

# Ueber die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzentheile.

Von

Dr. A. B. Frank.

## I. Schwimmende Pflanzentheile.

Die Erscheinung, dass die Blätter gewisser Wasserpflanzen ihre natürliche Lage auf der Oberfläche des Wassers haben, scheint auf den ersten Blick sich hinlänglich zu erklären aus dem Umstande, dass sie specifisch leichter sind als Wasser, und aus der Annahme, dass die Blattflächen, wie in zahlreichen anderen Fällen, einen Heliotropismus besitzen, der ihre horizontale Lage zur Folge hat. Das Folgende wird zeigen, dass dieses allein zur Erklärung nicht hinreicht.

Wenn man Wasserpflanzen mit Schwimmblättern in Gewässern verschiedener Tiefe beobachtet, so überzeugt man sich, dass jedes Blatt mehrerer Mittel bedarf, um seine Lamina in natürliche Lage auf der Oberfläche des Wassers zu versetzen. Diese Lage ist nämlich erstens bedingt durch das Maass des Längenwachsthums des Stieles, welches allemal mindestens gleichkommen muss der Entfernung des Wasserspiegels von dem Befestigungspunkte der Blattbasis; zweitens durch die Richtung des Stieles, welche gegeben ist in seiner Gestalt und in dem Winkel, den er mit dem Tragsprosse bildet, und endlich durch den Winkel, in welchem die Lamina jeweils dem Stiele angefügt ist. Jedes Blatt richtet sich mit diesen Mitteln seinem Bedürfnisse entsprechend ein, und zwar wird von dieser Fähigkeit Gebrauch gemacht, sowohl wenn die einzelnen Blätter hinsichtlich der Insertionspunkte und des Alters in von einander abweichenden Verhältnissen zum Niveau sich befinden, als auch wenn die Tiefe des ganzen Gewässers zufällig sich ändert. Es muss daher ein dankbarer Gegenstand sein, die Art und Weise wie jene Mittel angewendet werden, zu ermitteln und nach den Ursachen zu forschen, die diesen Erscheinungen zu Grunde liegen.

### 1. Das Wachsthum des Stieles.

Wasserpflanzen, welche mit einem Rhizome auf dem Grunde der Gewässer befestigt sind und ihre Schwimmblätter auf dem Niveau ausbreiten, wie *Nymphaea alba* und *Nuphar luteum*, haben, wenn sie in ruhigen Gewässern wachsen, Blattstiele, deren Längen immer ungefähr der Tiefe des Wassers gleichkommen. In seichten Pfützen und seichten Teichstellen sind die Stiele auffallend kurz, in tiefen Teichen äusserst lang. Bei den gegebenen Verhältnissen ist die Fähigkeit der Pflanze, das Wachsthum der Stiele hiernach zu reguliren, unentbehrlich, um den Blattflächen in jedem Falle ihre natürliche Lage zu ermöglichen.

Wasserpflanzen, die nicht auf dem Grunde befestigt sind, sondern im Wasser frei schweben, wie *Hydrocharis morsus ranae*, halten sich immer, während die Blattflächen schwimmen, nahe unter der Oberfläche, steigen und fallen mit dieser. Gleichwohl bedürfen auch sie der eben bezeichneten Fähigkeit; zunächst deshalb, weil die Entfernung zwischen den schon vorhandenen schwimmenden Blattflächen und dem Stocke eine gegebene ist, nach welcher sich die Verlängerung des Stieles der später erscheinenden Blätter richten muss, wenn diese ebenfalls schwimmend werden sollen. Auch kommt *Hydrocharis* unter gewöhnlichen Umständen oft in die Lage, wo sie jenes Mittels bedarf. Bisweilen wächst sie an Stellen, wo das Wasser nur seicht den Boden überzieht, und wo die Tiefe desselben nicht entfernt der sonst gewöhnlichen Länge der Blattstiele entspricht, indem der Stock dicht unterhalb des Wasserspiegels liegen muss. Hier sind nun auch die Blattstiele auffallend kurz: während dieselben für gewöhnlich 60 bis 80 Mm. lang sind, erreichen sie hier oft nur eine Länge von kaum 20, ja 10 Mm. Ueberdies wird das Folgende zeigen, dass unsere Pflanze, wenn man sie künstlich auf dem Boden tiefen Wassers fixirt, sich ebenso verhält wie die von Natur auf dem Wassergrunde befestigten. Aus diesem Grunde, und weil *Hydrocharis* ein besonders geeignetes Versuchsobject ist, habe ich an ihr eine Reihe Versuche angestellt, welche die Beantwortung der aufgeworfenen Fragen zum Zwecke haben.

Zunächst war zu constatiren, dass ein und dasselbe Individuum in seinen Einrichtungen nicht von vornherein für bestimmte Tiefenverhältnisse prädestinirt ist, sondern dass es die Fähigkeit besitzt, zu irgend einer Zeit während seiner Entwicklung zufällig eingetretenen Veränderungen sich wiederum zu accommodiren.

Accommodation nach Versetzen in grössere Tiefen. Ich

brachte in hohe Glasgefässe, die mit Wasser gefüllt waren, aus Teichen genommene normale *Hydrocharis*, die noch im Austreiben ihrer Blätter begriffen war, indem ich die Pflanzen an schwere Körper dergestalt befestigte, dass wenn letztere auf dem Boden des Gefässes lagen, jene ganz submers waren und die Ebene der Blätterrosette ein beträchtliches Stück unter dem Wasserspiegel sich befand. Die Befestigung mittelst eines Fadens gestattete der Pflanze auch hier ihre hydrostatische Gleichgewichtslage anzunehmen, bei welcher die Rosette unter Wasser ebenfalls horizontale Richtung behielt. Der Erfolg bestand allemal zunächst darin, dass die Ebene der Blätterrosette nach kurzer Zeit ihre Gleichmässigkeit verlor. Die Stiele der vorhandenen fertigen Blätter wuchsen noch etwas, aber hielten nicht gleichen Schritt: die ältesten verlängerten sich gar nicht oder nur sehr wenig; je jünger aber das Blatt war, desto erheblicher wurde diese Verlängerung, und so kamen die Blattflächen aus der gemeinsamen Horizontalebene, die sie bis dahin schon seit einiger Zeit eingenommen hatten. Keines, auch nicht das jüngste der am Anfange des Versuches fertigen Blätter erreichte aber den Wasserspiegel, wenn die Versenkung nur einigermaßen beträchtlich war. Die nun neu hervorkommenden Blätter schossen rasch auf; das erste erreichte aber auch in der Regel das Niveau noch nicht, wenngleich es länger wurde als das vorhergehende. Jedes nächstfolgende Blatt beschleunigte aber sein Wachstum immer mehr und erreichte immer grössere Länge, so dass nun in der Regel das zweite oder dritte der während des Versuches neu hervorgetretenen Blätter mit seiner Lamina auf dem Wasserspiegel erschien. Die darauf folgenden Blätter kamen nun alle bis auf die Oberfläche, und so wurden von nun an wieder nahezu gleiche Blattstiellängen erreicht. Die alten submers gebliebenen Blätter erhielten sich lange lebendig; später starben sie, wie es überhaupt immer mit den ältesten zu geschehen pflegt, in der Reihenfolge ihres Alters ab. Ein Bild von diesen Vorgängen mögen die nachstehenden Protokolle einiger aus einer grösseren Zahl herausgegriffener Versuche geben.

#### A.

Abstand der Terminalknospe vom Niveau = 139 Mm., desgl. der Blätterebene = 110 Mm., Stiellänge eines jeden der beiden jüngsten ausgebildeten Blätter (A und B) = 29 Mm.

2. Tag. Stiel A = 29 Mm., Stiel B = 37 Mm. Ein neues Blatt C in Streckung begriffen, seine Lamina bereits höher als die von A und B.

4. Tag. Stiel A = 30 Mm., Stiel B = 40 Mm., Stiel C = 61 Mm. Ein neues Blatt D tritt auf.

11. Tag. Stiel A = 30 Mm., Stiel B = 44 Mm., Stiel C = 66 Mm., Stiel D = 139 Mm. mit schwimmender Lamina. Ein neues Blatt E im Aufwachsen begriffen.

14. Tag. Ebenso. Stiel E = 139 Mm. mit schwimmender Lamina.

### B.

Abstand der Terminalknospe vom Niveau = 110 Mm., desgl. der Blätterebene = 82 Mm. Stiellänge der drei jüngsten ausgebildeten Blätter (A, B und C) durchschnittlich = 28 Mm.

3. Tag. Stiel A = 28 Mm., Stiel B = 33 Mm., Stiel C = 37 Mm. Ein neues Blatt D ist entwickelt, sein Stiel 44 Mm.

6. Tag. Stiel A = 28 Mm., Stiel B = 33 Mm., Stiel C = 37 Mm., Stiel D = 55 Mm. Ein neues Blatt E schießt auf.

13. Tag. Stiel A = 28 Mm., Stiel B = 33 Mm., Stiel C = 37 Mm., Stiel D = 55 Mm., Stiel E = 85 Mm. Ein neues Blatt F tritt aus der Knospe.

18. Tag. Ebenso. Stiel F = 115 Mm. mit schwimmender Lamina.

22. Tag. Ebenso. Ein neues Blatt G tritt aus der Knospe.

25. Tag. Ebenso. Stiel G = 110 Mm. mit schwimmender Lamina.

Accommodation nach Versetzen in geringere Tiefen. Aus Teichen genommene *Hydrocharis* mit normalen ziemlich langen Blättern wurde in eine flache Schale mit Wasser gesetzt, so dass der Wasserspiegel nur bis an die Terminalknospe reichte. Die vorhandenen fertigen Blätter ragten dabei natürlich weit aus dem Wasser hervor, neigten aber wegen Schlaffheit zum Theil mit der Blattfläche in's Wasser nieder. Die nun hervorkommenden neuen Blätter bogen sich alsbald mit ihren Stielen rückwärts, wodurch den Blattflächen die Lage auf dem Wasserspiegel gestattet wurde. Ueberdies blieben die Stiele ungewöhnlich kurz: während z. B. das vorhergehende unter normalen Verhältnissen gebildete Blatt einen 79 Mm. langen Stiel hatte, wurde derselbe an dem nächsten im seichten Wasser ausgetriebenen Blatte nur 23 Mm., am folgenden 19,5 Mm. lang. Noch grössere Contraste wurden erzielt, als ich ein Individuum, welches bis dahin künstlich in ungewöhnlich tiefer Versenkung gehalten worden war und hier seine jüngsten Blätter wieder auf das Niveau gebracht hatte bei 110 Mm. Stiellänge, in eine flache Schale mit Wasser setzte, wo der Wasserspiegel dicht über der Terminal-

knospe lag. Das jetzt hervorkommende nächste Blatt liess seinen Stiel nur auf 15 Mm. Länge heranwachsen, wobei die Lamina vollständig auf der Oberfläche des Wassers sich ausbreiten konnte.

Der Wachsthumsgang des *Hydrocharis*blattstieles überhaupt. Es entsteht zunächst die Frage, nach welcher Regel überhaupt das Longitudinalwachsthum der Blattstiele der *Hydrocharis* erfolgt, und in welcher Beziehung dieselbe zu den verschiedenen Effecten steht, die bei verschiedener Tiefe der Pflanze an den Stielängen hervortreten. Um dies zu beantworten, setzte ich normal entwickelte *Hydrocharis* in gewöhnlicher schwimmender Lage auf hinreichend tiefes Wasser und brachte an den Stielen der jungen aus der Knospe hervorgetretenen Blätter, wenn diese ihre lebhafteste Längsstreckung begannen, Quertheilungen an in Gestalt von Marken, die mit schwarzem Lack aufgetragen wurden, so zwar, dass der Stiel halbirt und die obere Hälfte nochmals halbgetheilt wurde. Während der nun folgenden kräftigen Streckung, welche fort dauert, bis die Laminae das Niveau erreicht haben, rücken die Marken proportional auseinander, so dass sie schliesslich an den weit länger gewordenen Stielen noch immer die Mitte und das obere Viertel einnehmen; seltener kommt es vor, dass das erste der beiden oberen Viertel ein wenig länger ist als das darüberstehende. Hierauf gehen die Verlängerungen eine Zeit lang, aber ungleich schwächer weiter; die Blattflächen erhalten sich dabei immer schwimmend, was dadurch möglich wird, dass die Stiele sich allmählich etwas schräger nach aussen stellen. Bei diesen letzten Streckungen ergiebt sich aber ein anderes Bild der Theilungen des Stieles, was allemal wiederkehrt und durch folgendes Beispiel charakterisirt werden kann. Der Stiel hatte, als die Lamina auf dem Niveau erschienen war, eine Länge von 50 Mm. erreicht und zeigte seine Marken noch in den proportionalen Distanzen wie Anfangs; die Abschnitte von unten nach oben hatten also Längen von 25 Mm., 12,5 Mm., 12,5 Mm. Nach 13 Tagen, während welcher Zeit schon mehrere neue Blätter fertig geworden waren, mass jener Stiel 56,5 Mm. und die drei Theile in derselben Reihenfolge waren dabei 26 Mm., 15,25 Mm., 15,25 Mm. lang geworden. Dieses giebt eine procentische Verlängerung der drei Theile in der gleichen Zeit während des letzten Wachsthumes um 4%, 22% und 22%.

Ferner brachte ich ebensolche Marken an den Blattstielen künstlich versenkt gehaltener Individuen an, zur Zeit, wo die Blätter noch kurz waren. Ein Stiel, der 22 Mm. lang war, als er die Theilstriche erhielt, zeigte bei 63 Mm. Länge, wobei die Lamina die Oberfläche

noch nicht erreicht hatte, die Marken noch immer ziemlich genau in proportionalen Entfernungen zu  $\frac{1}{2}$ ,  $\frac{1}{4}$  und  $\frac{1}{4}$ . Darauf ging die Verlängerung noch weiter fort, nun aber wiederum unter vorherrschender Streckung der oberen Regionen. Es betrug nämlich, als der Stiel, ohne dass die Lamina schwimmend geworden war, sein Wachstum bei einer Länge von 73 Mm. eingestellt hatte, die Theilstücke von unten nach oben 32 Mm., 19,5 Mm. und 22,5 Mm. Dies ergibt also seit der vorigen Messung eine Streckung der drei Theile um 1,6%, 11,5% und 60,7%. Ein anderes ebenso getheiltes Blatt, welches aber aus tiefer Versenkung schliesslich seine Lamina bis auf den Wasserspiegel heraufbrachte, hatte noch bei einer Länge von 70 Mm. seine Theilstriebe in proportionalen Abständen. Die weitere Verlängerung, die bis zum Erscheinen der Lamina auf dem Niveau fort dauerte, geschah nun wiederum unter vorherrschender Streckung der obersten Theile, denn es betrug schliesslich bei einer Gesamtlänge des Stieles von 93 Mm. die Distanzen der Marken von unten nach oben 42,5 Mm., 21,5 Mm. und 29 Mm., was einen procentischen Zuwachs während der Schlussperiode der Streckung von 21,4, 22,9 und 65,7 bedeutet.

Endlich wurden auch Pflanzen in ganz seichtes Wasser gebracht und die eben erschienenen Blattstiele in der nämlichen Weise mit Marken versehen. So mass z. B. ein solcher Stiel um diese Zeit 21 Mm., seine Theilstücke also zunächst 10,5, 5,2 und 5,2 Mm. Als seine Lamina alsbald auf dem Niveau ausgebreitet war, betrug die Länge des ganzen Stieles 28 Mm. und die seiner Theilstücke in derselben Reihenfolge 13,5, 7,2 und 7,2 Mm. Es war also bis jetzt die Streckung überall noch mit gleicher Intensität erfolgt. Nach einiger Zeit war der Stiel noch bis auf 31 Mm. und seine Theilstücke auf 15, 8 und 8 Mm. Länge gewachsen, und in einem letzten Stadium wurde eine Gesamtlänge von 32 Mm. mit Theillängen von 15, 8,2 und 8,8 Mm. gefunden. Die Lamina hatte sich während dieser Zeit immer schwimmend gehalten. Von der Zeit an, da die Blattfläche auf dem Niveau sich ausgebreitet hatte, bis zum Abschluss des Wachstumes waren also die Theile länger geworden um 10, 12,2 und 18,2%; und von der vorletzten Messung bis zur letzten um 0, 2,4 und 9,1%.

Aus Vorstehendem geht erstens hervor, dass die Streckung des Blattstieles der *Hydrocharis* bis zu einem vorgerückten Stadium auf der ganzen Länge in gleichem Schritte erfolgt. Zweitens ergibt sich, dass zwar unter allen Umständen, mag das Blatt je nach den Distanzen seiner Basis vom Wasserspiegel eine gewöhnliche mittlere oder eine excessiv grosse oder abnorm geringe Länge annehmen, im

Schlussstadium der Stielstreckung die acropetale Hälfte, und insbesondere das obere Endstück des Stieles allein oder doch relativ am energischsten im Wachstume fortfährt. Indessen ist aus den obigen Zahlen ersichtlich, wie doch in dem Antheile, welchen diese stärkere Streckung des Endstückes an der Gesamtlänge des Stieles nimmt, je nach den Verhältnissen des Blattes zum Wasserspiegel, ein bemerklicher Unterschied zu Tage tritt. Der Blattstiel des in gewöhnlicher Weise schwimmenden Individuums hatte eine Gesamtlänge von 56,5 Mm. erreicht; sein oberes Viertel hätte mithin bei gleichmässiger Streckung aller Theile 14,1 Mm. lang werden müssen, war aber auf 15,25 herangewachsen, mithin um 1,15 Mm. gefördert worden. Und bei dem gemessenen Blatte des in ganz seichtem Wasser gehaltenen Individuums, wo bei einer Gesamtlänge von 32 Mm. das acropetale Viertel statt 8 Mm. 8,8 Mm. lang wurde, betrug diese Förderung 0,8 Mm. Reducirt man beide Zahlen auf gleiche Längen, so ergibt sich für das erstere Blatt 2,0%, für das zweite 2,5%, d. h. der Antheil, den die stärkere Streckung des Endstückes an der Gesamtlänge des Stieles hat, ist offenbar in beiden Fällen ein annähernd gleicher. Dagegen war das obere Viertel des aus tiefer Versenkung nach dem Wasserspiegel gewachsenen Blattstieles bei einer Stiellänge von 93 Mm. statt 23,2 Mm., wie es bei allenthalben gleicher Streckung hätte sein müssen, 29 Mm. lang geworden, was eine Förderung um 5,8 Mm. oder um 6,2% ergibt. Wenn also das Blatt aus tiefer Versenkung mittelst kräftiger Streckung bis an die Oberfläche heraufwächst, so ist der Antheil, welchen die regelmässig zuletzt eintretende relative Förderung des Wachsthumes im oberen Endstücke an der ganzen Länge des Stieles hat, ein ungleich grösserer als unter anderen Verhältnissen.

Damit ist aber durchaus nicht gesagt, dass die ungewöhnliche Streckung der Stiele bei tiefer Versenkung allein zurückzuführen sei auf die erhöhte Förderung des Wachsthumes im acropetalen Ende. Denn wenn wir die Zahlen, welche in jenen drei Fällen diese Förderung ausdrücken, 1,15, 0,8 und 5,8 Mm. vergleichen mit den zugehörigen ganzen Stiellängen 56,5, 32 und 93 Mm., so springt in die Augen, dass sie nicht entfernt ausreichen um die Unterschiede dieser drei letzten Zahlen zu erzeugen. Mit anderen Worten: bei der grösseren oder geringeren Streckung, welche der Blattstiel je nach den Tiefenverhältnissen zu vollziehen hat, um die Blattfläche auf den Wasserspiegel zu erheben, ist das Mass des Gesamtwachsthumes des Stieles in allen Theilen ein entsprechend erhöhtes oder gemindertes. Zugleich stellt sich aber nach Obigem heraus, dass

die Stiele tief versenkter Pflanzen in der zuletzt noch längere Zeit allein oder überwiegend fortdauernden Streckung der aeropetalen Endstücke ein Mittel haben, um den erstrebten Effect der Erhebung der Lamina auf den Wasserspiegel, wenn schon eher die Gesamtstreckung des Stieles ihre natürliche Endschafft erreicht hat, doch noch zuletzt hervorbringen zu können.

Beziehung des Stielwachsthumes zu äusseren Einflüssen. Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, dass die *Hydrocharis*-blattstiele unter sonst normalen Verhältnissen lediglich durch den Umstand, dass ihre Lamina gänzlich von Wasser umspült oder mit Luft in Berührung steht, zu einem lange dauernden und lebhaften Längenwachsthume angeregt oder zu einer Beschränkung und vorzeitigen Abkürzung desselben veranlasst werden. Sonst ist man im Pflanzenreiche gewöhnt, ein besonders hohes oder geringes Mass von Streckung in die Länge wachsender Organe, zumal der Blattstiele, als Folge der Einwirkung von Dunkelheit oder Beleuchtung eintreten zu sehen. Es gewinnt daher hier auch noch die Frage Interesse, wie sich das Wachsthum der *Hydrocharis*blattstiele im Dunkeln bei bestimmten Tiefen des Wassers gestaltet. Wenn man unsere Pflanze in constante Dunkelheit versetzt, so geschieht es bisweilen, dass, ohne dass dieselbe abstirbt, jegliches Wachsthum eingestellt wird, vermuthlich weil bei diesen Gewächsen Assimilation und Verbrauch des Assimilirten sehr rasch einander folgen. Oft aber gehen Wachsthum und Neubildungen auch noch eine Zeit lang fort. In diesem Falle bleibt die *Hydrocharis* schwimmend, indem ihre bis dahin fertigen Blätter die horizontale Lage der Blattflächen auf dem Wasserspiegel unverändert beibehalten. Aber auch die neu hervortretenden Blätter wachsen nur bis an das Niveau herauf und breiten ihre Lamina ebenfalls auf diesem aus. Nur wird oft durch den Mangel des Lichtes die Aufrollung und die definitive Horizontalrichtung der Lamina erschwert und verzögert: es kommt vor, dass die Blattfläche zunächst noch halb zusammengerollt aus dem Wasser in schiefer Richtung hervortaucht. Aber sobald die träge Aufrollung vollendet ist, und sie wird es auch in der Dunkelheit, legt sich die Lamina in natürliche Lage auf das Niveau; der Stiel wächst nicht stärker in die Länge, als seine im Lichte gebildeten Vorgänger. Die Wirkung der Dunkelheit beschränkt sich hier nur auf eine Verkleinerung der Blattfläche und auf die Etiolirung der Chlorophyllkörner. Somit ist hier die Streckung des Stieles von Beleuchtungsverhältnissen ganz unabhängig: es vermögen die Stiele eine an das Etiollement bei anderen Pflanzen erinnernde ungewöhnlich starke

Streckung bei voller Beleuchtung anzunehmen, sobald sie nur tief im Wasser stehen, und andererseits wiederum im Dunkeln das Längenwachsthum auf ein ungewöhnlich geringes Mass zu reduciren, wenn der Wasserspiegel nahe über der Knospe sich befindet.

Die bisherigen Ergebnisse berechtigen nun aber noch immer nicht zu dem allerdings nahe liegenden Urtheile, dass es bei der Bemessung des Stielwachsthumes unserer Pflanze lediglich auf den Umstand ankommt, ob die Lamina an ihrer Oberseite an Luft oder an Wasser grenzt. Denn wenn ein *Hydrocharis*blatt ein Stück unterhalb des Wasserniveaus sich befindet, so ist die blossе Benetzung der Oberseite nicht die einzige Veränderung in den äusseren Verhältnissen, der das Blatt jetzt unterliegt. Es ist ja auch der Druck, der auf den Oberflächen des Blattes lastet, bei Versenkung desselben grösser als bei oberflächlicher Lage, nämlich immer um das Gewicht der Wassersäule, welche zwischen ihm und dem Wasserspiegel steht. Bei der Dünne der Lamina kann man ohne Fehler annehmen, dass der Oberflächendruck auf beiden Seiten derselben ein gleicher ist: er würde also bei schwimmenden Blättern gerade gleich sein dem Drucke der Atmosphäre, bei versenkten diesem plus dem Gewichte der über ihnen stehenden Wassersäule. Wenn es sich um die Frage handelt, ob eine Empfindlichkeit für diese Verhältnisse massgebend bei dem Wachstume der Blattstiele ist, so ist zunächst zu beachten, dass die Pflanze diesen Verhältnissen gegenüber in einer zwiefachen Lage sich befinden kann. Denken wir uns eine tief versenkte Pflanze, die aber bereits schwimmende Blätter besitzt, so ist der Druck, welchem die letzteren ausgesetzt sind, ein ungleich schwächerer als derjenige, unter welchem sich die neu aus dem Stocke hervorkommenden tief versenkten Blätter befinden. Man begreift, dass unter diesen Gesichtspunkt auch die spontan wachsenden Pflanzen fallen, die nicht auf dem Grunde befestigt sind, wenn sie, wie in der Regel, so lange Stiele haben, dass die Knospe ein beträchtliches Stück unter dem Wasserspiegel liegt. In diesem Falle würde offenbar die *Hydrocharis* die Druckkräfte, denen beiderlei Blätter ausgesetzt sind, gegeneinander abmessen, vergleichen können; sie würde in dem constanten Drucke der schwimmenden Blätter einen Massstab haben, an welchem sie das allmähliche Gleichwerden des sich mindernden Oberflächendruckes an dem immer höher wachsenden neuen Blatte bemerken kann. Es lässt sich aber auch der andere Fall denken, dass die Pflanze mit allen ihren Gliedern tief submers sich befindet und dennoch, wie die obigen Versuche ja mehrfach erwiesen haben, mit ihren Blattstielen gerade bis ans Niveau hinaufwächst. Hier würde

ihr jener Massstab abgehen; sie wäre ja nicht im Stande mit irgend einem Gliede zu fühlen, wie stark jetzt gerade der atmosphärische Druck allein ist. Wollte man also die Empfindlichkeit für den Oberflächendruck der Blätter zur Erklärung benutzen, so würde man in diesem Falle genöthigt sein, entweder der Pflanze eine Erinnerung an früher gehabte Eindrücke zuzuschreiben, oder bei ihr eine Empfindung für absolute Druckgrössen vorauszusetzen, welche die Species ursprünglich durch Anpassung an die gegebenen gewöhnlichen Vegetationsverhältnisse sich erworben und durch Vererbung erhalten hat, und mittelst deren sie wenigstens ungewöhnlich grosser Abweichungen von den gewöhnlichen Druckgrössen inne wird.

Es handelt sich also darum, experimentell zu entscheiden, ob das Wachsthum der Blattstiele der *Hydrocharis* von den bezeichneten Druckverhältnissen abhängig ist, ob man also die gewöhnlichen Resultate auch dann erzielt, wenn nur die entsprechenden Druckkräfte auf die Blätter influiren, die Niveauverhältnisse aber andere sind. Das auf den ersten der vorstehend erörterten zwei Fälle bezügliche Experiment wurde in folgender Weise ausgeführt. Auf dem Boden eines geräumigen Glasgefässes befestigte ich ein mit zwei fertigen Blättern versehenes Individuum, welches bis dahin schwimmend vegetirt hatte, und füllte das Gefäss weit mit Wasser an, so dass die Pflanze tief submers sich befand. Zunächst liess ich derselben Zeit, wieder Schwimmblätter zu erzeugen. Nach 11 Tagen waren die Stiele der beiden schon vorhandenen ältesten Blätter 39 und 57, der des nächsten unterdessen fertig gewordenen Blattes 85 Mm. lang. Von diesen Blättern war keines auf dem Niveau erschienen. Dagegen hatte das vierte nun ebenfalls ausgebildete Blatt bei einer Stiellänge von 118 Mm. schwimmende Lage angenommen. Nun brachte ich eine Luft enthaltende Glasglocke unter das Wasser und befestigte sie, ihre Oeffnung nach unten gekehrt, so dass sie gerade über der Knospe stand und zwar mit ihrem unteren Rande in einer Entfernung von 69 Mm. von jener. Aus dem Gefässe wurde dann so viel Wasser weggenommen, dass die Oberfläche wieder 118 Mm. von dem Stocke der Pflanze entfernt war. Es waren somit dieser Pflanze zwei verschiedene Niveaus dargeboten: das für das schon vorhandene Schwimmblatt bestimmte, in einer Entfernung von 118 Mm., und das andere, auf welches das nächstfolgende Blatt beim Aufwachsen treffen musste, in einer Entfernung von nur 69 Mm. vom Grunde. In kurzer Zeit hatte nun das fünfte Blatt das Niveau in der Glasglocke erreicht: die Lamina legte sich, während sie bis dahin sehr schräg gestanden hatte, wie gewöhnlich genau horizontal auf das Wasser,

so dass die Oberseite nur von Luft benetzt wurde. Nach dem gewöhnlichen Hergange hätte man nun erwarten sollen, dass von jetzt ab das Wachsthum des Stieles eingestellt worden wäre oder doch sogleich in seiner Lebhaftigkeit bedeutend nachgelassen hätte. Dies war indessen nicht der Fall. Es muss jedoch erst bemerkt werden, dass das *Hydrocharis*blatt, wenn es an seiner Oberseite mit Luft in Berührung ist, solche vermöge seiner Vegetation sehr reichlich verzehrt. Während des 14tägigen Versuches würde die über 100 Cub.-Centim. fassende Glocke mehrmals entleert worden sein, wenn ich nicht in kurzen Zeiträumen durch Einblasen neuer Luft mittelst einer gebogenen Glasröhre fortwährend dafür gesorgt hätte, dass die Glocke immer nahezu bis an den unteren Rand mit Luft gefüllt blieb. Auch jetzt noch fuhr der Stiel, gleich dem eines submers gehaltenen Blattes in seiner Streckung lebhaft fort. Eine Erhebung der Lamina über das Niveau war zwar hierbei aus mechanischen Gründen nicht möglich, indem sowohl das Gewicht derselben, als auch die Adhäsion ihrer Unterseite mit dem Wasserspiegel ihre dauernde Lage auf dem letzteren bedingten. Vielmehr nahm der Stiel eine fortwährend sich steigernde sehr beträchtliche Krümmung an, die nur zur Folge hatte, dass die Lamina in horizontaler Richtung auf dem Niveau verschoben wurde, weswegen auch das Gestell, an welchem auswendig die untergetauchte Glocke befestigt war, entsprechend verrückt werden musste, um der Blattfläche immer nachzufolgen. Die Streckung des Stieles nahm endlich so zu, dass derselbe sich ganz schief im Wasser legen musste, weil die Lamina die schwimmende Lage auf dem so niedrigen Wasserspiegel beibehielt. Inzwischen war auch wieder ein neues Blatt erschienen und hatte, da die Glocke nicht mehr senkrecht über dem Stocke stand, in gerader Richtung bis an das eigentliche Niveau hinaufwachsen müssen, wo die Lamina bereits schwimmend geworden war. Als jenes Blatt 14 Tage lang unter der Glocke sich befunden hatte, wurde die letztere wieder entfernt und der frühere hohe Wasserspiegel wieder hergestellt. Der Stiel des fünften Blattes konnte sich nun gerade richten und war hinreichend lang, um mit seiner Lamina sogleich bis an's Niveau zu reichen; so dass also auch dieses Blatt gerade ebenso schwimmen konnte wie das nächst älteste und nächst jüngste es thaten. Die nun sogleich vorgenommene Messung der Stiele ergab eine Länge für das vierte Blatt von 142 Mm., für das fünfte von 131 Mm., und für das sechste von 115 Mm. — Dieser Versuch beweist, dass der blosse Contact der Oberseite des Blattes mit Luft es wenigstens nicht allein ist, nach welchem das Blatt bei der Bemessung seiner

Längsstreckung sich richtet, sondern dass die Pflanze hierbei auch für Differenzen der auf die einzelnen Blätter wirkenden Wasserdruckkräfte empfindlich ist.

Wir kommen nun zu dem anderen Falle, wo die Pflanze mit keinem ihrer Blätter auf der wahren Oberfläche des Wassers sich befindet, wo ihr also ein constanter Massstab zur Vergleichung abgeht. Ich habe hier den vorigen Versuch so abgeändert, dass eine auf dem Boden des Gefässes tief submers fixirte Pflanze sogleich eine mit Luft gefüllte Glasglocke übergestürzt erhielt, in deren Raum alle Blätter hineinwachsen mussten. Das dazu verwendete Individuum hatte nur ein vollkommenes Blatt, welches noch ziemlich kurzgestielt war, und eben auf der Oberfläche des Wassers sich ausgebreitet hatte. Das Niveau unter der Glasglocke befand sich 45 Mm., und das obere Niveau der ganzen Flüssigkeit 104 Mm. über der Knospe. Bereits das erste Blatt erreichte alsbald den Wasserspiegel unter der Glocke, auf welchem es nun seine Lamina wie gewöhnlich vollkommene Schwimmlage annehmen liess. Auch hier zeigte sich sehr bald, dass die Streckung des Stieles noch lebhafter fortging als es sonst zu sein pflegt, sobald die Blattfläche schwimmend geworden ist: der Stiel begann, während die Lamina auf dem Niveau verblieb, eine stärker werdende Krümmung anzunehmen. Nach einiger Zeit erschien ein zweites Blatt und erreichte auch alsbald den Wasserspiegel. Dieses verhielt sich jenem gleich, und nach einiger Zeit, als die Streckung der beiden Stiele augenscheinlich zu Ende war, hatten dieselben, während die Flächen noch immer vollkommen schwimmend waren, sich sehr schief legen und stark krümmen müssen. Der Versuch wurde nun abgebrochen und die Länge des älteren Blattstieles zu 79 Mm., die des jüngeren zu 74 Mm. bestimmt. Diese Längen hätten nun freilich noch nicht hingereicht, um die Blattflächen auf das 104 Mm. über der Knospe stehende eigentliche Niveau zu versetzen; allein sie sind andererseits im Verhältniss zu der anderen Niveauentfernung von 45 Mm. so ungewöhnlich gross, dass man nicht verkennen kann, wie auch in diesem Falle der durch die Wassersäule von 59 Mm. Länge erzeugte Druck auf das Längenwachsthum der Stiele fördernd gewirkt hatte. Wie wir dieses Ergebniss zu deuten haben, dazu scheinen mir folgende anderweite Beobachtungen den Schlüssel zu geben. Bei allen bisherigen Versuchen sind Individuen verwendet worden, welche vorher einmal unter natürlichen Verhältnissen vegetirt hatten, und wenigstens ein Blatt besaßen, welches mit der Lamina auf der Oberfläche seines Gewässers schwimmend gelegen hatte. Da nun, wie der vorige

Versuch zeigt, die Pflanze wirklich eine Empfindlichkeit für Differenzen des auf die Blätter wirkenden Druckes besitzt, so ist es immerhin denkbar, dass in Individuen der eben bezeichneten Art, wenn sie mit allen ihren Theilen versenkt werden, der Eindruck, welcher durch die bestimmte bisherige Druckkraft erzeugt wurde, sich noch eine Zeit lang erhält, und dass somit gewissermassen diese Erinnerung an einen gehabten Eindruck der Pflanze ebenfalls als Massstab dienen kann. Zur experimentellen Prüfung dieser Frage schienen mir die bekannten Ueberwinterungsknospen der *Hydrocharis* beim Beginne ihrer Vegetation im Frühjahre geeignet. Beim Austricbe dieser Knospen, welche den Winter über auf dem Grunde des Wassers liegen und im Frühjahre auf der Oberfläche schwimmend gefunden werden, erscheinen zuerst einige sehr unvollkommene Blätter, welche aus einem kurzen Stielchen und einem nur wenige Linien breiten Rudimente einer Blattfläche bestehen. Diese Organe sind chlorophyllarm; durch geröthete Zellsäfte ganz dunkel gefärbt und verrichten augenscheinlich nicht die von den später erscheinenden vollkommenen Blättern ausgeübte Function. Sie werden auch nicht in schwimmende Lage versetzt, sondern stehen gleichmässig ihrer Anlagerichtung entsprechend vom Grunde der Knospe ab, die um diese Zeit überhaupt noch keine bestimmte Lage auf dem Wasser einnimmt. Eine Anzahl Knospen in diesem Entwicklungszustande befestigte ich auf dem Boden eines hoch mit Wasser angefüllten Glasgefässes derart, dass ihre Spitzen nach oben gekehrt waren. Gleichzeitig befanden sich in einem anderen daneben stehenden Gefässe andere Knospen gleicher Art in natürlicher Lage auf der Wasseroberfläche. In beiden Fällen ging die Vegetation vor sich; während aber die letzteren Knospen in der gewöhnlichen Weise alsbald grüne Blätter mit längeren Stielen und schwimmender Fläche bekamen, so dass der Stock der Knospe tiefer in's Wasser sich senken musste, behielten in jenem Falle alle folgenden grünen Blätter äusserst kurze Stiele, so dass die Blattflächen rosettenartig dicht um einander standen, und die Pflänzchen ganz ähnlich denjenigen aussahen, welche am Rande der Gewässer an Stellen wachsen, von denen das Wasser zeitig zurückgetreten ist. Doch verrichteten auch diese Blätter ihre Function, wie man an der Ausscheidung von Gasblasen im Sonnenlichte bemerken konnte. Obgleich der Versuch lange so stehen blieb, trat doch auch späterhin keine Streckung der Blattstiele ein.

Nach der eben angeführten Reihe von Versuchen ist es unzweifelhaft, dass bei *Hydrocharis* eine Schätzung der verschiedenen Wasserdruckkräfte, welche auf zwei in verschiedenen Wasserhöhen

stehende Blätter oder auch auf ein und dasselbe Blatt hintereinander bei Versenkung nach schon erreichter Schwimmlage einwirken, stattfindet und dass diese Beurtheilung vorzugsweise das Mass der Längsstreckung der Stiele regulirt. Unter diesen Umständen drängt sich nun die anderweite Frage auf, ob unserer Pflanze auch ausserdem eine Beurtheilung über die luftförmige oder tropfbar flüssige Beschaffenheit des mit der Blattoberseite in Contact stehenden Mediums zusteht und auch diese Fähigkeit in gleichem Sinne der Pflanze einen Dienst leistet wie jene. Es ist daran zu erinnern, dass nach den Ergebnissen der letzten Versuchsreihe auch kein einziger der vorher angeführten Versuche mehr die Annahme einer Fähigkeit den Aggregatzustand des die Blattoberseite benetzenden Mediums zu beurtheilen erfordert. Man kann in jedem Falle sagen, dass die Pflanze nach dem ihr gleichzeitig gegebenen oder von früheren her ihr noch erhaltenen Eindrücke der bestimmten bei oberflächlicher Lage der Blattfläche erzeugten Druckkraft, die Längsstreckung ihrer Stiele so lange fortsetzt, bis der auf das Blatt wirkende Druck jenem gleich geworden ist.

Unser letzter Versuch aber zeigt sogar, dass die Pflanze sich gar nicht nach dem Aggregatzustande des Mediums zu richten vermag zu der Zeit, wo die ersten vollkommenen Blätter der Ueberwinterungsknospe hervorkommen, dass es hierbei vielmehr allein auf die Druckkräfte, denen die Blätter ausgesetzt sind, ankommt, indem wenn die Knospe in einer bestimmten Tiefe befestigt ist, alle folgenden Blätter ihre Stiele nicht stärker strecken als das erste Blatt.

Es ist daher nöthig die soeben aufgeworfene Frage ebenfalls durch ein Experiment zu beantworten. Haben wir in jenem Falle Gleichheit der die Oberseiten benetzenden Medien und Differenz der Druckkräfte in den Versuch einführen müssen, so bedarf es hier einer Gleichheit der Druckkräfte und einer Variabilität des Aggregatzustandes. Dieses Verhältniss glaubte ich nicht anders als dadurch herstellen zu können, dass ich für ein dauerndes Benetztsein der Oberseiten schwimmender Blätter Sorge trug. Bekanntlich ist diese Seite durch die Beschaffenheit ihrer Cuticula von Natur sehr wirkungsvoll vor jeder nur einigermassen dauernden Benetzung mit Wasser bei oberflächlicher Lage geschützt, indem dieses sich immer alsbald von der ganzen Oberfläche oder doch deren grösstem Theile zurückzieht, wobei der nierenförmige Ausschnitt der Lamina an der Stielinsertion, welcher der tiefste Punkt derselben ist, das Abfliessen des Wassers sichert. Um dauernde Benetzung bei schwimmender Lage zu erzielen, machte ich aus ganz dünnem Fliesspapier Ausschnitte, an Grösse

und Gestalt des Umfanges demjenigen des Versuchsblattes gleich, und legte dieselben dergestalt auf die Oberfläche des schwimmenden Blattes, dass diese vollständig bedeckt wurde. Da das Papier sich sogleich mit Wasser trinkt, so wurde auch zwischen ihm und der Blattoberfläche eine ganz dünne die letztere benetzende Wasserschicht gebildet. Es war beim Auflegen sehr leicht, die Anwesenheit jeder zufälligen Luftblase unter dem Papiere zu vermeiden; auch später bildeten sich solche nicht, weil aus der Oberseite des Blattes eine Auscheidung von Luft, wobei sich Blasen bilden, nicht erfolgt, auch nicht bei Insolation, vorausgesetzt dass jene Blattseite keinerlei Wunden besitzt. Auf den letzteren Umstand musste daher bei der Auswahl der Blätter Rücksicht genommen werden. Minder leicht war es, ein späterhin leicht eintretendes Herabgleiten des Papierstückes zu verhüten. Ich verwendete immer nur Blätter mit recht genauer Horizontallage der Lamina, und wenn späterhin, was nicht selten geschah, die Blattfläche ihre wagerechte Lage verlor, so wurde das Herabgleiten des Papiers zu verhindern gesucht, indem ein schmales Papierstreifen als Reiterchen über den erhöhten Blattrand gelegt wurde. Die Last des Papiers würde, auch wenn sie in ihrer ganzen Grösse auf das Blatt selbst gedrückt hätte, als überaus geringfügig anzusehen gewesen sein; allein das Papier wurde von der zwischen ihm und dem Blatte sich hinziehenden dünnen Wasserschicht in halb schwimmender Lage erhalten, was sich in der äusserst leichten Beweglichkeit des Papierstückes in horizontaler Richtung deutlich genug aussprach. Die über dem Blatte stehende Wasserschicht war aber so dünn, dass ihr Druck auf das Blatt offenbar nicht in Betracht kam. Ich wählte nun zu dem Versuche solche Individuen, welche in ziemlich seichtem Wasser in natürlicher schwimmender Lage sich befunden hatten, bei denen also die Stiele ziemlich kurz waren. An ihnen wurden unter den gleichen äusseren Verhältnissen die Versuche angestellt, und zwar bedeckte ich die jüngeren Blätter in dem Zeitpunkte, wo die gewöhnliche Abnahme der Stielstreckung merklich wurde, wo also der Stiel eine Länge erreicht hatte, die unter Fortdauer der normalen Verhältnisse nicht erheblich grösser geworden sein würde. Das Auflegen des Papiers hatte immer in der kürzesten Frist eine sehr auffallende Veränderung zur Folge. Während bis dahin die Streckung des Stieles ziemlich träge geworden und die Lage der Lamina auf dem Niveau definitiv zur Ruhe gekommen war, begann der Stiel wiederum eine lebhafte Streckung und nahm ausserdem nicht selten starke Krümmungen an. Diese rührten zum Theil jedenfalls nur daher, dass bei der Fixation des auf

dem Boden sich aufstützenden Stockes und bei der unveränderlichen Lage der Lamina auf dem Niveau dem Stiele die weitere beträchtliche Verlängerung nur unter Verkrümmungen möglich war. Zum Theil aber schienen sie einen inneren Grund zu haben, indem sie oft so energisch und beträchtlich ausfielen, dass die Lamina ganz aus der horizontalen Lage gebracht, selbst geradezu im Wasser umgewendet wurde. Diese Stielkrümmungen mögen hier nicht weiter beachtet werden, es interessirt nur die Thatsache, dass immer eine Erneuerung der Streckungsenergie im Stiele stattfand. Wo sich keine Krümmungen einstellten, wurde die Lamina in Folge der Stielstreckung in gerader Linie auf dem Niveau weiter geschoben. — Es mag hier noch eine zufällig gemachte andere Beobachtung angeführt werden, die offenbar dasselbe darthut wie der eben besprochene Versuch. Wenn ich viele *Hydrocharis*-Pflanzen zusammen in Glasbüchsen gesetzt und einige Zeit stehen gelassen hatte, so kam es bei der Stellung, die manche Individuen hatten, vor, dass ein oder das andere neu sich erzeugende Blatt bei seinem Austriebe mit der Oberseite an der Gefässwand anlag und in Folge der fortschreitenden Verlängerung des Stieles immer noch stärker und vollkommener der Glasfläche angedrückt wurde. Schob es sich in dieser Stellung bis über den Wasserspiegel empor, so blieb vermöge der Flächenanziehung zwischen ihm und der Gefässwand eine Schicht Flüssigkeit erhalten, und es hatte sich mithin hier dasselbe Verhältniss auf andere Weise hergestellt, wie es im vorigen Versuche stattfand. Im Einklange damit stand es denn auch, dass ich solche Blätter oft bis zu beträchtlicher Höhe über den Wasserspiegel hinaufwachsen sah und dabei immer bemerkte, wie zwischen der Gefässwand und der Blattfläche Flüssigkeit sich erhalten hatte. Letzteres war möglich, weil die Büchsen derart verschlossen oder bedeckt standen, dass die Verdunstung aus ihnen sehr gemindert war. — Aus dem Angeführten ist zu schliessen, dass das *Hydrocharis*blatt wenigstens in weiter vorgerücktem Zustande und wenn es schon an seiner Oberseite einmal mit Luft in Berührung gewesen ist, auch die Fähigkeit besitzt, den Aggregatzustand des die Oberseite berührenden Mediums zu beurtheilen und hiernach die Streckung seines Stieles zu reguliren.

Wenn wir nun versuchen, uns eine Vorstellung darüber zu bilden, wie die *Hydrocharis* im Verlaufe ihrer Vegetation unter den natürlichen Verhältnissen die im Vorstehenden aufgeklärten Fähigkeiten anwendet, so werden wir zugleich begreifen, wie unsere Pflanze im Kampf ums Dasein diese Fähigkeiten gleich den übrigen Anpassungen, die sie bei ihren Bedürfnissen nöthig hat, sich erwerben musste.

Wenn im Frühjahr aus den auf der Wasseroberfläche schwimmenden Ueberwinterungsknospen die ersten Laubblätter hervorkommen, so wird gemäss der Lage, die nun der Schwerpunkt des Pflänzchens bekommt, das letztere in ungefähr aufrechte Stellung versetzt, so dass die Blattflächen oben liegen müssen. Da nun, wie unten speciell gezeigt werden soll, jede Lamina vermöge einer eigenthümlichen Beweglichkeit ihrer Insertion am Stiele auf der Wasseroberfläche sich in horizontale Richtung einzustellen bestrebt ist, und da die Oberseite derselben abstossend gegen das Wasser wirkt, so muss das erste vollkommene Blatt schwimmende Stellung einnehmen, ohne dass ein besonderes anderweites Mittel nothwendig wäre. Die Knospe liegt nunmehr also ein Stück unterhalb des Wasserspiegels. Das schwimmende Blatt befindet sich jetzt unter einem constanten Drucke, welchem der auf das nächste noch tiefer stehende Blatt wirkende Druck erst dann gleich wird, wenn der Stiel des letzteren sich soweit streckt, um der Lamina ebenfalls die Lage auf dem Wasserspiegel zu gestatten. Die Pflanze wendet jetzt zum ersten Male ihre Fähigkeit, die Differenzen der auf verschiedene Blätter lastenden Druckkräfte zu schätzen an; und so wird auch das zweite Blatt schwimmend. Nun bleiben aber die ersten Blätter des Stoekes nicht lange erhalten; sie verlieren die Fähigkeit ihre Stiele zu strecken zeitig, und so kommt es, dass wenn das zweite Blatt, nachdem es schwimmend geworden, noch einige Zeit träge seinen Stiel zu verlängern fortführt, das erste Blatt dem nicht nachzukommen vermag und also wieder unter Wasser versetzt wird, wo es sich noch einige Zeit wahrscheinlich functionslos erhält. In Folge dieses Umstandes muss der Stiel jedes folgenden Blattes immer um etwas länger werden als der des vorhergehenden, und die Pflanze kann auf diese Weise ansehnliche Stiellängen annehmen, vorausgesetzt, dass sie nicht in ganz seichem Wasser steht. Man sieht, wie die Pflanze, um in jedem Falle alle ihre Blätter nach einander auf den Wasserspiegel zu bringen, keines anderen Mittels bedarf, als eben dieser Fähigkeit, die Differenzen der auf die einzelnen Blätter wirkenden Wasserdruckkräfte zu beurtheilen. Dass unserer Pflanze im Kampfe ums Dasein ein solcher Sinn für Unterschiede und Gleichheit jener Kräfte angelehrt wurde, erklärt sich daraus, dass sie eben nur dann lauter Schwimmblätter haben konnte, wenn bei Differenzen der auf verschiedene Blätter wirkenden Druckkräfte der Stiel des stärker gedrückten Blattes sich noch um mindestens so viel streckte bis jene Kräfte gleich waren. Individuen, die dieses nicht thaten, konnten sich eben nicht auf die Dauer erhalten. Ebenso musste unserer

Pflanze auch die oben nachgewiesene Fähigkeit angezüchtet werden, nach Verlust der schwimmenden Lage den gehaltenen Eindruck von der Grösse des auf schwimmende Blattflächen lastenden Druckes sich zu bewahren, um die versenkten Blätter gerade so weit verlängern zu können bis der frühere Druck auf die Lamina wieder hergestellt ist. Denn bei der gänzlich freien Beweglichkeit dieser Pflanzen im Wasser, bei ihrem geselligen, gedrängt stehenden Auftreten und ihrem Standorte auf den Rändern der Teiche sind mancherlei Anlässe möglich, dass sie hin und her verschlagen, durch einander geworfen oder unter das Wasser gedrängt werden, so dass die statischen Gesetze nicht jedesmal im Stande sind, sie wieder in natürliche Schwimmlage zu versetzen. Man sieht also wie die zuletzt bezeichnete Fähigkeit auch unter den natürlichen Verhältnissen vielfach von der Pflanze wird angewendet werden müssen, und darin eben liegt die Erklärung, warum auch sie im Kampfe ums Dasein erworben werden musste. — Endlich sei noch darauf hingewiesen, wie das *Hydrocharis*blatt, sobald es einmal schwimmende Lage erreicht hat, nothwendig auch der Fähigkeit bedarf, zwischen luftförmigem und flüssigem Aggregatzustand des die Oberseite berührenden Mediums zu unterscheiden. Bei dem geselligen Vorkommen unserer Pflanze und ihrer Beweglichkeit auf dem Wasser ist es unvermeidlich, dass Blätter verschiedener Stöcke sich über- oder untereinander schieben, und mithin das eine an der freien Lage seiner Oberseite verhindert und von Wasser überzogen wird. Mittelst der Empfindlichkeit für Druckdifferenzen würde sich die Pflanze hier nicht zu helfen vermögen, wohl aber ist es ihr durch den in Rede stehenden Sinn möglich, den Uebelstand zu beurtheilen und ihn abzustellen, indem sie in diesem Falle die Streckung des Stieles wieder steigert, bis sie von demselben nichts mehr wahrnimmt. Der Umstand, dass diese Fähigkeit dem Blatte nur dann etwas nützen kann, wenn es schon einmal schwimmende Lage gehabt hat, erklärt es, ebenfalls vom Standpunkte der Darwin'schen Lehre, warum die Pflanze in früheren Lebensstadien jener Fähigkeit auch nicht theilhaftig ist, wie unser Versuch mit den in Versenkung ihre Vegetation beginnenden Ueberwinterungsknospen gezeigt hat. In diesem Stadium kommt die Pflanze unter den gewöhnlichen Verhältnissen eben allein aus mit der Fähigkeit, die Druckkräfte zu schätzen.

## 2. Die Richtung des Stieles.

Wenn das junge Blatt der *Hydrocharis* aus der Knospe hervorkommt, so richtet sich der Stiel senkrecht aufwärts; und dies geschieht,

gleichgültig ob die Pflanze beleuchtet oder im Dunkeln gehalten wird; selbst wenn sie in widernatürlicher Richtung im Wasser befestigt ist. Es geht daraus hervor, dass die Blattstiele unserer Pflanze mit den Blattstielen zahlreicher anderer Gewächse negativen Geotropismus gemein haben.

Die Anordnung, welche die Blätter eines *Hydrocharis*-Stockes vermöge ihres Geotropismus unter natürlichen Verhältnissen jedesmal gewinnen, wird nicht geändert durch einseitige Beleuchtung. Wo unsere Pflanze am natürlichen Standorte auf solchen Stellen des Wasserniveaus liegt, welche etwa durch überragendes Buschwerk von oben und von den Seiten her stark beschattet und nur von der Höhe des Gewässers her beleuchtet werden, breitet sie ihre Blätter ebenso allseitig aus, wie auf einem Wasserspiegel, welcher von allen Richtungen des Horizontes aus gleichmässiges Licht empfängt. Ja man bemerkt sogar dann noch keine Veränderung, wenn man die Pflanzen erzieht in Wassergefässen, welche im Innern eines von einer einzigen Seite her durch die Fenster Licht empfangenden Zimmers stehen, wobei an anderen Pflanzen die Wirkung des Heliotropismus in der ausgeprägtesten Weise sich kund zu geben pflegt. Hieraus ergibt sich, dass die *Hydrocharis*blattstiele entweder des Heliotropismus gänzlich entbehren, oder dass bei ihnen diese Fähigkeit wenigstens auf ein Minimum beschränkt ist und dass es viel energischerer Mittel bedarf um die Pflanze zur Aeusserung derselben zu veranlassen. Um zu erfahren ob das Letztere der Fall ist, setzte ich eine noch junge *Hydrocharis*, an welcher erst zwei Blätter fertig waren, in ein mit Wasser gefülltes Glasgefäss und umgab dasselbe mit einer lichtabschliessenden Papphülle, welche nur an einer Seite einen etwa 20 Mm. breiten, vom Grunde des Gefässes an bis wenig über den Wasserspiegel heraufgehenden Spalt hatte. Durch den letzteren fiel vom Fenster her Licht in das Gefäss, und die Pflanze hatte eine solche Lage, dass das eine und zwar das ältere Blatt dem Lichtspalt zu-, das andere demselben abgekehrt war. Nach zwei Tagen hatten die Blätter weder die Richtung ihrer Stiele noch die schwimmende horizontale Lage der Lamina geändert; und ein drittes Blatt, welches unter diesen Verhältnissen aus der Knospe gekommen war, zeigte den Stiel in aufrechter Stellung und hatte seine Fläche nahezu vollständig aufgerollt und auf dem Niveau ausgebreitet; es stand so, dass es seitlich vom Lichte getroffen wurde. Am dritten Tage war das letzterwähnte Blatt vollständig fertig und verhielt sich nun ganz wie unter gewöhnlichen Umständen: sein Stiel zeigte Nichts von einer heliotropischen Krümmung und die Lamina lag genau hori-

zontal auf dem Niveau mit nicht benetzter Oberseite. Später kam noch ein viertes Blatt zum Vorschein, welches vom Spalt aus gesehen an der rechten Seite hinterwärts stand; auch dieses entwickelte sich in gewöhnlicher Stellung. Nur während des Aufrollens der Lamina zeigte der Stiel dieses Blattes eine schwache Krümmung lichtwärts, wodurch die nach dem Spalte gekehrte Hälfte der Lamina etwas mehr unter Wasser geneigt wurde. Aber bald glich sich dieses wieder aus, und die Blattfläche lag nun gerade auf der Oberfläche des Wassers, wie gewöhnlich. An den übrigen Blättern war keine Veränderung eingetreten. — Ich habe hierauf den Versuch so modificirt, dass die Pflanzen lediglich von unten her durch das Wasser beleuchtet wurden. Ein geräumiges Glasgefäss mit Wasser, in welchem blättertreibende *Hydrocharis* stand, wurde ausser am Boden ringsum lichtdicht verschlossen und in dieser Zurichtung an der Decke des Zimmers unmittelbar hinter dem Fenster aufgehängt. Nach acht Tagen wurde die Vorrichtung das erste Mal geöffnet. Es waren mehrere neue Blätter gebildet worden, und diese hatten sich mit ihren Stielen aufwärts gerichtet, so dass die Blattflächen ziemlich am Wasserspiegel sich befanden. Die Lage der letzteren war zwar annähernd horizontal, aber es befand sich nur ein Theil der Oberseite ausserhalb des Wassers, und es war eine schwache Abweichung von der gewöhnlichen Richtung im Sinne einer Hinwendung nach der beleuchteten Seite nicht zu verkennen. An manchen Blättern war nämlich das unmittelbar vor der Lamina stehende Stielstück ein wenig so gebogen, dass die letztere anstatt horizontal zu stehen, etwas schief gewendet war, und wenigstens ein Stück der Oberseite unter dem Niveau sich befand. Diese Wendung war theils seitlich, theils grade überrücks erfolgt. An anderen Blättern hatte sich nur ein Stück des Blattrandes umgeschlagen, so dass die Oberseite daselbst wenigstens am äussersten Rande dem Lichte zugekehrt war; und dies hatte bald an einem oder auch an beiden seitlichen Rändern, bald auch an der Spitze der Lamina stattgefunden. Hierauf wurde die Vorrichtung unter den gleichen Verhältnissen weitere 14 Tage ungestört sich überlassen. Darnach hatte die Lichtwendung der Blätter noch weitere Fortschritte gemacht. Das Längenwachsthum der Stiele war noch beträchtlich weitergegangen und dabei hatten dieselben zugleich ihre Richtung verändert. Es war nämlich in ihrer ganzen mittleren Strecke eine Achsendrehung eingetreten, wie sie sonst auch oft von Blättern behufs heliotropischer Richtung vorgenommen wird, und wodurch nun hier die Blattflächen geradezu umgewendet, die Oberseiten derselben also dem Lichte zugekehrt wor-

den waren. Dabei lagen nicht bloss die Oberseiten, sondern auch die Unterseiten submers, denn die Stieldrehung versetzte die Blattfläche ein Stück unter Wasser, was geschehen musste, weil der schräg aufrechte Stiel am obersten Ende etwas aufwärts gekrümmt ist, um die Lamina horizontal auf den Wasserspiegel zu stellen. Der eine Stiel hatte ausser einer geringen Achsendrehung auch eine Vorwärtskrümmung in fast einem halben Kreisbogen ausgeführt und dadurch seine Lamina mit der Oberseite ebenfalls dem beleuchteten Boden zugewendet. Die am Anfange des Versuches schon vorhanden gewesenen Blätter hatten durchaus keine Richtungsänderung erlitten. Nur das damals jüngste Blatt befand sich zwar auch mit seinem Stiele in natürlicher Richtung; aber die Lamina hatte sich überücks gekrümmt, sodass nur die beiden basalen Herzlappen horizontal lagen und an ihrer Oberseite unbenetzt waren. Von nun an wurden die Pflanzen ganz und gar verdunkelt. Schon nach drei Tagen hatten jetzt die Stiele sich wieder so gekrümmt, dass die Oberseiten der Blattfläche mehr oder weniger nach oben schauten. An dem Blatte mit dem halbkreisförmig gekrümmten Stiele war diese Krümmung ziemlich ausgeglichen, und die aeropetale Hälfte der Lamina tauchte wieder mit der Oberseite aus dem Wasser hervor. Ein anderes Blatt hatte seinen Stiel so emporgekrümmt, dass die eine Seite der Blattfläche schon dicht unter dem Wasserspiegel stand. Ein während der vollständigen Verdunkelung hervorgekommenes neues Blättchen hatte sich senkrecht aufwärts gewendet.

Aus Vorstehendem ergiebt sich, dass der Heliotropismus in den Blattstielen der *Hydrocharis* zwar nicht vollständig geschwunden, aber ungewöhnlich abgeschwächt ist und dass es zu seiner immer nur trägen und langsamen Erregung der allerenergischsten Mittel bedarf, die unter den gewöhnlichen natürlichen Verhältnissen kaum in dem Grade eintreten. Dieses kommt aber für die sich selbst überlassene wilde Pflanze einem gänzlichen Mangel des Heliotropismus gleich: unter diesen Verhältnissen kommt es eben nie zu heliotropischen Bewegungen. Der Vortheil der alleinigen Herrschaft des Geotropismus in den Blattstielen hinsichtlich des Bedürfnisses der Pflanze, ihre Blätter auf dem Wasserspiegel an der einen Seite mit Luft, an der andern mit Wasser in Berührung zu erhalten, springt in die Augen.

Unsere Pflanze hat aber auch die Fähigkeit, unter gewissen Umständen ihren Blattstielen eine Richtung zu ertheilen, welche nicht durch den gewöhnlichen negativen Geotropismus hervorgebracht werden kann, vielmehr dem letzteren in grösserem oder geringerem Grade

entgegenwirkt. Zunächst überzeugt uns die unmittelbare Anschauung, dass die aus einem Stocke entspringenden Blattstiele niemals genau parallel aufwärts, sondern zugleich etwas schräg auswärts gerichtet sind, und dass der Grad dieser Divergenz unverkennbar mit der Tiefe der Versenkung des Stockes zusammenhängt. Bei Individuen mit sehr langen Stielen, also mit tief im Wasser befindlichem Stocke, so zumal bei den künstlich tief fixirten Versuchspflanzen, sind die Stiele nur sehr wenig divergent, stärker bei mässig tief stehendem Stocke, und in sehr hohem Grade bei solchen Individuen, wo der Stock ziemlich nahe unter dem Wasserspiegel schwimmt. Offenbar wird durch diesen Umstand die Möglichkeit geschaffen, dass die einzelnen Blattflächen ohne sich einander zu bedecken auf dem Wasserspiegel Platz finden. Denn da die Blätter alle nahezu von einem und demselben Punkte entspringen, so müssten sie, wenn sie genau parallel aufrechte Stiele hätten, mit ihren Flächen übereinander zu liegen kommen. Und zur Verhütung dieses Falles muss die Divergenz um so grösser werden, je kürzer die Stiele sind, weil entsprechende Punkte zweier divergirender Linien um so weiter von einander entfernt sind, je grösser ihre Entfernung vom Schnittpunkte beider Linien ist. Wir finden also, dass die Stiele, nachdem sie Anfangs vertical aufwärts gewachsen sind, und die Lamina auf dem Niveau sich ausgebreitet hat, allmählich in auswärts geneigte Lage übergehen\*), wobei wie der Augenschein lehrt, die Insertion des Blattes am Stocke die Krümmung vollzieht. Diese Erscheinung ist auch an den zu vielen um einen Stamm grundständigen Blättern von Landpflanzen eine weit verbreitete. Während auch hier die jüngsten innersten Blätter gerade aufrecht wachsen, neigen sich die äusseren älteren oft sehr beträchtlich nach aussen, in welcher Lage sie späterhin absterben, worauf die nächst jüngeren ihre Lage einnehmen. Bei *Hydrocharis* kommt aber noch der besondere Umstand hinzu, dass der Zeitpunkt des Eintrittes dieser Bewegung und das Ziel derselben von einem ganz bestimmten äusseren Factor, nämlich von dem Niveauverhältnisse abhängig ist. Bei den Landpflanzen mit grundständigen Blättern sehen wir jedes Blatt in einer bestimmten Altersperiode die Auswärtsbewegung beginnen und mit derselben bis zu einem bestimmten Grade fortfahren. Bei *Hydrocharis* beginnt sie immer erst, nachdem die Lamina oberflächliche Lage auf dem Was-

\*) Dass dabei die Lamina nicht wieder untergetaucht wird, wird durch den oben besprochenen Umstand vermieden, dass die Streckung des Stieles nach dem Erscheinen der Blattfläche auf dem Wasserspiegel noch einige Zeit langsam fort dauert.

ser erreicht hat; also bald sehr zeitig, wenn der Stock nicht tief im Wasser steht, bald sehr spät, wenn derselbe in grosser Tiefe sich befindet; ja sie unterbleibt gänzlich an solchen Blättern, welche ihre Stielstreckung eingestellt haben, bevor ihre Lamina die Oberfläche des Wassers erreicht hat, wie man an den oben beschriebenen Versuchen mit in tiefer Versenkung fixirten Pflanzen regelmässig beobachtet. Aber auch der Grad, bis zu welchem diese Bewegung fortsehreitet, ist bei unserer Pflanze von der Lage des Niveaus abhängig: der Stiel neigt sich niemals soweit, dass die Lamina dadurch wieder unter Wasser gezogen wird, aber doch auch immer um so viel, dass sie nicht über den anderen Blattflächen desselben Stockes aus dem Wasser hervorgestreckt ist. Diese ganz bestimmte Bemessung des Grades der Krümmung der Stielbasis nach der Höhe des Wasserspiegels findet einen weiteren sehr prägnanten Ausdruck in folgendem Verhalten unserer Pflanze. Wenn der Wasserspiegel soweit sinkt, dass der Stock endlich auf dem Grunde aufstösst, und bei weiterem Sinken die Blattflächen ganz an die Luft hervortreten würden, so senkt die Pflanze ihre Stiele allmählich nach aussen und zwar soweit, bis die Lamina wieder den Wasserspiegel erreicht hat. Steht der letztere nur wenig tiefer, so beträgt auch die Senkung nur einen kleinen Winkel. Wenn aber das Wasser bis an die Knospe gefallen ist, so legen sich auch die Stiele rückwärts bis in ungefähr horizontale Lage; ja sie senken sich noch unter die Horizontale, wenn der Stock über dem Wasserspiegel noch ein Stück hervorragt. Daher findet man auch da, wo das Wasser zurückgetreten ist, die auf dem Trockenen sitzen gebliebenen Pflanzen mit ihren Blättern flach auf dem Boden ausgebreitet. Was hier das Blatt späterhin thut, nachdem es schon eine andere Richtung und Lage gehabt hat, das kann auch gleich beim Austritte aus der Knospe geschehen. Wenn *Hydrocharis* auf ganz seicht vom Wasser überfluthetem Boden sich entwickelt oder wenn man sie aus tieferem Wasser an dergleichen Orte setzt, so richten sich alle neu aus den Knospen hervorgehenden Blätter sogleich auswärts in schiefe, ev. horizontale Richtung, wobei die Stiele, wie oben bemerkt, ungewöhnlich kurz bleiben.

Die in Rede stehende Neigung der Blätter von *Hydrocharis* kann ebenso wenig wie die analoge Erscheinung bei den Landpflanzen als Folge einer Schlaffheit des Stieles, welche der Last der in der Luft befindlichen Lamina nachgiebt, erklärt werden. Die Blattstiele der *Hydrocharis* haben bei gewöhnlicher mässiger Länge und zumal bei erheblicher Kürze, wo sie gerade jene Bewegungen besonders auffällig vollziehen, eine so beträchtliche Steifheit, dass von einem Umbie-

gen in Folge von Schläftheit gar keine Rede sein kann. Auch erfolgt die Senkung, was bei Schläftheit der Fall sein müsste, nicht allsgleich, sondern es vergehen oft Tage, ehe an einer versetzten Pflanze die Blätter ihre neue Lage völlig erreicht haben. Die älteren Blätter, welche alles Wachsthum der Stiele bereits eingestellt haben, senken sich, wenn die Pflanze mit ihren Blättern aus oder über Wasser gebracht wird, gar nicht und bleiben dauernd in emerger Stellung. Endlich spricht auch die Form der Stiele gesenkter Blätter dagegen. Nur solche, deren Stiele aus abnormer Tiefe zu grosser Länge gewachsen sind, sinken beim Herausnehmen aus dem Wasser um, indem die Lamina sich seitwärts schlägt, und der Stiel in ganzer Länge sich krümmt. Bei jener langsamen Abwärtskrümmung dagegen bleiben die Stiele ziemlich gerade, nur ihre Insertion am Stocke ist der bewegliche Theil, durch dessen Krümmung der Winkel des Stieles zum Horizonte verändert wird, wobei die Lamina sich dauernd in horizontaler Flächenstellung erhält. Man kann also hierin nur active Bewegungen erkennen, hervorgebracht durch ein ungleich starkes Wachsthum zweier entgegengesetzter Seiten der Stielbasis. Diese beiden Seiten liegen immer in der Mediane des Blattes, sie sind die morphologisch obere und untere; die Senkung erfolgt immer in der Mediane. Mithin fällt diejenige durch den Blattstiel gehende Ebene, in welcher die beiden Richtungen grösster und geringster Streckung liegen, immer mit der Richtung der Erdanziehung zusammen. Der hierdurch in eine morphologisch bestimmte Schiefstellung zum Erdmittelpunkte gebrachte Stiel zeigt nun auch durch folgendes Verhalten eine Empfindlichkeit für die Wirkung der Gravitation, welche mit der von mir als Transversalgeotropismus bezeichneten Fähigkeit übereinstimmt. Bisweilen findet man Pflanzen, welche ganz horizontal auf dem Wasser liegen, indem die Ueberwinterungsknospen auch späterhin schwimmend geblieben oder durch irgend ein äusseres Hinderniss auf der Oberfläche erhalten worden sind. Die Knospen haben dann eine schiefe oder nahezu horizontale Richtung, so dass die Blätter nach einer einzigen Seite hin liegen, alle Stiele sind ungefähr wagerecht, nur ihre Enden etwas aufwärts gekrümmt, um der Blattfläche ihre wagerechte Lage auf dem Wasserspiegel zu ertheilen. Gleiches beobachtet man, wenn Knospen oder in der Entwicklung begriffene Stöcke in horizontaler Richtung auf dem Wasser befestigt oder auf seicht mit Wasser überzogenem Boden in dieser Lage ausgelegt werden. Unter derartigen Umständen zeigen diejenigen Stiele, welche an der nach unten gekehrten Kante des Stockes inserirt sind, ausser der bezeichneten Rich-

tung, nichts Besonderes. Die der seitlich inserirten Blätter aber sind häufig um ihre Achse gedreht, wobei die Krümmung sich über den grössten Theil des Stieles erstreckt und nach Richtung und Grad allemal gerade hinreicht, um die morphologische Oberkante des Stieles auf dem kürzesten Wege wieder zenithwärts zu kehren. Sie ist daher am grössten an den der zenithwärts liegenden Kante des Stockes zunächst inserirten Blättern. Dieses Verhalten stimmt überein mit demjenigen aller der Organe, die ich als transversalgeotropische und -heliotropische bezeichnet habe. Es ist leicht zu ermitteln, dass diese Drehungen, deren Ziel die zenithwärtsgekehrte Lage der morphologischen Oberkante des Stieles ist, im vorliegenden Falle durch die Gravitation allein bewirkt werden können, dass wir es also hier mit Transversalgeotropismus zu thun haben. Denn wenn die eben besprochenen Versuche bei constantem Ausschlusse des Lichtes angestellt werden, so beobachtet man die gleichen Bewegungen, die hier oft ihr Ziel vollständig erreichen, oft freilich auch nicht ganz vollendet werden, wegen der Hemmung der Vegetation und des Wachsthumes, die hier in constanter Dunkelheit oft rasch eintritt. Stiele, selbst jugendliche, welche unter diesen Verhältnissen zu wachsen aufhören, bleiben in der ursprünglichen Richtung, sie sind krümmungsunfähig — abermals ein Beweis, dass nicht Schlawheit die Ursache der Bewegung sein kann. — Es sei noch hervorgehoben, wie aus jenem Umstande, dass entwickelte Individuen oft frei schwimmend auf der Seite liegend in ganz horizontaler Lage gefunden werden, sich wiederum mit Bestimmtheit ergibt, dass in den Blattstielen, so lange ihre Lamina die natürliche Schwimmlage besitzt, der gewöhnliche negative Geotropismus sich nicht äussert, sondern durch Transversalgeotropismus ersetzt ist. Denn das junge aus der Knospe hervorgetretene Blatt würde ja hier durch nichts gehindert sein, aufwärtsgehende Richtung anzunehmen: die Folge müsste sein, dass die Lamina vermöge ihrer relativ grösseren Masse und ihrer Eigenschaft an der Oberfläche des Wassers die Flüssigkeit von ihrer Oberseite zurückzustossen, auf dem Wasserspiegel bleibt, der Stock aber tiefer ins Wasser hinabgedrückt wird, und dies müsste mit jedem neuen Blatte Fortschritte machen. Dass aber vielmehr die Blätter in diesem Falle gerade über den Wasserspiegel hinwachsen, beweist eben, dass sie gar keine Anstrengung machen, um sich negativ geotropisch zu krümmen. Wenn man Individuen der bezeichneten Art unter Wasser fixirt hält, so ändert sich sehr bald die Richtung der Blätter, wenigstens der jüngeren noch streckungsfähigen: ihre Stiele werden merklicher gekrümmt, die der jüngsten Blätter oft steil aufgerichtet.

Hiernach giebt es auch Glieder, welche transversalgeotropisch sind, ohne dass ihre Längsachse gerade wagerecht zu stehen braucht, welche vielmehr nur schief geneigt sind, so dass doch zwischen oberer und unterer Kante unterschieden werden kann. Nicht bloss die Blätter der *Hydrocharis*, sondern auch die der oben bezeichneten Landpflanzen werden in diese Kategorie gehören. Bei den echten transversalgeotropischen Gliedern ist, wie ich am betreffenden Orte gezeigt habe, derjenige Wachstumsprocess, welcher die Längsachse rechtwinklig zur Richtung der Erdanziehung stellt, ebenso energisch wie der die Drehungen hervorbringende, und es stellen sich daher diese Organe immer bestimmt horizontal. Bei der in Rede stehenden Kategorie aber ist jenes Wachstum ungleich minder energisch als die Drehungsbewegung, es verzögert sich so lange, dass es die ganze Wachstumsperiode ausfüllen und am Ende der letzteren sein Ziel noch lange nicht erreicht haben kann. *Hydrocharis* ist nun, wie schon bemerkt, hierbei noch dadurch merkwürdig, dass diese seine transversalgeotropischen Wachstumsprocesse bedingt sind von der Lage der Lamina auf dem Wasserspiegel, nämlich erst dann in dem Blatte beginnen, wenn letztere Lage erreicht ist und zu jeder späteren Zeit auch wieder eingestellt werden, sobald das Blatt während seiner Wachstumsperiode nach schon gehabter Schwimmlage von neuem submers wird, weil dann der negative Longitudinalgeotropismus wieder eintritt.

### 3. Die Lage der Blattfläche.

Die Beobachtung lehrt, dass die Blattflächen der *Hydrocharis*, wenn sie auf der Oberfläche des Wassers sich befinden, mit ihrer Ebene horizontale Richtung einnehmen, wobei die morphologische Unterseite abwärts gekehrt und von Wasser überzogen, die andere Seite aufwärts gewendet und mit der Luft in Berührung ist. Diese Lage kommt somit der mathematischen Horizontalebene am nächsten, weil die Richtung jeder Wasseroberfläche mit dieser übereinstimmt. Es zeigt sich nun, dass das Blatt auf dem Wasserspiegel unter allen Umständen diese Lage einnimmt, mögen die Pflanzen und die Blattstiele eine Richtung haben, welche sie wollen.

Im Folgenden soll zunächst nachgewiesen werden, dass das Letztere in der That der Fall ist, und beschrieben werden, auf welche Weise in den möglichen Einzelfällen jene Lage zu Stande kommt. Betrachten wir eine unter gewöhnlichen Verhältnissen sich selbst überlassene im Wasser schwimmende Pflanze, bei welcher die Blattstiele ziemlich aufrechte, nur mässig auswärts geneigte Richtung

besitzen, so finden wir die schwimmende Lamina nicht genau rechtwinklig auf dem Stielende inserirt. Bezeichnet man den Winkel, welchen die morphologisch obere Kante des Stieles mit der Lamina bildet, mit  $o$ , und den entsprechenden Winkel der unteren Stielkante mit  $u$ , so ist in diesem Falle immer  $o$  etwas kleiner als  $u$ . Beide Winkel zusammen sind natürlich, als Nebenwinkel, in jedem Falle gleich zwei Rechten. Vergleichung verschiedener Individuen lehrt, dass die Grösse der Neigung der Stiele und das Verhältniss jener beiden Winkel auf das Genaueste zusammenhängen. Wo die Stiele sehr steil aufgerichtet sind, also bei Individuen, deren Blätter aus grosser Tiefe aufwachsen, ist der Winkel  $o$  nur wenig merklich kleiner als  $u$ ; ja beide werden einander gleich, wenn der Stiel gerade vertical steht. Je stärker aber die Neigung der Stiele ist, desto kleiner wird  $o$  im Verhältniss zu  $u$ , und zwar immer in dem Grade, dass so stark auch der Stiel geneigt sein mag, die Lamina doch horizontale Richtung behält. Daher findet man bei Individuen, mit nahe unter der Oberfläche schwimmendem Stocke und daher äusserst schrägen Blattstielen, den Winkel  $o$  zu einem sehr spitzen,  $u$  zu einem sehr stumpfen geworden. Den höchsten Grad erreicht dieses Verhältniss an solchen Pflanzen, welche auf das Trockene gekommen ihre Blattstiele dem horizontalen Boden dicht auflegen: hier nimmt die Lamina dieselbe Richtung an, ist also fast gleichlaufend mit dem Stiele, d. h. der Winkel  $o$  ist nahezu gleich Null, der Winkel  $u$  fast gleich zwei Rechten geworden.

Es verändert aber auch jedes Blatt während seiner Dauer den Winkel, den es mit seinem Stiele bildet, langsam aber stetig, nach dem gleichen Gesetze. Wir haben oben nachgewiesen, wie an jedem *Hydrocharis*stocke die jungen Blätter mit verticalaufrechtem Stiele aus der Knospe treten, wie sich aber mit zunehmendem Alter der Stiel rückwärts neigt und so seine Lamina weiter nach aussen schiebt, welche auf diese Weise den Platz über der Knospe frei macht für die nächstfolgenden jüngsten Blätter. Mit dieser Rückwärtsneigung des älterwerdenden Stieles geht nun genau Hand in Hand diejenige Veränderung der Winkelgrössen  $o$  und  $u$ , welche erforderlich ist, um dabei die Lamina immer in wagerechter Lage zu erhalten. Auf den jüngsten nahezu vertical aufrechten Blattstielen sehen wir die das Herz der Rosette einnehmenden Blattflächen beinahe rechtwinklig inserirt, und an jedem älteren Blatte in dem Masse als der Stiel weiter auswärts geneigt ist, der Winkel  $o$  immer etwas kleiner als  $u$ , ein Verhältniss, welches an den in der weitesten Peripherie eines blattreichen Individuums liegenden Blättern sehr merklich hervortritt.

Bemerkenswerth ist ferner die Art und Weise, wie die Blattflächen ihre horizontale Schwimmlage gewinnen an solchen Individuen, welche schief oder wagerecht auf dem Wasser liegen, bei denen also, wie oben angegeben, die Stiele alle nach einer Seite hinauswachsen. Hier sind die an den verschiedenen Seiten des Stockes befestigten Blätter besonders zu betrachten. Bei den von der unteren Kante des Stockes entspringenden liegt der Stiel mit seiner morphologischen Oberseite zenithwärts gewendet, also in derselben Richtung wie unter gewöhnlichen Umständen, nur ausserordentlich stark geneigt. Dem entsprechend zeigt auch die Lamina nichts weiter als das schon besprochene Verhalten in besonders hohem Grade, dass nämlich der Winkel  $\alpha$  sehr spitz und  $\beta$  sehr stumpf ist. Von den an den Seiten und an der aufwärts gekehrten Kante des Stockes inserirten Blättern ist oben berichtet worden, dass sie häufig ihren Stielen eine solche transversalgeotropische Torsion ertheilen, durch welche die morphologische Oberseite zenithwärts zu liegen kommt. Wenn dieses in vollständigem Grade der Fall ist, so befinden sich die Blattflächen auch dieser Blätter in der nämlichen Lage wie das untere Blatt und werden in derselben Weise wie dieses horizontal gestellt. Oft aber unterbleiben die Stieldrehungen oder erreichen doch nicht den für jenen Zweck hinreichenden Grad, und in diesem Falle zeigt die Pflanze, dass sie noch eines anderen Mittels als der blossen Winkeländerung zwischen Stiel und Lamina sich bedienen kann. Während die Blattfläche im Allgemeinen in ungefähr rechtwinkliger Insertion auf dem Stiele verbleibt, richtet sich das ihr unmittelbar vorausgehende Stück des Stielendes steiler aufrecht und kann auf diese Weise, während der übrige Theil des Stieles immer seine schief liegende Richtung beibehält, nahezu vertical werden. Die Ebene, in welcher diese Krümmung geschieht, fällt bei den Blättern, die an der zenithwärts liegenden Kante des Stockes befestigt sind, mit der Mediane zusammen. Bei den an den Seiten inserirten Blättern aber geht sie durch diejenigen zwei diametral entgegengesetzten Seitenkanten, welche gerade nach oben und unten gekehrt sind. Die Krümmungsebene ist also von morphologischen Beziehungen unabhängig und die Richtung macht daher den Eindruck einer gewöhnlichen negativ geotropischen. Für die Länge des Stielstückes, welches dieser Krümmung fähig ist, lässt sich kein allgemein gültiger Werth angeben. An den seitlich liegenden Blättern, wo sie also in morphologisch lateraler Richtung erfolgt, ist das gekrümmte Stück meist kürzer als da wo die Krümmung in der Mediane geschieht. In jenem Falle ist die Krümmung oft auf das

obere Viertel und auf einen noch geringeren Theil der Stielänge beschränkt; in diesem nimmt sie nicht selten die obere Hälfte ein. Ueberdies ist noch zu bemerken, dass auch in diesem Falle die Winkeländerung der Lamina zum Stiele gleichzeitig, wenn auch minder ausgeprägt wie sonst zur Anwendung kommt. An den Blättern mit seitwärts aufgekrümmten Stielen ist der Winkel  $\alpha$ , den die jetzt zenithwärts schauende Seitenkante des Stieles bildet, in der Regel etwas kleiner, als sein Nebenwinkel  $u$ , den die abwärts gekehrte Stielkante bildet; so z. B. in einem Falle, der als das gewöhnliche Maximum hierfür gelten kann,  $\alpha = 75^\circ$ ,  $u = 105^\circ$ . Bei den in der Mediane rückwärts nach oben gekrümmten Blättern werden beide Winkel höchstens jeder gleich einem Rechten. Ich habe niemals gefunden, dass der Winkel  $\alpha$ , der hier von der morphologischen Unterkante des Stieles gebildet wird, zu einem spitzen werden könne, woraus ersichtlich wird, dass gerade für diesen Fall die Krümmungsfähigkeit des Stielendes unumgänglich nothwendig ist.

Hiernach besitzt die *Hydrocharis* zweierlei Bewegungen, um den Blattflächen jederzeit schwimmende Lage zu ertheilen: eine den Winkel mit dem Blattstiele ändernde Articulation der Ansatzstelle der Lamina und eine Verticalkrümmung des Stielendes. Beide kommen entweder zugleich oder nur eine von beiden zur Anwendung. Wir haben nun auch hier nach der Natur, den Ursachen und den Bedingungen dieser Erscheinungen zu fragen.

Was den molecularen Vorgang der Bewegungen anlangt, so sind letztere selbstverständlich wiederum als active, durch ungleiche Ausdehnungen bestimmter Gewebstheile hervorgebrachte Krümmungen anzusehen. Die Wachsthumsmechanik ist bei der Aufwärtskrümmung des Stielendes derjenigen bei negativem Geotropismus gleich. Und die Articulation des Laminagrundes stimmt überein mit der Mechanik, welche die Transversalstellungen anderer rechtwinklig auf ihrem Stiele inserirter Blattflächen, zumal der schildstieligen hervorbringt: ein ganz kurzer Gewebscyliner oder dünne Gewebsplatte, die unmittelbar die Lamina trägt, vermag sich an irgend einer Seite etwas stärker in der Richtung der Längsachse zu dehnen, als an der entgegengesetzten. Es leuchtet ein, wie schon geringe derartige Dimensionsänderungen dieses Stückes bedeutende Wirkungen hinsichtlich der Lage der Lamina zum Stiele hervorbringen müssen.

Die Ursache der Bewegungen kann nach dem Mitgetheilten und nach den sogleich anzuführenden Beobachtungen nur in der Gravitation gefunden werden. Wenn man *Hydrocharis* in Wassergefäße setzt und dabei absichtlich sie verhindert, ihre natürliche Lage wie-

der vollkommen einzunehmen, so dass viele Blätter mit ihren Flächen zuuächst nicht in schwimmender Stellung sich befinden, und darauf sogleich die Pflanzen dauernder Finsterniss aussetzt, so bemerkt man schon nach ein bis zwei Tagen, dass die Blattflächen mit derselben Vollkommenheit wieder horizontale Lage auf dem Wasserspiegel eingenommen haben, wie dieses unter gleichen Umständen bei Gegenwart von Licht zu geschehen pflegt. Man überzeugt sich, dass zur Herstellung dieser Lage überall die im Vorstehenden erörterten Bewegungen vollzogen werden mussten.

Die Beziehungen dieser Bewegungen zur Richtung der Schwerkraftwirkung sind ohne Weiteres deutlich. Die dünne Gewebsplatte, auf welcher die Lamina ruht, ändert ihre dicken Dimensionen nur dann, wenn ihre Fläche nicht in der Horizontalebene liegt, und in diesem Falle nur so lange bis durch diese Aenderungen jene Lage wieder hergestellt ist. — Die Aufwärtskrümmung des Stielendes hat die Verticalstellung der Längsachse desselben zum Ziele; sie wird immer weniger energisch je mehr sie sich dieser Richtung nähert.

Wir haben hiernaech diese Bewegungen als geotropische zu betrachten: die Erhebung des Stielendes als allgemeinen negativen Geotropismus, die Articulation des Laminagrundes aber als einen besonders ausgeprägten Fall von Transversalgeotropismus. Bei dem Nutzen, den diese Bewegungen für die Pflanze haben, und bei der bestimmten Beziehung, in der sich die letztere von jeher zur Richtung der Gravitationswirkung befand, ist es einleuchtend wie gerade diese geotropischen Fähigkeiten im Laufe der Zeit als zweckmässige Anpassungen angezüchtet werden mussten. Aus diesem Gesichtspunkte wird es wohl auch erklärlich, warum die Beweglichkeit der Lamina nach vorn weit grösser ist als nach der entgegengesetzten Richtung, indem der Winkel, den die obere Stielkante bildet, sehr spitz werden, der Nebenwinkel an der untern Stielkante aber niemals unter einen Rechten sich verkleinern kann: die Pflanze ist unter den natürlichen Verhältnissen in den weitaus meisten Fällen nur in der Lage, dass die Blätter die Oberkante des Stieles zenithwärts wenden, dass also nur das soeben angedeutete Winkelverhältniss besteht. Dagegen kommt sie nur sehr selten in die Lage, dass die obere Stielkante nach oben gekehrt ist und also das umgekehrte Winkelverhältniss nothwendig wird. Und die Zahl solcher Fälle wird auch noch durch den Umstand verringert, dass bei verkehrter horizontaler Lage der Blattstiel die oben besprochene transversalgeotropische Achsendrehung vornehmen kann, mittelst welcher die morphologische Oberkante wieder zenithwärts zu liegen kommt. Ebenso dürfte es

sich aufklären, dass der negative Geotropismus des obersten Stielendes, der zwar überall wenn auch oft nur andeutungsweise sich geltend macht, doch nur schwer und langsam und eigentlich nur bei verkehrt liegenden Blattstielen erheblicher hervortritt. Denn er ist bei der Articulationsbewegung der Lamina meistens entbehrlich und braucht nur als letztes Aushülfemittel in Anwendung zu kommen. Es mag hierbei bemerkt werden, dass die Eigenthümlichkeit einer lange nachdauernden Streckung des Stielendes, die wir oben ermittelt haben, auch mit dieser Fähigkeit späterer geotropischer Bewegungen des Stielendes im Zusammenhange steht.

Ob und wie weit das Licht bei diesen Richtungsprocessen betheilig ist, kann man aus den oben angeführten Experimenten, wo es sich um die Abhängigkeit der Stielrichtung von der Beleuchtung handelte, entnehmen. Es wurde dort hervorgehoben, dass in solchen unter gewöhnlichen Verhältnissen noch vorkommenden Fällen, wo die Beleuchtung ausgeprägt einseitig ist, und wo andere Pflanzen sehr energische heliotropische Bewegungen zu machen pflegen, unsere Pflanze ihre Blätter in unveränderter Richtung mit genau auf dem Wasser schwimmender Lamina erhält. Es wurde ferner berichtet, dass bei einseitiger Beleuchtung durch eine Längsspalte in der Regel auch keine oder doch nur eine schwache Veränderung eintritt, dass aber bei ausschliesslicher Beleuchtung schwimmender Pflanzen von unten die Blätter die schwimmende Lage mehr oder weniger verlassen, um ihre Lamina abwärts in das Wasser dem beleuchteten Boden zuzukehren. Diese Resultate sind nicht bloss auf einen positiven Longitudinal-Heliotropismus der Stiele, sondern auch auf einen Transversal-Heliotropismus der unter gewöhnlichen Verhältnissen nur für die Gravitation empfindlichen Gewebeplatte, welche unmittelbar die Blattfläche trägt, zurückzuführen. Der *Hydrocharis* geht mithin die Empfindlichkeit der Laminainsertion für Beleuchtung zwar nicht vollständig ab, aber es bedarf der stärksten und ungewöhnlichsten Abweichungen von der regelmässigen Beleuchtungsweise, um dieselbe zu erregen. Unsere Pflanze weicht also von den Landpflanzen mit flächenförmigen, beiderseits different organisirten Blattflächen auch in der Hinsicht ab, dass bei ihr der Gravitation der weitaus vorwiegendste, in der Regel wohl geradezu der alleinige Antheil an der Transversalstellung der Lamina zukommt, während jene Pflanzen vorzugsweise dem Lichte die natürliche Richtung ihrer Blattflächen verdanken, die vielfach geradezu eines Transversalgeotropismus gänzlich entbehren. Es springt in die Augen, wie dieses Verhältniss dem besonderen Bedürfniss der *Hydrocharis*, ihre Blattflächen unter allen

Umständen, auch bei sehr einseitiger Beleuchtung streng in horizontaler Richtung auf dem Wasserspiegel zu erhalten, in der vortheilhaftesten Weise entspricht.

Wir kommen nun zu der Frage nach den Bedingungen der in Rede stehenden Bewegungen. Die Gravitation erregt nicht an jedem Blatte und nicht zu jeder Zeit die zu jenen Bewegungen führenden Wachstumsprocesse, sondern nur dann, wenn die Lamina mit Luft an der Oberfläche des Wassers in Berührung steht. Diese Thatsache ist theils schon aus der Betrachtung der Entwicklung sich selbst überlassener Pflanzen, theils aus dem Befunde bei oben beschriebenen Experimenten zu erschen. An Individuen, welche auf dem Wasser so schwimmen, dass der Stock ein ziemliches Stück unter dem Niveau steht, und zumal bei denjenigen Versuchen, wo man die Pflanzen in tiefer Versenkung fixirt hält, tragen die jüngsten Blätter, die eben aus der Knospe hervorkommen, so lange sie das Niveau noch nicht erreicht haben, ihre Lamina nicht horizontal, sondern der Knospenlage ähnlich, mehr oder weniger schräg, oft ziemlich steil aufrecht, so dass endlich immer das aeropetale Ende der Lamina zuerst aus dem Wasser hervortaucht, und das unterste Ende zuletzt emers wird. Sobald der oberste Rand der Blattfläche die Luft berührt, beginnt die Insertion derselben ihre Articulationsbewegung, und diese schreitet nun immer genau in dem Grade fort, als die Verlängerung des Stieles die folgenden Theile der Fläche über Wasser hebt, so dass letztere niemals eigentlich aus dem Wasser hervorgestreckt wird, sondern von Anfang an mit der Unterseite auf dem Wasserspiegel aufliegt. Man kann diesen Vorgang nicht als eine blosse Theilerseheinung der an jedem Blatte eintretenden Entfaltung aus der Knospenlage betrachten. In der Knospe hat die Achse der Lamina zwar dieselbe verticale Richtung, aber ausserdem ist die Fläche von den Seiten her zusammengerollt. Die Lösung dieser Stellung und die vollständige Ausbreitung erfolgt zu einem ganz bestimmten Zeitpunkte, nämlich unmittelbar nach dem Hervortreten aus der Knospe und ist abgesehen von der verzögernden Einwirkung des Lichtmangels von äusseren Umständen unabhängig: sie erfolgt zu der nämlichen Zeit, gleichgültig ob das Blatt dabei tief submers oder schon an der Luft befindlich ist. Die Horizontalstellung aber ist von der Lage an der Luft bedingt: sie erfolgt an Blättern, die ausserhalb des Wassers ihre Knospenentfaltung vollziehen, zugleich mit dieser, sie unterbleibt bei aus tiefer Versenkung aufwachsenden bis zur Erreichung des Nivean's, und sie erfolgt niemals, wenn das Blatt das letztere gar nicht erreicht. Auch das genaue

Schritthalten der Horizontalstellung mit dem allmählichen Hervor-tauchen der Lamina lässt die Abhängigkeit der Bewegung von jenem Umstande nicht verkennen. Endlich ist das Verhalten schon schwimmender Blätter bei Wiederversenkung beweisend. Wenn Individuen, die eine Anzahl schwimmender Blätter besitzen, ganz unter Wasser fixirt werden, so besteht die erste meist schon nach wenigen Stunden merkbar werdende Veränderung darin, dass die Blattflächen aus der Horizontalebene, die sie bis dahin zusammen einnahmen, mehr oder weniger abgelenkt werden; sie stellen sich steiler, eine mehr als die andere, während zugleich die Ungleichmässigkeit des Stielwachstums, wie oben geschildert, hinzukommt. Die Richtungsänderungen der Blattflächen scheinen dabei ganz ziellos zu sein: häufig wird die Neigung, wenn sie einen gewissen Grad erreicht hat, wieder mehr oder weniger gemindert, um vielleicht abermals sich zu steigern; oder die einmal angenommene stärkere oder die geminderte Neigung wird beibehalten. Jedenfalls kommen die älteren Blätter nach einiger Zeit zur Ruhe, aber in einer von der Horizontalebene mehr oder weniger abweichenden Lage der Lamina; und die jüngeren Blätter, die ihren Stiel noch bis zur Erreichung des Wasserspiegels strecken, kommen erst dann wieder zu einer dauernden und genauen Horizontallage der Lamina, wenn diese auf der Oberfläche des Wassers angelangt ist.

Wenn hiernach die die horizontale Stellung der Lamina herbeiführenden Bewegungen als nothwendige Bedingung die Lage derselben auf der Wasseroberfläche voraussetzen, so fragt es sich, ob wir den stärkeren Oberflächendruck, unter welchem sich ein im Wasser untergetauchtes Blatt befindet, oder nur den allseitigen Contact von Wasser, den Mangel der Luftbespülung an der Oberseite als den hierbei verhindernd wirkenden Factor zu betrachten haben. Diese Frage ist hier mit dem gleichen Rechte zu stellen, wie bei dem gleichfalls nach der Lage der Blattfläche zum Niveau sich richtenden Längswachstume des Stieles. Während wir aber dort eine Empfindlichkeit des Blattes für verschieden grosse Druckkräfte als den hauptsächlich und unter Umständen allein wirkenden Factor kennen lernten, ist für die in Rede stehenden Bewegungen die Berührung der Blattoberseite mit Luft oder Wasser der einzig in Betracht kommende Massstab: nicht die Empfindung verschiedener Druckkräfte, sondern die Unterscheidung des Aggregatzustandes des die Oberseite berührenden Mediums bestimmt die Bewegung der Lamina. Diese Thatsache ergiebt sich aus folgenden Wahrnehmungen. In den Versuchen, bei welchen ich *Hydrocharis* auf dem

Boden von Glasgefässen in tiefer Versenkung unter Wasser befestigte und durch Einbringung einer mit Luft gefüllten umgekehrten Glasglocke nahe über der Pflanze und tief unter dem eigentlichen Wasserspiegel ein zweites Niveau herstellte, richteten alle diejenigen neuen Blätter, welche das letztere erreichten, sobald dieses geschehen war, ihre Blattflächen ebenso entschieden und genau horizontal, wie unter gewöhnlichen Umständen, während sie vorher ihre Lamina in der bei untergetauchter Lage gewöhnlichen steilen Richtung gehalten hatten. Die Horizontalstellung erfolgte wie sonst ebenso schrittweise als der Stiel höher wurde in dem Masse, dass jeder Theil der Lamina eigentlich nicht aus dem Wasser hervorkam, sondern an der Unterseite immer mit der Flüssigkeit in Berührung blieb. Die schwimmende Lage auf diesem unteren Niveau blieb aber auch dauernd erhalten während der langen Zeit, die der Versuch fortgesetzt wurde. Die Bewegung war also erfolgt, obgleich die Lamina unter einem erhöhten Drucke sich befand, der einer tiefen Versenkung unter dem natürlichen Wasserspiegel entspricht. Ferner sind hier diejenigen Experimente heranzuziehen, bei denen ich an normal auf dem Wasser schwimmenden Individuen die an der Luft liegenden Oberseiten der Blattflächen mit einem gleichen Stücke feuchten Fliesspapiers belegte, um sie in ihrer natürlichen Lage und ohne einen erhöhten Druck anzuwenden dennoch mit Flüssigkeit benetzt zu erhalten. Hierbei war der gewöhnliche zuerst bemerkbare Erfolg, dass die Lamina ihre bisherige horizontale Richtung verlor und sich unter Erhebung des aeropetalen Endes mehr oder weniger in gleicher Weise steil stellte wie unter gewöhnlichen Umständen bei untergetauchter Lage. Es wird also hierdurch auch bewiesen, dass die Benetzung der Oberseite mit Wasser allein den Transversalgeotropismus des Laminagrundes ausser Kraft setzt und den über den ganzen Stiel bis in die Lamina hineinreichenden gewöhnlichen negativen Geotropismus in ungehinderte Wirksamkeit treten lässt. — Mit diesem Resultate stehen alle obigen Angaben über die Richtung der Blattflächen im Einklange. Wir begreifen auch, wie unter anderem die grosse Bestimmtheit, mit welcher die Blattflächen sich immer erst beim Hervortreten aus dem Wasser transversal stellen, und die Genauigkeit, mit welcher diese Einstellung der allmählichen Erhebung der folgenden Laminatheile schrittweise folgt, viel besser aus der soeben nachgewiesenen Abhängigkeit sich erklärt als aus der Empfindlichkeit für Veränderung der Druckkräfte, welche eben eine plötzliche Reaction nicht verursachen könnte und offenbar nicht entfernt eine solche Genauigkeit der schwimmenden Lage erzielen würde.

So ist offenbar auch dem Falle vorgebeugt, dass die Lamina, wenn sie, was immer geschieht, wegen ihrer steilen Richtung, zuerst nur mit ihrer Spitze den Wasserspiegel erreicht hat, in dem Bestreben horizontale Richtung einzunehmen, sich von demselben wieder zurückzieht. Die äusserst geringe Druckdifferenz, welche zwischen einer Lage auf dem Wasserspiegel und unmittelbar unter ihm besteht, würde kaum einen bestimmten, unfehlbar zum Ziele führenden Eindruck auf die Pflanze hervorbringen können. Wenn aber die Pflanze hierbei handelt nach ihrer Beurtheilung, ob Luft oder Wasser die Oberseite ihres Blattes berührt, so muss in dem angezogenen Falle nach abermaligem Untertauchen des schon emers gewordenen Laminastückes sogleich wieder der negative Geotropismus sich geltend machen, also das Ende der Lamina unfehlbar wieder hervortauchen. So werden aber die beiden entgegengesetzten Wirkungen die Blattfläche in keiner andern Lage erhalten als in derjenigen, wo das bereits über Wasser gehobene Stück mit der Unterseite dem Wasserspiegel aufliegt; und dies muss fortgehen, so lange bis endlich in Folge weiterer Stielstreckung die ganze Blattfläche auf den Wasserspiegel gehoben ist. Und auch in dieser Lage merkt das Blatt noch unausgesetzt sorgfältigst auf jede Abweichung ihrer Lage vom Wasserspiegel, die durch die Richtungsveränderung der Stiele und bei der schwanken Lage der ganzen Pflanze auf ihrem natürlichen Wohnplatze nur allzu leicht und allzuoft eintreten kann, um dieselbe sofort durch die entsprechenden Articulationsbewegungen auszugleichen, bis endlich die Blattfläche vor Alter starr wird zu einer Zeit, wo dann in der Regel neue Blätter die älteren ersetzt haben, und ihr Dienst zu Ende ist.

Der Umstand, dass alle Blattflächen eines Stockes in einer und derselben Ebene liegen, ist nichts weiter als die unmittelbare Folge der schon besprochenen Erscheinungen, dass die Stiele immer bis an das Niveau heraufwachsen, dass sie sich rückwärts neigen, wenn sie noch länger werden, und dass jede Lamina sich selbst in horizontale Richtung versetzt.

Fassen wir nun in Kürze die Hauptresultate des Vorausgehenden zusammen, so ergiebt sich, dass *Hydrocharis* folgende für alle möglichen Fälle ausreichende Mittel besitzt, um ihre sämtlichen Blattflächen jederzeit in horizontale Schwimmlage auf dem Wasserspiegel zu versetzen.

- 1) Hat sich die Ueberwinterungsknospe seit ihrem Vegetations-

beginne wenigstens mit einem Blatte, wenn auch nur vorübergehend, an der Oberfläche des Wassers befunden (was unter gewöhnlichen Verhältnissen immer geschieht), so ertheilt sie dem Stiele dieses und jedes folgenden Blattes ein Längenwachsthum, welches so lange kräftig andauert, bis der auf der Blattfläche lastende Druck des Mediums dem gewöhnlichen Atmosphärendrucke, wie er auf dem Wasserniveau herrscht, gleich geworden ist, und dafern der Stiel seine Streckungsfähigkeit überhaupt noch nicht vor Alter verloren hat, wieder in früherer Energie sich erneuern kann, wenn jener Druck durch Untertauchen unter Wasser wieder vergrößert wird. — Ausser dieser Beurtheilung der Druckkräfte besitzt jedes Blatt eine Unterscheidungsgabe hinsichtlich des Aggregatzustandes des die Blattoberseite berührenden Mediums und vermag lediglich hiernach ebenfalls dem Stiele ein kräftigeres Wachstum zu ertheilen, wenn, nachdem die schwimmende Lage schon erreicht ist, die Oberseite der Lamina von dünner Wasserschicht überzogen wird.

2) Die Stiele der *Hydrocharis* sind ihrer ganzen Länge nach negativ geotropisch, so lange ihre Lamina nicht an der Luft sich befindet. Geschieht letzteres, so tritt an Stelle des negativen Geotropismus Transversalgeotropismus ein, kraft dessen sich der Stiel derart auswärts zu neigen beginnt, dass seine morphologische Oberkante zenithwärts gekehrt ist. Das Mass dieser Neigung ist aber genau abhängig von der Lage der Lamina zum Wasserspiegel: sie setzt sich, wenn die letztere oberhalb desselben liegt, nur so lange fort, bis diese und so lange sie das Niveau berührt, weil andernfalls der negative Geotropismus wieder in Kraft treten muss.

3) Die Insertionsstelle der Lamina ist gleich dem ganzen übrigen Blattstiele bei submerser Lage der Lamina mit negativem Longitudinalgeotropismus ausgerüstet, wodurch diese unter solchen Umständen mehr oder minder steil aufgerichtet wird. Bei Berührung der Laminaoberseite mit Luft nimmt dagegen das genannte letzte Querstück des Stieles einen sehr empfindlichen Transversalgeotropismus an, welcher die Einstellung des Querdurchschnittes jenes Stückes und somit die der Laminafläche in horizontale Richtung zur Folge hat. — Ausserdem bleibt unter diesen Umständen ein bald kürzeres, bald längeres, unmittelbar vorhergehendes Endstück des Stieles negativ geotropisch, und die dadurch herbeigeführte Aufrichtung dieses Theiles wird zumal bei verkehrter Lage des Blattstieles als Hilfsmittel zur Annäherung der Lage der Lamina an die Wasseroberfläche angewendet.

4) Heliotropismus ist in den bei anderen Pflanzen damit ausge-

rüsteten Theilen des Blattes bei *Hydrocharis* zwar nicht vollständig vernichtet, aber doch auf ein so schwaches Mass reducirt, dass er bei einseitig stärkerer Beleuchtung unter gewöhnlichen Verhältnissen niemals die horizontale Lage der Blattflächen auf dem Wasserspiegel zu stören vermag.

Nachdem wir an einer Pflanzenart eingehender die Ursachen der schwimmenden Lage der Blätter erforscht haben, sei es erlaubt, das Verhalten einiger anderer Schwimmpflanzen, sowie einige verwandte Erscheinungen in Kürze vergleichsweise zu besprechen.

Bei *Trapa natans* steht die Rosette schwimmender Blätter auf dem Ende des vom Boden des Gewässers aus emporgewachsenen langen Stengels. Im Ganzen sind die Internodien gestreckt; nach oben hin werden sie kürzer, und diejenigen, welche zu den die Rosette bildenden Blättern gehören, sind ausserordentlich verkürzt, so dass die letzteren unmittelbar übereinander befestigt sind. Die Terminalknospe, die das Herz der Rosette einnimmt, steht ganz nahe unter dem Niveau; die Stiele der schwimmenden Blätter müssen sich daher fast rechtwinklig zum Stengel richten und beinahe horizontale Lage einnehmen. Meistens bilden sehr zahlreiche Blätter die Rosette; die ältesten haben die längsten Stiele, und ihre Blattflächen stehen daher in der äussersten Peripherie, und so fort bis zu den jüngsten, welche die kürzesten Stiele haben und der Terminalknospe am nächsten stehen. Uebrigens gestattet die rhombische Form der Blattflächen ein sehr nahes Beieinanderliegen derselben ohne Gefahr einer gegenseitigen Ueberdeckung, indem der einer Blattfläche ähnliche rhombische Zwischenraum, der zwischen je vier bei einander liegenden Blättern übrig bleibt, immer von einem fünften nach Art des Quincunx eingenommen wird. — Die Blätter der tieferen Stengeltheile sind spreitelos, und die der Rosette vorangehenden submersen wenigstens in der Grössenentwicklung der Lamina zurückgeblieben.

Der morphologische Unterschied zwischen *Trapa* und *Hydrocharis* beruht hiernach nur darauf, dass bei ersterer auch durch das Wachsthum des Stengels die Lage der Blattrosette auf dem Wasserspiegel regulirt wird. Wenn der Spross mit seinem Ende die Oberfläche des Wassers erreicht, so lässt die Streckung der in diesem Zeitpunkte im Wachsen begriffenen Internodien nach und wird alsbald ganz eingestellt, so dass nun die Blätter rosettenartig dicht übereinander stehen bleiben müssen. Da jedoch gemäss des ganzen Wachsthumsmodus des Stengels die Scheidung zwischen gestreckten

und verkürzten Internodien keine plötzliche sein kann, so zeigen die untersten Internodien der Rosette hinsichtlich ihrer Länge einen allmählichen Uebergang zu den tieferen langgestreckten. Es können also die ersten Blätter, mit denen der Spross auf der Wasseroberfläche erschien, nicht dauernd schwimmend bleiben, indem sie wegen der noch erfolgenden geringen Streckung der nächsten Internodien etwas unter Wasser zurückgeschoben werden. Dagegen werden dann die Blätter aller folgenden wirklich verkürzt bleibenden Internodien dauernd auf dem Wasser erhalten, und die Rosette vergrössert sich nun fortwährend. — Wie *Hydrocharis* hat aber auch *Trapa* in der Bemessung der Streckung der Blattstiele ein Mittel, die Blattflächen schwimmend zu erhalten, indem die ältesten Blätter entsprechend ihrer stärksten Neigung nach aussen und der grössten Entfernung vom Insertionspunkte, in welcher ihre Blattflächen sich anordnen müssen, die längsten Stiele bekommen, und indem dieses Mass an den folgenden jüngeren Blättern genau im Sinne dieses Bedürfnisses gemindert ist.

Ausser durch die unmittelbare Anschauung lässt sich auch durch folgendes Experiment erweisen, dass *Trapa* in der That mit den eben angegebenen beiden Mitteln arbeitet. Ich setzte einen Spross dieser Pflanze, welcher am Ende eine schwimmende Rosette trug, in ein mit Wasser gefülltes am Fenster stehendes Glasgefäss und befestigte den Stengel derart auf dem Boden, dass die Rosette 46 Mm. unter der Wasseroberfläche submers war. Zugleich wurde die Stielinsertion eines bestimmten Blattes, welches eines der ältesten also tiefstinsertirten der Rosette war, markirt und ihre Entfernung vom Niveau zu 60 Mm. notirt. Unter solchen Verhältnissen wurde die Pflanze einige Wochen lang erhalten und ihre Veränderungen beobachtet. Während am Anfange des Versuches sämmtliche Blattflächen genau in einer einzigen Ebene sich befanden, kam jetzt alsbald Unordnung in die Lagen derselben, indem sie höher oder tiefer standen und der Horizontalebene nicht mehr genau parallel waren. Im Allgemeinen blieb aber doch zunächst die Rosette beisammen: es zeigte sich, dass sie im Ganzen gehoben wurde, und zwar vermöge einer wiederbeginnenden Streckung ihrer untersten Internodien, und zugleich durch ein Längerwerden aller einzelnen Blattstiele. Dieser Prozess dauerte fort so lange die Rosette submers blieb; und da hierbei die Entfernung bis zum Wasserspiegel eine beträchtliche war, so liess sich verfolgen, wie die ältesten Internodien und deren Blattstiele nach einander ihre Streckungsfähigkeit verloren. Die bezeichneten Blätter blieben daher dauernd submers und starben mit der Zeit ab. So kam es, dass die Rosette sich verjüngte und dass

sie als sie nach einigen Wochen das Niveau wieder erreicht hatte, so gut wie gänzlich aus neuen Blättern bestand: diejenigen, welche am Anfange des Versuches noch in der Knospelage sich befanden, nahmen jetzt fast die äusserste Peripherie der Rosette ein. Bis zu dieser Zeit hatte sich mithin die Rosette um 46 Mm. gehoben. Die Entfernung der markirten Stielinsertion vom Niveau betrug aber jetzt 38 Mm. Letzteres beweist, dass in der That der Stengel in seinen der ganzen Rosette vorausgehenden Internodien der abermaligen Streckung fähig ist, um die untergetauchte Rosette auf den Wasserspiegel zu erheben. Das Auseinanderrücken der Insertionen der Anfangs die Rosette bildenden gedrängt stehenden Blätter beweist ferner, dass wenn jene Streckung nicht hinreicht, sie sich auch auf die Internodien der Rosette selbst fortsetzen kann, die unter normalen Verhältnissen dauernd verkürzt bleiben würden. Indessen war doch jetzt die Knospe ein beträchtlicheres Stück unter dem Niveau geblieben als sonst, wo sie beinahe mit der Rosette in einer Ebene liegt; diese Entfernung betrug ungefähr 23 Mm. Es waren daher die Blattstiele, und sogar die der jüngeren Blätter, ziemlich gestreckt und hatten ausserdem eine sehr steil aufrechte Richtung. Letztere war an den jüngeren Blättern der Verticale am meisten genähert, und um so weniger je weiter das Blatt vom Mittelpunkte der Rosette entfernt lag, immer wie es die Lage der Lamina auf dem Wasserspiegel erheischte. Aus diesem Verhalten ergibt sich ferner, dass auch die Blattstiele, indem sie das Mass ihrer Längsstreckung und ihre Neigung gegen den Horizont entsprechend den Niveauverhältnissen reguliren, zur schwimmenden Lage der Lamina beitragen, gerade wie dieses bei *Hydrocharis* der Fall ist. Endlich sei noch bemerkt, dass auch hier eine ähnliche Articulation der Lamina am Blattstiele besteht wie bei *Hydrocharis*, indem dieselbe, um schwimmend zu bleiben, sehr verschieden grosse Winkel mit dem Stiele bilden muss, je nachdem derselbe sehr steile oder sehr geneigte Richtung besitzt, wie gleichfalls aus diesem Versuche sowie aus der Betrachtung einer jeden Rosette erhellt.

Um nun die Beziehung dieses Verhaltens der *Trapa* zur Gravitation oder zum Lichte zu ermitteln, setzte ich eine in gewöhnlicher Lage auf Wasser schwimmende Pflanze eine Woche lang ins Dunkle. Das Resultat war, dass die vorher schon fertig gewordenen Blätter auch unter diesen Umständen schwimmend geblieben waren, dass dagegen die inzwischen aus der Knospe gekommenen neuen Blätter sich mit dem Stiele senkrecht aufgerichtet hatten und mit der ganzen Lamina und dem Stielende in der Luft standen, wobei die Blatt-

flächen, die übrigens mit Ausnahme der Spitzen etiolirt waren, ebenfalls steil aufrechte Richtung besaßen und nicht ganz ihre Knospelage verloren hatten, indem sie an der morphologischen Oberseite schwach concav waren. Die zwei ersten Blätter, die unter diesen Umständen gebildet wurden, senkten sich zwar, nachdem sie vertical hervorgekommen waren, zunächst ziemlich weit gegen den Wasserspiegel, erhoben sich aber bald wieder und kamen in die bezeichnete Stellung, welche sie nun nicht wieder verliessen. Das dritte und vierte Blatt nahmen ohne weiteres aufrechte Stellung an. Hierauf wurde das Gefäß wieder der Beleuchtung ausgesetzt. Nach Verlauf eines Tages hatte sich das jüngste Blatt bereits soweit niedergebeugt, dass die Lamina genau schwimmende Stellung einnahm. Es muss hierbei bemerkt werden, dass das Gefäß absichtlich in einiger Entfernung hinter dem Zimmerfenster aufgestellt worden war und somit ziemlich einseitige Beleuchtung empfing. Das eben genannte Blatt stand nun dem Fenster zugekehrt, und die stärkere Beleuchtung durch das Fenster hatte also seine morphologische Unterseite getroffen. Die drei anderen Blätter, welche hierbei mehr oder weniger an der morphologischen Oberseite stärker beleuchtet wurden, hatten um diese Zeit nur wenig sich rückwärts zu neigen begonnen, und erst nach mehreren Tagen waren sie in schwimmende Lage gekommen. Dabei wurde bemerkt, dass an den genannten drei Blättern die Neigung während der Nacht immer wieder etwas gemindert wurde durch negativ geotropische Aufrichtung, so dass die Blätter am Morgen immer steiler standen, als am Abend vorher. Indessen war doch die Neigung während der täglichen Beleuchtung etwas grösser als die Erhebung in der Nacht, so dass die Bewegung täglich ihrem Ziele näher kam. Die Blattflächen behielten, solange sie noch in der Luft sich befanden, ihre schwache Concavkrümmung an der Oberseite, erhielten aber wenn sie mit dem Wasserspiegel zusammentrafen, allmählich ebene bis unterwärts schwach concave Form. Die Pflanze blieb nun unter diesen Verhältnissen noch einige Zeit stehen. Jene Blätter blieben dabei dauernd in schwimmender Lage, und drei neue Blätter, welche nun gebildet wurden, nahmen wie gewöhnlich sogleich ihre Lage auf dem Wasserspiegel ein.

Aus Vorstehendem ergibt sich, dass bei *Trapa* diejenigen Richtungen der Blattstiele und Blattflächen, welche die schwimmende Lage des Blattes herbeiführen, nicht wie bei *Hydrocharis* durch die Schwerkraft, sondern allein durch das Licht bewirkt werden. Je weiter die zufällige Richtung des Blattes von derjenigen Lage zur Richtung stärkster Beleuchtung, die als das Ziel der Bewegung zu

betrachten ist, abweicht, mit desto grösserer Energie und Schnelligkeit vollziehen sich die Bewegungen, wie aus dem letzten Experimente gleichfalls hervorgeht. — Es war mir unerwartet, bei *Trapa*, die doch als Schwimmpflanze der *Hydrocharis* sich innig anreihet, eine solche Abweichung in der Ursache der fraglichen Bewegungen zu finden, um so mehr, als bei schwimmenden Blättern eine Unabhängigkeit von der Beleuchtungsrichtung als unleugbar zweckmässiger Umstand sich erweist. Allein ob Etwas zweckmässig ist oder nicht, lässt sich nur aus der Würdigung der besonderen Verhältnisse, für die, und der Umstände, unter denen es geschaffen ist, ermessen; und wenn man daran festhält, so glaube ich, dass diese Sache eine einfache Erklärung findet. *Hydrocharis* kommt eigentlich nur in kleineren Gewässern vor: Tümpel und Wassergräben sind ihr gewöhnlicher Standort; und auch hier hält sie sich vorwiegend nur am Rande des Gewässers auf. Erhebung des umgebenden Terrains, die hohe Vegetation der Uferpflanzen und Gebüsche müssen hier eine ringsum gleichmässige Beleuchtung der *Hydrocharis* in der Regel verhindern. Die Pflanze konnte mithin ihre natürliche Schwimmlage nur dann annehmen und behalten, wenn sie eben die Abhängigkeit ihrer Blattrichtungen vom Lichte verlor, wenn sie mithin nur zur Schwerkraft eine bestimmte Beziehung unterhielt. *Trapa* dagegen wächst vorzugsweise in grösseren Gewässern, wie Seen und Fischteichen, und sie liebt mehr die freie Höhe denn die Ränder derselben. Dort giebt es aber in der Regel keinen Schatten, und die Pflanze befindet sich mithin bei ihrer natürlichen Schwimmlage auch mit der Richtung der Beleuchtung in einer bestimmten Beziehung. Es war somit keine Veranlassung, dass sie im Kampfe ums Dasein die sonst den Blättern so vielfach eigenen Beziehungen zum Lichte abzulegen brauchte. Wohl möglich, dass auch die Verschiedenheit der beiderlei Ahnen, von denen diese Pflanzen ihre Descendenz ableiten, hierbei von Einfluss gewesen ist. *Trapa* hat in ihrer nächsten Verwandtschaft Gewächse, die sich als mehr oder weniger entschiedene Landpflanzen mit transversalheliotropischen Blättern zu erkennen geben. Die mögliche nahe Abkunft der *Trapa* von solchen liesse die grössere Stabilität jenes Merkmales an ihr natürlich erscheinen. Die nur aus Wasserpflanzen bestehende Familie der *Hydrocharideen* steht dagegen im Systeme so isolirt, dass ihre Descendenz von Gewächsen, deren Blätter die gewöhnlichen Beziehungen zum Lichte besitzen, jedenfalls eine ungleich weitläufigere gewesen ist, als bei *Trapa*, wenn sie überhaupt eine solche gehabt hat. —

Es mag nur erwähnt werden, dass auch andere Wasserpflanzen

mit schwimmenden Blättern in der Hauptsache sich wahrscheinlich den besprochenen Fällen anreihen. Bei *Nymphaea alba* und *Nuphar luteum* findet man die Blattstiele, welche hier von dem bodenständigen Rhizome entspringen, in ihrer Länge jedesmal der Entfernung bis zum Wasserspiegel ungefähr entsprechend, was bei Vergleichung tiefer und seichter Standorte sehr deutlich ist. Die Blattflächen haben, so lange sie unter Wasser sind, mehr oder weniger steile Richtung und nehmen erst auf dem Wasserspiegel horizontale Lage an.

Mit der Eigenthümlichkeit schwimmender Blätter, durch entsprechende Streckung der Stiele aus ihrem Substrate in das ihnen allein zusagende Medium der Luft sich zu versetzen, steht eine andere Eigenthümlichkeit bei den Landpflanzen in naher Beziehung, nämlich dass die aus unterirdischen Theilen über den Boden heraufwachsenden Glieder zu diesem Zwecke in dem Masse ihrer Längsstreckung nach der Tiefe des Punktes sich richten, von welchem sie entspringen. So wachsen die aus Rhizomen, Zwiebeln etc. hervorgehenden epigäen Sprosse und Blattstiele immer soweit in die Länge bis sie aus der Erde herauskommen. Zumal aber ist es bei der Keimung der Samen sehr deutlich, wie je nach der Tiefe, in welchen die letzteren ausgelegt sind, die sich streckenden oberen Keimtheile verschiedene Länge annehmen müssen um die Oberfläche des Bodens zu erreichen. Es liegt zwar nahe, hierbei an die Wirkung der Dunkelheit zu denken, welcher die betreffenden Theile im Boden ausgesetzt sind, weil man von allen derartigen Gliedern weiss, dass Lichtmangel an ihnen in ausgeprägter Weise Etiolement mit überaus geförderter Längsstreckung hervorbringt. Nach unseren Ergebnissen an den Wasserpflanzen gewinnt indess die Frage Berechtigung, ob auch in diesen Fällen die Beschaffenheit des Substrates das Längenwachsthum regulirt.

Es kam mir zunächst darauf an zu constatiren, dass und wie die Streckung aufwärtswachsender Keimtheile in gewissen Einzelfällen von der Tiefe der Versenkung im Boden abhängig ist. Ich verglich zu diesem Zwecke an folgenden Gewächsen die Längen der betreffenden Theile einmal bei oberflächlicher, das andere mal bei tief versenkter Aussaat. Beiderlei Versuche wurden gleichzeitig in nebeneinanderstehenden Blumentöpfen, die mit weissem Sande gefüllt waren, zur Sommerszeit angestellt.

*Linum usitatissimum* hat bekanntlich epigäe Cotyledonen; hier ist also das hypokotyle Stengelglied das der Streckung fähige. Das untere Ende desselben liegt an der Stelle, wo der Samen ausgelegt war, das obere Ende ist durch die Cotyledonen bezeichnet. Die Länge desselben an erwachsenen Keimpflanzen, deren Samen ober-

flächlich ausgelegt waren, bestimmte ich an einer Anzahl solcher zu durchschnittlich 27 Mm. Bei Aussaat in der Tiefe ist an dem erwachsenen hypokotylen Gliede der von der Aussaatstelle bis zur Bodenoberfläche reichende Theil und der über dem Boden stehende zu unterscheiden. Die Länge beider Stücke und des Ganzen giebt nachstehende Tabelle.

N <sup>o</sup>	Entfernung der Aussaatstelle von der Bodenoberfläche.	Länge des über dem Boden stehen- den Stengelstückes.	Länge des ganzen hypokotylen Stengelgliedes.
1	53 Mm.	2 Mm.	55 Mm.
2	63 "	0 "	63 "
3	53 "	13 "	66 "
4	45 "	19 "	64 "
5	57 "	0 "	57 "

In den Fällen, wo die Streckung des hypokotylen Gliedes die Cotyledonen nur bis an den Boden heraufgebracht hatte, war offenbar die Tiefe der Aussaat schon eine zu grosse, wie denn einige andere Individuen auch gar nicht über den Boden gekommen waren. Uebrigens sei bemerkt, dass die angegebenen Zahlen immer die geradlinigen Distanzen der betreffenden Punkte des Keimstengels bedeuten, dass letzterer aber oft kleine Krümmungen, zum Theil pfpfropfzieherartige Windungen zeigte, die von Widerständen des Bodens beim Aufwachsen herrührten.

Bei *Lepidium sativum* zeigt der Keimling denselben Wachsthumsmodus. Bei oberflächlicher Aussaat ist als durchschnittliche Länge des erwachsenen hypokotylen Gliedes etwa 20 Mm. anzunehmen. Bei versenkter Aussaat wurden dagegen diese Theile zu folgenden Längen gemessen: 39,5, 36,5, 45,5, 36.

*Tropaeolum majus* hat hypogäe Cotyledonen. Hier wird also das erste Internodium, welches auf die Cotyledonen folgt, in dem erforderlichen Grade gestreckt. Bei oberflächlicher Aussaat erzogene Keimlinge hatten eine durchschnittliche Länge des genannten Stengelgliedes im ausgebildeten Zustande von 36 Mm. Bei tief versenkter Aussaat erzogene Keimlinge hatten dagegen folgende Längen angenommen.

N <sup>o</sup>	Entfernung der Aussaatstelle von der Bodenoberfläche.	Länge des über dem Boden stehenden Internodienstückes.	Länge des ganzen ersten Inter- nodiums.
1	91 Mm.	36 Mm.	127 Mm.
2	72 =	33 =	105 =
3	84 =	27 =	111 =
4	85 =	33 =	118 =
5	69 =	40 =	109 =
6	74 =	26 =	100 =
7	76 =	31 =	107 =
8	60 =	25 =	85 =
9	70 =	28 =	98 =

Der Keimling von *Pisum sativum* hat ebenfalls hypogäe Cotyledonen, aber es sind mehrere auf die Cotyledonen folgende Internodien zur Streckung bestimmt. Diese tragen nur kleine Rudimente von Laubblättern, an denen eigentlich nur die Nebenblätter einigermaßen ausgebildet sind. Das dritte Blatt ist in der Regel erst ein vollständiges Laubblatt. Die Längen dieser drei Internodien an Keimlingen bei oberflächlicher Aussaat sind in der folgenden Tabelle für eine Anzahl von Individuen aufgezeichnet.

N <sup>o</sup>	Entfernung der Samen von dem		
	ersten Blattrudimente.	zweiten Blattrudimente.	dritten und fertigen Laubblatte.
1	6 Mm.	9 Mm.	32 Mm.
2	5,5 =	8 =	19 =
3	8 =	13 =	40 =
4	6 =	11 =	21 =
5	4,5 =	7 =	23 =
6	10 =	14 =	33 =
7	6 =	9,5 =	26 =

Wie dagegen bei tieferer Aussaat die Verhältnisse sich gestalten, giebt folgende Tabelle an.

№	Entfernung der Samen von			
	der Bodenoberfläche.	dem ersten Blattrudimente.	dem zweiten Blattrudimente.	dem dritten und fertigen Laubblatte.
1	46 Mm.	35,5 Mm.	42 Mm.	52 Mm.
2	59,5 "	54 "	62 "	84 "
3	65,5 "	54 "	61 "	70 "
4	53 "	30 "	47 "	58 "
5	74 "	56 "	79 "	(Das Blatt noch in der Knospe.)
6	69 "	34 "	50 "	(Das Blatt noch in der Knospe und noch unter der Erde.)

Aus diesen Messungen ist ersichtlich, wie es an jeder Keimpflanze gewisse Theile der Keimaxe giebt, die einer bedeutenden Streckung fähig sind, bei oberflächlicher Lage oder sehr seichter Vertiefung des Samens jedoch zu mässiger Länge anwachsen, bei tieferer Lage aber sich in dem Masse zu verlängern vermögen, dass wenigstens die zum Leben in der Luft bestimmten Theile des Keimpflänzchens dadurch über den Boden gehoben werden, dafern die Tiefe nicht so gross ist, dass sie überhaupt durch Wachsthum des Keimstengels nicht bewältigt werden kann. Dabei ist zwar das auch dann noch über dem Boden sich bildende Stück des in Rede stehenden Gliedes im Allgemeinen kürzer als das bei oberflächlicher Aussaat über dem Boden stehende ganze Glied. Indessen es kommt auch nicht selten vor und ist besonders deutlich aus den Angaben über *Tropaeolum majus* zu ersehen, dass das Stengelglied, obgleich es schon aus grosser Tiefe heraufgewachsen, dennoch oberhalb des Bodens noch eine Länge annehmen kann, die derjenigen nicht nachsteht oder wohl noch überlegen ist, welche bei oberflächlicher Aussaat dieses ganze Glied über dem Boden erreicht.

Die Frage nun, ob dieses geförderte Längenwachsthum hier nur als die Folge der Dunkelheit des Bodens, d. h. als Etiolement, oder ebenso wie die analoge Erscheinung bei den Schwimmpflanzen als Wirkung der Berührung mit einem unnatürlichen Medium zu betrachten ist, kann nur gelöst werden durch Anwendung eines durchleuchtbaren, im Uebrigen aber den Boden ersetzenden Mediums. Ich war Anfangs der Meinung, dass ich durch Anwendung von Wasser diesen Bedingungen gerecht werden könnte. Allein die Versuche schlugen hier bei allen angewendeten Sämereien mit Ausnahme einer einzigen fehl, indem die Samen, wenn sie gänzlich mit Wasser bedeckt

sind, nicht keimen, sondern faulen. Nur mit *Lepidium sativum* war ich glücklicher. Eine runde Glasplatte wurde mit weisser Gaze überzogen, und auf der einen Seite wurden unter der letzteren die Samen ausgelegt. Diese Vorrichtung kam auf den Boden eines Glasgefäßes zu liegen, so dass die mit den Samen besetzte Seite nach oben gekehrt war. Darüber wurde Wasser gegossen, jedoch zunächst nur soviel, dass die Samen von einer dünnen Wasserschicht überzogen waren, um die Diffusion mit der Atmosphäre möglichst wenig zu beeinträchtigen. Nachdem die Keimung begonnen hatte, füllte ich das Gefäß etwas höher mit Wasser an. Die aufwärtswachsenden Keimtheile traten durch die Lücken der Gaze heraus, die hypokotylen Stengelglieder richteten sich vertical aufrecht, die Cotyledonen breiteten sich wie in der Luft aus und erhielten grüne Farbe, trotzdem sie ganz von Wasser umgeben waren. Eine ungewöhnliche Streckung des hypokotylen Stengelgliedes trat aber nicht ein, die Cotyledonen blieben gänzlich unter Wasser, waren dabei lebendig und verrichteten ihre Functionen, wie die lebhaft Gasblasenabscheidung bei Insolation bewies. So wurde die Cultur gehalten bis der vollständige Abschluss der Streckung der hypokotylen Stengelglieder eingetreten war und die Plumula zu erstarken begann. Nachdem in dieser zweiten Periode noch einige Tage verstrichen waren, wobei sich bestimmt zeigte, dass keine Verlängerung jenes Stengelgliedes mehr stattfand, wurde der Versuch abgebrochen. Die hypokotylen Stengelglieder der ganz submers gebliebenen Pflänzchen waren nicht über 12 und nicht unter 9 Mm. lang, im Durchschnitte 10,4 Mm. Das ist aber sogar noch eine geringere Länge als die gewöhnliche von 20 Mm. im Durchschnitte, zu welcher das hypokotyle Glied in der Luft heranwächst, welche Verkürzung man vielleicht auf Rechnung der enormen Längenentwicklung setzen muss, welche die Wurzeln im Wasser annehmen.

Es schien mir jedoch wünschenswerth, auch über die Wirkung oder Wirkungslosigkeit eines festen Substrates, welches dem Lichte den Zugang verstatet, experimentell zu entscheiden, wobei zugleich sichere Aussicht vorhanden sein musste, auch diejenigen Landpflanzen in den Kreis der Untersuchung ziehen zu können, welche eine Keimung im Wasser nicht vertragen. Grobkörniger weisser Sand oder kleine farblose Glasperlen liefern einen Boden, welcher in mässig dicken Lagen, die im ersteren Falle jedoch dünner sein müssen, als im letzteren, noch viel Licht hindurchlässt. Da aber auch diese Substrate in der für tiefe Versenkung erforderlichen Dicke dunkel sind, so richtete ich verticale Schichten von entsprechender Dünne

her, in welche die Samen in beliebiger Tiefe ausgelegt wurden. Ich verband je zwei Glastafeln in paralleler Richtung unbeweglich mit einander, die einen in einer Distanz von 5—6 Mm., die anderen in einer solchen von 16 Mm. und stellte dieselben in verticale Richtung. Der Zwischenraum zwischen den ersteren wurde mit grobkörnigem weissem Sande gefüllt und war für kleinere Sämereien — *Lepidium sativum* und *Linum usitatissimum* — bestimmt; die andere Vorrichtung wurde mit farblosen Glasperlen von  $2\frac{1}{2}$  Mm. grösstem und  $1\frac{2}{3}$  Mm. kleinstem Durchmesser beschiekt und diente zur Aufnahme grösserer Samen — *Pisum sativum*. Da die Samen immer in die Mitte dieser Substratschichten ausgelegt wurden, so waren sie, ihre eigene Dicke nicht eingerechnet, höchstens durch eine Schicht jenes Substrates von halber Dicke von den Glastafeln getrennt. Ich überzeugte mich, dass eine Schicht des angewendeten Sandes von 3 Mm. und eine solche jener Perlen von 8 Mm. Dicke sehr viel Licht durchliess. Die Samen der eben genannten Pflanzen wurden in ungefähr derselben Tiefe unter die Oberfläche dieser Bodenschichten ausgelegt wie bei den Versuchen in gewöhnlichem Boden. Das Resultat war in allen Fällen übereinstimmend dieses, dass die sonst über die Bodenfläche hervortretenden Theile bestimmt unterirdisch blieben: sie ergrüntten und suchten sich so wie es an der Luft geschieht auszubreiten. Dieses war aber unter diesen Umständen nur sehr unvollständig oder gar nicht möglich. Die Cotyledonen event. die Plumula blieben beinahe an derselben Stelle, wo die Samen ausgelegt waren; das diese Blätter tragende Stengelglied blieb kurz und zeigte sich oft stark krüppelartig gewunden und gekrümmt, desgleichen die ergrüntten Blätter — ein Zeichen, dass die Pflanze hier die sonst bei Versenkung erfolgenden Streckungen nicht, vielmehr die normale Ausbreitung wie sie am Lichte in der Luft stattfindet, vorzunehmen bestrebt gewesen war.

Hiernach schliessen sich die Landpflanzen hinsichtlich der Ursachen der in Rede stehenden Wachstumsverhältnisse den Wasserpflanzen mit schwimmenden Blättern nicht an. Letztere vermögen unmittelbarer mechanischer Einflüsse, die aus der Berührung mit der besonderen Art des Mediums entspringen, inne zu werden, und je nach dem Andauern oder Schwinden dieser Einflüsse das Längenwachsthum der Stiele zu fördern oder zu hemmen. Jene vermögen dagegen auf derartige Einflüsse nicht in dieser Weise zu reagiren: unabhängig von der Art und der mechanischen Einwirkung des Mediums richtet sich das Mass der Streckung der betreffenden Keimtheile nur nach den bekannten fördernden oder hemmenden Einwir-

kungen, welche durch Dunkelheit oder Beleuchtung erzeugt werden. In der That sind auch gerade alle die Keimtheile, welche bei tiefer Versenkung die Erhebung der oberirdischen Theile über den Boden vermitteln, in hohem Grade des Etiolements fähig, und wenn man die ausserordentlichen Längen berücksichtigt, zu welchen dieselben heranwachsen, wenn sie oberhalb des Bodens im Finstern sich entwickeln, so ergibt sich, dass diese Streckungen vollkommen genügen, um jenes Resultat auch bei ungewöhnlich tief ausgelegten Samen hervorzubringen. Dies erklärt es aber auch vollständig, warum bei den Landpflanzen ein besonderes Hilfsmittel wie es bei den Schwimmpflanzen nothwendig ist, nicht erworben zu werden brauchte. Die echten Landpflanzen haben kaum je anders als in einem dunklen Boden gekeimt, und da musste allemal das Etiolement allein schon den Effekt hervorbringen. Ganz anders dagegen bei denjenigen Gewächsen, welche ohne eigentliche Wasserpflanzen zu sein, doch bei ihrem Standorte sehr oft in die Lage kommen müssen, unter Wasser sich zu entwickeln. In tiefen Gräben, Gruben und andern Bodenvertiefungen, die periodisch mit Wasser gefüllt sind, wächst nicht selten *Sagittaria sagittifolia* und *Alisma Plantago*, deren grundständige mit Spreiten versehene Blätter unter diesen Verhältnissen zu ganz ausserordentlichen Stiehlängen anwachsen können und dadurch in den Stand gesetzt werden, ihre Lamina über den Wasserspiegel zu erheben. Wenn echte Landpflanzen dauernd einigermassen hoch überschwemmt sind, so tritt keine Streckung der Blattstiele oder sonst eines Organes ein, um die Blattflächen über Wasser zu bringen, eine Erscheinung, die ganz im Einklange steht mit den Resultaten der oben beschriebenen Keimversuche von *Lepidium* unter Wasser.

## II. Richtung submerser Blätter.

Von einer gesetzmässigen Beziehung der Richtung submerser Blätter zum Horizonte lässt sich bei einer Anzahl Wasserpflanzen nicht reden; das sind diejenigen, bei denen diese Blätter geringe Breite und Dicke, aber ausserordentliche Länge haben und sich daher passiv ihrer Schwere überlassen und von den Bewegungen des Wassers getrieben werden, Eigenschaften, die sich oft auch auf die Stengel dieser Gewächse erstrecken. Eine andere Kategorie von Wasserpflanzen hat kurze oder doch mässig lange submerse Blätter, die einen bestimmten Winkel mit ihrem Stengel bilden können. An solchen Blättern ist ein zweifaches Verhalten zu beobachten. Ent-

weder halten sie eine bestimmte Richtung zur Verticale inne, sie sind nämlich mit ihrer Ebene der horizontalen Lage mehr oder weniger genähert, welche Richtung auch der Stengel einnehmen mag. Der Winkel, den das Blatt mit seinem Stengel bildet, ist also nach Richtung des letzteren verschieden und ändert sich mit dieser. Oder aber es besteht keine Beziehung der Richtung der Blätter zur Verticale, es bleibt vielmehr der Winkel zwischen Stengel und Blatt im Allgemeinen gleich, auch wenn der Stengel seine Richtung verändert, vorausgesetzt dass das Blatt in seinem natürlichen Medium submers sich befindet. Das erstere Verhalten ist nur denjenigen Blättern eigen, welche gleich den transversalheliotropischen Blättern der Landpflanzen einen differenten Bau beider Blattseiten besitzen, wobei die morphologische Oberseite als die für den Lichtgenuss vorzugsweise bestimmte sich kund giebt. Hierher gehört z. B. die Gattung *Callitriche*, sowie *Myriophyllum verticillatum* mit seinen oberen kammförmigen Blättern. Die fluthenden Stengel von *Callitriche* haben schiefe bis horizontale Richtung; nur die Endtheile sind etwas steiler aufwärts gerichtet. An allen Punkten des Stengels liegen die Blätter ungefähr horizontal, welche Richtung auch ihr Internodium haben mag, und zwar die eigentlich submersen ebenso wie die obersten, die auf der Wasseroberfläche schwimmen. Bei *Myriophyllum* sind die kammförmigen Blätter ebenfalls bestimmt wagerecht, indem sie von dem vertical aufrechten Stengel rechtwinklig abstehen. Das zweite Verhalten, welches durch den Mangel einer gesetzmässigen Beziehung der Blattrichtung zur Verticale charakterisirt ist, kommt z. B. den Najadeen, den Potameen mit submersen Blättern und den Ceratophylleen zu. Hier sind die Blätter nicht in der Weise mit einem differenten Baue zweier gegenüberliegender Seiten ausgestattet, dass nur die eine von beiden als die für den Lichtgenuss bestimmte erscheint. Die Blätter bilden hier rings um den Stengel ziemlich den gleichen Winkel mit diesem, und zwar in jeder Richtung, die derselbe zur Verticale einnimmt.

Wenn solche Gewächse aus dem Wasser in luftförmiges Medium gerathen, so tritt eine sehr auffällige Veränderung der eben dargelegten Blattrichtungen ein, durch welche erst die wahren Beziehungen aufgeklärt werden, in welchen sich dieselben zu den in verticaler Richtung wirkenden Naturkräften befinden. Von diesen Erörterungen sind selbstverständlich von vornherein diejenigen Gewächse auszuschliessen, deren submersen Blätter eine Vertauschung des flüssigen Mediums mit Luft überhaupt nicht vertragen, indem sie dabei alsbald vertrocknen, wie die *Najadeen* und *Potameen*. Dagegen

kommen z. B. die Arten von *Callitriche* beim Zurücktreten des Wassers oft am Ufer auf das Trockene und können bekanntlich auch unter solchen Umständen sich am Leben erhalten. Daher eignen sich diese sehr wohl zu Versuchen in der angegebenen Richtung. Wenn der Wasserspiegel soweit sinkt, dass die aufstrebenden Endstücke der Stengel von *Callitriche* frei in der Luft stehen, so bleiben die Blätter nicht in der bisherigen nahe horizontalen Lage, sondern richten sich meist in sehr auffälliger Weise steil abwärts. Die Krümmung erfolgt vorwiegend an der Basis des Blattes, und zwar derart, dass die morphologische Oberseite convex wird. Das Blatt legt sich also rückwärts dem Stengel an, wenn dieser ungefähr senkrecht steht. Hat derselbe dagegen eine schiefe oder horizontale Richtung, so wird es besonders deutlich, dass die Krümmung der Blätter lediglich zur Verticalen in einer gesetzmässigen Beziehung sich befindet, indem auch dann die Blätter abwärts geneigt sind: die an der zenithwärts gekehrten Stengelkante inserirten schlagen sich neben dem Stengel niederwärts, die an der entgegengesetzten Kante sitzenden wenden sich vom Stengel ab; und die links und rechts inserirten verlassen die Medianebene ganz, indem sie sich zur Seite niederbeugen. Diese Bewegungen werden nicht nur an den oberen normal schwimmenden, sondern auch an allen submersen gewesenen Blättern, mit Ausnahme der allerältesten beobachtet. Man kann sie immer hervorrufen, wenn man die genannten Gewächse in einen etwas feuchten, lufthaltigen Raum setzt.

Es könnte fürs Erste vermuthet werden, dass diese Abwärtskrümmung der Blätter in der Luft Folge einer Schlawheit derselben sei, die nur in der Luft zum Ausdrucke kommt, weil nur hier die Blätter schwerer als ihr Medium sind. Diese Vermuthung wird aber widerlegt schon durch die ungemene Schärfe, mit welcher die Krümmungen eintreten und welche an einem turgescirenden und zugleich sehr leichten Körperchen wie es diese Blätter sind, nimmermehr die Form einer durch Schlawheit bewirkten Senkung sein könnte. Sie wird ferner widerlegt durch die Thatsache, dass ältere Blätter, die keines Wachsthumes mehr fähig sind, an jenen Bewegungen nicht theilnehmen, obgleich gerade bei ihnen der Turgor der Gewebe gemindert ist und sie mit weit mehr Recht schlaff genannt werden könnten. Endlich verträgt sich aber diese Vermuthung durchaus nicht mit gewissen im Folgenden zu betrachtenden Erscheinungen, dass nämlich die Abwärtskrümmungen der Blätter beim Wiedereinsetzen in Wasser keinesfalls sofort, auch nicht nach mehreren Minuten, was doch dann der Fall sein müsste, wieder verschwinden, son-

dem dass dazu eine tagelange Dauer erforderlich ist, ja dass dieselben auch im Wasser unter ganz bestimmten äusseren Umständen dauernd erhalten bleiben. Man kann nach alledem die in Rede stehenden Bewegungen nur als aktive betrachten, hervorgebracht durch einen besonderen Wachstumsmodus der Blattbasis. Welcherlei Ursachen diese Wachstumsbewegungen auslösen und unter welchen Bedingungen dies stattfindet, soll durch die im Folgenden darzulegenden Versuche beantwortet werden.

1) Individuen von *Callitriche autumnalis* und *C. vernalis* wurden in einen inwendig feuchten vor Lichtzutritt geschützten Behälter gebracht. Nach einige Tage dauerndem Verweilen in der Dunkelheit hatten die Endstücke der Stengel, wo dies nicht schon anfangs der Fall war, sich genau vertical gestellt, und die Blätter waren jedesmal in ebenso ausgeprägte Abwärtskrümmung versetzt worden, wie es unter solchen Umständen bei Einwirkung des Lichtes zu geschehen pflegt. Hieraus folgt zunächst, dass die in Rede stehenden Bewegungen von der Lichtwirkung unabhängig sind, dass sie mithin bei ihrer bestimmten Beziehung zur Verticale nur als Wirkungen der Gravitation gedeutet werden können.

2) Eine Anzahl Individuen von *Callitriche autumnalis*, welche dem vorigen Versuche unterworfen gewesen waren, wurden darauf in Wasser gebracht, und zwar kam ein Gefäss mit solchen sogleich wieder ins Dunkle, während ein anderes der täglichen Beleuchtung ausgesetzt wurde. An den letzteren Individuen bemerkte man schon nach 24 Stunden, dass die Blätter der natürlichen Lage sich genähert hatten, und nach zwei- bis dreimal 24 Stunden war dieselbe wieder vollständig erreicht worden. Insbesondere hatten sich die Blattrosetten, welche die obersten schwimmenden Blätter bilden, wieder in früherer Vollständigkeit ausgebreitet, aber auch die submersen Blätter standen wieder ziemlich wagrecht; nur die ältesten hatten sich nicht oder sehr unvollständig in die neue Lage begeben. — Diejenigen Individuen dagegen, welche gleichzeitig unter genau denselben äusseren Umständen, jedoch unter dauerndem Ausschlusse der Beleuchtung wieder ins Wasser gesetzt worden waren, und welche nach zweimal 24 Stunden das erste Mal zur Betrachtung ans Licht gebracht wurden, zeigten dabei noch sämtliche Blätter in der geneigten Richtung, die sie vorher während ihres Verweilens in der Luft angenommen hatten. Sie wurden dann noch mehrere Tage im Wasser unter Abschluss des Lichtes gehalten, ohne dass sich auch nur im Entferntesten ein anderes Resultat herausstellte. Nachdem länger als eine Woche vergeblich auf eine Veränderung gewartet worden war, brachte

ich die Cultur dauernd ins Helle. Schon nach kurzer Zeit war jetzt der Anfang der Bewegung unverkennbar, und nach einigen Tagen hatten sich alle Blätter, die noch am Leben waren (während der langen Verdunkelung hatte das Absterben der Blätter von den ältesten an ziemliche Fortschritte gemacht), wieder horizontal gestellt. — Diese Versuche beweisen, dass die Bewegungen, welche die horizontale Richtung dieser Blätter zum Ziele haben, und mithin diese Richtungen selbst als alleinige Effecte der Beleuchtung zu betrachten, mit anderen Worten, dass die in Rede stehenden Blätter transversalheliotropisch sind. Zugleich aber ist der Beweis geliefert, dass die Berührung der Blätter mit Wasser eine nothwendige Bedingung für diese Action des Lichtes ist.

3) Individuen von *Callitriche autumnalis* wurden zunächst unter Fortdauer der Beleuchtung ausser Wasser gebracht und nachdem die Abwärtskrümmung der Blätter eingetreten war, wieder ins Wasser gesetzt; und zwar wiederum eine Partie im Dunkeln, eine andere im Lichte. Nach zwei- bis dreimal 24 Stunden hatten die letzteren alle ihre Blätter wagerecht gestellt, während an den ins Dunkle gesetzten Individuen die Blätter nicht aus ihren bisherigen Lagen gekommen waren. Nachdem die letzteren nun noch einige Zeit in constanter Dunkelheit ohne Veränderung zugebracht hatten, setzte ich sie der täglichen Beleuchtung aus und sah nunmehr die Blätter in kurzer Zeit wieder in ihre natürliche Richtung zurückkehren. Dieser Versuch liefert den nämlichen Beweis, den wir aus dem vorigen ableiteten.

4) Im Lichte submers gehaltene und normal entwickelte Individuen von *Callitriche autumnalis* versetzte ich ohne sonst etwas zu ändern in dauernde Dunkelheit. Hier blieben sie länger als eine Woche, ohne dass die Blätter eine andere Richtung annahmen. Die Pflanzen erhielten sich am Leben, veränderten ihre grüne Farbe nicht, kamen aber nicht zu einem merklichen Fortschritte der Vegetation, so dass auch ein neues Erscheinen von Blättern nicht stattfand. Aus diesem Versuche ergiebt sich, dass auch wenn die Ursache der horizontalen Blattrichtung, nämlich das Licht geschwunden ist, diese Richtung, sobald sie einmal erreicht ist, doch bestehen bleibt, solange die Bedingung derselben, nämlich die submerse Lage des Blattes gegeben ist, dass mithin hier auch der positive Geotropismus, welcher die Senkung der Blätter bewirkt, an eine bestimmte Bedingung, nämlich an das Berührtsein der Blätter von Luft geknüpft ist.

Es lässt sich mithin das Verhalten der besprochenen submersen Wasserpflanzen in das einfache Resultat zusammenfassen: die Blätter

haben Transversalgeotropismus, aber die Bedingung desselben ist die Berührung der Blätter mit Wasser; sie haben ferner positiven Geotropismus, und dessen Bedingung ist die luftförmige Beschaffenheit des Mediums. Man erkennt leicht, dass diese Einrichtung ihr Zweckmässiges für diese Gewächse hat: wenn das Wasser allmählich unter sie sinkt, so ist das Zurückschlagen der Blätter nach unten ein letztes Mittel, um diese eigentlich für den Aufenthalt im Wasser eingerichteten Organe noch solange als möglich in ihrem Elemente zu lassen. Wahrscheinlich hat auch das nahe Anliegen herabgeschlagener Blätter am verticalen Stengel die vortheilhafte Folge, dass in den so gebildeten Zwischenräumen Flüssigkeit durch Capillarität festgehalten, beziehentlich heraufgezogen werden kann, was bei horizontaler Lage des Blattes unmöglich sein würde.

### Schlussbemerkungen.

Die im Vorstehenden gewonnenen Resultate gestatten auch einige Schlussfolgerungen allgemeinerer Natur hinsichtlich der Wirkung des Lichtes und der Schwerkraft auf das vegetabilische Wachsthum überhaupt.

Nachdem nunmehr die Frage nach der Mechanik der durch Licht und Schwere ausgelösten Bewegungen pflanzlicher Organe dahin entschieden ist, dass die letzteren auf einem Wachsthumprocesse der das Organ constituirenden Zellhäute beruhen, scheinen die Ansichten auf diesem Gebiete wieder nach einer anderen Richtung auseinander gehen zu sollen. Bei der nun vorliegenden Frage, welches der Zusammenhang ist zwischen der Einwirkung jener Kräfte und dem gegen die Richtung der letztern nach einem bestimmten Gesetze orientirten Wachstume der Zellmembranen, bemüht sich diejenige Schule, welche alle Lebenserscheinungen auf anorganische Kraftwirkungen zurückzuführen sucht, die Möglichkeit mechanischer Processe in den Zellen und Geweben darzuthun, welche die handgreiflichen unmittelbaren Wirkungen jener Kräfte und zugleich die nächste Ursache der gedachten Wachsthumstypen der Zellhäute sein könnten.

Bei der Mannichfaltigkeit der geotropischen und heliotropischen Bewegungsformen, die gegenwärtig als positiver und negativer sowie als Transversal-Geotropismus und -Heliotropismus bekannt sind, bezweifle ich die Möglichkeit, jeder einzelnen dieser Bewegungsformen einen mechanischen Vorgang in den Geweben, welcher Folge der Kraftwirkung und Ursache des Wachsthumsmodus zugleich wäre, zu

suppliren, wie es Ciesielski<sup>1)</sup> zunächst für den einen Fall des positiven Geotropismus in den Wurzelspitzen versucht hat.

In noch höherem Grade bringen mich die Ergebnisse der vorstehenden Untersuchungen von der Zulässigkeit einer solchen Anschauungsweise zurück. Wenn z. B. die Blattstiele der *Hydrocharis* jederzeit beliebig zu negativem oder zu transversalem Geotropismus veranlasst werden können, je nachdem man sie mit allen Theilen submers hält oder ihrer Blattoberseite die Berührung mit Luft gestattet, so haben wir hier einen Fall, wo einunddasselbe Organ fortwährend die Fähigkeit zu ganz verschiedenen Reactionen auf die nämliche äussere Kraftereinwirkung in sich trägt, wozu es nichts weiter als eines Wechsels gewisser äusserer Umstände bedarf, dessen Folge doch unmöglich eine Umkehr der mechanischen Wirkungen jener Kraft in der Pflanze sein kann. Ich sehe mich dadurch nur noch bestimmter zu der Ansicht gedrängt, die ich ohnlängst ausgesprochen habe<sup>2)</sup>, indem ich die Vermittelung zwischen der Kraftwirkung und den zur Richtung der letzteren orientirten Wachstumsformen in einem Instincte der Pflanze suchte. Ich habe mich dieses Ausdruckes bedient, weil ich zwischen dem, was man im Thierreiche darunter versteht, und dem, was ich hier die Pflanze ausüben sehe, keinen wesentlichen Unterschied finden kann. Es werden nur die Reactionen, die das Thier auf gewisse Einwirkungen instinctmässig in stets gleicher Weise folgen lässt, mit Kräften ausgeführt, wie sie dem Thiere, die analogen Erscheinungen im Pflanzenreiche mit solchen, wie sie der Pflanze zur Verfügung stehen. Das Hauptgewicht der Erklärung lege ich darauf, dass dieses Verhalten der Pflanze als ein Resultat der natürlichen Züchtung hingestellt wird. In den Blüthen sehen wir die mannichfaltigsten Einrichtungen hinsichtlich der relativen Länge, Lage und Richtung der einzelnen Theile, sowie vielfach auch hinsichtlich der Richtung der ganzen Blüthe zum Horizonte bei allen Individuen regelmässig wiederkehren, und wir wissen, dass alles dieses in der innigsten Beziehung zum Zwecke der Bestäubung steht. Es dürfte wohl gegenwärtig Niemanden geben, der noch behauptete, dass diese Einrichtungen nicht durch natürliche Züchtung entstanden, vielmehr als ursprünglich gegebene nothwendige Folgen aller der physikalisch-chemischen Einwirkungen zu betrachten seien, denen jede Pflanze unter den irdischen Verhältnissen ausgesetzt ist. Alle diese Einrichtungen, und zumal die Richtungsver-

1) Untersuchungen über Abwärtskrümmung der Wurzel. Breslau 1872.

2) Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870.

hältnisse der Theile sind hier oft bei grosser Verwandtschaft, und selbst nach Varietäten und Individuen, so leicht variabel, dass wir sie nicht anders denn als nach freier Wahl angenommene Eigenheiten betrachten können, und wollten wir sie dennoch als die strengen Folgen der anorganischen äusseren Naturkräfte ansehen, so müssten wir bei der grossen Leichtigkeit, mit der die Natur je nach Bedürfniss sie anbringt oder weglässt, eine Veränderlichkeit und Umkehr der allgemeinen inneren mechanischen Zustände der Pflanze, wie sie die antivitalistische Schule zur Erklärung bedarf, voraussetzen, welcher das Gepräge der Unwahrscheinlichkeit nur allzusehr anhaftet. Haben wir aber auf diesem Gebiete der natürlichen Züchtung ihr Recht eingeräumt, so werden wir auch bei den Einrichtungen, welche die vegetativen Organe für ihre Functionsverrichtungen bedürfen, nicht allein durch die blosser Consequenz, sondern durch die richtig eruirten Thatsachen vielleicht noch mit viel grösserem Zwange zu der gleichen Auffassung uns verwiesen sehen. In der gesetzmässigen Beziehung zwischen der Gravitation oder dem Lichte und dem Wachsthumsgange vieler vegetativer Pflanzenglieder erblicke ich daher nicht ein wahres Verhältniss von Ursache zu Folge, sondern eine erst allmählich enger und enger gestiftete Association zweier Vorgänge, die bis heute niemals in causalem Nexus gestanden haben, obgleich sie nun nach Vollendung der natürlichen Züchtung den Schein eines solchen documentiren. Gravitation und Licht sind nicht die Erreger jener Wachstumsformen, sondern die Pflanze bedient sich ihrer nur als Merkmale, an denen sie abmisst, wieviel sie noch zu leisten hat, bis das durch Wachsthum zu richtende Glied seine vortheilhafteste Lage erreicht hat.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass diese Auffassung *a priori* gerade ebenso berechtigt ist wie diejenige, welche zwischen den Wirkungen der Gravitation oder des Lichtes und den Krümmungen wachsender Pflanzentheile ein Verhältniss von Ursache und Folge erblickt, indem keine Thatsache bekannt ist, welche mit ihr im Widerspruche steht, und dass ihr jedenfalls der Vortheil einer einfachen, naturgemässen, mit vielen anderen Erscheinungen analogen Erklärbarkeit zukommt. Was hier noch zu erklären wäre, ist nur die Art und Weise, wie der Pflanze die Empfindung (*sit venia verbo*) der Gravitationsrichtung etc. vermittelt wird. Aber diese Frage führt uns schon weit über das Gebiet der pflanzlichen Bewegungen hinaus. Sie fällt zusammen mit den Fragen, wie überhaupt alle diejenigen äusseren Eindrücke, wie namentlich der Aggregatzustand und andere

Beschaffenheiten der Medien u. dergl., nach denen die Pflanze ihre Organisation richtet, von derselben percipirt werden, d. h. in welchen Molecularvorgang dieselben zunächst in der Pflanze umgesetzt werden, und was hier aus diesem wiederum weiterhin wird. Ich bin der Meinung, dass dies ein Gebiet ist, wo man gegenwärtig vielleicht speculiren, noch nicht aber zu exacten Resultaten kommen kann.

Die Darlegung der hier ausgesprochenen Anschauung mag vielleicht gegenwärtig nicht unnütz sein, wo man mit besonderer Vorliebe die Einwirkungen der anorganischen Kräfte auf den vegetabilischen Organismus studirt. Ich bin in hohem Grade von der Erspriesslichkeit dieser Fragen überzeugt, vorausgesetzt, dass sie richtig gestellt werden. Aber ich kann mich des Eindruckes nicht erwehren, als mische man hierbei vielfach Heterogenes untereinander. In den gesetzmässigen Beziehungen äusserer Kraftereinwirkungen zu gewissen Lebenserscheinungen erblicke ich zum Theil ein wahrhaft causales Verhältniss; letztere sind die directen Folgen jener noch allgemeinen, nicht auf die organischen Reiche beschränkten Naturgesetze, welche vor den Organismen da waren, und über welche die natürliche Züchtung keine verändernde Macht hatte, mit denen sie überall als mit einem unabänderlich Gegebenen arbeiten musste. Zum Theil aber erkenne ich in jenen Beziehungen zufällig, nämlich durch die natürliche Zuchtwahl gewordene Associationen zwischen einer äusseren Kraftwirkung und einem Lebensvorgange, die in gar keinem inneren Causalverhältnisse zu einander stehen; die darum auch keine allgemeine Geltung haben, sondern je nach den bei der Zuchtwahl zu befriedigenden Bedürfnissen bald in dieser bald in jener Combination gefunden werden. Die Wirkungen der Wärme auf den vegetabilischen Organismus, vielleicht auch manche solche des Lichtes, desgleichen die oxydirende Wirkung des Sauerstoffes auf das lebendige Protoplasma mögen zu der ersteren Kategorie von Erscheinungen gehören. Die nach den Richtungen der Gravitation und der Lichtschwingungen sich richtenden Wachstumsformen vieler Pflanzenglieder sind sehr wahrscheinlich Erscheinungen der zweiten Kategorie, und hierin nicht die einzigen.

Leipzig, im Februar 1872.