlingtonia Beispiel für zu kostbar,

nes an horiorden, habe
ch zu zeigen
ieht veranttive Oriencrbeiführen,
odien Dorsicipetalität zu
mehe lehren.

rientirungsorsiventrale<sup>n</sup> achtung daren Anschlu<sup>ß</sup> n torquirter

ewebsreihen
nten torquit
Axe. Durch
genüber den
seitliche Ver
erlegung hat
llgemein mit
erer Betrach
nicht einmal
. Wie schon

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 linksum drehen kann. Aber auch die Fundamentalforderung, daß bei gewissen abnormen Lagen des Organs die Richtkräfte, Lieht und Gravitation, einmal auf beschattete, wie in verschiedenem Maße heleuchtete, das andere Mal sowohl auf oben, unten oder seitlich liegende Zellen in ganz der gleichen Weise Wachsthums-fürdernd 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 Torquiren sieht man aher 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 Orientirungsbewegung 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 genan die linke, sondern die durch die fortschreitende Überkippung jedesmal unten liegende Kante der linken Flanke. Gegen das Ende der Orientirungsbewegung ist dies aber die Ventralseite. Auch sie wird daher noch geotropisch etwas gefördert, aber am wenigsten. Die Folge der ungleich starken Verlängerung der peri-Pheren Gewebe ist die, daß die torquirte Strecke des Organs nicht mn 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 Fallen 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 Aconitum-, Delphiniumund 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

r

ŋ

»Substrat« beeinflußt. Es ist allerdings, wie man sich sagen kanu, von vorn herein nicht sehr wahrscheinlich, daß die von der Spindel verdunsteten Wasserdämpfe die exotropische Bewegung veranlassen sollen. Immerhin könnten aber die Blüthen 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 streekenweise mit dünnem Staniol, andere mit geöltem Papier umschlossen, um den von ihneu sonst abgegebenen Wasserdampf abzuschließen. Dieht gegenüber den nach kurzer Zeit median gekrümmteu Blüthen wurden dann breite Streifen doppelten dicken Filtrirpapieres aufgehängt, welche mit dem unteren Ende in Schalen mit Wasser tauchteu und die außerdem, um sie auch oben genügend feucht zu erhalten, beständig von oben berieselt wurden. Unter diesen Uniständen vollführten die Blüthen ihre exotropischen Bewegungen ganz in der gewohnten Weise, und wurden dadurch oft in direkte Berührung mit dem nassen Filtrirpapier gebracht. Damit ist aber der siehere 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 augenscheiulich mit einer correlativen Wachsthumserscheinung zu thun haben. Wir haben gesehen, daß die Verlängerung einer Seitenkante früher oder später nach der Mediankrummung eintritt und daß sie diejenige Kante im Wachsthum 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, deun 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 Blüthen- und Blattgebilden zu inhibiren, dadurch, daß ein Theil der Mutteraxe oder mit ihr benachbarte oder gegenüber sitzende Bluthen und Blätter entfernt wurden. Wir sahen, daß in diesem Falle die Orientirung in die Normallage gewöhnlich durch die Mediankrummung 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 Wachsthumsursachen, inneren Reizen und zwar vermittelst des correlativen Zusammonhangs der Organe eines

kann, von indel versen sollen. npfindliche vünsehensenspindeln losa in der n streekenen, um den cht gegenrden dann velche mit erdein, uni n berieselt re exotroen dadurch Damit ist s nicht die

wir es bei ehsthumsrlängerung ng eintritt Mutteraxe enstellung rthig, wie scitlichen lbewegung oleibt auch u betrachig auf und ttgefunden che haben e manchen ich künstdaß cin r sitzende sem Falle diankrüm-

bewegung

bewegung en Reizen

gane 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 Entwickelung 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 Sacus auch in morphologischer Hinsicht thut) eine Art inneren Empfindungsvermögens 1) von der gegenseitigen Stellung seiner Organe innezuwohnen. - Jedenfalls ist die exotropische Endstellung der Blüthen von großer Bedeutung für ihre Befruchtung durch Insekten; dieselbe kann aber von äußeren Richtkräften (Licht, Gravitation) nicht erreicht werden 2), 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 geotro-Pischer Natur, denn sie geht nur soweit, bis derselbe in die Richtung des Erdradius eingestellt ist. Andrerseits ist der ganze Vorgang ein corre lati-Ver, durch die Abtragung der morphologischen Spitze erst eingeleiteter. Wir hätten danach anzunehmen, daß auf correlativem Wege den Seitenzweigen negativer Geotropismus inducirt wird, welcher seiner seits erst die Bewegungserscheinung hervorruft. In diesem Sinne habe ich das Wort »indirekt inducirt« gebraucht. Daß kein lleliotropismus bei der exotropischen Lateralbewegung im Spiel ist, wurde bereits im ersten Theil eingehend erörtert. Es handelte sich also nur noch um eine irgendwic 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. 1ch kann hier nur so viel mittheilen, daß die Lateralbewegung
bei der großen Mehrzahl der Versuchsobjekte, geringe Nachwirkungen ab-

<sup>4)</sup> Ich denke dabei nur an Reizempfänglichkeit, nicht etwa an ein dunktes Bewußtsein.

<sup>2)</sup> Siehe die betreffenden Bemerkungen in Theil 1.

Mi

di

ur

ak

di

in

au

ke

an

eis

Zii

de

gerechnet, unterblieb oder sehr abgeschwächt wurde, während sonst ganz chenso behandelte ruhig stehende Kontrollexemplare dieselbe in hohem Maße entwickelt zeigten. Nur in ganz vereinzelten Fällen sah ich dieselbe auch am Klinostat etwas weiter vor sich gehen; ob es sieh bei diesen letzteren aber um verlängerte Nachwirkung handelt, oder ob dies das normale Verhalten ist, welches an den unbeweglichen Blüthen 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 vorlänfige Ergebniß 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. Schmpt, bei welchen die heliotropischen Torsionen merkwürdigerweise ausblieben. scheint in dieser Beziehung an umfassendem Material seine Erfahrungen gemacht zu haben, denn er sagt u. A. 1): »Durch die vielen Versuche, welche ich bezäglich 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 Orientirungsbewegungen 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 Blüthen der Solanaeeen und Fumariaceen, wie an den invers angelegten der Orchideen, Lobeliaeeen und Balsaminaeeen 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 Orientirung gegenüber der Stammpflanze. Äußere Richtkräfte sind dazu nicht direkt befähigt, der Einfluß auf diese Orieutirung geht von der Mutterpflanze selbst aus.

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

f) 1. c. Seite 29.

onst ganz in hohem elbe auch eren aber Verhalten gen nicht egeln und iden. leh in dieser ichen anoben ereliotro-SCHMIDT ahrungen Versuche, e der Zeit

oeh etwas velche für lche sich nteinfach.

rehungen

ten dorsinachst auf
nachst auf
n, wo die
sind. Die
Tahrungen
ud Fumaeeen und

whnlichen neue, die ie Außengegenüber befähigt, ost aus. igten An-

igten Anbewegunaussagen. 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 Blüthen 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 alten anderen mit Drehung implieite zu Grunde liegen. — Bezüglich mancher speziellen Resultate sei auf die einzelnen, diese behandelnden Theile vorliegender Arbeit hingewiesen.

## Berichtigung.

Anf Seite 328 muss es in Zeite 5 von unten statt »uber rechts« heisen »tinks um«,
" " " " muss es in Zeite 3 von unten statt »rechts« heisen »tinks«.

## 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 Blüthen und ihre

Orientirungsbewegungen zur Erreichung derselben 315-374