

Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten bedingen.

Von

J. Baranetzky.

(Mit 20 Textabbildungen.)

Von allen den Fällen, wo oberirdische Pflanzenorgane eine nicht verticale Lage annehmen, erregten die vegetativen Seitenäste am wenigsten das Interesse der Physiologen, und die ihre Richtung bestimmenden Ursachen blieben bis jetzt vielleicht am wenigsten aufgeklärt. Es darf gesagt werden, dass seit Knight und bis zum 70. Jahre diese Frage auch nicht einmal berührt wurde. Nachdem der genannte Forscher durch seine genialen Versuche gezeigt hatte, dass es die Schwerkraft sei, durch deren Einwirkung die Lage der verticalen Hauptachsen bestimmt wird, wurde von ihm in Bezug auf die Seitenäste die Meinung ausgesprochen, diese Organe seien durch die Schwerkraft in derselben Weise beeinflusst; wenn sie aber trotzdem die senkrechte Lage gewöhnlich nicht erreichten glaubte Knight, ihrem trägeren Wachsthum und dem Einfluss der eigenen Schwere dies zuschreiben zu müssen.¹⁾ Seit dieser Zeit wurde betreffend der Seitenäste nicht nur von Seiten der älteren Physiologen, wie De Candolle, Dutrochet, Meyer, sondern auch der neueren, Sachs²⁾, Hofmeister³⁾, im Ganzen nur die Ansicht Knight's wiederholt, ohne zu versuchen, dieselbe experimentell zu prüfen, bezw. zu begründen. A. B. Frank war der erste, welcher die physiologischen Eigenschaften der nicht verticalen Organe und die Ursachen, welche die Lage solcher Organe zum Horizonte bedingen, zum Gegenstande einer speciellen Untersuchung machte.⁴⁾ Der Umfang der Aufgabe, die der genannte Forscher sich zum Lösen vorgenommen hat, war ausserordentlich gross, da er in den Kreis seiner Untersuchungen nicht allein die Seitenäste der Nadel-, Laubbäume und Sträucher, sondern auch die kriechenden Stengel und die Blätter hereingezogen hat. Was die erste Category dieser Objecte betrifft, so ist Frank zu der

1) T. A. Knight in Ostwald's Klassiker pag. 8 und 9.

2) J. Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie, 1865; im Capitel „Schwerkraft“.

3) W. Hofmeister, Die Lehre von d. Pflanzenzelle, 1867, pag. 286.

4) J. R. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung v. Pflanzentheilen. 1870.

Ueberzeugung gekommen, dass, wenn auch die normale Lage der Seitenäste — Lage, welche der Verfasser immer als „horizontal“ bezeichnet — wirklich durch die Schwerkraft allein bestimmt wird, so wird doch hier die Gleichgewichtslage zur Schwerkraftwirkung eben bei der horizontalen Lage der Axen erreicht — eine besondere geotropische Eigenschaft, welche Frank als „Transversalgeotropismus“ bezeichnete. Den Seitenästen der untersuchten Objecte hat Frank ausserdem physiologische Bilateralität zuerkannt, weil sie dem Zenite immer eine bestimmte Flanke zukehrten. Solche Schlüsse wurden aus Versuchen gezogen, welche darin bestanden, dass wachsende Sprosse, ohne von der Pflanze abgetrennt zu werden, in aufwärts oder abwärts senkrechte Lage gebracht werden, oder bei den horizontal gelassenen Sprossen wurde die frühere Unterseite nach oben gekehrt. In den ersteren Fällen krümmten sich die Sprosse so lange, bis sie wieder die horizontale Lage erreichten, indem sie dabei immer die frühere Oberseite nach oben kehrten, im letzteren Fall erfuhren die Sprosse nur eine Axendrehung von 180° , welche die frühere Oberseite wieder nach oben brachte. Ganz gleiche Resultate wurden erhalten, wenn die Versuchstriebe verfinstert wurden, woraus Frank ersehen konnte, dass die besagten Bewegungen der Sprosse und ihre definitive Stellung ausschliesslich durch die Schwerkraft bedingt werden. An dieser Stelle werde ich die Versuche von Frank nicht ausführlicher beschreiben, weil ich im Folgenden noch vielfach Gelegenheit haben werde, zu denselben wiederzukehren.

Auf Frank's Arbeit folgte bald diejenige von Hugo de Vries, welche zum Zwecke hatte, die etwaige Existenz einer von Frank vermutheten besonderen Form von Geotropismus bei den oberirdischen Organen zu prüfen.¹⁾ Die Untersuchungen von de Vries beziehen sich wesentlich auf die Blätter, von welchen schon Sachs gelegentlich bemerkte, dass sie, während sie im jüngsten Stadium dicht an die Knospe angedrückt bleiben, sich im späteren Alter von dieser abbiegen — eine Erscheinung, welche nur durch das ungleiche Längenwachsthum der Ober- und Unterseite in verschiedenen Entwicklungsstadien zu erklären wäre. Nähere Untersuchungen zeigten de Vries, dass den Blattstielen und Blatttrippen auch wirklich die Eigenschaft eines ungleichmässigen Wachsthum zukommt, welches eine diesen Theilen inwohnende und von den äusseren Factoren unabhängige Erscheinung ist. Beim Austreten der Blätter aus den Knospen wachsen ihre

1) Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, Bd. I pag. 223.

Stiele und Hauptrippen stärker auf ihrer morphologischen Oberseite, welche Eigenschaft von de Vries als „Epinastie“ bezeichnet wurde; im jüngsten Zustande hingegen überwiegt das Wachstum der Unterseite — die Organe sind zu dieser Zeit „hyponastisch“. Wird von einem noch wachsenden Blatte der Stiel sammt der von der Lamina befreiten Hauptrippe im dunklen, feuchten Raume vertical gestellt, so machen sie eine Krümmung auf ihre Unterseite (Epinastie). Werden solche Objecte horizontal gelegt, die einen mit der morphologischen Oberseite nach oben, die anderen nach unten, so krümmen sich bei den meisten Pflanzen die beiden nach oben, doch im ungleichen Grade. Die mit ihrer Unterseite nach oben gekehrten Blattstiele krümmen sich immer viel stärker, ja bei manchen Pflanzen wird die Aufwärtskrümmung überhaupt nur in dieser Lage beobachtet, während bei der normalen Lage im Gegentheil nur die (schwachen) Krümmungen nach unten entstehen. Die horizontal gelegten, aber mit einer Seitenflanke nach oben gekehrten Blattstiele krümmen sich auf ihre Unterseite und zugleich nach oben so, dass jetzt eine Krümmung in der geneigten Ebene gebildet wird. Aus diesen Versuchen ist de Vries zu der Ueberzeugung gekommen, dass den Blattstielen und den Blattrippen der normale negative Geotropismus eigen ist, dem aber im späteren Entwicklungszustande die Epinastie entgegenwirkt; die normale Richtung dieser Organe wird somit durch Zusammenwirken der beiden Agente bestimmt. Aehnliche Versuche wurden mit Blüthenschaften verschiedener krautartiger Pflanzen und schliesslich auch mit vegetativen Trieben einiger Bäume und Sträucher gemacht. Solche Triebe, von den Pflanzen abgeschnitten, wurden entblättert und in geschlossenen, feuchten Kästen horizontal gelegt, wobei wieder bald die morphologisch obere, bald die untere Seite nach oben gekehrt wurde. In diesen beiden Fällen krümmten sich die Triebe ebenfalls ungleich und zwar so, dass betreffend *Tilia parvifolia*, *Pyrus Malus* und *Philadelphus gordonianus* de Vries auf das Vorhandensein der epinastischen Eigenschaften bei diesen Arten schliessen musste. Im Gegentheil, bei *Prunus avium*, *Ulmus campestris*, *Corylus Avellana*, *Evonymus verrucosus*, *Cotoneaster vulgaris* und *Picea nigra* krümmten sich die umgekehrt gelegten Triebe meistens abwärts, woraus der Verfasser auf ihre Hyponastie glaubte schliessen zu müssen.

Ebenso wie Frank betrachtet also de Vries die vegetativen Seitentriebe als physiologisch bilaterale Gebilde. Indem aber nach der Auffassung von Frank die geneigte Lage dieser Gebilde ausschliesslich durch die Schwerkraft bestimmt wird, findet de Vries

in ihnen nur den normalen negativen Geotropismus, ihre geneigte Lage erklärt er dabei zum Theil durch den Eingriff der Epinastie, welche dem Geotropismus entgegenwirkt. In der Epinastie ersieht somit de Vries einen der verbreitetsten Factoren, durch dessen Eingriff verschiedene negativ geotropische Organe und unter anderen die Seitentriebe gewisser Bäume und Sträucher eine mehr oder weniger geneigte Lage behalten. Den meisten der letztgenannten Objecte, ungeachtet ihrer geneigten Lage, ist doch nach de Vries, im Ganzen, die Hyponastie eigen, eine Eigenschaft, welche mit dem negativen Geotropismus zusammenarbeitet. Für solche Fälle betrachtet der genannte Physiologe die eigene Schwere der Triebe als einen sonstigen Factor, welcher fähig ist, die gesammte Wirkung des Geotropismus und der Hyponastie zu überwinden. Abgeschnittene Triebe verschiedener Arten, deren Blätter bald entfernt, bald belassen wurden, legte de Vries in den feuchten Kammern horizontal mit der Oberseite nach oben und fand dabei, dass z. B. bei *Evonymus verrucosus*, welcher Strauch nach den früheren Versuchen als hyponastisch erkannt wurde, nach oben nur der entblätterte Trieb sich gekrümmt hat. Andererseits, als bei den am Stocke verbliebenen (hyponastischen) Trieben von *Ulmus*, *Corylus* die Blätter entfernt wurden, richteten sich die so erleichterten Triebe nach einigen Tagen stärker empor. Axendrehungen, die von Frank an den gegen den Zenith umgekehrt gewendeten horizontalen Trieben beobachtet wurden, erklärt de Vries als Folge der ungleichmässigen Belastung mit den Blättern, weil diese Drehungen nur an den beblätterten Trieben zu beobachten waren; wurden aber die Blätter entfernt, so richteten sich nur die Triebe steiler, die Drehungen blieben aber ganz aus.

Was die Untersuchungen von de Vries betrifft, so ist überhaupt zu bemerken, dass hier den Versuchen mit vegetativen Trieben der Holzgewächse am wenigsten Raum ertheilt worden ist. Ausser dass diese Versuche wenig zahlreich sind, wurden die Triebe in ihren normalen Entwicklungsbedingungen (am Stocke) beinahe gar nicht beobachtet. Die oben angeführten Versuche aber, die zum Zwecke hatten, das etwaige Vorhandensein der Epi- resp. Hyponastie in den Seitentrieben zu constatiren, sind in mancher Hinsicht im Stande, gewisse Zweifel zu erwecken. Zu solchen Versuchen wurden kleine Abschnitte der Triebe angewendet, welche Abschnitte bei *Prunus avium* z. B. eine Länge von nur $2\frac{1}{2}$ cm hatten, wobei auch die Blätter entfernt wurden. Wenn auch der Verfasser jedesmal die Zuwachse in seinen Versuchstrieben angibt (bei der genannten Kirsche um 1 mm

in 24 Stunden), so kann doch mit Bestimmtheit gesagt werden, dass bei solchen Bedingungen das Wachsthum nur eine kurze Zeit gedauert haben konnte. Soll aber dieses Wachsthum wirklich von verschiedenen Factoren beeinflusst werden, so wäre nicht unmöglich, dass dabei nur der Einfluss eines vorherrschenden von ihnen sich deutlich kundgibt. In dieser Weise wären vielleicht einige Resultate von de Vries zu erklären, welche der genannte Autor nicht genug gewürdigt hat, aus denen aber bei den Trieben von *Evonymus verrucosus* vielmehr auf den „Transversalgeotropismus“ im Sinne Frank's und bei solchen von *Ulmus campestris* auf den positiven Geotropismus selbst geschlossen werden dürfte. In der That krümmten sich bei dem ersteren dieser Objecte die horizontal gelegten Triebe ganz gleich, ob sie mit der oberen oder unteren Seite dem Zenithe zugekehrt waren, nur war ihre Krümmung nach den entgegengesetzten Seiten gerichtet. Bei den Trieben von *Ulmus* war bei den nämlichen Bedingungen die Krümmung nach unten selbst stärker als diejenige nach oben (l. c. pag. 269). Später werden wir auch wirklich sehen, dass weder die Triebe von *Prunus avium*, noch diejenigen von *Evonymus* oder *Ulmus* hyponastisch sind; die letzteren sind im Gegentheil entschieden epinastisch. Die Krümmungen der entlaubten horizontal gelegten Triebe waren, wie wir sehen werden, wahrscheinlich infolge der Ausgleichung einer geotropischen Spannung entstanden.

Aus der hier gegebenen kurzen Uebersicht ist zu sehen, dass die Untersuchungen von de Vries, insoweit sie die vegetativen Seitentriebe betreffen, ihrer Unvollständigkeit und zum Theil der mangelhaften Methode wegen kaum dazu ausreichen, die Ergebnisse von Frank, welche an unverletzten, normal wachsenden Trieben gewonnen wurden, genügend zu beleuchten. Wie aber Frank das Verdienst gehört, die betreffende Frage zum ersten Male einer näheren Erforschung unterworfen zu haben, so sind die Versuche von de Vries insofern von Bedeutung, als sie den Einfluss einiger neuer Factoren auf die Lage der nicht verticalen Organe auf experimentalem Wege wahrscheinlich gemacht haben. Im Folgenden werden wir auch sehen, dass die Richtung der vegetativen Seitennäste der Holzgewächse in der That nebst ihrem Geotropismus noch durch gewisse andere physiologische Eigenschaften bestimmt wird. Diese Eigenschaften sind aber theilweise von einer anderen Natur als de Vries meinte und ich werde deshalb mit der Untersuchung einer physiologischen Eigenschaft beginnen, welche für die geneigte Lage der Seitentriebe von überwiegender Bedeutung ist.

I. Die Eigenschaft der Gegenkrümmung.

Von H. Vöchting wurde zuerst die Erscheinung bemerkt, dass, wenn geotropisch gekrümmte Stengel oder Wurzel an den Klinostaten gesetzt werden, bevor das Wachsthum in der gekrümmten Region aufgehört hat, so wird die Krümmung zum Theil oder auch vollständig ausgeglichen. Diese Erscheinung, die der genannte Physiologe als „Rectipetalität“ bezeichnete, erklärte er als Folge gewisser innerer Ursachen, welche das Streben der Axenorgane zum geradlinigen Wachsthum bestimmen. Mit dem Aufhören der Schwerkraftwirkung sollen diese inneren Ursachen in Wirkung treten, was zum Geradestrecken des gekrümmten Theiles führt.¹⁾ Früher hat schon Pfeffer als „Eigenrichtung“ die Eigenschaft verschiedener Organe bezeichnet, in Bezug auf andere Theile oder Organe eine bestimmte Richtung anzunehmen²⁾ und die Rectipetalität von Vöchting wäre nur als ein besonderer Fall der von Pfeffer angegebenen Eigenschaft zu betrachten. Unlängst wurden Vöchting's Versuche von Czapek wiederholt und dieselben Resultate erhalten.³⁾ Ausser den geotropisch gekrümmten Organen wurden von Czapek auch Versuche über das Verhalten am Klinostaten der mechanisch aufgezwungenen Krümmungen ausgeführt. Er liess die Wurzelspitzen in enge gebogene Glasröhrchen einwachsen, wodurch ihnen eine Krümmung ertheilt wurde. Nachdem die Wurzelspitzen befreit wurden, glich sich ihre Krümmung am Klinostaten wieder aus. Bei diesen Versuchen mussten die Wurzelspitzen ziemlich lange in den Röhrchen verbleiben, während welcher Zeit die aufgezwungene Krümmung voraussichtlich durch das effective Wachsthum fixirt worden war. Somit dürfte eine solche Krümmung als analog jeder anderen durch ungleichseitiges Wachsthum entstandenen Krümmung angesehen werden. Als aber den wachsenden Wurzeltheilen eine rein mechanische Krümmung ertheilt wurde, verblieb diese Krümmung am Klinostaten unverändert und die Wurzelspitze wuchs in gerader Richtung weiter. Czapek stellt die Frage: erfolgt denn die Geradestreckung der Krümmungen am Klinostaten durch gleichmässiges Wachsthum der Innen- und Aussen-seite oder durch beschleunigtes Wachsthum der Innenseite? Unmittelbare mikroskopische Messungen der am Klinostaten befindlichen geotropisch gekrümmten Wurzeln zeigten dem Verfasser keinen Unterschied

1) H. Vöchting, Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Bd. pag. 347.

3) Jahrbücher für wiss. Botanik Bd. XXVII pag. 308.

im Wachstum der beiden Seiten der Krümmung. Geometrische Erwägungen haben ihn aber zu der Ueberzeugung geführt, dass beim gleichmässigen Wachstum die Geradestreckung nur äusserst langsam erfolgen könnte und darum glaubt er diese Geradestreckung dem beschleunigten Wachstum der Innenseite zuschreiben zu müssen. Doch weder Vöchting noch Czapek haben versucht, die physiologische Natur des Processes, welcher die Ausgleichung der Krümmungen am Klinostaten bestimmt, näher zu studiren. Von Rectipetalität oder Autotropismus (Czapek) wird von den genannten Physiologen nur als vom beschleunigten Wachstum der Innenseite geredet, das so lange andauert, bis die Krümmung mehr oder weniger ausgeglichen wird. In Wirklichkeit stehen wir hier vor einer mehr complicirten Erscheinung, deren physiologische Natur einer näheren Erforschung fähig ist und welche, wie wir sehen werden, einen wesentlichen Factor ausmacht, von dem die geneigte Lage der Seitentriebe bei der Mehrzahl unserer Holzarten abhängt.

Zum ersten Male habe ich die betreffende Erscheinung so zu sagen in ihrem vollen Umfange an den Trieben verschiedener Bäume und Sträucher beobachtet. Zum Zwecke der Versuche am Klinostaten wurden zeitig im Frühjahr, lange vor dem Aufbrechen der Knospen, Aeste von $1\frac{1}{2}$ —2 m Länge oder ganz junge Bäumchen abgeschnitten, welche in schwachen Nährlösungen, manchmal mit Zugabe von etwas Zucker, ins Zimmer gestellt wurden. Bei diesen Bedingungen entwickelten mehrere Arten wie Ahorn, Rosskastanien, Philadelphus kräftige, bis 10—12 cm lange Triebe, mit denen im Laufe von 8—10 Tagen bequem experimentirt werden konnte. Behufs der Versuche am Klinostaten wurden ganze Aeste in breithalsige, etwa $\frac{1}{2}$ Liter fassende Gläser gesetzt, deren Pfropfen eine passende Bohrung für den Durchgang des Astes und eine andere für ein Glasrohr besaßen, dessen äusseres mit einem Kautschukansatz versehenes Ende luftdicht verschlossen werden konnte. Die Spalte um den Ast herum wurde mit Watte dicht verstopft und mit Paraffin übergossen. In die Gläser wurde nur so viel Wasser gegeben, dass bei horizontaler Lage der Astquerschnitt immer untergetaucht blieb und in dieser Lage wurde die Vorrichtung an den Klinostaten gesetzt. Nachdem die Triebe schon eine gewisse Entwicklung erlangt haben, kann infolge der Transpiration leicht im hermetisch verschlossenen Gefäss eine Luftverdünnung eintreten, welche natürlich das Welken der Triebe herbeiführt. Um das zu vermeiden, wurde beim Anfang jedes Versuches durch das eingesetzte Glasrohr die Luft in das Gefäss mit voller Kraft

der Lungen eingeblasen und diese Operation wurde auch im Laufe des Versuches wiederholt.

Starke Aeste von *Philadelphus coronarius* mit den sich entwickelnden Trieben wurden wie oben beschrieben, in Gläser eingesetzt und mit den Spitzen nach unten gekehrt, bis die Triebe genügend starke geotropische Krümmungen gebildet hatten. Wird jetzt ein solches Object an den Klinostaten gebracht und genügend lange Zeit beobachtet, so sieht man Folgendes. Die geotropische Krümmung beginnt unmittelbar sich auszugleichen; diese Bewegung steht aber nach dem völligen Ausgleich der geotropischen Krümmung keineswegs still, sie fährt vielmehr in demselben Sinne weiter fort, so dass wieder eine Krümmung in derselben Ebene, aber in entgegengesetzter Richtung, entsteht. Diese neue Krümmung beginnt nach einiger Zeit sich ebenfalls auszugleichen, und öfters gelingt es nochmals, die Bildung einer schwachen Krümmung im ursprünglichen Sinne zu beobachten. Schliesslich streckt sich der Trieb mehr oder weniger gerade. Also auf die ursprüngliche geotropische Bewegung folgen darauf am Klinostaten eine ganze Reihe Hin- und Herbewegungen in der Ebene der ursprünglichen Krümmung. In günstigen Fällen kann die ursprüngliche Krümmung schon im Laufe von 3 Stunden in die entgegengesetzte übergehen, gewöhnlich aber ist dazu eine längere Zeit nöthig. Die am Klinostaten entstehende Gegenkrümmung ist meistens ziemlich schwach, manchmal kaum wahrnehmbar, kann aber bisweilen auch sehr intensiv sein. So folgten z. B. auf die geotropischen Krümmungen mit dem Radius (bei verschiedenen Trieben) von 12—20 mm an einem Aste die Gegenkrümmungen mit dem Radius von 42—55 mm. Da das Wachstum der Triebe allmählich aufhört, von unten angefangen, so kommt es (zumal bei nicht sehr jungen Trieben) meistens vor, dass der untere Theil der Krümmung nicht mehr ausgeglichen wird und die Gegenkrümmung nur im nächstjüngeren Theile entsteht. Diese letztere kann ihrerseits theilweise verbleiben, während im Gipfel nochmals eine der vorigen entgegengesetzte Krümmung gebildet wird.

Fünf- bis sechsjährige Stämmchen von *Aesculus Hippocastanum* wurden in Glasgefässe eingesetzt und mit der Spitze nach unten gestellt. Bei dieser Lage bildeten sowohl die Gipfeltriebe als die Seitentriebe so starke geotropische Krümmungen, dass nach 24 Stunden ihre Spitzen oft eine beinahe verticale Richtung annahmen. Wurde jetzt ein solches Object an den Klinostaten gesetzt, so erfolgte nicht nur die Ausgleichung der geotropischen Krümmung, sondern es wurde an ihrer Stelle eine mehr oder weniger starke Krümmung in derselben

Ebene, aber nach der entgegengesetzten Richtung gebildet. Diese letztere glich sich nach einiger Zeit ihrerseits aus, worauf — wie es schon für Philadelphus beschrieben wurde — nochmals eine Krümmung in der ursprünglichen Richtung beobachtet werden konnte. Solche Hin- und Herschwankungen an den einmal gekrümmten und dann der Wirkung der Schwerkraft entzogenen Objecten erfolgen in gleicher Weise bei dem Gipfeltriebe wie bei den Seitentrieben. An den dicken Trieben der Rosskastanie konnten bequem die Zuwachse an den in der Ebene der Krümmungen liegenden Flanken gemessen werden. Solche Messungen demonstrieren noch klarer die Natur der vorliegenden Erscheinung, weshalb ich hier eine Reihe derartiger Beobachtungen an einem Gipfeltriebe anführe. Ein Stämmchen wurde mit der Spitze nach unten gestellt, bis alle Triebe starke geotropische Krümmungen gebildet hatten. Als der Gipfelspross, welcher aus zwei Internodien bestand, eine Krümmung von ungefähr 90° ausgeführt hatte, wurde das Object an den Klinostaten gebracht. An der Aussen- und Innenseite der Krümmung wurden mit Tusche Marken aufgetragen, wobei das erste Internodium in Theile von 10 mm, das zweite in solche von 3 mm getheilt wurde. In der nachfolgenden, wie auch in allen weiteren Tabellen sind jedesmal die Zuwachse in Procenten der vorherigen Länge angegeben. Durch a ist jedesmal die Aussenseite, durch i die Innenseite der ursprünglichen Krümmung bezeichnet.

Tabelle 1.

Beobach- tungszeit	Zuwachse in %				Aussehen des Sprosses
	1. Inter- nodium		2. Inter- nodium		
	a	i	a	i	
31. März an den Klinosta- ten gebracht					Die bestandenen geotropischen Krümmungen oben angegeben.
1. April . .	8,0	13,0	11,4	60,1	{ Erstes Internodium hat im unteren Theile seine Krümmung ausgeglichen, im oberen Theile eine schwache, entgegengesetzte Krümmung gemacht. Zweites Internodium besitzt der ganzen Länge nach eine entgegengesetzte Krümmung mit dem Radius von 28 mm.
2. April . .	3,4	1,0	23,4	16,0	{ Erstes Internodium hat wieder der ganzen Länge nach schwache Krümmung in der ursprünglichen Richtung. Zweites Internodium ist in seinem basalen Theile gerade, gegen das Ende hin hat es zu Theil die gestrige entgegengesetzte Krümmung noch beibehalten.

Beobachtungszeit	Zuwachse in %				Aussehen des Sprosses
	1. Internodium		2. Internodium		
	a	i	a	i	
3. April . .	0,3	0,6	14,0	3,6	{ Erstes Internodium hat, wie gestern, schwache Krümmung in der ursprünglichen Richtung. Zweites Internodium ist beinahe vollständig gerade. { Beide Internodien haben jetzt schwache Krümmungen in der ursprünglichen Richtung.
	1,5	0,0	6,1	5,2	

Die ursprüngliche Länge des gemessenen Theiles betrug im ersten Internodium 75 mm und 70 mm, im zweiten Internodium 18 und 15 mm; am Ende des Versuches war die Länge zu 84 und 80 mm, bzw. zu 30 und 30¹/₂ mm herangewachsen. Daraus ist zu sehen, dass die procentischen Werthe der Zuwachse aus den Grössen berechnet wurden, welche die möglichen Beobachtungsfehler übertrafen. Betrachtet man diese Zuwachse, so findet man, dass am Klinostaten die Innenseite sofort energisch zu wachsen begann. Im ersten Internodium ging sodann das überwiegende Wachstum auf die Aussenseite, dann wieder auf die Innenseite und schliesslich nochmals auf die Aussenseite über. Im zweiten Internodium folgte auf das energische Wachstum der Innenseite wieder das andauernde Wachstum der Aussenseite, infolge dessen die zunächst entstandene sehr stark entgegengesetzte Krümmung nicht nur ganz ausgeglichen, sondern selbst in eine schwache Krümmung nach der ursprünglichen Richtung übergeführt wurde.

Mit den jungen Stämmen von *Acer platanoides* wurden den oben beschriebenen ähnliche Versuche gemacht, welche gezeigt haben, dass hier ebenfalls jede Krümmung das Streben zum beschleunigten Wachstum der concaven Seite hervorruft, infolge dessen am Klinostaten das Schwanken der vorher gekrümmten Triebe in der Ebene dieser Krümmung beobachtet wird. Gleichzeitige Messungen ergaben, dass das überwiegende Wachstum dabei wirklich abwechselnd bald an der einen, bald an der anderen Seite des Triebes vor sich geht.

Die Eigenschaft der Stengel, auf jede Krümmung mit dem Streben zum beschleunigten Wachstum auf der entgegengesetzten Seite zu reagieren, ist nicht allein den Trieben der Baum- und Straucharten eigen. Dieselbe Eigenschaft kann in ausgezeichneter Weise u. a. an den Epicotylen von *Phaseolus multiflorus* beobachtet werden, mit denen ich auch zahlreiche Versuche gemacht habe, um die betreffende Er-

scheinung näher zu studiren. Zu solchen Versuchen wurden die in Töpfchen gezogenen Keimlinge angewendet, deren epicotyle Glieder eine Länge von etwa 10—12 cm erreicht haben. Vor Anfang eines Versuches wurden auf zwei entgegengesetzten Seiten des Stengels Marken, gewöhnlich in Abständen von 10 mm, aufgetragen.

In einer Versuchsreihe wurden die Keimlinge in horizontale Lage (mit den markirten Seiten in verticaler Ebene) gebracht, bis sie eine geotropische Krümmung gebildet hatten, worauf sie an den Klinostaten gesetzt wurden. In einzelnen Fällen blieben die Keimlinge in horizontaler Lage so lange (meistens $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden), bis ihre Spitze eine Krümmung von ungefähr 90° gebildet hatte. Wurde nun das Object an den Klinostaten gebracht, so beobachtete man dieselbe Erscheinung, die schon oben für die Baumtriebe beschrieben wurde, d. h. die Krümmung fängt jetzt unmittelbar an, sich auszugleichen, die Bewegung in diesem Sinne dauert aber nach völliger Ausgleichung der Krümmung fort, so dass eine Krümmung nach der entgegengesetzten Seite entsteht, welche darauf ihrerseits in eine solche nach der ursprünglichen Richtung übergehen kann. Werden gleichzeitig die Zuwächse gemessen, so überzeugt man sich, dass diese Schwankungen vom abwechselnd stärkeren Wachstum der beiden Stengelseiten in der Ebene der Krümmung abhängen. Folgende Tabellen sollen zwei solche Versuchsreihen demonstrieren.

Am 18. April um 12 U. M. wurde ein etiolirter Keimling horizontal gelegt. Um 5 U. p. m., nachdem er eine Krümmung von ca. 90° gebildet hatte, wurde er an den Klinostaten gebracht.

Tabelle 2.

Beobachtungszeit	Zuwachse in %	
	a	i
18. April 5 U. p. m. . .	23,0	12,5
19. April 11 U. a. m. . .	47,0	60,0
19. April 3 U. p. m. . .	12,4	9,8
19. April 7 U. p. m. . .	6,2	6,4
20. April 11 U. a. m. . .	26,3	22,0

Am 29. April um 11 U. 30 M. a. m. wurde ein grüner Keimling horizontal gelegt. Um 12 U. m. hatte er schon eine Krümmung von etwa 35° und wurde nun an den Klinostaten gebracht.

Tabelle 3.

Beobachtungszeit	Zuwachsein ^{0/0}		Aussehen des Stengels
	a	i	
29. April 12 U. m.	3,0	0,0	{ Die ursprüngliche Krümmung bleibt nur im unteren Theile, wo auch das Wachstum ausschliesslich nur an der a-Seite vor sich ging.
29. April 1 U. p. m.	1,6	2,5	
29. April 2 U. 15 M. p. m.	2,4	5,3	{ Die noch im unteren Theile bestandene ursprüngliche Krümmung hat sich ganz ausgeglichen, im oberen Theile ist sie schon in die entgegengesetzte übergegangen.
29. April 5 U. 45 M. p. m.	7,0	5,8	{ Die entstandene entgegengesetzte Krümmung hat sich ebenfalls ausgeglichen und der Stengel ist jetzt vollständig gerade.
29. April 7 U. 30 M. p. m.	4,0	2,2	{ Der im Wachstume begriffene Theil des Epicotyls hat wieder der ganzen Länge nach eine bedeutende Krümmung in der ursprünglichen Richtung.
30. April 11 U. 15 M. p. m.	15,3	16,7	{ Der ganze Stengel behält noch eine schwache Krümmung in der ursprünglichen Richtung.

Im letzten der angeführten Versuche ist der Stengel nur 30 Minuten in horizontaler Lage geblieben und seine geotropische Krümmung hat nur angefangen sich zu bilden. Nichtsdestoweniger begann am Klinostat diese Krümmung in seinem oberen Theile sich unmittelbar auszugleichen, wenn auch, wie oben angegeben, im unteren Theile das Wachstum eine Zeit lang ausschliesslich nur auf der Aussenseite der Krümmung fort dauerte. In anderen Versuchen aber, wo der Stengel ebenfalls nur kurze Zeit, nicht über 20—30 Minuten in horizontaler Lage geblieben ist und seine geotropische Krümmung sich nur zu bilden anfang, wurde am Klinostaten jedesmal zunächst das stärkere Wachstum auf der Aussenseite und somit nur die Verstärkung der geotropischen Krümmung beobachtet. So z. B. wurde um 11 U. 10 M. a. m. ein Keimling horizontal gelegt; um 11 U. 30 M. a. m. war seine geotropische Krümmung kaum angedeutet und jetzt schon wurde das Object an den Klinostaten gebracht. Hier setzte die Krümmung fort sich zu verstärken: um 12 U. m. war der Krümmungsradius etwa 80 mm, bis 12 U. 30 M. hatte er sich aber zu 42 mm verkleinert. Um 12 U. 45 M. blieb schon die Krümmung unverändert und die

Zuwachse ergaben sich zu dieser Zeit: 6,5% auf der Aussen- und 3,5% auf der Innenseite. Von nun an begann die Krümmung rasch sich auszugleichen und schon eine halbe Stunde später (um 1 U. 15 M. p. m.) hat sich ihr Radius wieder bis zu etwa 80 mm vergrößert. Die Zuwachse für diese letzte halbe Stunde waren: 1,1% für die a-Seite und 2,9% für die i-Seite. Es ist daraus zu sehen, dass in den ersten Stadien der Bildung einer geotropischen Krümmung das Streben zum beschleunigten Wachstum auf der Innenseite noch nicht besteht oder wenigstens wird es in diesen Stadien durch die geotropische Nachwirkung überwunden.

Die durch Lichtwirkung hervorgerufenen Krümmungen zeigen am Klinostaten dieselben Eigenschaften und dienen hier ebenfalls zum Ausgangspunkt für eine ganze Reihe der Schwankungen, die durch abwechselnd stärkeres Wachstum der entgegengesetzten Stengelseiten bedingt werden. Derartige Versuche wurden ebenfalls mit den Epicotylen von *Phaseolus multiflorus* gemacht, nachdem dieselbe eine Länge von 10—12 cm erreicht haben. Die Objecte wurden in einem mit einem Ausschnitt versehenen dunklen Kasten bis zur Bildung einer mehr oder weniger starken heliotropischen Krümmung gestellt, um sodann an den Klinostaten gebracht zu werden. Von solchen (übrigens weniger zahlreichen) Versuchen werde ich hier wieder beispielsweise nur einen anführen, wo der Vorgang besonders regelmässig verlief. Am 21. September wurde um 11 U. 30 M. a. m. das Object in den Dunkelkasten gestellt, wo es bis 1 U. 30 M. nur eine Krümmung von etwa 60° mit dem Radius von ca. 80 mm gemacht hat, und wurde nun an den Klinostaten übertragen. Hier fuhr die Krümmung fort im Laufe der ersten Stunde in seinem oberen Theile sich noch zu verstärken und um 2 U. 30 M. hatte sie den Radius von 42 mm, fing aber jetzt an sich auszugleichen. Der Verlauf des ganzen Vorgangs war der folgende:

Tabelle 4.

Beobachtungszeit	Zuwachse in %		Aussehen des Stengels
	a	i	
1 U. 30 M. p. m.	10,4	6,2	{ Im oberen Theile bleibt noch eine Krümmung im ursprünglichen Sinne. { Der Stengel hat schon eine bedeutende Krümmung in der entgegengesetzten Richtung. { Der Stengel hat wieder eine schwache Krümmung in der ursprünglichen Richtung.
2 U.	4,1	3,5	
3 U.	2,9	4,5	
5 U. 45 M. . .	6,7	10,1	
7 U. 15 M. . .	5,3	4,3	

Das Verhalten der heliotropischen Krümmungen am Klinostaten bietet gewisse Eigenthümlichkeiten und unter anderem eine, welche ich an den geotropischen Krümmungen niemals beobachtet habe. Es kam hier nämlich wiederholt vor, dass, bevor die ursprüngliche Krümmung sich vollkommen ausgeglichen hat, sie sich wieder zu verstärken anfing. Bei den heliotropisch gekrümmten Stengeln entstehen ausserdem oft am Klinostaten kurzdauernde Flankenkrümmungen, deren Ebene zu derjenigen der ursprünglichen Krümmung ungefähr unter 90° gerichtet ist. Solche Flankenkrümmungen werden auch in anderen Fällen nicht selten beobachtet, bei den heliotropisch gekrümmten Stengeln treten sie aber besonders häufig auf.

Besonderes Interesse dürfte aber die Thatsache verdienen, dass die Hin- und Herschwankungen am Klinostaten nicht allein durch die geo- oder heliotropischen, d. h. die durch innere Wachstumsursachen entstandenen, sondern auch durch die mechanisch aufgezwungenen Krümmungen eingeleitet werden. Mit den Epicotylen von *Phaseolus multiflorus* habe ich folgende Versuche gemacht. Der Stengel, welcher eine Länge von 12—15 cm erreichte, wurde in seiner oberen, kräftiger wachsenden Hälfte im weiten Bogen um beinahe 90° vorsichtig gebogen und an einen Stab angebunden, wie das in Fig. 1 angegeben ist. Vor dem Umbiegen wurden an den in der Ebene der künftigen Krümmung liegenden Stengelseiten Tuschmarken in Abständen von je 10 mm aufgetragen. Um den Einfluss der Schwerkraft auf den gebogenen Stengeltheil zu beseitigen, wurden die so präparirten Objecte unmittelbar an den Klinostaten gebracht, wo sie während 1—2 Stunden angebunden gelassen wurden. Darauf wurden die Stengel befreit, blieben aber weiterhin am Klinostaten. Nach dem Befreien gleicht sich schon im Laufe einiger Minuten die Krümmung zum grössten Theile aus. Die weitere Geradestreckung geht zwar langsamer, doch immer so schnell vor sich, dass gewöhnlich nach 30—45 Minuten die Krümmung vollständig ausgeglichen wird. Nun geht aber die Bewegung in demselben Sinne weiter fort, und nach Ausgleichung der ursprünglichen, mechanisch aufgezwungenen, beginnt die Bildung der entgegengesetzten Krümmung. Diese letztere wird hier oft ungemein stark und beträgt manchmal beinahe 90° , so dass der Stengel wieder ungefähr die ihm früher künstlich ertheilte Form, nur mit der nach der entgegengesetzten Seite gerichteten Krümmung

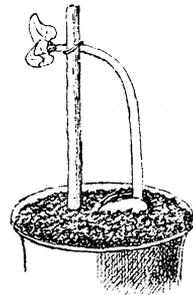


Fig. 1.

erhält. Weiter fängt aber diese Gegenkrümmung ihrerseits an, sich auszugleichen, worauf nochmals eine bedeutende Krümmung nach der ursprünglichen Richtung und unter Umständen zum zweiten Male eine entgegengesetzte Krümmung entstehen kann, bis schliesslich der Stengel sich gerade streckt. Solche Schwankungen werden auch hier durch abwechselnd stärkeres Wachstum der Stengelseiten in der Ebene der ursprünglichen Krümmung bedingt, wie die hier folgenden Beispiele lehren.

Am 17. Sept. wurde ein 12 cm langer Epicotyl um 11 U. 45 M. a. m. angebunden und an den Klinostaten gesetzt, wo er um 1 U. 45 M. p. a. wieder befreit wurde. Wenige Minuten nachher blieb nur noch eine schwache Krümmung übrig, die im Laufe der weiteren 15 Minuten sich beinahe vollständig ausgeglichen hat.

Tabelle 5.

Beobachtungszeit	Zuwachse in %		Aussehen des Stengels
	a	i	
2 U. p. m. . .	8,3	8,3	Der Stengel ist beinahe gerade.
3 U.	2,3	5,8	Der Stengel hat schon eine entgegengesetzte Krümmung mit dem Radius von etwa 54 mm.
5 U. 30 M. p. m.	15,8	6,5	
6 U. 45 M. . .	2,6	8,2	Der Stengel hat wieder eine Krümmung in der ursprünglichen Richtung, mit dem Radius von etwa 24 mm.
			Der Stengel hat nochmals eine schwache entgegengesetzte Krümmung.

Am 18. Sept. wurde um 11 U. 45 M. a. m. ein ca. 11 cm langer Stengel angebunden und an den Klinostaten gebracht, wo er um 1 U. 15 Min. (nach 1½ Stunden) wieder befreit wurde. Eine Viertelstunde später (um 1 U. 30 M.) blieb noch eine Krümmung mit dem Radius von etwa 70 mm. Der weitere Verlauf des Vorgangs war der folgende:

Tabelle 6.

Beobachtungszeit	Zuwachse in %		Aussehen des Stengels
	a	i	
2 U. p. m. . .	-1,6	3,2	Der Stengel hat schon eine schwache entgegengesetzte Krümmung.
2 U. 45 M. . .	2,7	2,7	Die entgegengesetzte Krümmung ist bedeutend stärker geworden.
5 U. 15 M. . .	11,8	9,4	Der Stengel ist wieder beinahe gerade.
6 U.	1,0	4,8	Nochmals eine starke entgegengesetzte Krümmung mit dem Radius von etwa 55 mm.
7 U. 45 M. . .	4,4	2,3	
			Die obere Stengelhälfte hat wieder eine schwache Krümmung in der ursprünglichen Richtung.

Diese Beispiele, wie auch alle anderen hier nicht angeführten Versuche, zeigen, dass die durch mechanische Beugung eingeleiteten Wachstumsschwankungen selbst energischer und in kürzeren Zeitintervallen erfolgen als die Schwankungen, welche durch geo- oder heliotropische Krümmungen hervorgerufen werden.

Analoge Versuche wurden auch mit einigen anderen krautigen Stengeln gemacht, vor allem mit den Hypocotylen von *Ricinus sanguineus*, welche den oben beschriebenen ganz ähnliche Erscheinungen gezeigt haben. Bei den Hypocotylen von *Helianthus annuus*, mit denen Vöchting und Czapek experimentirt haben, erfolgte am Klinostaten nur das Ausgleichen der geotropischen Krümmungen, die Bildung der entgegengesetzten Krümmungen habe ich aber niemals auftreten sehen. Die Versuche mit den Keimlingen von *Raphanus*, *Lepidium* ergaben sehr unbestimmte Resultate. Von ganzen Aussaaten, deren Keimlinge genügend starke geotropische Krümmungen gebildet hatten, blieben die letzteren am Klinostaten bei verschiedenen Keimlingen bald fast unverändert, bald glichen sie sich aus, bald gingen sie endlich in entgegengesetzte über. Diesem letzteren Umstand ist aber im vorliegenden Falle keine Bedeutung beizulegen, da fast ebenso oft wie die entgegengesetzten auch Flankenkrümmungen beobachtet wurden. Es muss hier bemerkt werden, dass überhaupt bei den krautigen Stengeln die Individualität oder spezifische Eigenschaften der Rasse eine wichtige Rolle im Verlaufe der betr. Erscheinung zu spielen scheinen. So kamen mir nicht selten *Ricinus*-Keimlinge vor, die ein ganz unbestimmtes Resultat ergaben, während bei den anderen die Nutationen in der Ebene der ursprünglichen Krümmung sich ganz regelmässig wiederholten. Selbst bei *Phaseolus multiflorus* gaben die Samen der meisten von den Handelsgärtnern bezogenen Partien durchgehends Keimlinge, welche für die betr. Versuche sehr günstig waren; doch gab eine Samenpartie dicke, fleischige Keimlinge, deren Epicotyle sich wenig verlängerten, und deren Krümmungen am Klinostaten sich zwar ausglich, aber nur selten in entgegengesetzte übergingen.

Die angeführten Versuche zeigen also, dass das Ausgleichen der Krümmungen am Klinostaten wirklich vom beschleunigten Wachstum der Innenseite abhängt, was an den Stengelorganen mit langer Wachstumszone leicht unmittelbar zu constatiren ist. Während aber Vöchting und Czapek anzunehmen scheinen, das überwiegende Wachstum der Innenseite dauere nur bis zum Geradestrecken des Stengels fort, zeigen meine Versuche, dass das begonnene Wachstum dieser Seite auch nach völligem Ausgleichen der Krümmung fort dauert und

bei den Laubtrieben der meisten Bäume und Sträucher ebenso wie bei den Stengeln mehrerer krautartiger Pflanzen die Bildung einer Krümmung nach der entgegengesetzten Seite herbeiführt. Darauf geht aber das überwiegende Wachstum auf die Innenseite dieser neuen Krümmung über, die infolgedessen wieder in eine Krümmung nach der ursprünglichen Richtung übergeführt werden kann u. s. w., bis bei immer kleinerer Amplitude der Schwankungen sich schliesslich der Stengel gerade streckt. Es erhellt also, dass, wenn auch als Endresultat dieser Schwankungen wirklich die Geradestreckung des Stengels erfolgt, so besteht doch das Wesen der betreffenden Erscheinung nicht etwa in einer selbständigen Eigenschaft des Stengels, die erhaltene Krümmung auszugleichen, sondern in einer physiologischen Eigenschaft auf jede durch äussere oder innere Factors hervorgerufene Krümmung durch ein Streben zur Krümmung nach der entgegengesetzten Seite zu reagieren. Vöchting (l. c. pag. 192) ebenso wie Czapek (l. c. pag. 311) scheinen weiter zu glauben, dass das Streben zum Geradestrecken erst mit der Beseitigung des Factors entsteht, welcher die Krümmung hervorgerufen hat. Einer solchen Annahme widerspricht aber schon die Thatsache, dass eine am Klinostaten entstandene Gegenkrümmung sich dort ihrerseits wieder ausgleicht. Aus meinen oben angeführten Versuchen ist vielmehr eben zu schliessen, dass das Streben zum beschleunigten Wachstum auf der concaven Seite nicht erst nachdem die Wirkung des die Krümmung bedingten Factors aufgehört hat, sondern schon während der Bildung dieser Krümmung selbst entsteht. Anders gesagt, mit der Bildung einer Krümmung werden zugleich die Bedingungen für eine Gegenkrümmung geschaffen. In der That, wird ein Stengel, nachdem er schon eine starke geotropische Krümmung gebildet hat, aber noch nicht in die Gleichgewichtslage zur Schwerkraftwirkung gekommen ist, an den Klinostaten gebracht, so müsste zunächst die geotropische Nachwirkung sich geltend machen und die ursprüngliche Krümmung noch verstärken. Diese Nachwirkung gibt sich am Klinostaten auch wirklich zu erkennen, doch nur in den Fällen, wenn der Stengel vorher nur eine schwache geotropische Krümmung gebildet hat (s. Tabelle 3); mehr oder weniger starke geotropische Krümmungen fangen aber am Klinostaten unmittelbar an, sich auszugleichen. Dies kann nur in der Weise aufgefasst werden, dass in den ersten Stadien der Bildung einer (geotropischen) Krümmung ein Streben zur Gegenkrümmung noch nicht besteht oder wenigstens so schwach ist, dass es am Klino-

staten durch die geotropische Nachwirkung überwunden wird. Mit dem Stärkerwerden der primären Krümmung wächst aber das Streben zur Gegenkrümmung soweit an, dass es am Klinostaten die Nachwirkung überwindet und somit beginnt die geotropische Krümmung unmittelbar sich auszugleichen. Noch interessanter sind aber in dieser Beziehung die Thatsachen, welche beweisen, dass mit dem Stärkerwerden der ursprünglichen Krümmung das Streben zur Gegenkrümmung so weit anwachsen kann, dass bei fortdauernder Einwirkung des Factors, der die Krümmung hervorgerufen hat, diese letztere sich doch wieder zu vermindern anfängt. Eine solche Erscheinung kann an den Trieben verschiedener Laubbäume und Sträucher beobachtet werden. Werden die Stämmchen von Philadelphia, Evonymus, Aesculus u. s. w. mit der Spitze nach unten gestellt, so bilden die Seitentriebe zunächst sehr starke geotropische Krümmungen. Wird nun ein solches Object weiter beobachtet, so findet man die Krümmung im älteren Theile der Triebe allmählich sich wieder vermindern. Auf den ersten Blick wird man unwillkürlich auf den Gedanken geführt, das nachherige Sinken der Triebe sei durch die Wirkung ihrer eigenen Schwere verursacht. Die Versuche zeigen aber, dass dem nicht so ist. So z. B.: ein abgeschnittenes Stämmchen von Rosskastanie wurde mit der Spitze nach unten gestellt; im Laufe von 24 Stunden hat ein Gipfeltrieb, welcher nur aus einem entwickelten, etwa 3 cm langen Internodium bestand, eine Aufwärtskrümmung mit dem Radius von ca. 52 mm gebildet. Nun wurde auf sein Ende die Schlinge eines Fadens aufgelegt, welcher über eine oben befindliche Rolle geführt und dessen freies Ende genügend belastet wurde, um die gekrümmte Spitze des Triebes eben merklich zu heben. Am nächsten Tage zeigte sich die Krümmung im unteren Theile des Internodiums beinahe ausgeglichen und nur im oberen Theile blieb noch eine Krümmung mit dem Radius von etwa 80 mm. Jetzt hat sich schon das zweite Internodium gestreckt und krümmte sich ebenfalls stark aufwärts mit dem Krümmungsradius von etwa 12 mm und nun wurde das Gewicht auf das Ende dieses zweiten Internodiums verschoben. Tags darauf war der Krümmungsradius des ersten Internodiums etwa 100 mm und der des zweiten Internodiums etwa 20 mm. Der ganze Krümmungsbogen, welcher am vorigen Tage 140° betrug, hatte jetzt nicht über 90° . Derartige Versuche wurden mehrmals mit Rosskastanie und anderen Arten wiederholt. Zu diesem Zwecke wurden junge Stämme, welche im Freien schon Triebe von genügender Länge entwickelt haben, unter Wasserstrom abgeschnitten. Bei

vielen Arten bleiben dann solche Objecte im Zimmer mehrere Tage lang frisch, entwickeln ihre Triebe weiter und können bequem zu den Versuchen angewendet werden. An den Trieben der Rosskastanie habe ich das obenbeschriebene Resultat jedesmal erhalten, ebenso an denjenigen von *Evonymus europaeus*. Die aufwärts gekrümmten und dann in der obigen Weise unterstützten Triebe von *Fraxinus excelsior* zeigten meistens auch eine Verminderung der Krümmung, in anderen Fällen blieben sie aber scheinbar unverändert. Bei *Acer plantanoides* konnte auch eine Verminderung der Krümmung an den aufgehängten Trieben beobachtet werden. Bei den betr. Versuchen mit *Evonymus* wurden auch die mechanischen Bedingungen dieser Versuche näher bestimmt. Nach Beendigung jedes Versuches wurde nämlich das Gewicht des aufwärts gekrümmten Theiles des Versuchstriebs ermittelt. Bei den angewendeten Gewichten von 0,5—0,7 g wog in zwei Fällen der aufwärts gekrümmte Theil des Triebes um einige Centigramme mehr; in einem Falle war aber der ganze aufsteigende Theil des Triebes durch das aufgehängte Gewicht völlig acquirirt. Und doch war in diesem letzteren Falle der Verlauf der Erscheinung in keiner Weise ein anderer als in den beiden übrigen Fällen. — Bei derartigen Versuchen wird bald eine Verminderung der Krümmung in allen Theilen des Triebes (scheinbar bei langsamer wachsenden Trieben) beobachtet, so dass auch der Winkel, den der Gipfel mit dem Horizonte bildet, sich vermindert, bald behält der Gipfel seinen Winkel unverändert, dieser kann ja selbst etwas vergrößert werden, während nur der Krümmungsradius im älteren Theile des Triebes sich vergrößert. Später werden wir sehen, dass allgemein bei den normal sich entwickelnden Trieben der meisten Bäume und Sträucher eine starke von dem Gipfel des Triebes gebildete Aufwärtskrümmung im älteren Theile desselben sich wieder vermindert, wodurch auch die geneigte Lage solcher Triebe bedingt wird. Die letztangeführten Versuche beweisen aber, dass die nachherige Verminderung der geotropischen Krümmungen nicht etwa eine passive, durch eigene Schwere verursachte, sondern eine active Wachsthumerscheinung ist, die auch an völlig acquirirten Trieben sich in gleicher Weise wiederholt. Nachdem wir die Eigenschaft der Gegenkrümmung kennen gelernt haben, kann nicht zweifelhaft sein, dass wir es hier eben mit dieser Eigenschaft zu thun haben, welche also bei gewissen Bedingungen im stande ist, selbst die directe Wirkung der Schwerkraft zu überwinden.

Bei den heliotropischen Krümmungen, welche der hemmenden

Wirkung des Lichtes auf das Wachsthum der concaven Seite ihre Entstehung verdanken, fehlt doch, wie ich gezeigt habe, das Streben zum stärkeren Wachsthum dieser Seite keineswegs. Ich habe aber schon oben bemerkt, dass solches Streben hier im schwächeren Grade sich kund gibt und dass oft, bevor die ursprüngliche Krümmung sich noch völlig ausgeglichen hat, sie wieder anfängt stärker zu werden. Mit anderen Worten, es kommen auch hier abwechselnde Wachsthumsschwankungen an den entgegengesetzten Stengelseiten vor, doch mit Uebergewicht der Aussenseite der ursprünglichen Krümmung. Das dürfte wohl durch die directe Einwirkung des Lichtes erklärt werden, welche überhaupt die Wachsthumsfähigkeit der Gewebe auf der concaven Seite des Stengels vermindert.

Das Aeussere der hier dargelegten Erscheinung besteht also darin dass, wenn durch irgend einen Factor das überwiegende Wachsthum einer Stengelseite hervorgerufen wurde, so wird dasselbe zum Ausgangspunkt für eine ganze Reihe der abwechselnden Wachsthumsschwankungen an den entgegengesetzten Stengelseiten in der Ebene der ursprünglichen Krümmung. Hierin hat man einen neuen Fall aus derjenigen Kategorie der Wachsthum- oder Gewebespannungserscheinungen, wo jede durch einen äusseren Factor hervorgerufene Störung im gleichmässigen Gange, bezw. im Gleichgewichtszustande dieser Prozesse eine ganze Reihe der nachherigen Schwankungen im Gange dieser Prozesse verursacht. Dem hier vorliegenden ganz analog sind die schon bekannten Fälle, wenn z. B. die einfache Verdunkelung eines Stengels von *Gesneria tubiflora* starke Schwankungen seines Wachsthumss und zwar gewöhnlich in den täglichen Perioden hervorruft ¹⁾ oder noch mehr, wenn die Verdunkelung einer Blüthe von *Crocus*, *Tulipa* u. a. abwechselndes Wachsthum beider Seiten der Blumenblätter und die Verdunkelung einer *Mimosapflanze* ebenso abwechselnde Schwankungen in der Gewebespannung an den entgegengesetzten Seiten der Blattkissen herbeiführt. ²⁾ Die durch die Bildung einer Krümmung hervorgerufenen Wachsthumsschwankungen sind aber insofern von Interesse, als sie auch durch rein mechanisches Biegen des Stengels verursacht werden können, und wie wir sahen, sind in diesem Falle die Wachsthumsschwankungen eben besonders rasch und energisch. Bei meinen Versuchen, wo die Stengel verhältnissmässig kurze Zeit im gebogenen Zustande verblieben, konnte eine factische

1) J. Baranetzky, Mémoires de l'Acad. de St. Pétersbourg T. XXVII Nr. 2.

2) L. Jost, Jahrbücher f. wiss. Botanik Bd. XXXI pag. 345; W. Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane pag. 39.

Ueberverlängerung der Aussenseite noch kaum in bemerklichem Grade eintreten. Das darf aus dem so schnell (in 15—20 Minuten) erfolgenden Geradestrecken des befreiten Stengels geschlossen werden, welches kaum dem nun eintretenden Wachsthum der concaven Seite, viel mehr aber dem elastischen Verkürzen der früher gedehnten convexen Seite zuzuschreiben ist. Solches Verkürzen war auch wirklich in den Fällen zu beobachten, wo (wie es in der Tabelle 6 zu sehen ist) die erste Messung der Stengelseiten noch vor dem völligen Ausgleichen der mechanischen Krümmung ausgeführt wurde. Die Wachsthumsschwankungen werden also im vorliegenden Falle scheinbar nicht durch das factisch eingeleitete einseitige Wachsthum, sondern durch die zu einem solchen Wachsthum erst geschaffenen Bedingungen verursacht. Der Mechanismus eines solchen Vorgangs kann in verschiedener Weise gedacht werden. Nach den Versuchen von M. Scholtz verursacht eine schwache, kurz dauernde Dehnung des Stengels immer nur eine Verlangsamung des Wachsthum, wenn auch bei längerer Dauer dieselbe Dehnung bei manchen Pflanzen das Wachsthum im Gegentheil beschleunigt. Da bei solchen Pflanzen eine stärkere Dehnung sofort eine Beschleunigung des Wachsthum herbeiführt, so schliesst der genannte Autor, dass eine mechanische Dehnung zweierlei Wirkung ausübt. Einerseits wirkt sie als ein wachstumhemmender Reiz, andererseits als ein mechanischer Factor, welcher das Wachsthum begünstigt, wobei je nach Umständen die eine oder andere dieser Wirkungen überwiegen kann.¹⁾ Zu den gleichen Schlüssen ist später auch R. Hegler gekommen.²⁾ Danach wäre zu denken, dass der kurzdauernde Eingriff, welcher durch das mechanische Biegen eines Stengels ausgeübt wird, die Wachsthumbedingungen der gedehnten, convexen Seite desselben beeinträchtigt, und nach dem Befreien eines solchen Stengels tritt zunächst das Wachsthum der früher concaven Seite ein. Es könnte aber auch gedacht werden, dass nicht an der convexen, sondern an der concaven Seite eines gebogenen und sodann befreiten Stengels die Ursache des darauf eintretenden ungleichseitigen Wachsthum liegt. Directe Versuche über den Einfluss einer activen Zusammenpressung auf das Wachsthum des Gewebes sind meines Wissens nicht gemacht worden. Die Untersuchungen von Pfeffer über den Verlauf des Wachsthum bei mechanischen Widerständen³⁾ beziehen

1) M. Scholtz, Beiträge z. Biologie d. Pflanzen IV. Bd. pag. 323.

2) R. Hegler, Beiträge z. Biologie d. Pflanzen VI. Bd. pag. 383.

3) W. Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. (Abh. der k. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. XX Nr. III.)

sich nur theilweise auf den hier vorliegenden Fall, wo eine plötzliche active, mit der Deformation der Zellen verbundene Compression der concaven Seite im gebogenen Stengel ausgeübt wird. Eine solche Compression könnte als Reiz in noch unbekanntem Sinne einwirken, es wäre aber auch möglich, dass, wie es von Pfeffer bei mechanischen Widerständen manchmal beobachtet wurde, hier eine Erhöhung des Zellenturgors eintritt. Dies Letztere würde aber eine für das Wachstum der vorher comprimierten Seite günstige Bedingung ausmachen, und es wäre somit möglich, dass nach dem Befreien des gebogenen Stengels diese Seite zunächst selbständig stärker zu wachsen beginnt. Welche Ursache das ungleichseitige Wachstum eines vorher gebogenen Stengels sein mag, so ruft auch in diesem wie in den früher betrachteten Fällen das einseitige Wachstum sofort eine Gegenreaction und somit das Hin- und Herkrümmen des Stengels in der Ebene der ersten Krümmung hervor.

Die in diesem Theile dargelegten Thatsachen führen also zu folgenden Ergebnissen:

1. Jedes einseitige Wachstum des Stengels ruft bei vielen und zumal den Holzarten sogleich ein Streben zum beschleunigten Wachstum auf der entgegengesetzten Seite hervor, in Folge dessen wird

2. jede Krümmung an Klinostaten zum Ausgangspunkte für eine ganze Reihe der abwechselnden Wachstumsschwankungen auf den entgegengesetzten Stengelseiten in der Ebene der ursprünglichen Krümmung.

3. Bei der Bildung jeder Krümmung entsteht eine Gegenwirkung, welche schliesslich die unmittelbare Wirkung des die Krümmung hervorrufenden Factors überwinden und die Krümmung wieder vermindern kann.

II. Versuche und Beobachtungen im Freien.

Um die Ursachen klar zu verfolgen, welche die geneigte Lage der Seitenaxen bei den Holzarten bedingen, müssen die Triebe bei möglich günstigen Entwicklungsbedingungen beobachtet werden. Aus den schon früher angedeuteten Gründen genügen dazu die Versuche mit abgeschnittenen Trieben nicht, denn, um den Einfluss der einzelnen Factors auseinanderzuhalten und zu verfolgen, müssen die Beobachtungen an einem Triebe während längerer Zeit und bei geänderten Bedingungen fortgesetzt werden. So habe ich denn nur die am Stocke normal sich entwickelnden Triebe beobachtet und nur für

sich nur theilweise auf den hier vorliegenden Fall, wo eine plötzliche active, mit der Deformation der Zellen verbundene Compression der concaven Seite im gebogenen Stengel ausgeübt wird. Eine solche Compression könnte als Reiz in noch unbekanntem Sinne einwirken, es wäre aber auch möglich, dass, wie es von Pfeffer bei mechanischen Widerständen manchmal beobachtet wurde, hier eine Erhöhung des Zellenturgors eintritt. Dies Letztere würde aber eine für das Wachstum der vorher comprimierten Seite günstige Bedingung ausmachen, und es wäre somit möglich, dass nach dem Befreien des gebogenen Stengels diese Seite zunächst selbständig stärker zu wachsen beginnt. Welche Ursache das ungleichseitige Wachstum eines vorher gebogenen Stengels sein mag, so ruft auch in diesem wie in den früher betrachteten Fällen das einseitige Wachstum sofort eine Gegenreaction und somit das Hin- und Herkrümmen des Stengels in der Ebene der ersten Krümmung hervor.

Die in diesem Theile dargelegten Thatsachen führen also zu folgenden Ergebnissen:

1. Jedes einseitige Wachstum des Stengels ruft bei vielen und zumal den Holzarten sogleich ein Streben zum beschleunigten Wachstum auf der entgegengesetzten Seite hervor, in Folge dessen wird

2. jede Krümmung an Klinostaten zum Ausgangspunkte für eine ganze Reihe der abwechselnden Wachstumsschwankungen auf den entgegengesetzten Stengelseiten in der Ebene der ursprünglichen Krümmung.

3. Bei der Bildung jeder Krümmung entsteht eine Gegenwirkung, welche schliesslich die unmittelbare Wirkung des die Krümmung hervorrufenden Factors überwinden und die Krümmung wieder vermindern kann.

II. Versuche und Beobachtungen im Freien.

Um die Ursachen klar zu verfolgen, welche die geneigte Lage der Seitenaxen bei den Holzarten bedingen, müssen die Triebe bei möglich günstigen Entwicklungsbedingungen beobachtet werden. Aus den schon früher angedeuteten Gründen genügen dazu die Versuche mit abgeschnittenen Trieben nicht, denn, um den Einfluss der einzelnen Factors auseinanderzuhalten und zu verfolgen, müssen die Beobachtungen an einem Triebe während längerer Zeit und bei geänderten Bedingungen fortgesetzt werden. So habe ich denn nur die am Stocke normal sich entwickelnden Triebe beobachtet und nur für

die Klinostatenversuche wurden, wie oben beschrieben, starke Aeste oder ganze Bäumchen abgeschnitten, deren Sprosse sich noch gut genug entwickeln. Das energische Wachsthum der Triebe ist die hauptsächlichste Bedingung, bei welcher der Antheil der einzelnen Factoren deutlich genug hervortritt, während an den langsam wachsenden Trieben die Erscheinungen immer unklar sind. Darum wählte ich für meine Versuche im Freien nur Bäumchen in der Baumschule oder überhaupt junge kräftige Bäume, bei denen nur starke Gipfeltriebe der Aeste oder die Seitentriebe am vorjährigen Hauptstamme beobachtet wurden; diese letzteren, welche immer das kräftigste Wachsthum zeigen und darum für die betreffenden Beobachtungen am günstigsten sind, werde ich im Folgenden als primäre Seitentriebe bezeichnen. Durch die Versuche von Frank, welche ergaben, dass im Dunkeln die Seitentriebe dieselbe Lage zum Horizonte wie am Lichte annehmen, wurde gezeigt, dass diese Lage vom Lichte unabhängig ist. De Vries fand seinerseits, dass, wenn auch die Triebe der Holzarten immer positiv heliotropisch sind, so ist doch ihr Heliotropismus nur schwach und seine Wirkung immer derjenigen der anderen Factoren untergeordnet. Darum wurde bei meinen Untersuchungen die Frage über den etwaigen Einfluss des Lichtes auf die Lage der Seitenaxen vollständig ausgeschlossen.

Die Versuche von Frank, die einzigen, welche bisher an unverletzten, normal sich entwickelnden Trieben ausgeführt wurden, beziehen sich auf einige Nadel-, sowie auch Laubbäume. Von den letzteren wählte Frank Linde, Ulme und Hainbuche und ausserdem wurden von ihm einige Versuche, hauptsächlich die Axendrehung der Sprosse betreffend, mit den strauchartigen *Spiraea hypericifolia*, *Philadelphus columbianus*, *Lonicera Xylosteum* und *Deutzia scabra* gemacht. Es ist schwer zu sagen, wodurch bei den Untersuchungen von Frank die Wahl der obengenannten Baumarten bestimmt wurde, denn von den Laubbäumen unseres Klimas gehören die genannten eben zu einem besonderen physiologischen Typus, während bei den meisten übrigen unserer Bäume physiologische Eigenschaften der Triebe ganz verschieden davon sind. Vom ersteren Typus, den man als Typus der Linde bezeichnen kann, habe ich Linde und Ulme und vom letzteren, den ich Typus von *Prunus Padus* nennen werde, habe ich ausser dem genannten Baume noch Ahorn, Esche, Rosskastanie und von den strauchartigen *Evonymus europaeus* und zum Theil *Philadelphus coronarius* untersucht. Von den Nadelbäumen beziehen sich meine Beobachtungen auf Pinusarten und *Picea excelsa*,

wobei, wie wir sehen werden, bei den Nadelbäumen ebenfalls verschiedene physiologische Typen deutlich ausgeprägt sind.

1. Typus von *Prunus Padus*.

Die primären Seitentriebe, welche immer am stärksten in die Länge wachsen, richten sich bei den Arten von diesem Typus unter einem Winkel von nicht weniger als $50-60^{\circ}$ zum Horizonte. Oft aber, besonders bei Rosskastanien, Eschen, Feldahorn, ist der untere Theil dieser Triebe in weitem Bogen so gekrümmt, dass ihre Spitze eine beinahe verticale Stellung annimmt. Die Richtung, welche die Gipfeltriebe der Hauptäste zum Horizonte annehmen, hängt von der Richtung der sie tragenden Theile selbst ab. Die mehrjährigen Baumäste sind in ihren älteren Theilen gewöhnlich nach unten gekrümmt, während ihr oberer Theil im weiten Bogen aufsteigt. An einem und demselben Baume sind die oberen Theile jüngerer Aeste stärker aufgerichtet als diejenigen älterer Aeste. Verschiedene Arten zeigen aber in dieser Beziehung bedeutende Unterschiede und bei Esche, Feldahorn, manchmal bei Rosskastanie, sind die Spitzen sogar bei den unteren Aesten manchmal unter einem Winkel von $60-70^{\circ}$ aufgerichtet, während dieselben bei *Prunus Padus*, *Acer platanoides* und *A. Pseudoplatanus* meistens einen Winkel nicht über $30-50^{\circ}$ mit dem Horizonte bilden. Wie die primären Seitentriebe, so sind auch die Gipfeltriebe der Aeste gewöhnlich während ihrer Entwicklung der ganzen Länge nach sanft nach oben gekrümmt. Bei *Prunus Padus*, bei welchem Baume alle Seitentriebe am meisten typisch sich verhalten, bleiben sehr oft die sich entwickelnden Triebe mehr oder weniger gerade und nur ihre Spitzen sind ziemlich plötzlich aufwärts gekrümmt. Im Gegentheil, bei Rosskastanie, besonders bei den Ahornen, manchmal auch bei Esche, *Evonymus* besitzen die Spitzen der sich entwickelnden Seitentriebe gewöhnlich eine Krümmung nach aussen (unten), infolge dessen der ganze Trieb S-förmig gekrümmt ist; zuletzt aber, wenn die Entwicklung der Triebe schon langsamer vor sich geht, wird diese Endkrümmung vollständig ausgeglichen.

Betrachtet man die sich entwickelnden Seitentriebe, so findet man, dass sie jedesmal eine mehr aufgerichtete Lage anzunehmen suchen als diejenige, welche die Spitzen der sie tragenden Aeste besitzen; darum erreichen ihre Gipfeltriebe z. B. bei Esche, Feldahorn, wo die Enden der Aeste stark aufwärts gekrümmt sind, manchmal eine fast verticale Lage. Bei den Arten mit gegenständigen Blättern liegen bekanntlich die Seitentriebe der Hauptäste in der Regel in horizon-

taler und verticaler Ebene. Die Triebe der horizontalen Paare streben ebenfalls mehr oder weniger starke Aufwärtskrümmungen zu machen. In den verticalen Paaren wächst oft an den wenig aufgerichteten Aesten der obere Trieb (welcher schon im Knospenzustande eine annähernd verticale Lage besass) von Anfang an annähernd vertical aufwärts, ohne zu suchen, diese Lage irgendwie zu ändern; an den stark aufgerichteten Aesten krümmt sich der obere Trieb mehr oder weniger nach rückwärts (gegen die Basis des Astes hin) und mit Beendigung des Wachstums bleibt er gewöhnlich in einer geneigten Lage. Untere Triebe wachsen meistens sehr schwach und bleiben dann die ganze Zeit nach abwärts gerichtet; bei stärkerem Wachstum aber — wie es z. B. bei *Evonymus* oft der Fall ist — streben die unteren Triebe ebenfalls sich aufwärts zu krümmen, wenn auch ihre Spitzen dabei gewöhnlich kaum vermögen, sich über die horizontale Lage heraufzuheben. Bei *Prunus Padus*, mit $\frac{2}{5}$ -Blattstellung, können starke Seitentriebe (nicht selten von 15 – 20 cm Länge) an allen Seiten der Aeste gebildet werden. Bei jeder Richtung, in welcher solche Triebe ursprünglich austreten mögen, krümmen sich ihre Spitzen aufwärts, und bei den an der oberen Seite austretenden Trieben erreichen sie dabei oft eine fast verticale Lage; hingegen vermögen die Spitzen der unten inserirten Triebe gewöhnlich sich nur wenig über die Horizontale zu heben, während ihre älteren Theile schief abwärts gerichtet sind. Zuletzt strecken sich alle diese Triebe gerade und nehmen an allen Seiten des Astes eine zu ihm symmetrische Stellung an, indem sie annähernd dieselbe Richtung behalten, die sie im Knospenzustand besaßen.

Die einfache Beobachtung der bei den natürlichen Bedingungen sich entwickelnden Triebe führt somit schon allein zu der Ueberzeugung, dass allen Seitentrieben der zu diesem Typus gehörenden Arten der normale negative Geotropismus eigen ist. Einzelne von diesen Trieben können aber im Ganzen sehr verschiedene Lagen von der beinahe verticalen bis zu der horizontalen annehmen, ja selbst bei ganz homologen Trieben, wie die primären Seitentriebe eines Stammes, ist der Winkel, den sie mit Lothlinie bilden, gewöhnlich sehr verschieden, was, wie schon gesagt wurde, in Zusammenhang mit mehr oder weniger intensivem Wachstum einzelner von ihnen zu stehen scheint. — Bei *Prunus Padus* (zum Theil auch bei *Evonymus*) kann dabei deutlicher als bei anderen Arten die Erscheinung beobachtet werden, dass gewöhnlich der junge Gipfel der sich entwickelnden Triebe allein fortwährend mehr oder weniger stark geotropisch ge-

krümmt bleibt, während im älteren Theile diese Krümmung sich ausgleicht, womit dieser Theil des Triebes eine mehr geneigte Lage annimmt. Aus dieser Erscheinung ist schon zu schliessen, dass dem negativen Geotropismus der Triebe irgend ein Factor entgegenwirkt, unter dessen Einfluss nicht allein die negativ geotropischen Triebe fast niemals eine völlig verticale Stellung erreichen, sondern selbst die schon gebildeten geotropischen Krümmungen wieder vermindert werden. Aus dem Umstande, dass ein Trieb sich desto näher an die Lothlinie stellen kann, je mehr aufgerichtete Stellung die Knospe selbst schon besass, ist weiter zu folgern, dass unter dem Einfluss der besagten Gegenwirkung die geotropischen Krümmungen hier überhaupt einen bestimmten Kreisumfang nicht übertreffen können. — Wie schon oben angegeben wurde, nahmen auch alle früheren Autoren seit Knight und bis Sachs wirklich an, die geneigte Lage der Seitentriebe sei durch eine dem negativen Geotropismus entgegenarbeitende Gegenwirkung bestimmt, welche Gegenwirkung sie hauptsächlich in der eigenen Schwere der Triebe voraussetzten. Nur von Seiten de Vries' wurde zum Theil die physiologische Natur dieser Gegenwirkung erkannt, welche er bei gewissen Arten in der von ihm gefundenen Epinastie voraussetzte, während er sie für die übrigen ebenfalls der eigenen Schwere zugeschrieben hat. Diese letztere sollte als bestimmender Factor in denjenigen Fällen wirksam sein, wo die Triebe im Gegensatz zu den ersteren hyponastisch sind, welche Eigenschaft mit dem negativen Geotropismus gleichsinnig wirkt. Als hyponastisch sollen nach dem genannten Autor unter anderen die Triebe von *Ulmus*, *Prunus avium*, *Evonymus verrucosus* sich erwiesen haben. Wie wir aber später sehen werden, sind die Erscheinungen, welche die sich entwickelnden Triebe von *Ulmus* darbieten, von den oben für *Prunus-Evonymus* beschriebenen ganz verschieden und schon die Thatsache, dass alle diese Arten von de Vries in dieselbe Gruppe zusammengestellt wurden, zeigt, dass die Eigenschaften der Triebe von dem genannten Physiologen nicht genügend studirt worden sind.

Um sowohl die Beziehung der Triebe zur Einwirkung der Schwerkraft als die Wachsthumerscheinungen ausserhalb derselben zu studiren, habe ich bald die sich am Stocke entwickelnden Triebe in verschiedene Lagen zum Horizonte gebracht, bald die abgeschnittenen Aeste am Klinostaten beobachtet. Mit *Philadelphus coronarius* wurden nur Versuche mit frühzeitig abgeschnittenen Zweigen gemacht, welche, wie oben angegeben, im Zimmer kräftige Triebe entwickelt haben. Dieser Strauch bildet oft sehr starke adventive Sprosse, welche verti-

cal aufwärts wachsen und eine Länge bis zu 2 m erreichen können. Die primären Seitenzweige, welche im folgenden Jahre an solchen Ruthen gebildet werden, sind, je nach der Intensität des Wachsthum, bald mehr oder weniger horizontal, bald unter einem bedeutenden Winkel zum Horizonte gerichtet. Die Versuche wurden zum Theil mit einjährigen geraden Ruthen, zum Theil mit schon verzweigten zweijährigen gemacht. Entwickeln sich die primären Seitentriebe bei der normalen verticalen Stellung der einjährigen Ruthe, so stellen sie sich mehr oder weniger horizontal oder richten sich (im Zimmer) unter einem Winkel nicht über $20-30^{\circ}$ zum Horizonte auf. Wird aber eine solche Ruthe mit der Spitze nach abwärts gekehrt, so krümmen sich die Seitentriebe so stark aufwärts, dass ihre Spitzen nicht selten eine ganz verticale Lage annehmen. Die Triebe sind also negativ geotropisch und wenn sie bei normaler Lage des Objectes sich nur schwach aufwärts krümmen, so hängt das offenbar von dem selbständigen Streben zum stärkeren Wachstum an der Oberseite der Triebe ab. Das wird durch das Verhalten der Objecte am

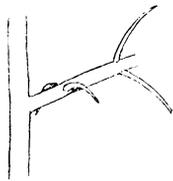


Fig. 2.

Klinostaten bestätigt, wo alle Seitentriebe starke Krümmungen auf ihre Unterseite bilden. Es ist zu bemerken, dass trotz der Angabe von Frank (für *Philad. columbianus*) an den mehr oder weniger horizontalen Zweigen von *Philadelphus coronarius* sehr oft nicht alle Knospen in horizontaler Ebene liegen, sondern es ist ebenso leicht auch abwechselnde Stellung der Knospenpaare zu treffen, ja nahe zur Basis der Zweige dürfte das letztere selbst der gewöhnliche Fall sein. An solchen Zweigen bilden am Klinostaten die verschieden inserirten Triebe Krümmungen nach morphologisch verschiedenen Seiten, jedesmal aber nach unten in Bezug auf ihre frühere Lage. Die Triebe der in horizontaler Ebene gelegenen Paare krümmen sich somit auf ihre morphologische Seitenfläche, die oberen Triebe der in verticaler Ebene befindlichen Paare biegen sich dem Zweige zu, die unteren von demselben ab, d. h. die ersteren bilden eine Krümmung auf ihre Innen-, die letzteren auf ihre Aussenseite. Die Objecte nehmen jetzt die in der Fig. 2 schematisch wiedergegebene Form an. Die am Klinostaten auf die Unterseite der Triebe gebildeten Krümmungen, welche von dem Streben zum überwiegenden Wachstum auf der Oberseite der Triebe abhängen, stellen offenbar dieselbe Erscheinung dar, welche von de Vries als *Epinastie* bezeichnet wurde. In der oben angeführten Abhandlung wurde von dem genannten Physiologen die *Epinastie* als

eine allen Seitentrieben gewisser Holzarten zukommende organische Eigenschaft aufgefasst und deshalb wurde solchen Trieben von ihm die physiologische Bilateralität zugeschrieben. In Wirklichkeit ist aber die physiologische Natur der sog. Epinastie der Baumtriebe eine ganz andere. Die Eigenschaft des überwiegenden Wachsthumes ist nicht etwa an eine bestimmte Seite des Triebes gebunden, vielmehr jedesmal, wenn der Trieb in einer geneigten Lage sich entwickelt, erhält er (bei dem vorliegenden physiologischen Typus) das Bestreben, stärker auf seiner physikalischen Oberseite zu wachsen. Die so bevorzugte Seite des Triebes ist aber keineswegs ein für alle Mal bestimmt und, wie ich später ausführlicher zeigen werde, kann im Laufe der Entwicklung eines Triebes das stärkere Wachstum nach Belieben auf seinen verschiedenen Seiten hervorgerufen werden; ausserdem kann bei gewissen Entwicklungsbedingungen das Streben zum stärkeren Wachstum auf einer gewissen Seite auch ganz verloren gehen.

Im ersten Theile dieser Abhandlung habe ich schon gezeigt, dass bei der am Klinostaten vor sich gehenden Entwicklung eines Triebes derselbe zuerst abwechselnde Krümmungen nach den entgegengesetzten Seiten ausführt, welche Krümmungen allmählich aufhören, und dass der Trieb schliesslich gerade wird, wenn auch sein Wachstum noch fort-dauert. Jetzt aber zeigt sich der physiologische Zustand des Triebes als ein anderer als zuvor. So wurde eine 1jährige Ruthe von *Philadelphus coronarius*, nachdem sie drei Tage lang am Klinostaten verblieb, nachher wieder in der normalen verticalen Lage ruhig stehen gelassen. Während, wie schon gesagt wurde, die normalen Stämmchen von *Philadelphus* in dieser Lage ihre Seitentriebe nur wenig aufwärts richteten, so krümmten sich jetzt die meisten von diesen Trieben so stark geotropisch, dass ihre Spitzen eine beinahe verticale Stellung annahmen, indem sie Krümmungen mit dem Radius von 12–20 mm gebildet haben. Im normalen Zustande können so starke Krümmungen nur an den mit der früheren Oberseite nach unten gekehrten Trieben, d. h. nur in den Fällen beobachtet werden, wenn die derzeitige Epinastie dieser Seite mit dem Geotropismus gleichsinnig wirkt. Die Möglichkeit, für die in normaler Lage sich befindenden Triebe so starke geotropische Krümmungen zu bilden, kann also im vorliegenden Falle nur dadurch erklärt werden, dass bei genügend langem Verweilen der Objecte am Klinostaten das Streben zum überwiegenden Wachstum an der früheren Oberseite (Epinastie) verloren gegangen ist. Andererseits wird, wie ich später durch Versuche ausführlicher zeigen werde, ein sich entwickelnder Trieb mit seiner Unterseite oder einer der Seitenflanken

zum Zenithe gewendet und in dieser Lage bis zur Bildung einer geotropischen Krümmung belassen, so tritt sodann am Klinostaten die Epinastie jedesmal auf derjenigen Seite auf, welche in der letzten Zeit nach oben gekehrt wurde. In derselben Weise zeigt sich auch der Gipfelspross eines Hauptstammes am Klinostaten immer epinastisch, wenn er zuvor in horizontaler Lage sich befand und eine geotropische Krümmung gebildet hat. Diese Thatsachen zeigen, dass sowohl die Seitentriebe als die Gipfeltriebe der Hauptstämme sich in der betreffenden Beziehung ganz gleich verhalten und dass allen diesen Gebilden eine inwohnende physiologische Bilateralität vollständig abgeht. Krümmungen, welche die Triebe am Klinostaten ausführen, werden zwar freilich durch das Streben zum überwiegenden Wachstum an einer Seite verursacht, diese Seite wird aber nicht einmal für immer, sondern jedesmal nur durch die unmittelbar vorausgegangene geneigte Lage des Triebes bestimmt. Nachdem ein Trieb eine geotropische Krümmung gebildet hat, wird darauf am Klinostaten das selbständig stärkere Wachstum (Epinastie von de Vries) immer auf der concaven (vorher oberen) Seite desselben eingeleitet. Wir kommen somit auf die Erscheinung zurück, welche ich im ersten Theile dieser Abhandlung ausführlich erörtert habe und welche darin besteht, dass mit der Bildung jeder Krümmung ein Streben zum stärkeren Wachstum auf der Innenseite der Krümmung entsteht. Die Epinastie von de Vries, wenigstens insofern sie die Triebe der Holzpflanzen betrifft, ist also nichts anderes als dieses Streben zur Bildung der entgegengesetzten Krümmung, welches den Seitentrieben wie den Gipfeltrieben der Hauptstämme in gleicher Weise eigen ist. In der Rectipetalität von Vöchting und der Epinastie von de Vries haben wir somit im Grunde eine und dieselbe Erscheinung vor uns, welche nur bei verschiedenen Umständen beobachtet wurde. Das Wort Epinastie, welches doch das Aeussere der Erscheinung gut bezeichnet, mag der Kürze halber auch im Folgenden gebraucht werden.

Mit den am Stocke sich entwickelnden Trieben habe ich die meisten Versuche mit *Prunus Padus* und *Evonymus europaeus* gemacht. Als die Gipfeltriebe der Hauptäste vertical aufwärts gestellt wurden, so entstand in der ersten Zeit fast immer eine Krümmung nach aussen, d. h. die frühere Oberseite bildete die convexe Seite der Krümmung. Nachher glich sich aber diese Krümmung wenigstens im jüngeren Theile des Sprosses wieder aus und der Spross wuchs dann gewöhnlich in aufrechter Lage weiter fort. Wurde ein Ast so angebunden, dass sein Gipfeltrieb vertical abwärts gerichtet

war, so krümmten sich dieser wie die Seitentriebe sogleich aufwärts. Während aber die Spitze des Gipfeltriebes dabei nur eine horizontale Lage annahm oder eine Aufwärtskrümmung nicht über $10\text{--}20^\circ$ zum Horizonte bildete, krümmten sich die Seitentriebe viel stärker aufwärts, indem ihre Spitzen in einem Winkel von 45° und darüber sich erhoben. Als nachher diese Aeste in die verticale Aufwärtsstellung gebracht wurden, so fingen alle Triebe unmittelbar an, sich nach der entgegengesetzten Seite zu krümmen; die Spitze des Gipfeltriebes stellte sich annähernd vertical, diejenigen der Seitentriebe bildeten aber, wie gewöhnlich, die Winkel von $40\text{--}60^\circ$ mit dem Horizonte. In anderen Versuchen wurde der Stamm eines jungen Bäumchens horizontal angebunden, wobei die primären Seitentriebe, die an verschiedenen Seiten des Stammes standen, jetzt in verschiedener Lage zum Horizonte geriethen. Die Spitze des Gipfeltriebes fing dabei unmittelbar an, sich aufwärts zu krümmen, während die Seitentriebe sich gewöhnlich zuerst in der Richtung nach der Basis des Stammes hin krümmten und zwar so, dass ihre frühere Oberseite zur Aussenseite der Krümmung wurde.

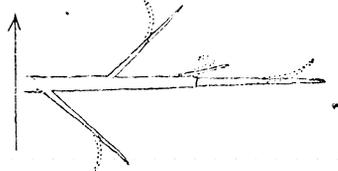


Fig. 3. Der Pfeil gibt die Lothrichtung an.

In der schematischen Fig. 3 sind diese Krümmungen mit Punkten angedeutet. Solche Krümmungen, welche offenbar die epinastischen Krümmungen von de Vries sind, werden aber nach einiger Zeit wieder ausgeglichen. Die auf der oberen Seite stehenden Triebe richten dabei ihre Spitzen annähernd vertical, in welcher Richtung sie auch weiter fortwachsen; die unten oder an den Seiten des Stammes inserirten Triebe krümmen sich nun aber wieder aufwärts. Die Spitzen der unteren Triebe werden meistens nicht oder nur wenig über die Horizontale gehoben, während die an den Seiten stehenden Triebe vermögen ihre Spitzen viel stärker aufzurichten. Weiter aber, wie es schon früher angegeben wurde, in dem Maasse als die Internodien der geotropisch gekrümmten Spitzen sich entwickeln, vermindert sich ihre Krümmung wieder, indem der ganze Trieb sich allmählich gerade streckt. Die an den Seiten stehenden Triebe erhalten definitiv eine annähernd horizontale oder nur wenig aufsteigende Lage, die unteren Triebe aber, nachdem sie ihre geotropische Krümmung ausgeglichen haben, zeigen sich schief abwärts gerichtet, indem sie annähernd denselben Winkel mit dem Stamme bilden (Fig. 3) wie bei seiner normalen Aufrechtstellung.

Sehr interessant ist das Verhalten des Gipfelsprosses eines in horizontale Lage gebrachten Stammes. Dieser Gipfelspross fängt, wie schon gesagt, sogleich an, sich aufwärts zu krümmen, wobei seine Spitze manchmal eine fast verticale Stellung annimmt, meistens aber nur einen Winkel von etwa $50-60^\circ$ mit dem Horizonte bildet. Solche Lage behält die Spitze selbst des Triebes im Laufe der ganzen Zeit als dessen Entwicklung fort dauert; mit dem weiteren Wachsthum der Internodien vermindert sich aber, wie in allen übrigen Fällen, ihre Krümmung wieder, und indem der entwickelte Theil des Triebes sich mehr oder weniger gerade streckt, bleibt er definitiv unter einem Winkel von etwa $30-40^\circ$ zum Horizonte gerichtet. Somit verhält sich der Gipfeltrieb eines Stammes, nachdem er einmal in horizontale Lage gebracht wurde, nun in ganz gleicher Weise wie alle Seitentriebe und ist nicht im Stande, die verticale Lage wieder anzunehmen.

Ich schnitt den oberen Theil des in horizontale Lage gebrachten Stammes ab, nachdem seine Triebe neue geotropische Krümmungen gebildet haben, und setzte solche Objecte an den Klinostaten. Alle Triebe fingen jetzt unmittelbar an, ihre Krümmungen auszugleichen, an deren Stelle mehr oder weniger bedeutende entgegengesetzte Krümmungen entstanden. Die convexe Seite dieser letzteren bildete also jedesmal diejenige Flanke des Triebes, welche bei horizontaler Lage des Stammes nach oben gekehrt war. Die auf den Seiten des Stammes gestandenen Triebe machten also die Krümmung auf ihrer (in Bezug auf den Stamm) Seitenflanke, die unteren Triebe auf der dem Stamme zugekehrten Flanke. Die Triebe, welche auf der oberen Seite des Stammes standen und eine verticale Stellung angenommen haben, machten keine Krümmung mehr und in dieser Beziehung erwiesen sich die Triebe ausserordentlich empfindlich; besass der wachsende Theil des Triebes eine Neigung von nur $10-20^\circ$ zur Lothlinie, so wurde das schon am Klinostaten durch eine der vorigen Neigung entgegengesetzt gerichtete Krümmung verrathen. Der Gipfeltrieb machte am Klinostaten ebenfalls eine der geotropischen entgegengesetzte Krümmung, verhielt sich also auch in dieser Beziehung den Seitentrieben ganz analog. Die am Klinostaten entstehenden Gegenkrümmungen erstrecken sich zunächst nur auf die älteren Theile der Triebe, während die jüngsten Theile ihre frühere (geotropische) Krümmung noch beibehalten, wie ich das später an Evonymus ausführlicher zeigen werde.

Nach dem bis jetzt Gesagten braucht kaum mehr hinzugefügt zu werden, dass, wenn ein aufrechtes Stämmchen von *Prunus Padus*

direct an den Klinostaten gesetzt wird, sich alle Seitentriebe auf ihre frühere Unterseite krümmen, d. h. ihre Krümmungen sind analog denjenigen, welche auch an einem in die horizontale Lage gebrachten Stämmchen zunächst entstehen (Fig. 3). Haben aber an einem in solche Lage gebrachten Stämmchen die Triebe neue geotropische Krümmungen gebildet, so stehen die nun am Klinostaten auftretenden Krümmungen nur mit diesen letzteren in Beziehung. Man erkennt hier also die schon früher erörterte Eigenschaft der Triebe, auf jede entstandene Krümmung mit dem Streben zu einer Gegenkrümmung zu reagiren und, wie die letztangeführten Klinostatenversuche lehren, besonders energisch tritt solches Streben erst in älteren Internodien auf, die zunächst allein eine entgegengesetzte Krümmung machen, während die Spitze selbst ihre geotropische Krümmung beibehält. Im ersten Theile dieser Schrift wurde auch durch Versuche mit aufgehängten Trieben bewiesen, dass die Gegenwirkung einer geotropischen Krümmung allmählich soweit anwachsen kann, dass sie schliesslich die directe geotropische Wirkung überwindet. Damit im Einklang steht die Thatsache, dass die Triebe von *Prunus Padus* scheinbar nicht im Stande sind, geotropische Krümmungen über etwa 90° zu bilden, denn, wie schon gesagt wurde, vermögen die vertical abwärts gestellten Triebe ihre Spitzen kaum über die horizontale Lage zu heben, während die von Anfang an in die horizontale Lage gebrachten manchmal beinahe ganz vertical sich aufrichten können. Nun beobachten wir oft bei *Prunus Padus* die schon angegebene Erscheinung, dass die junge Spitze der sich entwickelnden Triebe allein fortwährend geotropisch gekrümmt bleibt, während im älteren Theile des Triebes diese Krümmung sich wieder vermindert, womit dieser Theil eine mehr geneigte Lage annimmt. Nach all dem im Vorausgehenden Auseinandergesetzten nehme ich keinen Anstand, solches Verhalten der Triebe und überhaupt die Thatsache, dass sie aus einer geneigten Lage nie im Stande sind, eine ganz verticale Lage anzunehmen oder dieselbe auf die Dauer zu behalten, der besagten Gegenwirkung zuzuschreiben.

Auf den ersten Blick dürfte wohl am meisten naheliegend erscheinen, die nachherige Verminderung der ursprünglichen geotropischen Krümmung der Wirkung der eigenen Schwere der Triebe zuzuschreiben. Unabhängig von den früher angeführten Versuchen, welche gezeigt haben, dass selbst bei den equilibrirten Trieben die ursprüngliche geotropische Krümmung sich nachher wieder vermindert, wurden mit *Prunus Padus* noch Versuche anderer Art gemacht.

An den jungen Internodien der horizontalen Triebe, welche nur schwache Aufwärtskrümmungen gemacht haben, wurden nämlich die Lamina aller grösseren Blätter entfernt in der Voraussetzung, dass ihr Gewicht die Bildung stärkerer geotropischer Krümmungen verhindert. Die so erleichterten Triebe behielten aber im Laufe der 2—3 folgenden Tage ganz dieselbe Krümmung. In anderen Versuchen wurden die Aeste mit den Spitzen vertical abwärts angebunden und nachdem es sich gezeigt hat, dass ihre Seitentriebe nur schwache Aufwärtskrümmungen zu bilden vermögen, wurden nun die Aeste vertical aufwärts gestellt, wobei die Triebe jetzt schief abwärts gerichtet waren. Sollte früher die Bildung stärkerer geotropischer Krümmungen durch die eigene Schwere der Triebe mechanisch verhindert werden, so wäre zu erwarten, dass bei der umgekehrten Lage, bei welcher die eigene Schwere mit der geotropischen Nachwirkung gleichsinnig wirkte, diese letztere sich jetzt geltend macht und die Abwärtskrümmung zunächst noch vergrössert. Das letztere wurde aber niemals beobachtet. Die Triebe fingen immer unmittelbar an, sich wieder aufwärts zu krümmen und in einem Falle so energisch, dass schon im Laufe von zwei Stunden die frühere Krümmung sich beinahe ausgeglichen hat und nach weiteren vier Stunden wurde eine der früheren gleiche Krümmung nach der entgegengesetzten Seite gebildet.

Es gibt somit keine Thatsachen, welche dafür sprechen, dass die eigene Schwere der Triebe irgend einen merklichen Einfluss auf die geotropische Krümmungsfähigkeit ihrer jungen Theile ausübt und die beobachtete Verminderung der ursprünglichen geotropischen Krümmung muss ausschliesslich der Eigenschaft der Gegenkrümmung zugeschrieben werden. Andererseits geht die Bewegung im Sinne des Zurückkrümmens immer nur so weit vor sich, bis die Krümmung annähernd ausgeglichen ist und in ihren schon ausgewachsenen Theilen erscheinen meist die Triebe der ganzen Länge nach beinahe ganz gerade. Solches Geradestrecken, welches den Trieben von verschiedener Ueppigkeit im gleichen Grade eigen ist, kann durch die mechanischen Ursachen nicht erklärt werden. Wirkung der eigenen Schwere lässt sich zwar gewöhnlich an den länger gewordenen und reichlich beblätterten Trieben von *Prunus Padus* und anderer Arten beobachten, die ihrer ganzen Länge nach sich schwach abwärts krümmen. Solche Form erhalten aber die Triebe schon im späteren Alter und ich werde weiter zeigen, dass dieselbe wahrscheinlich nicht durch Wachstum, sondern nur durch elastische Dehnung der Oberseite zu Stande kommt.

Erwägt man schliesslich, dass bei jeder Neigung zum Horizonte die Triebe sich in gleicher Weise gerade strecken, so wird man genöthigt, zu schliessen, dass dieses Geradestrecken durch organische Eigenschaften der Triebe bedingt wird und ein Gleichgewichtszustand zwischen Streben zu den Krümmungen nach den entgegengesetzten Seiten bezeichnet. Wenn bei einzelnen Trieben desselben Baumes dieses Gleichgewicht bei verschiedener Neigung zur Lothlinie eintritt, so hängt das möglicher Weise von der geotropischen Empfindlichkeit ab, welche ihrerseits mit der Wachstumsenergie der Triebe in Zusammenhang zu stehen scheint, da, wie ich schon oben angegeben habe, die am stärksten wachsenden primären Seitentriebe sich auch am stärksten emporrichten.

Wird ein Ast noch vor dem Aufbrechen der Knospen in aufwärts verticale Lage gebracht, so erhält der sich entwickelnde Gipfeltrieb in der Regel eine epinastische Krümmung im Sinne de Vries, d. h. auf die frühere Unterseite. Das scheint ja wirklich auf eine physiologische Bilateralität der Seitentriebe hinzuweisen und doch glaube ich im vorigen gezeigt zu haben, dass eine solche überhaupt nicht existirt. Darum braucht das Auftreten der besagten epinastischen Krümmungen noch weiter auseinandergesetzt zu werden. Gewiss sind die Triebe schon im Knospenzustande negativ geotropisch. Sobald die Knospen im Frühjahr sich zu strecken beginnen, krümmen sie sich sogleich aufwärts und bei den langspitzigen Knospen von *Prunus Padus* betragen diese Krümmungen nicht selten bis 45°. Dasselbe wird z. B. auch bei Rosskastanie beobachtet und doch macht die Spitze der aus solchen Knospen hervortretenden Triebe gewöhnlich zunächst eine Krümmung nach unten. Diese Erscheinung lässt sich aber vollständig aus der schon früher erörterten Eigenschaft der Gegenkrümmung erklären. Wenn der Geotropismus eine Aufwärtskrümmung der Knospenaxe hervorruft, so tritt zugleich eine Gegenwirkung auf, und wird jetzt die Knospe in eine zur Schwerkraftwirkung symmetrische (verticale) Lage gebracht, so muss eine der geotropischen entgegengesetzte Krümmung entstehen. Ich habe versucht, diese Auffassung durch einige Versuche zu prüfen. Zu diesem Zwecke wurden im Herbste, als die Knospen noch keine Spur einer Aufwärtskrümmung aufwiesen, Seitentriebe von *Prunus Padus* mit den Spitzen vertical aufwärts angebunden. Das Resultat war, dass bei fünf von den sechs so behandelten Versuchszweigen die sich entwickelnden Gipfeltriebe keine Krümmungen mehr machten und gerade vertical wuchsen. Bei den Aesten von Rosskastanien aber, welche ebenso im Herbste

vertical gestellt wurden, machten doch die austretenden Gipfeltriebe wie sonst starke epinastische Krümmungen. Die Knospen der Rosskastanie sind aber schon im Herbste bedeutend geotropisch gekrümmt und es dürfte also schon jetzt ihr physiologischer Zustand derselbe sein, wie zur Zeit der Streckung der Triebe.

Dass die eigene Schwere der Triebe ihre Form beeinflussen muss, ist ohne Weiteres anzunehmen und schon daraus ersichtlich, dass, wie schon von de Vries bemerkt wurde, nach dem Blattfall sich die Enden der Seitenäste viel steiler emporrichten. Noch deutlicher kann der Einfluss des Blättergewichtes an den noch krautigen Trieben solcher Arten beobachtet werden, wo, wie bei *Acer*, *Evonymus*, *Prunus Padus*, die Triebe verhältnissmässig dünn sind und dabei bedeutende Länge erreichen können. Stark geschossene Triebe von *Prunus Padus*, nachdem sie ihr Wachsthum schon beendet haben, sind oft der ganzen Länge nach bedeutend abwärts gekrümmt. Werden bei einem solchen Triebe die Blätter entfernt, so gleicht sich diese Krümmung sogleich zum grössten Theile aus. Ebensoiche Wirkung muss natürlich das Blättergewicht auch an den noch wachsenden und geotropisch gekrümmten Sprosstheilen ausüben. An dünnen und langen horizontalen Sprossen von *Evonymus*, welche geotropisch gekrümmt waren, konnte ich mich überzeugen, dass mit dem Entfernen der Blätter die Krümmung sich sogleich bedeutend verstärkte. Es konnte somit die Voraussetzung entstehen, ob nicht vielleicht das am Klinostaten immer auftretende Wachsthum der concaven Seite durch die zuvor bestandene mechanische Dehnung dieser Seite inducirt wird. Widerstreiten zwar schon einer solchen Auffassung die früher beschriebenen Versuche mit *Phaseolus*, wo das mechanische Biegen des Stengels, also die Compression der concaven Seite, den gleichen Effect ergibt, so habe ich doch einige Versuche angestellt, um die besagte Voraussetzung direct zu prüfen. Zu diesem Zwecke wurden abgeschnittene Stämmchen von *Evonymus europaeus* und *Syringa Emodi* horizontal so gelegt, dass einzelne Sprosspaare sich in horizontaler Ebene befanden und auf die Spitzen solcher Sprosse wurden Schlingen der Fäden aufgelegt, welche über die darüber stehenden Rollen geführt und deren freie Enden mit Gewichten belastet wurden, die eben genügten, die Triebe schwach aufwärts zu biegen. Bei *Syringa Emodi* ging das Aufwärtskrümmen der so aufgehängten Triebe viel träger von statten als das der freien, und somit bestätigten sich auch hier die Beobachtungen von M. Scholtz (l. c.) und R. Hegler (l. c.), wonach schwache Dehnung in den

meisten Fällen das Wachstum nur verlangsamt. Bei *Evonymus* krümmten sich aber beiderlei Triebe in gleicher Weise und als die Krümmung stark genug wurde, wurden die Objecte an den Klinostaten gebracht. Nun verhielten sich die Triebe, welche bei ihrem Aufwärtskrümmen die Wirkung der eigenen Schwere nicht erfahren haben, in ganz derselben Weise wie die übrigen, d. h. an der Stelle der früheren geotropischen bildeten sie eine Krümmung nach der entgegengesetzten Richtung. Dieser Versuch zeigt also nochmals, dass beim Ausgleichen der ursprünglichen geotropischen Krümmungen der eigenen Last der Triebe jedenfalls nicht mehr als eine untergeordnete, scheinbar rein mechanische Rolle zukommt.

Ich versuchte noch durch directes Messen das Wachstum des Parenchyms auf der oberen und unteren Seite der Triebe in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien zu verfolgen, in der Hoffnung, auf diese Weise zu bestimmen, in wie weit die spätere Ausgleichung der geotropischen Krümmungen durch wirkliches Wachstum der Oberseite zu Stande kommt. Dazu wurde in Internodien, welche in verschiedenen Krümmungsphasen sich befanden, die Länge der Parenchymzellen der subepidermalen Reihe auf der Ober- und Unterseite der Triebe gemessen. Die Messungen wurden erst ausgeführt, nachdem die (radialen) Schnitte einige Stunden im dicken Glycerin gelegen und ihren Turgor verloren hatten. Diese Methode zeigte sich aber wenig tauglich, um die betreffende Frage klar zu beantworten, und zwar wahrscheinlich weil das Wachstum in verschiedenem Maasse von den Theilungen der Zellen begleitet wird. Jedenfalls wurden ungeachtet der sehr grossen Zahl der gemessenen Zellen (einige Hundert für jeden einzelnen Fall) nur ziemlich unbestimmte Resultate erhalten. So wurden in einem ca. 17 cm langen Triebe von *Prunus Padus*, dessen Spitze sich noch entwickelte und welcher der ganzen Länge nach schwach aufwärts gekrümmt war, die Stellen etwa 5 cm von der Basis und etwa 3 cm von der Spitze untersucht. An diesen beiden Stellen erwiesen sich länger die Zellen der Unterseite, und zwar an der ersteren um 14,8 % und an der letzteren um 26,6 %. In einem anderen (ca. 28 cm langen), schon ganz ausgewachsenen und etwas abwärts gekrümmten Triebe wurden ebenfalls zwei Stellen etwa 11 cm von der Basis und etwa 8 cm von der Spitze untersucht. Hier zeigten sich auch überall länger die Zellen der Unterseite und zwar näher zur Basis um 11,0 % und näher zur Spitze um 8,0 %. Somit scheint bei *Prunus Padus* mit dem Geradestrecken des Triebes die Längendifferenz zwischen den Zellen der Ober- und Unterseite

sich bedeutend zu vermindern, ohne doch ganz ausgeglichen zu werden. Bei *Evonymus* wurden auf dieselbe Weise drei Triebe untersucht. Die primären Seitentriebe der in horizontale Lage gebrachten Stämme bilden hier schnell neue geotropische Krümmungen, welche bald beginnen, sich wieder zu vermindern. Solche Triebe wurden in verschiedenen Krümmungsphasen untersucht. A) Ein Trieb, welcher zur Zeit abgeschnitten war, als die geotropische Krümmung anfang sich zu vermindern. In der Mitte des Krümmungsbogens zeigten sich hier die subepidermalen Zellen der Unterseite länger als diejenigen der Oberseite um 8,0 %. B) Ein Trieb, dessen Spitze sich noch entwickelte, welcher aber schon fast gerade sich gestreckt hat; als aber die Blätter entfernt wurden, bekam der Trieb wieder eine bedeutende Aufwärtskrümmung. Im mittleren Theile dieses Triebes hatten die Zellen an der Ober- und Unterseite beinahe die gleiche Länge (die unteren waren länger um 0,8 %). C) Ein ebenfalls gerader horizontaler Trieb, welcher aber schon zu wachsen aufgehört hat; nachdem die Blätter entfernt wurden, entstand nur im oberen Theile eine schwache Krümmung nach oben. Das mittlere Internodium wurde hier an zwei um 12 mm von einander entfernten Stellen untersucht und gefunden: an einer Stelle (näher zur Basis) zeigten sich die Zellen der Unterseite länger um 7,0 %, während an der anderen Stelle diejenigen der Oberseite sich um 2,5 % länger erwiesen haben. Also hat bei *Evonymus* wie auch bei *Prunus Padus* mit dem Geradestrecken der Triebe die Längendifferenz zwischen den Zellen der Ober- und Unterseite sich im ganzen bedeutend vermindert. Wenn aber diese Differenz nicht ganz ausgeglichen wird, so darf daraus eben nur geschlossen werden, dass die mechanische Dehnung, welche doch im Triebe fortwährend besteht, keinen merklichen Einfluss auf das Wachstum der Zellen seiner Oberseite auszuüben vermag. Bei *Ulmus* werden wir später sehen, dass in den Internodien, welche ihr Wachstum schon eingestellt haben, eine mechanische Dehnung nur reichliche Zelltheilungen hervorzurufen scheint, und die bei *Prunus Padus* und *Evonymus* aus Messungen gewonnenen Daten widersprechen dem jedenfalls nicht.

Nach Frank soll die normale Lage der Seitentriebe zum Horizonte sehr oft durch Axendrehungen erreicht werden. Solche Drehungen hat Frank u. a. bei *Philadelphus* beobachtet, einer Art, welche unzweifelhaft zu demjenigen physiologischen Typus gehört, den ich als Typus von *Prunus Padus* bezeichnet habe. Darum werden meine die Drehungen bei verschiedenen Arten von diesem Typus be-

treffende Beobachtungen im Stande sein, die Befunde von Frank zu beleuchten. Bei *Prunus Padus* können oft Axendrehungen der Triebe beobachtet werden, welche aber bei ganz anderen Bedingungen entstehen, als es von Frank (l. c. pag. 38) angegeben wurde. Wie ich schon früher gesagt habe: wird ein aufrechter Stamm von *Prunus Padus* in horizontale Lage gebracht, so machen zunächst alle Seitentriebe Krümmungen auf ihre frühere Unterseite. Darum werden bei den jetzt in horizontaler Ebene liegenden Trieben die Krümmungen ebenfalls in horizontaler Ebene gebildet und nur solche Triebe werden gewöhnlich und zwar bis zu 90° gedreht. Es leuchtet aber ein, dass das in horizontaler Ebene gekrümmte Ende des Triebes einen Hebel ausmacht, dessen Last auf den geraden Theil des Triebes in tangentialer Richtung einwirkt und die Drehung geht auch immer nach dieser Richtung vor sich. Ausserdem kann hier die Drehung verschieden stark sein und zwar nach der Intensität und der Dauer der Seitenkrümmung, und bei den Trieben, welche nur schwache und kurzdauernde Seitenkrümmung gebildet haben, bleibt auch die Drehung vollständig aus. Frank gibt an, dass, wenn bei den von ihm beobachteten Arten (u. a. bei *Philadelphus*) horizontale Seitentriebe wieder horizontal, aber mit der umgekehrten Seite zum Zenithe, angebunden wurden, so drehten sie sich dabei immer um 180° , d. h. so weit, bis die frühere Oberseite wieder nach oben kam. Ich wiederholte solche Versuche an den Seitentrieben von *Prunus Padus*, welche mit der umgekehrten Seite zum Zenithe gewendet wurden, wobei längs des Triebes ein Tuschestrich aufgetragen wurde, um zu ermöglichen, die geringste Axendrehung wahrzunehmen. Die Gipfel- wie die Seitentriebe der Aeste machten dabei nur die gewohnten geotropischen Krümmungen und bei den Gipfeltrieben wurde eine Drehung niemals beobachtet. Bei schwächeren Seitentrieben, welche in horizontaler Ebene umgekehrt angebunden wurden, wurde manchmal eine schwache Drehung beobachtet, die aber $30\text{--}40^\circ$ nicht überschritt. Bei den betreffenden Bedingungen, wo die Triebe keine Seitenkrümmungen machen, konnte die Ursache der Drehung immer deutlich in einem an der Seitenfläche stehenden und nicht entsprechend equilibrierten grossen Blatte gefunden werden. Was also die Ursache der Axendrehungen in diesen wie in den später anzuführenden Fällen betrifft, so kann ich vollständig die Beobachtungen von de Vries bestätigen, denen zufolge solche Drehungen immer nur den zufälligen mechanischen Factoren ihre Entstehung verdanken. Es bleibt nur zu bemerken, dass nicht bei allen Arten die Triebe gleich fähig sind,

Drehungen zu erfahren. Bei *Evonymus europaeus* z. B. scheinen ziemlich lange, saftige Triebe einer Drehung hartnäckig zu widerstehen. Wird ein Stämmchen von *Evonymus* so in horizontale Lage gebracht, dass einzelne Sprosspaare in horizontaler Ebene zu liegen kommen, so machen diese Sprosse ebenfalls zunächst epinastische Seitenkrümmungen, die übrigens bald wieder ausgeglichen werden; Drehungen habe ich aber dabei niemals entstehen sehen.

In dem Vorhergehenden hielt ich für angemessen, an dem Beispiele von *Prunus Padus* allein in nähere Besprechung der Ursachen einzugehen, welche die geneigte Lage der Seitentriebe bedingen, weil die Triebe der genannten Art sehr günstige und typische Beobachtungsobjecte darstellen und weil die Erscheinungen, welche an anderen zu demselben physiologischen Typus gehörenden Arten zu beobachten sind, das oben Gesagte nur bestätigen. Bei Ahorn, Esche, Rosskastanie sind die jungen Seitentriebe gewöhnlich an ihrer Spitze abwärts gekrümmt, welche Krümmung manchmal bis 45° beträgt, so dass die Spitzen stark aufgerichteter Triebe wieder horizontal gerichtet sind. Auf den ersten Blick dürften diese Krümmungen denjenigen, welche die Triebe am Klinostaten auf ihre frühere Unterseite bilden, d. h. den sog. epinastischen Krümmungen, als gleichbedeutend angesehen werden. In Wirklichkeit mögen aber eine solche Bedeutung diese Krümmungen höchstens beim ersten Austreten der Triebe aus den Knospen haben. Beobachtet man nämlich von Zeit zu Zeit die sich weiter entwickelnden Triebe, so bemerkt man, dass die besagten Krümmungen zeitweise verschwinden, um darauf wieder zu erscheinen, und zwar geschieht das bei fast allen Trieben gleichzeitig. An gewissen Tagen fand ich fast alle Triebe mehr oder weniger stark gekrümmt während sie an anderen Tagen alle gerade waren, und darum liegt es auf der Hand, die Entstehung der Gipfelkrümmungen irgend einem meteorologischen Factor zuzuschreiben. Da diese Krümmungen an trockenen wie an feuchten Tagen ohne Unterschied sich bilden und somit nicht von dem Turgorgrade der Triebe abhängen, so können sie nur der Einwirkung der Winde zugeschrieben werden. Hofmeister hat an verschiedenen krautartigen Pflanzen die Beobachtung gemacht, dass die plötzlichen, durch die Stöße an den unteren Stengeltheil hervorgerufenen Schwankungen der Stengelspitze eine Krümmung derselben herbeiführen, welche erst nach einigen Stunden sich allmählich wieder ausgleicht und welche Hofmeister der Ausdehnung der Epidermis an der Aussenseite der

Krümmung zugeschrieben hat.¹⁾ Aufrecht stehende vom Winde bewegte Sprosse schwanken nach allen Seiten mehr oder weniger gleichmässig und an den Gipfelsprossen der Hauptstämme, selbst bei Ahorn, treten die betreffenden Krümmungen nur selten auf; bei *Syringa Emodi* fand ich aber die fleischigen, schweren Gipfeltriebe meistens gekrümmt. Was nun die Seitentriebe betrifft, deren Schwankungen nach einer Seite (nach unten) jedesmal stärker sein müssen, so sind die Krümmungen ihrer jungen, noch plastischen Theile unzweifelhaft der von Hofmeister bemerkten Ausdehnung der peripherischen Gewebe zuzuschreiben. Im späteren Entwicklungsstadium, wenn die Gipfel der Triebe steifer werden, werden die Gipfelkrümmungen nicht mehr gebildet und auf die definitive Richtung der Baumtriebe (wenigstens in den vom herrschenden Winde etwas beschützten Localitäten) sind sie von keiner Bedeutung.

Mit *Acer platanoides*, *Aesculus Hippocastanum*, *Fraxinus excelsior* wurden zahlreiche Versuche gemacht, wo junge Stämme umgebogen und so in horizontaler oder geneigter Lage angebunden wurden, dass die Insertionsebenen der Seitentriebe horizontal und vertical zu stehen kamen. Die ersteren von diesen Trieben heben ihre Gipfel selten mehr als um $50-60^{\circ}$ empor, gewöhnlich auch weniger, und nach 1—2 Tagen beginnt die geotropische Krümmung sich wieder zu vermindern. Dies nachherige Zurückkrümmen ist gewöhnlich bei der Esche, Rosskastanie weniger bedeutend, während bei Ahorn die Triebe manchmal eine fast horizontale Lage annehmen. Jedenfalls strecken sich die Triebe mit Beendigung des Wachstums der ganzen Länge nach mehr oder weniger gerade und erhalten definitiv in allen ihren Theilen annähernd die gleiche Neigung zum Horizonte. Die unteren Triebe der in der verticalen Ebene stehenden Paare krümmen sich ebenfalls geotropisch; wie wir aber schon bei *Prunus Padus* gesehen haben, sind die Triebe gewöhnlich nicht im Stande, ihre Gipfel aus der abwärts geneigten Lage irgendwie bedeutend über die horizontale Lage zu bringen, und indem sie nachher sich wieder senken, bleiben sie definitiv abwärts unter verschiedenen Winkeln zum Horizonte gerichtet. Die oberen Triebe,

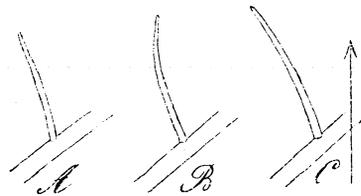


Fig. 4. (Mit dem Pfeile ist die Lothrichtung angegeben).

1) Jahrbücher für wiss. Botanik II. Bd. pag. 237.
Flora, Ergänzgsbd. 1901.

welche an den geneigten Stämmchen in eine annähernd verticale Lage gerathen, bilden zunächst eine Krümmung auf die frühere Unterseite. Darauf kommt aber der Gipfel des Triebes in die verticale Lage zurück, welche er entweder dauernd beibehält oder sich nochmals nach der Basis des Stammes hin krümmt, d. h. der Trieb schwankt in der Ebene der ursprünglichen Krümmung. Bei Esche und Rosskastanie wurde wiederholt solches Schwanken der in verticale Lage gebrachten Seitentriebe beobachtet. So wurde ein Stämmchen der Rosskastanie derart in geneigter Lage angebunden, dass die oberen Triebe vertical standen. Drei Tage später hatte einer dieser Triebe eine Rückwärtskrümmung von etwa 15° und seine Form war wie die in der Fig. 4 A angegebene; nach weiteren vier Tagen stand die Spitze des Triebes wieder vertical wie in der Fig. 4 B, und noch sieben Tage später war der Trieb nochmals um etwa 30° nach rückwärts, wie in Fig. 4 C, geneigt, in welcher Lage er schon erstarrte. Solche Schwankungen in der Ebene der ursprünglichen Krümmung sind aber gewöhnlich nur bei den in verticale Lage gebrachten, d. h. in einer zur Schwerkraftwirkung symmetrischen Stellung befindlichen Seitentrieben zu beobachten. Bei den horizontalen Trieben folgt, wie schon gesagt wurde, auf eine geotropische Krümmung nur eine Gegenkrümmung, welche die erstere vermindert; die Schwankungen der geneigten Triebe konnten nur einmal deutlich bei Esche beobachtet werden. Also jedesmal, wenn ein bisher in geneigter Lage befindlicher Trieb in verticale Lage gebracht wird, bildet er zunächst eine Rückwärtskrümmung, welche oft, zumal bei schwach wachsenden Trieben, definitiv bestehen bleibt. Stand aber schon die Seitenknospe selbst annähernd vertical, was bei den oberen Knospen an den stark aufgerichteten Aesten der Fall ist, so wachsen die aus solchen Knospen austretenden Triebe gewöhnlich vertical aufwärts, ohne irgend welche Krümmung zu machen.

Die in horizontale Lage gebrachten Gipfeltriebe der Hauptstämme zeigen bei allen letztbesprochenen Arten dieselben Erscheinungen, die schon für *Prunus Padus* beschrieben wurden. Bei zahlreichen Versuchen, wo die Stämmchen von Ahorn, Esche, Rosskastanie in horizontale Lage gebracht wurden, waren ihre Gipfeltriebe keimlich im Stande, sich ganz vertical aufzurichten. In den günstigsten Fällen krümmten sie sich nicht über $65-70^\circ$, gewöhnlich aber bedeutend weniger aufwärts, und diese Krümmung wurde darauf wieder vermindert. Bei Ahorn ein in horizontale Lage gebrachter Gipfeltrieb des Hauptstammes erhält sogleich in seiner Spitze die schon früher besprochene Abwärtskrümmung, die er in seiner normalen Stellung

gewöhnlich nicht besitzt und deren Auftreten bei der geneigten Lage nochmals auf eine mechanische Herkunft dieser Krümmung hinweist. Bei Esche und Rosskastanie tritt an dem horizontal gestellten Gipfeltrieb die besagte Krümmung zwar oft, doch weit nicht immer auf, wie es übrigens auch bei den Seitentrieben dieser Arten der Fall ist. Ich habe schon früher durch directe Versuche am Klinostat mit Ahorn, Rosskastanie und anderen Arten gezeigt, dass der Gipfeltrieb des Hauptstammes seinen physiologischen Eigenschaften nach sich von den Seitentrieben in keiner Weise unterscheidet und ebenso wie die letzteren auf jede geotropische Krümmung mit dem Streben zu einer Gegenkrümmung reagirt. An den Gipfeltrieben der Rosskastanie und anderer Arten habe ich weiter gezeigt, dass bei fortdauernder Einwirkung der Schwerkraft, das Streben zur Gegenkrümmung schliesslich den Geotropismus überwinden und die Verminderung der geotropischen Krümmung herbeiführen kann. Durch diese Eigenschaften des Gipfeltriebes wird die Thatsache erklärt, dass, wenn er in eine Lage gebracht wird, in welcher sonst die Entwicklung der Seitentriebe vor sich geht, er wie diese letzteren nicht mehr im Stande ist, die verticale Lage wieder zu erreichen.

Ein sehr interessantes Object bieten die Blüthenschäfte der Rosskastanie, welche bekanntlich vegetative, aus 2—3 Internodien bestehende Triebe fortsetzen. Der untere Theil des Blüthenschaftes, welcher etwa $\frac{1}{3}$ seiner Länge einnimmt, ist nicht verästelt, der übrige Theil trägt allseitig die mehrfach verästelten Blüthenstiele. Vegetative Internodien der blüthentragenden Triebe haben die Eigenschaften der gewöhnlichen vegetativen Triebe, und wie diese letzteren sind sie nur mehr oder weniger aufwärts gekrümmt, ohne je eine ganz verticale Richtung anzunehmen. Die Blüthenschäfte allein, welche solche Triebe endigen, richten sich immer ganz vertical. Im jungen Alter ist der nackte Theil des Blüthenschaftes wie der ihn tragende vegetative Theil des Triebes im weiten Bogen aufwärts gekrümmt, und der ganze blüthentragende Trieb hat die in der Fig. 5 dargestellte Form; später steht der Blüthenschaft der ganzen Länge nach gerade aufrecht. In jungen, nicht über 6—8 cm langen Blüthenschäften ist ihr verästelter Theil, besonders im oberen Theile, fast immer einwärts gekrümmt, so dass seine Spitze oft bis zu 20° gegen die Ver-

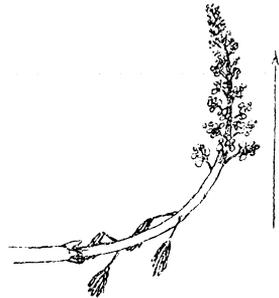


Fig. 5. (Der Pfeil gibt die Lothrichtung an.)

ticale geneigt ist. Auf den ersten Blick dürfte dabei die Vermuthung als nahe liegend erscheinen, dass den Blüthenschäften der Rosskastanie die Hyponastie eigen ist, welche de Vries bei einigen Objecten gefunden zu haben glaubte, und deren Mitwirkung die betreffenden Objecte auch ihre verticale Lage verdanken. Werden die Aeste mit jungen Blüthenschäften an den Klinostaten gebracht, so zeigen hier die vegetativen Internodien und auch der untere, nackte Theil der Blüthenschäfte die schon im Vorigen beschriebenen Erscheinungen, d. h. diese Theile strecken sich gerade und an Stelle der früheren geotropischen treten gewöhnlich die nach der entgegengesetzten Seite gerichteten Krümmungen auf. Die verästelten Theile der Blüthenschäfte bleiben dabei entweder unverändert oder ihre frühere Einwärtskrümmung wird noch etwas verstärkt. Dieser letztere Umstand scheint die Voraussetzung zu bestätigen, dass die letztgenannten Gebilde eine selbständige Eigenschaft besitzen, auf ihrer morphologisch unteren Seite stärker in die Länge zu wachsen. Werden aber die Aeste mit jungen Blüthenschäften so angebunden, dass die letztere in horizontale oder abwärts geneigte Lage, aber mit der morphologischen Oberseite nach unten, gebracht werden, so beginnen sie sogleich sich sehr energisch aufwärts, d. h. auf ihre morphologisch untere Seite zu krümmen. Am meisten interessant ist dabei, dass, nachdem der verästelte Theil des Blüthenschafes wieder die verticale Lage erreicht hat, er in dieser Lage nicht stehen bleibt, sondern sich in derselben Richtung weiter krümmt und wieder (jetzt auf seine morphologische Unterseite), manchmal um mehr als 90° gegen die Verticale neigt. Darauf fängt eine solche Krümmung an sich auszugleichen, der Blüthenschafft krümmt sich aber wieder nach der entgegengesetzten Seite mehr oder weniger stark hinüber, um schliesslich in die Gleichgewichtslage zu kommen und sich vertical zu stellen. Aus diesen Erscheinungen ist klar, dass den Objecten, die auf ihre morphologisch untere Seite zu sich so energisch krümmen und die Krümmungen auf diese Seite bis zu 180° zu bilden im Stande sind, eine etwaige Hyponastie nicht eigen sein kann. Zugleich lassen aber diese Erscheinungen eine andere ganz spezifische Eigenschaft der Blüthenschäfte erkennen, welche den vegetativen Trieben ganz abgeht, nämlich die Eigenschaft, die geotropische Nachwirkung ausserordentlich stark zur Wirkung kommen zu lassen. — Als ich im Vorhergehenden die Eigenschaft der Gegenkrümmung erörterte, wies ich darauf hin, dass das Fehlen jeder Spur der geotropischen Nachwirkung bei den vegetativen Trieben, nicht nur bei normalen Bedingungen, sondern auch

am Klinostaten, nur durch das Bestehen des einer geotropischen Krümmung entgegenwirkenden Strebens zur entgegengesetzten Krümmung erklärt werden kann. Das Auftreten einer so starken geotropischen Nachwirkung bei den Blüthenschäften der Rosskastanie kann also umgekehrt nur dadurch ermöglicht sein, dass hier das Streben zur Gegenkrümmung fehlt oder nur in sehr geringem Grade besteht. Für die Richtigkeit einer solchen Auffassung sprechen auch die Versuche am Klinostaten. Es wurden die Blüthenschäfte in die horizontale Lage gebracht, und nachdem sie mehr oder weniger starke geotropische Krümmungen gebildet, die verticale Lage aber nicht überschritten hatten, wurden sie an den Klinostaten gebracht. Hier fuhren die Krümmungen fort, manchmal im Laufe von mehr als 24 Stunden, sich weiter zu verstärken, und in einzelnen Fällen wurden Krümmungen bis beinahe 180° gebildet. Es sei bemerkt, dass die durch die geotropischen Nachwirkungen hervorgerufenen Krümmungen immer desto stärker werden, je näher sie der Spitze des Blüthenschafte sind. Beim weiteren Verweilen am Klinostaten fangen gewöhnlich solche Krümmungen an, sich wieder zu vermindern. Dieses Zurückkrümmen beginnt immer am unteren Theile des Blüthenschafte, welcher manchmal schon gerade ward, während die Spitze des Blüthenschafte noch eine mehr oder weniger starke Krümmung beibehielt; schliesslich konnte nicht selten im unteren Theile des Blüthenschafte auch eine Gegenkrümmung beobachtet werden. — Bringt man an den Klinostaten Aeste mit schon älteren Blüthenständen, deren Schäfte ihrer ganzen Länge nach gerade und vertical aufgerichtet waren, so wird (im Gegensatz zu dem, was im jungen Zustande beobachtet wird, wo der unverästelte Theil des Blüthenschafte sich sofort zurückbiegt) jetzt in diesem wie in den übrigen Theilen meistens eine schwache Krümmung nach innen beobachtet. Alle diese Versuche lassen schon die Eigenschaften der Blüthenschäfte von *Aesculus Hippocastanum* kennen lernen, welche es bedingen, dass diese Organe allein im Stande sind, immer eine ganz verticale Lage anzunehmen. Im jungen Alter besitzen also verschiedene Theile der Blüthenschäfte verschiedene physiologische Eigenschaften. Der untere unverästelte Theil unterscheidet sich in dieser Beziehung nicht von den vegetativen Internodien; wie diesen letzteren ist ihm die Eigenschaft der Gegenkrümmung eigen, und darum ist auch die Lage, welche er zum Horizonte annimmt, von derjenigen der vegetativen Triebe nicht verschieden. Weiter im Blüthenschafte wird aber die Eigenschaft der Gegenkrümmung immer schwächer und scheint im oberen Theile desselben auch ganz zu fehlen,

und dem entsprechend kann der verästelte Theil des Blüthenschaftea direct eine ganz verticale Lage annehmen. Im späteren Alter geht die Eigenschaft der Gegenkrümmung auch im basalen Theile des Schaftea verloren, weshalb jetzt auch dieser Theil sich ganz vertical aufrichtet. Somit kann an den Blüthenschäften der Rosskastanie die Richtigkeit der im Vorhergehenden für die vegetativen Triebe gegebenen Erklärungen geprüft werden. In der That sind diese Blüthenschäfte die einzigen mir in diesem physiologischen Typus bekannt gewordenen Objecte, denen die Eigenschaft der Gegenkrümmung abgeht, und zugleich sind sie auch die einzigen, welche immer eine ganz verticale Lage annehmen.

Von den Straucharten wurden von mir noch zahlreiche Versuche mit den am Stocke sich entwickelnden Trieben von *Evonymus europaeus* gemacht, die ihres raschen Wachsthums wegen sich zu diesen Versuchen sehr gut eignen. Hier wurden ebenfalls die Stämmchen bald horizontal, bald vertical abwärts fixirt. Im ersteren Falle krümmt sich nicht nur der Gipfeltrieb und die in horizontaler Ebene inserirten, sondern auch die unteren Triebe nicht selten beinahe vertical aufwärts (Fig. 6A). An den normal aufrecht stehenden Stämmchen sind gewöhnlich die Spitzen der primären Seitentriebe nicht über 50—60° aufwärts gehoben; noch kleinere Winkel mit dem Horizonte machen gewöhnlich die Spitzen der an den Seitenflanken der horizontalen Aeste stehenden Triebe, während die unteren Triebe solcher Aeste ihre Spitzen nur selten über die horizontale Lage erheben. Und doch krümmen sich diese Triebe, wenn sie während ihrer Entwicklung mit einer neuen Seite zum Zenith gewendet werden, in der Regel viel stärker aufwärts. So starke Krümmungen, wie etwa die in der Fig. 6A angegebene, verbleiben aber nicht lange Zeit, und nach 1—2 Tagen fangen sie an sich wieder zu vermindern. Dabei streckt sich, wie immer, der ältere Theil allmählich gerade, indem er eine bestimmte Neigung zum Horizonte annimmt, und der junge Theil des Triebes allein bleibt fortwährend stärker aufwärts gekrümmt. An den vertical abwärts geneigten Stämmchen zeigen die primären Seitentriebe dieselben Erscheinungen — sie bilden zunächst sehr starke geotropische Krümmungen, die sich später wieder vermindern.

Die Thatsache, dass die mit einer neuen Seite zum Horizonte gewendeten Triebe mit der Bildung einer ungewöhnlich starken geotropischen Krümmung zu beginnen pflegen, erklärt sich einfach aus der uns schon bekannten Eigenschaft des Strebens zu einer Gegenkrümmung. Entwickelt sich ein Trieb von Anfang an in einer ge-

neigten Lage, so stellt sich bald eine Gleichgewichtslage zwischen dem negativen Geotropismus und dem ihm entgegenwirkenden Factor ein und die geotropische Krümmung des Triebes vermag ihre volle Grösse nicht mehr zu erreichen. Wird aber ein solcher Trieb mit einer anderen Seite zum Horizonte gewendet, so erfährt zunächst der Geotropismus keinen Widerstand und es kann deshalb eine viel stärkere geotropische Krümmung gebildet werden, welche nur mit dem nachherigen Auftreten eines solchen Widerstandes sich wieder vermindert. Das Bestreben, einer geotropischen Krümmung entgegen zu wirken, kann bei *Evonymus*, wie auch bei anderen Arten, schon unmittelbar an den mit einer neuen Seite zum Horizonte gewendeten Trieben beobachtet werden. Die in horizontaler Ebene liegenden Triebe eines in horizontale Lage gebrachten Stämmchens bilden nämlich oft zunächst eine Krümmung auf die frühere Unterseite, und ebensolche Krümmungen werden auch an den auf der oberen Seite stehenden Trieben beobachtet. Noch deutlicher kann aber diese Eigenschaft

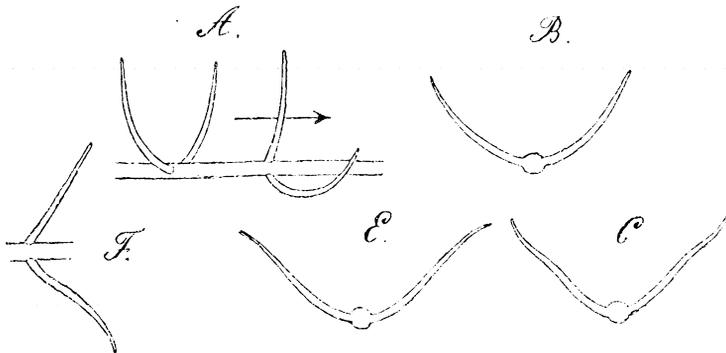


Fig. 6.

an dem Klinostaten verfolgt werden. Es wurde an den Klinostaten ein zuvor in der horizontalen Lage angebundenes Stämmchen gebracht, nachdem zwei Paare seiner Seitentriebe die in der Fig. 6A angegebene Krümmung gebildet haben (mit dem Pfeil ist die Richtung nach der Spitze des Stämmchens angegeben). In B ist das in horizontaler Ebene befindliche Paar der Triebe von vorne dargestellt, woraus zu sehen ist, dass diese Triebe der ganzen Länge nach um etwa 60° und 70° aufwärts gekrümmt waren. Nach 5 Stunden haben diese Triebe die in C dargestellte Form angenommen, d. h. statt einer Krümmung nach oben ist eine Krümmung nach unten, doch nur im älteren Theile der Triebe, entstanden, während ihre Spitzen immer noch deutlich die frühere geotropische Krümmung beibehalten. Der

obere Trieb des vertical gestandenen Paares hat sich ganz gerade gestreckt; bei dem unteren Triebe war zu dieser Zeit die geotropische Krümmung nur stark vermindert, blieb aber noch sehr bedeutend. Noch 13 Stunden später hat das horizontale Paar die in *E* wiedergegebene Form angenommen, wo die zuerst im älteren Theile entstandene entgegengesetzte Krümmung sich nun bis zur Spitze verbreitert hat. In dieser letzteren ist ja jetzt diese Krümmung am meisten ausgesprochen; im unteren, offenbar nicht mehr wachsenden Theile ist noch die ursprüngliche Aufwärtskrümmung geblieben. Der obere Trieb bleibt schon unverändert, während bei dem unteren die Spitze, die ursprünglich beinahe vertical aufwärts gerichtet war, jetzt eine beinahe vertical abwärts gerichtete Lage angenommen hat — wie in der Fig. 6 *F* zu sehen ist — indem sie somit in ihrer Bewegung einen Bogen von ungefähr 180° beschrieben hat. Im Laufe von weiteren 24 Stunden blieben schon alle Triebe fast unverändert. — In einem anderen Versuche hatten bei einem vertical abwärts fixirten Stämmchen die Seitentriebe so starke geotropische Krümmungen ge-

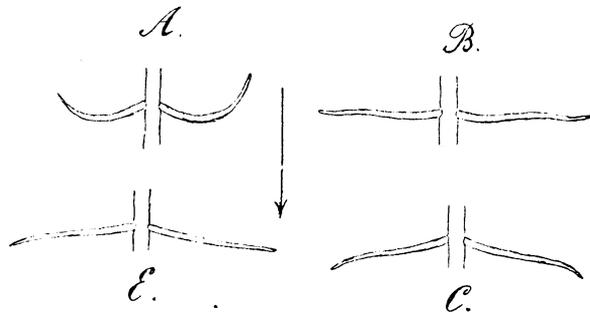


Fig. 7.

macht, dass bei einzelnen von ihnen die Spitzen beinahe vertical standen, wie bei dem rechten Triebe in der Fig. 7 *A*. Nach fünfständigem Verweilen an Klinostaten haben diese Triebe die in *B* wiedergegebene Form angenommen, d. h. im mittleren Theile hat sich schon eine bedeutende, der ursprünglichen entgegengesetzte Krümmung gebildet, während die Spitzen noch deutlich in der ursprünglichen Richtung gekrümmt bleiben. Noch 12 Stunden später ist die entgegengesetzte Krümmung bis zu den Spitzen der Triebe fortgeschritten, welche jetzt die in *C* angegebene Form haben. Inzwischen hat sich offenbar auch im basalen Theile der Triebe die ursprüngliche Krümmung langsam vermindert, weil die Triebe sich im Ganzen nach der Spitze des Stammes hin bewegt haben — wie aus dem Vergleichen

der Fig. 7 B mit 7 C deutlich sein wird. Nach weiteren 6 Stunden hat der rechte Trieb seine Krümmung ausgeglichen und sich gerade gestreckt, wie in E zu sehen ist, und noch 15 Stunden später hatte er nochmals in seinem Gipfel eine der geotropischen entgegengesetzte Krümmung gebildet. — Die beschriebenen Versuche demonstrieren also in klarer Weise die schon früher bei Gelegenheit von *Prunus Padus* gedachte Erscheinung, dass nämlich am Klinostaten die der geotropischen entgegengesetzte Krümmung zuerst immer im älteren Theile des Triebes entsteht, während seine Spitze noch längere Zeit die frühere geotropische Krümmung beibehält. Wie ich mich aber im Vorhergehenden zu zeigen bemühte, muss in der Reihe der Bedingungen, welche die Form der sich entwickelnden Triebe und ihre definitive geneigte Lage bestimmen, diesem Umstande eine wichtige Rolle zugeschrieben werden.

Zahlreiche im Vorhergehenden angeführte Beobachtungen und Versuche haben gezeigt, dass bei den von mir untersuchten Arten die Seitentriebe ihren physiologischen Eigenschaften nach sich in nichts von dem Gipfeltriebe des Hauptstammes unterscheiden und dass die etwaige physiologische Bilateralität allen diesen Trieben in gleicher Weise fremd ist. Alle Triebe sind in gleicher Weise negativ geotropisch und streben bei jeder nicht verticalen Lage sich aufwärts zu krümmen. Bei jeder Krümmung entsteht aber eine Gegenwirkung, welche die geotropische Krümmung verhindert, weiter als bis zu einem gewissen Grade fortzuschreiten, oder selbst im Stande ist, den Geotropismus zu überwinden und die schon gebildete geotropische Krümmung wieder zu vermindern. Solche Gegenwirkung tritt zunächst in den älteren Internodien des Triebes auf, und so kommt es, dass, während die junge Spitze des Triebes oft fortwährend eine mehr oder weniger starke geotropische Krümmung beibehält, dieselbe sich im älteren Theile des Triebes wieder vermindert. Auf diese Weise streckt sich der Trieb allmählich annähernd gerade, wobei er im Ganzen eine gewisse Neigung zum Horizonte beibehält, welche offenbar der Gleichgewichtslage zwischen dem negativen Geotropismus und dem ihm entgegen wirkenden Streben zur Krümmung nach der entgegengesetzten Seite entspricht. Deshalb ist an einem und demselben Stocke die Neigung einzelner Seitentriebe sehr verschieden und hängt hauptsächlich von der Lage ab, welche die Knospen selbst schon besaßen. Meistens bilden aber die Gipfeltriebe der Hauptäste einen etwas grösseren Winkel mit dem Horizonte als die vorjährigen Theile der

sie tragenden Aeste. Würde also nicht unter dem Einfluss der eigenen Last ein allmähliches Senken der älteren Theile der mehrjährigen Aeste zu Stande kommen, so würden ihre Spitzen bald eine ganz verticale Lage annehmen, wie das auch wirklich an den oberen, noch jungen Aesten verschiedener Bäume nicht selten zu sehen ist. Da aber zugleich mit dem Streben der Gipfeltiebe, sich stärker aufzurichten als die Spitzen der sie tragenden Aeste, die letzteren alljährlich sich immer mehr senken, so kommt davon die gewöhnliche S-förmige Krümmung der mehrjährigen Aeste zu Stande, wo der basale Theil nach unten, der obere hingegen in weitem Bogen nach oben gekrümmt ist, wie das z. B. mit grosser Regelmässigkeit der in der Fig. 20 abgebildete 12jährige Ast der Rosskastanie zeigt. Ich werde später zeigen, dass das Senken der mehrjährigen Aeste durch eine organische Eigenschaft des secundären Holzes befördert wird, und von der Ausgiebigkeit dieses Factors und der Biagsamkeit der Aeste einerseits sowie von der Grösse des Winkels andererseits, unter welchem die sich entwickelnden Seitentriebe ihre Gleichgewichtslage finden, muss offenbar in bedeutendem Maasse der Habitus verschiedener Bäume abhängen. Der Winkel mit dem Horizonte, unter welchem die Seitentriebe in die Gleichgewichtslage kommen, dürfte nur wenig durch ihre eigene Schwere beeinflusst und viel mehr durch die im Vorhergehenden auseinandergesetzten organischen Eigenschaften bestimmt werden.

2. Typus der Linde.

Wie ich schon früher gesagt habe, unterscheiden sich die Linde, die Ulme und wahrscheinlich auch *Carpinus*, *Fagus*, *Celtis*, *Corylus* durch die Eigenschaften ihrer Triebe von den bis jetzt beschriebenen Arten und bilden in dieser Beziehung einen besonderen physiologischen Typus, den ich als Typus der Linde bezeichne. Von den zu diesem Typus gehörenden Arten habe ich näher nur die Linde und die Ulme untersucht, doch trage ich kein Bedenken, auch die übrigen eben genannten Arten hierher zu rechnen, weil ihre sich entwickelnden Triebe das für diesen Typus eben charakteristische Aussehen darbieten. Auf den ersten Blick schon fällt es hier nämlich auf, dass die aus ihren Knospen austretenden Triebe sich sogleich scharf abwärts krümmen. Die Triebe, welche eine Länge von etwa 2—3 cm nicht überschritten haben, sind dabei ganz steif, und die unmittelbare Beobachtung lässt schon vermuthen, dass ihre Abwärtskrümmung nicht etwa passiv, durch eigene Schwere verursacht, sondern eine active Wachstumserscheinung ist — was die Versuche auch vollständig

bestätigen. Die Linde und die Ulme bieten jedoch gewisse jedem von diesen Bäumen zukommende spezifische Eigenschaften, weshalb es bequemer sein wird, die von diesen beiden Arten dargebotenen Erscheinungen einzeln zu beschreiben.

Linde. Wie jedermann bekannt, unterscheiden sich die Lindenbäume in Bezug auf die Stellung und die Form ihrer Aeste im Ganzen nicht von den Bäumen des vorher besprochenen Typus. Bei nicht zu alten und noch energisch wachsenden Exemplaren stehen oft die oberen Aeste unter einem Winkel von $50-60^{\circ}$ zum Horizonte und ihre Spitzen können noch stärker aufgerichtet sein. Die unteren Aeste, welche im Ganzen die schon erwähnte S-förmige Krümmung zeigen, sind in der oberen Hälfte ebenfalls bedeutend aufwärts gekrümmt. Was den Hauptstamm betrifft, so beschreibt Frank (l. c. pag. 7) seine Bildung folgendermaassen: „. . . bei *Tilia*, *Carpinus*, *Fagus*, *Ulmus*, *Celtis* u. a. wächst auch der Hauptstamm nicht in verticaler Richtung aufwärts, sondern seine oberen Theile neigen über und werden so ebenfalls horizontal. . . . Diese letzteren Theile sterben ab oder bleiben schwach; ein aus der mittleren noch ziemlich aufrechten Strecke des Sprosses hervorgegangener Seitenspross ist im folgenden Jahre in gleich kräftiger Weise aufgeschossen, jedoch wiederum nach oben zu überneigt. Dieser verhält sich nun genau so wie sein Vorgänger, und so alle folgenden. So wird der Stamm aus einzelnen, je um ein Jahr im Alter differirenden Gliedern, deren jedes einem höheren Verzweigungsgrade angehört, zusammengesetzt. Je üppiger der jeweilige Endspross aufschiesst, je länger sein unteres beinahe verticale Stück sich gestaltet, und in je grösserer Entfernung von seinem unteren Ende die für seine Fortsetzung im nächsten Jahre bestimmte Knospe steht, um so rascher erfolgt der Aufbau des senkrechten Stammes. — Es kann auch vorkommen, dass in einem gewissen Alter zwei oder mehrere Seitenknospen sich zu aufstrebenden Hauptsprossen entwickeln und dass einer oder jeder derselben später wieder einmal mehrere solcher Hauptsprosse gleichzeitig aus sich hervorgehen lässt. Es wird auf diese Weise der Wipfel des erwachsenen Baumes aus mehreren aufrechten Hauptästen zusammengesetzt, wie dies gewöhnlich bei der Linde und Ulme der Fall ist.“ Was nun die Linde betrifft, so trifft die Beschreibung von Frank gar nicht zu. Die Linde hat, wie auch die Bäume des vorhergehenden Typus, gewöhnlich einen im Ganzen ganz geraden continuirlichen Stamm, welcher sich nur selten gabelt. Die irrthümliche Angabe von Frank kommt offenbar von der unvollständigen Beobachtung einer Erscheinung, welche eben für die

Linde sehr charakteristisch ist. Besichtigt man die Lindenbäume im Laufe des Winters, so findet man, dass der Gipfeltrieb des Hauptstammes, wenn er lang genug ist, mit seinem oberen Theile mehr oder weniger stark, manchmal fast horizontal, geneigt ist. Dieselbe Erscheinung kann hier oft im Winter auch an den Endtrieben der Aeste beobachtet werden, wenn diese Triebe lang genug und unter einem bedeutenden Winkel aufgerichtet sind. In ihrem mittleren Theile sind solche Triebe ziemlich scharf gekrümmt, so dass ihr oberer Theil horizontal oder selbst etwas abwärts gerichtet ist. Die Herkunft und das weitere Verhalten dieser Krümmungen werden wir später betrachten.

Meine Versuche wurden theils mit jungen Exemplaren von *Tilia parvifolia*, theils mit solchen von *T. platyphyllos* gemacht. Zeitig im Frühjahr wurden Aeste und junge Stämme von *T. parvifolia* abgeschnitten, die dann im Zimmer Triebe von 8—10 cm entwickelten. Im Laufe des Winters sind schon alle Knospen der Linden mehr oder weniger stark abwärts gekrümmt. Die aus den Knospen austretenden Triebe krümmen sich nach derselben Richtung und an den mehr oder weniger verticalen Axen sind also die Krümmungen der Triebe nach der Basis der Axe gerichtet. Wird aber ein horizontaler Ast in verticale Lage gebracht, so bilden nun die sich entwickelnden Triebe ihre Krümmungen in der horizontalen Ebene. An den vertical abwärts gestellten Stämmen krümmen sich die Triebe ebenfalls nach der Basis des Stammes hin; jetzt werden aber die Krümmungen immer stärker, so dass schliesslich die Triebe in einen vollen Ring auf die frühere Unterseite sich zusammenrollen können. Am Klinostaten schreitet die ursprüngliche Krümmung ebenfalls immer weiter fort; bleibt aber das Object am Klinostaten längere Zeit (einige Tage), so beginnt später die anfänglich gebildete ringförmige Krümmung sich wieder zu vermindern. Solches Zurückbiegen geht aber nur langsam von statten, und die gebildete Krümmung wird niemals vollständig ausgeglichen. Es mag hinzugefügt werden, dass die Endknospe und die Seitenknospen (bezw. Triebe), welche hier auch morphologisch gleichwerthig sind, sich in ihren physiologischen Eigenschaften in keiner Weise unterscheiden.

Aus den angeführten Versuchen ist schon zu sehen, dass den sich entwickelnden Lindentrieben wirklich eine physiologische Bilateralität, nämlich Epinastie, zugeschrieben werden muss, welche aber an keine morphologisch bestimmte Seite des Triebes gebunden ist, sondern jedesmal seiner physikalischen Oberseite zukommt. Aus

diesem letzteren Umstande ist zu schliessen, dass das Auftreten der Epinastie, welche schon im Knospenzustande der Triebe sich zu erkennen gibt, mit der Einwirkung der Schwerkraft auf dieselben im Zusammenhang steht. Nach all dem im Vorhergehenden Auseinandergesetzten lässt sich daraus einige Einsicht in die physiologische Natur und die Herkunft der an den sich entwickelnden Trieben beobachteten Bilateralität gewinnen. In der That ist eine gewisse Analogie nicht zu verkennen, welche in dieser Beziehung zwischen der Linde und den Bäumen des vorhergehenden Typus besteht, denen eine etwaige Bilateralität abgeht. Im vorigen Abschnitt haben wir gesehen, dass, wenn die Knospen dieser Bäume am Klinostaten selbst zur Entwicklung kommen, die Triebe eine Krümmung auf die frühere Unterseite bilden (Fig. 2). Bei den uns bekannt gewordenen Eigenschaften dieser Triebe habe ich das Auftreten solcher Krümmungen dadurch erklärt, dass bei der horizontalen (resp. geneigten) Lage einer geotropischen Knospe auf ihrer Unterseite Bedingungen zum stärkeren Wachsthum geschaffen werden, welche ihrerseits ähnliche Bedingungen auf der entgegengesetzten Seite hervorrufen. Dieselbe Erklärung kann auch auf die Triebe der Linde und anderer epinastischen Arten angewendet werden. Wie wir gesehen haben, fehlt den Lindentrieben die Eigenschaft der entgegengesetzten Krümmung keineswegs, und es lässt sich darum denken, dass auch hier der geotropische Reiz eine Gegenreaction auf der oberen Seite der Knospenaxe hervorrufft, welche Reaction hier aber zu einer dauernden, organischen Eigenschaft geworden ist. Zu Gunsten einer solchen Auffassung spricht einerseits der Umstand, dass die Triebe der Linde (sowie auch der Ulme) wirklich negativ geotropisch sind, und dass andererseits, wie wir sehen werden, die Epinastie dieser Triebe ebenfalls nur eine Zeit lang bestehen bleibt, um später allmählich durch den Geotropismus überwunden zu werden. Somit wäre der physiologische Unterschied der Triebe in den Typen der Linde und von *Prunus Padus* mehr quantitativ, indem bei der Linde die durch den ursprünglichen geotropischen Reiz hervorgerufene Gegenreaction längere Zeit anhält und somit den Charakter einer organischen Eigenschaft erlangt, während sie sonst bei geänderten Bedingungen sehr rasch wieder verschwindet.

Entwickeln sich die Triebe im Zimmer, wo sie nicht ihre normale Länge erreichen und nur kleine Blätter tragen, so beobachtet man folgenden Gang der Entwicklung. Die zunächst in ihrer ganzen Länge stark abwärts gekrümmten Triebe fangen dann an, sich rasch zurückzukurven, was aber nur in ihrem älteren Theile geschieht,

während die sich entwickelnden Gipfel immer stark gekrümmt bleiben. Erst mit Aufhören der weiteren Entwicklung wird auch die Krümmung der Spitze allmählich vermindert und nicht selten streckt sich dabei der ganze Spross beinahe gerade. Die Neigung zum Horizonte, welche solche Triebe bei der Linde definitiv annehmen, hängt, wie auch bei *Prunus Padus*, unmittelbar von der Lage ab, welche die Knospen selbst schon besassen. Die oberste Seitenknospe eines verticalen Stammes, welche, die Gipfelknospe verdrängend, beinahe ihre Stelle einnimmt, ergibt einen Trieb, der sich (wenigstens mit seinem unteren Theile) mehr oder weniger vertical aufrichtet, während die Seitentriebe (eines Hauptstammes) meistens einen Winkel von $20-30^{\circ}$ mit dem Horizonte bilden. Schon aus dem Umstande, dass die mit der umgekehrten Seite zum Zenithe gewendeten Triebe lange Zeit ihre Krümmung nur verstärken, während in der normalen Lage diese Krümmung sich bald wieder zu vermindern beginnt, ist zu sehen, dass die Triebe der Linde negativ geotropisch sind. Die Beobachtung des Entwicklungsverlaufes zeigt aber weiter, dass mit dem Alter der Internodien ihre epinastische Eigenschaft allmählich schwächer wird. Das ist nicht bloss daraus ersichtlich, dass bei einem in Entwicklung begriffenen Triebe nur sein junger Theil fortwährend abwärts gekrümmt bleibt, sondern noch mehr daraus, dass am Klinostaten die Ausgleichung der epinastischen Krümmung nur im älteren Theile des Triebes erfolgt.

An den sich am Baume entwickelnden Trieben können alle dieselben Erscheinungen beobachtet werden. Hier aber, wo die Triebe lange Internodien und grosse, rasch wachsende Blätter bilden, kommt ein neuer Factor, nämlich die eigene Schwere hinzu, wodurch einige für die Linde charakteristische Erscheinungen bestimmt werden. Rasch wachsende Endtriebe des Hauptstammes und der Aeste hängen zuerst alle herab; in dem Maasse aber als die Entwicklung der unteren Internodien fortschreitet, strecken sie sich schnell gerade und nehmen bei dem Endtriebe des Stammes eine ganz verticale Stellung an. Die Endtriebe der Seitenäste richten sich dabei annähernd nach der Verlängerung der sie tragenden Aeste; erreicht aber ein Trieb eine bedeutende Länge und ist der ihn tragende Ast stark aufgerichtet, so vermag dann der Trieb in der Regel nicht seiner ganzen Länge nach sich gerade zu strecken. Zu der Zeit, als das Längenwachsthum eines solchen Triebes aufhört, ist nur sein unterer Theil aufgerichtet, während der übrige und gewöhnlich der grössere Theil des Triebes horizontal oder selbst abwärts geneigt ist, beinahe wie in

der Fig. 8 A angegeben ist. Solche Form der Triebe wird unzweifelhaft durch die Last der Blätter bedingt. Als ich bei den Trieben, deren oberer Theil annähernd horizontal war, die aber noch wuchsen, die Blätter entfernte, so entstand manchmal schon im Laufe einer halben Stunde eine so bedeutende geotropische Krümmung, dass die Spitzen der Triebe unter einem Winkel von $50-60^{\circ}$ zum Horizonte sich aufrichteten. Macht man einen solchen Versuch mit den Trieben, deren Gipfeln noch jung genug sind, so wird man finden, dass die geotropische Krümmung nur in einer von der Spitze des Triebes etwas entfernten Region gebildet wird, während die jüngsten Internodien dabei eine schwache Abwärtskrümmung beibehalten. Das zeigt nochmals, dass die Epinastie bei den Trieben der Linde nur im jungen Alter der Internodien bestehen bleibt.

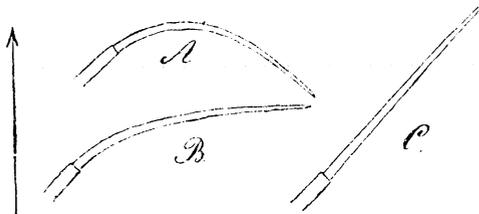


Fig. 8. (Der Pfeil gibt die Lothrichtung an.)

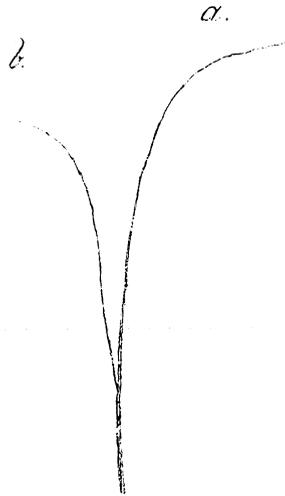


Fig. 9.

Wie ich eben gesagt habe, bleiben zur Zeit, wo das Längenwachstum endigt, die an verticalen oder stark aufgerichteten Axen sitzenden Gipfeltriebe gewöhnlich noch gekrümmt. Werden solche Triebe weiter beobachtet, so constatirt man die interessante Erscheinung, dass trotz dem Mangel an Längenwachstum die Triebe fortfahren, im Laufe des ganzen Sommers sich immer mehr aufzurichten, und am Ende der Vegetationsperiode erscheinen sie oft der ganzen Länge nach geradegestreckt. Als Beispiel ist ein solcher Fall durch die Fig. 8 versinnlicht, welche einen Trieb von *Tilia platyphyllos* in verschiedenen Epochen der Vegetationsperiode schematisch darstellt. Am 16. Mai (a. St.), als das Längenwachstum des Triebes beinahe endigte, war er noch wie in A gekrümmt; am 12. Juni war seine Form wie in B und schliesslich am 20. September zeigte sich dieser Trieb der ganzen Länge nach in der Verlängerung des Tragastes, wie in C gerade gestreckt. Solches Geradestrecken geht aber nicht bei allen Trieben mit gleicher Energie vor sich. Sehr lange

Triebe, welche stark überneigten, bleiben oft am Ende der Vegetationsperiode immer noch gekrümmt und deshalb, wie ich schon sagte, findet man oft im Laufe des Winters den langen Gipfeltrieb des Hauptstammes, wie auch der Aeste in ihrem oberen Theile mehr oder weniger stark geneigt, wie das auch von Frank beobachtet wurde. Frank glaubte aber, dass dieser geneigte Theil später abgeworfen oder zu einem Seitenzweige wird, was in Wirklichkeit niemals geschieht. Im Gegentheil, mit dem Antritt der neuen Vegetationsperiode fährt der geneigt gebliebene Theil eines solchen Triebes fort sich weiter aufzurichten und etwa ein Monat später bleibt von der früheren Krümmung keine Spur mehr. Figuren 9, 10 und 11

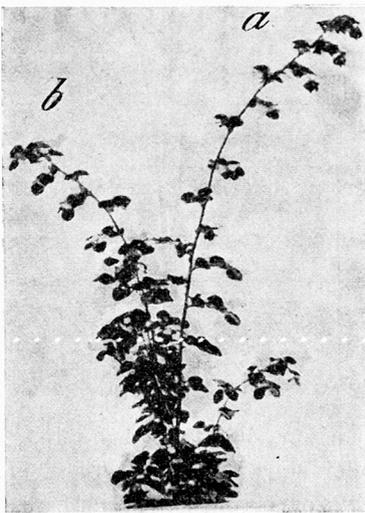


Fig. 10.



Fig. 11.

stellen die Spitze des Hauptstammes *a*, und eines kräftigen Astes, *b* von *T. parvifolia* dar, welche in drei verschiedenen Zuständen photographisch aufgenommen wurden. In der Fig. 9 ist das Aussehen des Objectes am 1. April wiedergegeben; die Fig. 10 stellt dasselbe am 1. Mai dar, wo ungeachtet der nun eingetretenen Belastung mit den Blättern die Sprosse schon viel weniger gekrümmt sind ¹⁾ und schliesslich in der Fig. 11 ist der Gipfel des Bäumchens am 16. Mai zu sehen, wo nur ganz unbedeutende Krümmungen noch geblieben sind.

1) Durch Versehen ist in der Fig. 10 das Object in etwas grösserem Maassstabe aufgenommen worden.

Später sind auch diese Krümmungen vollständig verschwunden und der im Winter stark überneigte Gipfelspross hat darauf den ganz geraden Hauptstamm gebildet.

Waren also infolge der Belastung die Triebe der Linde nicht im Stande, während ihres Längenwachsthums sich gerade zu strecken, so dauert das Geradestrecken auch nachher, selbst in der folgenden Vegetationsperiode noch fort. Dieser Vorgang wird unzweifelhaft durch den negativen Geotropismus der schon erwachsenen Triebe bedingt. Als ich im Frühjahr ganz gerade und beinahe verticale vorjährige Seitensprosse horizontal angebunden hatte, krümmten sie sich ziemlich stark aufwärts. Ein solcher Versuch ist in der Fig. 12 widergegeben.

A stellt einen langen vorjährigen Spross von *T. parvifolia* dar, welcher am 22. April, als die Knospen sich zu entfalten begannen, angebunden wurde; am 10. Juni war dieser Spross in seiner oberen Hälfte unter einem Winkel von

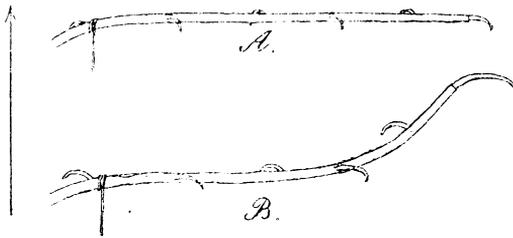


Fig. 12. (Der Pfeil gibt die Lothrichtung an.)

annähernd 50° aufwärts gekrümmt, wie in *B* zu sehen ist. Als ein anderer Spross, nachdem er ebenfalls eine bedeutende Aufwärtskrümmung gebildet hat, dann wieder befreit und in frühere verticale Lage gebracht wurde, glich sich seine Krümmung nach einiger Zeit wieder aus. Bildung der geotropischen Krümmungen in den vorjährigen Sprossen geht anfangs ziemlich rasch vor sich und die bezeichneten Sprosse haben schon im Laufe der drei ersten Tage eine Krümmung von etwa 20° gebildet; dann schreitet aber das Krümmen immer langsamer fort und scheint nicht über einen gewissen Grad hinauszugehen. Bei dem in der Fig. 12 skizzirten Aste ist die Krümmung überhaupt nicht weiter gegangen und auch im Laufe der folgenden Vegetationsperiode hat sie sich nicht mehr geändert. Verhältnissmässig schnelle Bildung der Krümmungen auf den vorjährigen Sprossen kann nur durch das nachträgliche Wachsthum des Rindenparenchyms zu Stande kommen, was ich auch direct constatiren konnte. In einem Sprosse von *T. platyphyllos*, welcher im Laufe eines Monats ebenfalls eine Aufwärtskrümmung von etwa 50° mit dem Krümmungsradius von etwa 250 mm gemacht hat, wurde aus einer grossen Anzahl der Messungen (nicht weniger als 500 für jede einzelne Bestimmung) die mittlere Länge der Zellen der subepidermalen Parenchymreihe an der

Aussen- und Innenseite der Krümmung bestimmt. Die Bestimmungen wurden in den mittleren Theilen der zweien benachbarten Internodien, in denen die schärfste Krümmung sich befand, ausgeführt. In dem mehr unteren Internodium waren die Zellen der convexen Seite um 7,3%, in dem mehr oberen Internodium zeigten sie sich selbst länger um 15,7%. So grosse Differenzen in der Länge der Zellen, welche den relativen Längen der Krümmungsseiten (bei der Dicke des Sprosses von etwa 5 mm) weit nicht entsprechen, können nur davon herrühren, dass die Zellen der Ober- (nachher concaven) Seite sich öfter getheilt haben, was wahrscheinlich noch im ersten Jahre während der epinastischen Periode des Sprosses stattgefunden hat.

Die meisten Versuche von Frank, bei denen die sich entwickelnden Triebe künstlich in verschiedene Lagen zum Horizonte gebracht wurden, wurden eben mit der Linde ausgeführt. Bei diesen Versuchen glaubte der genannte Physiologe gefunden zu haben, dass die Seitentriebe sich immer so weit krümmen, bis sie eine annähernd horizontale Lage erreicht haben, und zwar so, dass die frühere Oberseite wieder nach oben zu liegen kommt. Wurde dies Letztere nicht einfach durch die Krümmung selbst erreicht (manchmal begann z. B. der vertical abwärts geneigte Trieb sich auf seine Unterseite aufwärts zu krümmen) oder wurden die Triebe in horizontaler Lage, aber mit der Unterseite nach oben fixirt, so erfolgte eine Drehung derselben, welche bis etwa 180° fortschritt. Durch diese Befunde wurde eben der Verfasser zu der Ueberzeugung über die physiologische Bilateralität der Seitentriebe geführt. — Ich habe die besagten Versuche mit der Linde wiederholt, bin aber zu wesentlich anderen Resultaten gekommen. Wird das Ende eines Astes in aufwärts verticale Lage gebracht, so verhält sich, wie ich schon früher sagte, sein Gipfeltrieb demjenigen des Hauptstammes ganz analog. Wird aber ein Ast vertical abwärts angebunden, so macht sein Endtrieb ziemlich complicirte Bewegungen, welche nur durch die Einwirkung seiner eigenen Schwere erklärt werden können. Es ist zunächst daran zu erinnern, dass die jungen Triebe der Linde an ihren Spitzen epinastisch gekrümmt sind, und bei den abwärts gesenkten Trieben ist der gekrümmte Theil horizontal oder selbst etwas aufwärts gerichtet. Bei einer solchen Lage beginnt die epinastische Krümmung sich rasch zu vermindern; ehe sie aber ausgeglichen wird, kann deutlich verfolgt werden, wie das nächste grosse an der Seite des jungen Theiles inserirte Blatt die Krümmungsebene auf die Seite zu legen und somit den Trieb zu drehen beginnt. Zugleich strebt der ältere (annähernd vertical abwärts gerichtete) Theil

des Triebes eine geotropische Aufwärtskrümmung zu bilden, und wenn diese Krümmung in einer solchen Ebene entsteht, dass dadurch die Ebene der (epinastischen) Gipfelkrümmung fortwährend wieder vertical gestellt wird, so kann die Drehung im jungen Theile des Triebes immer weiter fortschreiten. So wurde manchmal an langen, vertical abwärts fixirten Trieben von *T. platyphyllos* eine Drehung bis zu 270° gebildet. Im ganz ausgewachsenen Zustande erwiesen sich solche Triebe in ihren verschiedenen Theilen nach verschiedenen Seiten gekrümmt, blieben aber im Ganzen abwärts geneigt und waren niemals im Stande, auch nur annähernd eine horizontale Lage zu erreichen. Es wäre dabei freilich in einzelnen Fällen, bei kurzen, steiferen Trieben, möglich, dass sie ihre oberen Theile in annähernd horizontale Lage brächten und zufällig auch eine Drehung von etwa 180° bildeten. — In anderen Versuchen habe ich die Triebe horizontal, aber mit der umgekehrten Seite zum Zenithe, fixirt. Kräftige Gipfeltriebe der Aeste (von *T. platyphyllos*) bildeten jetzt so starke Krümmungen auf die frühere Unterseite, dass ihre oberen Theile wieder in horizontale Lage, und zwar mit der Oberseite nach oben, kamen — wie das auch von Frank beschrieben wurde. Frank hat aber nicht bemerkt, dass meistens bald darauf der obere Theil des Triebes sich zu drehen beginnt, was also nur durch die mechanischen Ursachen erklärt werden kann. Manchmal, und offenbar bei mehr gleichmässiger Belastung, trat aber auch keine Drehung ein. Kürzere, umgekehrt befestigte Triebe, welche sich nur schwach aufwärts krümmten, erhielten in der Regel keine Drehung und blieben dauernd in der umgekehrten Lage.

Ulme. Bei dieser Baumart geht die Bildung des Stammes und der Aeste wirklich in der Weise vor sich, wie es Frank auch für die Linde voraussetzte. Eine aufmerksame Beschauung der jungen, kräftigen Bäume, wenigstens der von mir beobachteten von *Ulmus campestris* und *U. montana*, wird bald überzeugen, dass die gebrochenen Stämme dieser Arten aus den unteren, mehr oder weniger aufrechten Theilen der kräftigsten Triebe zusammengesetzt werden, während die oberen und gewöhnlich schon ziemlich stark geneigten Theile dieser Triebe den Rang der Seitentriebe annehmen. Mehrjährige Seitenäste der Ulmen sind in ihrer oberen Hälfte mehr oder weniger aufwärts gekrümmt, und doch sind dabei ihre Gipfelsprosse wieder bedeutend nach unten gebogen. Diese Aeste werden ebenfalls alljährlich durch den unteren Theil eines der stärksten ihrer Seitentriebe fortgesetzt. So kommt es, dass in den ersten Vegetationsjahren eines jungen Bäumchens es oft unmöglich ist, in seiner Krone den Hauptstamm

und die Aeste zu unterscheiden, und es gabelt sich auch nicht selten der Stamm in eine Anzahl gleichwerthiger Aeste. Doch werden bei der Ulme, ebenso wie bei der Linde, die überneigenden Ende der Sprosse normaler Weise niemals abgeworfen.

Die Knospen der Ulmen haben noch keine Krümmung. Sobald sie aber zu treiben beginnen, krümmen sich die jungen Triebe sogleich stark abwärts. In dem Maasse als die Triebe sich entwickeln, strecken sich ihre älteren Internodien gerade und nur ihre Spitzen bleiben fast die ganze Zeit epinastisch abwärts gekrümmt. Das Geradestrecken der Triebe kann in verschiedener Lage zum Horizonte erfolgen, was auch hier hauptsächlich von der Lage abhängt, welche die Knospen selbst schon besaßen. So stellen sich die Triebe, die auf der Oberseite stark aufgerichteter Axen entsprossen, gewöhnlich beinahe vertical, während die aus den in horizontaler oder stark geneigter Lage befindlichen Knospen entstandenen Triebe gewöhnlich nicht mehr als um $20-30^{\circ}$ zum Horizonte aufsteigen oder selbst ganz horizontal bleiben. Die schon entwickelten Triebe der Ulmen sind aber nur selten ihrer ganzen Länge nach gerade. Horizontale oder wenig geneigte Triebe sind gewöhnlich nur schwach abwärts gekrümmt; die Triebe aber, deren unterer Theil mehr vertical aufgerichtet ist, sind in ihrem oberen Theile so im weiten Bogen gekrümmt, dass ihre Spitzen oft beinahe horizontal gerichtet sind.

Es gelang mir nicht, die Triebe der Ulmen am Klinostaten zu beobachten, weil sie an den abgeschnittenen Aesten rasch welkten; doch haben die Versuche mit den am Baume sich entwickelnden Trieben ihre Eigenschaften in genügender Weise aufgeklärt. De Vries schreibt den Trieben der Ulmen Hyponastie zu, was um so weniger verständlich ist, als der Angabe zu der betreffenden Tabelle dieses Autors (l. c. pag. 269) zufolge die hyponastische Krümmung „vier jüngste Internodien“ gezeigt haben sollen, welche auch schon vorher eine Aufwärtskrümmung besaßen. Wir haben aber schon gesehen, dass für die Triebe von diesem physiologischen Typus eben eine starke Abwärtskrümmung ihrer Spitze charakteristisch ist, welche Krümmung beinahe bis zum Ende der Entwicklung bestehen bleibt. Erst nachdem die Entwicklung der Spitze aufgehört hat und die letzten Internodien sich in die Länge zu strecken beginnen, streckt sich auch das Ende des Triebes gerade. Die Krümmungen der jungen Ulmentriebe sind ganz denjenigen der Lindentriebe ähnlich, welche letztere aber, wie auch die Versuche am Klinostaten gezeigt haben, unzweifelhaft epinastisch sind. Das macht schon wahrscheinlich, dass die ana-

logen Krümmungen der Ulmentriebe auch von derselben physiologischen Natur sind, und die Versuche bestätigen dies vollständig. — Nach einer weiteren Angabe von De Vries soll das Gewicht der Blätter den überwiegenden Factor ausmachen, der die geneigte Lage der Ulmentriebe bestimmt, weil mit dem Entfernen der Blätter die Triebe sich aufrichten (l. c. pag. 233). Da auch in diesem Falle nicht näher angegeben ist, auf welchen Theil und welches Alter der Triebe sich diese Beobachtungen beziehen, so war der Vermuthung Raum gegeben, ob nicht eben die Krümmung der biegsamen Spitze durch die Last der Blätter verursacht wird. Ich entfernte darum ganz oder nur zum Theil die Blattlamina an der abwärts gekrümmten Spitze der Triebe; in allen Versuchen richteten sich aber die so entlasteten Triebe nicht nur nicht energischer aufwärts, sondern blieben im Gegentheil länger als die übrigen abwärts gekrümmt. Andererseits krümmt

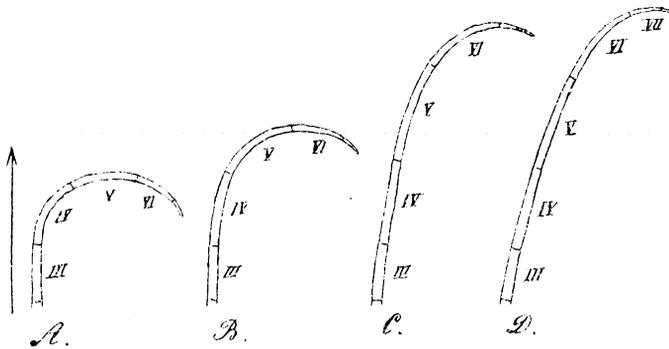


Fig. 13. (Der Pfeil gibt die Lothrichtung an.)

sich ein in horizontaler Lage befindlicher Trieb, in derselben Lage mit der umgekehrten Seite zum Zenith gewendet, so stark aufwärts, dass sein oberer Theil oft eine beinahe verticale Lage annimmt. Diese Erscheinungen beweisen, dass den Trieben der Ulmen, wie denjenigen der Linden, Epinastie eigen ist, die aber nur im jüngsten Theile der Triebe als bestimmender Factor auftritt, während sie im späteren Alter vom Geotropismus überwunden wird, dessen Einwirkung die nachherige Ausgleichung der epinastischen Krümmung zugeschrieben werden muss. Der Umstand, dass, wenn nicht alle, so doch einzelne Triebe der Ulmen in ihren unteren Theilen eine fast verticale Lage annehmen und behalten können, lässt schon vermuthen, dass sie negativ geotropisch sind. Der Versuch beweist auch das vollständig. Ich habe die horizontalen Triebe so angebunden, dass ihre unteren, schon geraden Internodien vertical zu stehen kamen, wobei die oberen

Theile der Triebe überneigten. Es war jetzt zu sehen, wie die noch gekrümmten Internodien der Reihe nach sich aufrichteten und in der Verlängerung des unteren Theiles des Triebes sich ganz vertical stellten. Der Anschaulichkeit halber habe ich den Verlauf der Erscheinung bei einem solchen Versuche in der Fig. 13 widergegeben. Am 6. Mai wurde ein horizontaler Trieb so gestellt, dass seine drei untersten geraden Internodien vertical gerichtet wurden, wie in *A* zu sehen ist; die weiteren Internodien IV, V und VI bildeten dabei zusammen einen regelmässigen Bogen, so dass die Spitze des Triebes abwärts neigte. Am 9. Mai hatte der Trieb die in *B* widergegebene Form, wo das Internodium IV sich schon beinahe gerade gestreckt hat; am 10. Mai war die Form des Triebes wie in *C*, d. h. das Internodium IV stand schon ganz vertical aufrecht und auch das Internodium V, welches ursprünglich eine horizontale Lage hatte, stand jetzt beinahe vertical und besass nur noch eine schwache Krümmung. Am 11. Mai war — wie in *D* zu sehen ist — das Internodium V schon ganz gerade und in der Verlängerung der älteren Internodien gerichtet; eine Krümmung befand sich jetzt nur im oberen Theile des Internodiums VI, infolge dessen das weitere Internodium (VII), welches ursprünglich stark abwärts geneigt war, nun in die horizontale Lage gekommen ist. Verfolgt man gleichzeitig das Wachstum der einzelnen Internodien, so findet man, dass ihr Aufrichten und Geradestrecken, das bei vertical aufgestellten Trieben immer ziemlich plötzlich und in kurzer Zeit erfolgt, schon in ihrer letzten Wachstumsperiode eintritt.

In der Fig. 13 ist zugleich zu sehen, wie in dem Maasse, als immer neue Internodien sich aufrichten, der ganze Trieb sich wieder neigt, und zwar je näher zur Spitze desto mehr. So kommt es, dass selbst sehr starke Triebe, welche im unteren Theile eine ganz verticale Lage angenommen haben, in ihrem oberen Theile mehr oder weniger geneigt sind und, wie ich schon sagte, eine solche Form auf die Dauer behalten. Bei sehr windigem Wetter kam es mir vor, zu beobachten, dass die aufrechten Triebe in ihren bisher geraden, verticalen Theilen wieder eine scharfe Krümmung erhielten, welche dann nicht mehr ausgeglichen wurde. Alle diese Erscheinungen zeigen, dass die Krümmung, welche die aufrechten Triebe in ihrem oberen Theile erhalten, der Wirkung ihrer eigenen Schwere zugeschrieben werden muss. Wird ein horizontaler Ast mit den in derselben Ebene ausgebreiteten Seitentrieben mit der umgekehrten Seite zum Zenith gewendet, so sinken dabei zunächst alle Triebe bedeutend abwärts,

ein Beweis, dass sie bisher passiv abwärts gekrümmt wurden. In der That erhalten mit dem Entfernen der Blätter alle horizontale oder stark geneigte Triebe allmählich eine bedeutende Aufwärtskrümmung. Dies Letztere hat, wie oben gesagt, de Vries beobachtet, dabei aber nicht bemerkt, dass es eben diesem Umstande zugeschrieben werden muss, wenn bei seinen Versuchen entblätterte und im feuchten Raume umgekehrt gelegte Triebe Krümmungen auf ihre Oberseite gebildet haben. Somit ist die Erscheinung, welche de Vries der vermeintlichen hyponastischen Eigenschaft der Triebe zugeschrieben hat, unzweifelhaft nichts Anderes als die elastische Ausgleichung der vorher aufgezwungenen mechanischen Krümmung und zum Theil vielleicht auch die geotropische Nachwirkungskrümmung. In dieser letzteren Beziehung ist an den Versuch zu erinnern, dass, wenn ein in ein enges Rohr eingeschobener Stengel in horizontaler Lage belassen wird, er nach dem Befreien längere Zeit fortfährt, die inducirte geotropische Krümmung zu realisiren. — Das von den Ulmentrieben eben Gesagte bezieht sich unzweifelhaft auch auf die Triebe von *Evonymus verrucosus* und *Prunus avium*, bei denen de Vries ebenfalls „Hyponastie“ zu finden glaubte, bei denen aber, wie ich schon früher sagte, die älteren Internodien der Triebe durch die Last der Blätter ebenfalls bedeutend niedergebogen werden.

An den Trieben der Ulme, welche in so hohem Grade der Einwirkung der eigenen Schwere unterworfen sind, suchte ich unmittelbar den Einfluss der mechanischen Dehnung auf das Wachstum zu bestimmen. Zu diesem Zwecke wurde in einem verticalen Triebe, welcher darauf in zwei bisher geraden (schon ausgewachsenen) Internodien wieder eine starke Krümmung erhalten hatte, in der Mitte jedes derselben die Länge der subepidermalen Parenchymzellen auf der concaven und convexen Seite gemessen. In beiden Internodien erwiesen sich die Zellen der concaven Seite länger, und zwar im älteren Internodium um 36,2 % und im benachbarten jüngeren selbst um 53,7 %. Diese Zahlen, welche als ganz zuverlässig angesehen werden dürfen, da für jede einzelne Bestimmung nicht weniger als 200—300 Zellen gemessen wurden, zeigen uns unzweifelhaft, dass die Zellen der convexen Seite sich reichlich getheilt haben. Es ist aber danach nicht zu entscheiden, ob diese Theilungen schon als Folge des wieder begonnenen Wachstums eintraten, oder ob vielleicht die mechanische Dehnung als ein Reiz einwirkte, welcher unmittelbar die Theilungen hervorrief. Diese letztere Alternative durfte schon aus dem Grunde als wahrscheinlicher erscheinen, weil die so grossen Differenzen

in der Länge der Zellen dem Längenunterschiede zwischen der convexen und concaven Seite eines dünnen Triebes keineswegs entsprechen. Andererseits aber scheinen bei der Ulme, wie auch bei den meisten übrigen unserer Bäume, mit dem Aufhören des Längenwachstums der Triebe die Parenchymzellen wirklich ihre weitere Wachstumsfähigkeit gänzlich zu verlieren. Das muss daraus geschlossen werden, dass hier die ausgewachsenen Triebe nicht mehr im Stande sind, geotropische Krümmungen zu bilden, während bei der Linde, wo solche Krümmungen noch vollzogen werden, dieselben, wie wir gesehen haben, eben durch das nachträgliche Wachstum der Parenchymzellen an der Unterseite bedingt werden. Es kann dazu freilich bemerkt werden, dass ausser der Möglichkeit des Wachstums die geotropische Krümmungsfähigkeit ebenso von der geotropischen Reizempfindlichkeit der Zellen abhängen muss. Da aber die Zellen sonst vollkommen activ und auch theilungsfähig bleiben, so wäre es schwer verständlich, wenn sie dabei ihre geotropische Empfindlichkeit nur während der kurzen Zeit ihrer Entwicklungsperiode bewahren sollten. Das wäre um so weniger zu erwarten, als es für die Knoten der Gräser u. a. schon länger bekannt ist und von Rotherth auch für die heliotropische Sensibilität der Paniceenkeimlinge gefunden wurde¹⁾, dass die geo- und heliotropische Empfindlichkeit im Gegentheil längere Zeit als die Wachstumsfähigkeit der Zellen erhalten bleiben kann, während der umgekehrte Fall meines Wissens noch niemals beobachtet wurde. Am wahrscheinlichsten dürfte also zur Zeit das Nichteintreten der geotropischen Krümmungen an den schon ausgewachsenen Trieben bei den meisten Baumarten der Unfähigkeit der Parenchymzellen zum weiteren Wachstum zuzuschreiben sein, wenn auch diese Zellen durch die mechanische Dehnung zu den neuen Theilungen noch angeregt werden können.

Mit den Trieben der Ulme habe ich auch die Versuche von Frank wiederholt, bei denen die Triebe in verschiedene anormale Lagen zum Horizonte gebracht wurden. Wie ich schon früher sagte, wurden verticale Stämmchen oder stark aufgerichtete Aeste mit ihren Spitzen abwärts fixirt, so machten alle Triebe starke geotropische Krümmungen. Die oberen Theile der Seitentriebe stellten sich dabei nicht selten ganz vertical, während sie bei den Gipfeltrieben gewöhnlich nur die annähernd horizontale Lage annahmen. Die Blattstiele krümmten sich ihrerseits so stark aufwärts, dass die Blattlamina oft

1) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, VII. Bd. pag. 67 ff.

ganz zurückgeschlagen wurden. Erfolgt nun solche Krümmungen der Blattstiele an den beiden Seiten des Triebes gleich energisch, wobei die Blätter mit ihren unteren Flächen über dem Triebe zusammenstossen und ihre weitere Bewegung verhindert wurde, so blieben gewöhnlich solche Triebe weiterhin mehr oder weniger unverändert und erhielten auch keine Drehungen. Beim ungleichmässigen Krümmen der beiderseitigen Blätter begann sogleich eine Drehung des Triebes, welche augenscheinlich durch grösseren mechanischen Moment eines hervorstehenden Blattes verursacht wurde. An dem Gipfeltriebe der abwärts geneigten Stämmchen, dessen oberer Theil gewöhnlich nur eine horizontale Lage annahm, konnte die Ursache der Drehung besonders deutlich verfolgt werden. Bei den kräftigen, mit grossen Blättern versehenen Trieben von *U. montana* var. *grandifolia* blieb oft der horizontale Theil des Gipfeltriebes zunächst längere Zeit (einige Tage) ohne jede Drehung. In dem Maasse aber als die Blätter an dem jungen Theile grösser wurden, fingen sie alle an, auf die untere Seite des Triebes sich zu verschieben. Somit erhielten alle Internodien Drehungen, welche bei verschiedenen Internodien ungleich waren und zum Theil nach verschiedener Richtung ausfielen. Als bei einem solchen Triebe zufällig das Blatt an einem Internodium fehlte, so war dieses Internodium auch ungedreht geblieben. Aehnliche Erscheinungen waren auch zu beobachten, wenn horizontale Triebe mit der umgekehrten Seite zum Zenithe befestigt wurden. Somit bestätigen alle meine Versuche die schon von de Vries geäusserte Meinung, dass die Axendrehungen, welche an den in verschiedene anormale Lagen gebrachten Trieben entstehen, immer nur durch mechanische und nicht durch organische Ursachen bedingt werden.

Aus dem im Obigen Auseinandergesetzten ist zu sehen, dass im Laufe ihrer ganzen Wachstumsperiode die Triebe der Linde und der Ulme sich in ganz ähnlicher Weise verhalten. Im jungen Alter sind sie nämlich im hohen Grade epinastisch, welche Eigenschaft darauf schwächer wird und somit unter der Einwirkung des negativen Geotropismus wird die epinastische Krümmung ausgeglichen. Bei dem nun erfolgenden Geradestrecken nehmen die Triebe annähernd dieselbe Lage zum Horizonte an, welche sie im Knospenzustande schon besaßen. Dass aber ungeachtet ihres negativen Geotropismus die in horizontaler Lage angelegten Triebe nicht im Stande sind, sich irgend wie bedeutend aufzurichten, muss, zum grössten Theile wenigstens,

der Wirkung des Blättergewichtes zugeschrieben werden. Triebe, welche in einer mehr oder weniger verticalen Lage sich zu entwickeln begannen, können aus derselben Ursache nicht ihrer ganzen Länge nach diese Lage behalten und in dem Maasse, als sie länger werden, bleiben ihre oberen Theile mehr oder weniger geneigt. Zu der Zeit, wo das Längenwachsthum erlischt, bieten die Triebe der Linde und der Ulme in gleicher Weise die eben besagte Form dar, doch infolge grösserer Länge der dünnen Internodien bleiben oft die horizontalen Triebe der Linde mit ihrem oberen Theile bedeutend abwärts geneigt. Im darauf folgenden Alter unterscheiden sich aber die Triebe der Linde und der Ulme in ihrem Verhalten sehr wesentlich von einander. Bei der Ulme ändern die gesenkten Theile der Triebe ihre Lage nicht mehr, während sie bei der Linde noch lange Zeit fortfahren, sich geotropisch aufzurichten, wenigstens so lange, bis sie ganz gerade werden. Dieser Umstand bedingt auch die Art und Weise, in welcher der Aufbau der Stämme und der Hauptäste bei den beiden genannten Baumarten vor sich geht. Bei der Linde werden diese und jene immer aus der äussersten Seitenknospe fortgesetzt, deren Trieb allmählich der ganzen Länge nach in der Verlängerung der vorjährigen sich stellt. Bei der Ulme bleiben im Gegentheil selbst die in ihrem unteren Theile verticalen Triebe in ihrem oberen Theile mehr oder weniger stark geneigt. Das am meisten energische Längenwachsthum kommt aber bekanntlich immer den womöglich vertical aufgerichteten Trieben zu, und so geschieht es, dass der geneigte Gipfel eines Ulmentriebes fernerhin nur schwach in die Länge zuwächst, während der aus seiner Basis in mehr aufrechter Stellung aufschliessende Trieb sich am kräftigsten entwickelt und dadurch zur Fortsetzung des vorjährigen Triebes wird.

Die geotropische Krümmungsfähigkeit der schon ausgewachsenen Triebe, welche nach Vöchting auch den Trauervarietäten der Buche und der Weide zukommt¹⁾, theilt mit der Linde wahrscheinlich auch die Birke. Wenigstens bleiben bekanntlich die langen und dünnen Triebe dieses Baumes im Laufe der ersten Vegetationsperiode mehr oder weniger stark abwärts geneigt, während die älteren Theile der Hauptäste in Bezug auf ihre Stellung sich im Ganzen nicht von derjenigen anderer Baumarten unterscheiden.

3. Nadelbäume.

Von den Nadelbäumen beziehen sich meine Beobachtungen wesentlich nur auf drei Arten von Kiefer: *Pinus sylvestris*, *P. Strobus*

1) Vöchting, Die Organbildung im Pflanzenreiche II pag. 85.

und *P. Pumilio* und auf *Picea excelsa*. Von den von Frank untersuchten *Pinus Picea* L. (*Abies excelsa* Mill.), *Pin. balsamea* L. (*Abies balsamea* Mill.), *Pin. canadensis* L. (*Tsuga canadensis* Corr.) und *Taxus baccata* habe ich einige Versuche nur mit *Abies balsamea* gemacht.

Was die Arten der Gattung *Pinus* in ihrer gegenwärtigen Begrenzung betrifft, so finde ich nur bei Hofmeister kurz die Eigenthümlichkeit erwähnt, welche die sich entwickelnden Triebe dieser Arten darbieten.¹⁾ In der That zeigen hier die Gipfel der treibenden Stämme und Aeste ein ganz eigenartiges und von allen übrigen Bäumen verschiedenes Aussehen, welches unmittelbar auf gewisse spezifische Eigenschaften der sich entwickelnden Triebe hinweist. Bei ihrem Austreten aus den Knospen richten sich nämlich nicht nur die Gipfeltriebe der Aeste, sondern auch alle die letzteren umgebenden Seitentriebe sogleich ganz vertical aufwärts. Infolge dessen erscheinen jetzt die Gipfel sowohl des Hauptstammes als auch der Aeste mit Bündeln der aufrecht stehenden Triebe gekrönt, wodurch der ganze Baum eine candelaberartige Form erhält, welche ich dem Leser durch die halb schematische Fig. 14 (den oberen Theil eines Stammes von *P. Strobus* am 16. Mai a. St. darstellend) zur Anschauung zu bringen versuchte. Selbst an den unteren Aesten, deren Enden oft

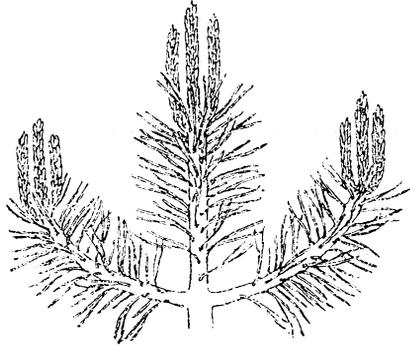


Fig. 14.

beinahe horizontal sind, stellen sich alle jungen Triebe ebenso ganz vertical. Eine solche Lage behalten die Triebe annähernd während der Zeit, wo sie noch energisch in die Länge wachsen; nachher fangen aber die Seitentriebe an, sich von dem Gipfeltriebe wegzubiegen und die Gipfeltriebe der Aeste sich nach aussen zu neigen. Dieses nachherige Sinken der Triebe geht bei *P. Strobus* so rasch vor sich, dass schon gegen Mitte Juli die basalen Theile der primären Seitentriebe die Winkel von $50-60^\circ$ mit dem Stamme bilden; dabei sind die Triebe der ganzen Länge nach in weitem Bogen aufwärts gekrümmt, so dass ihre Spitzen oft noch beinahe vertical bleiben. Das Abbiegen der Triebe schreitet aber auch weiter fort, und die einjährigen Zweige sind mit ihrem unteren Theile schon beinahe horizontal gerichtet

1) W. Hofmeister, *Allgemeine Morphologie*, 1868, pag. 606.

(Fig. 14). An den älteren Aesten, deren Enden schon eine sehr geneigte Lage haben, geht das Auswärtsbiegen der an verschiedenen Seiten des Astes stehenden Seitentriebe nicht gleichmässig vor sich. Die auf der oberen Seite stehenden Triebe behalten fast ihre ursprüngliche Stellung und bleiben annähernd vertical, während zu gleicher Zeit die unten inserirten Triebe sich so schnell senken, dass sie gegen das Ende der ersten Vegetationsperiode gewöhnlich schon eine mehr oder weniger horizontale Lage annehmen. — Bei *P. sylvestris* und *P. Pumilio* geht das Sinken der Seitentriebe im Ganzen langsamer vor sich, und bei *P. Laricio* Poir. (*austriaca*) findet man sie oft am Ende des Sommers noch beinahe vertical gerichtet.

Nach all dem, was wir an den Seitentrieben der Laubbäume kennen gelernt haben, bleibt es bei der Betrachtung der an den Seitentrieben der Kiefern zu beobachtenden Erscheinungen aufzuklären, wodurch die Möglichkeit der ganz verticalen Richtung der noch wachsenden Triebe und deren nachheriges Sinken bedingt wird. Hofmeister schreibt diese letztere Erscheinung der Wirkung der eigenen Schwere der Triebe zu (l. c.), und es muss zugestanden werden, dass alle das nachherige Senken der Triebe begleitende Umstände zu Gunsten einer solchen Auffassung sprechen. In der That entspricht die Form, welche die sich senkenden Triebe allmählich annehmen, vollständig der Grösse des mechanischen Momentes in ihren einzelnen Theilen, und in demselben Sinne ist auch die Thatsache aufzufassen, dass die an der oberen und der unteren Seite eines stark geneigten Astes stehenden Seitentriebe sehr verschiedene Lagen annehmen. Lange und verhältnissmässig dünne Triebe der Weymouthskiefer senken sich sehr schnell, dicke Triebe von *P. Laricio* nur sehr langsam. An den Stämmen von *P. Pumilio*, welche horizontal angebunden wurden, senkten sich die nun an die untere Seite gerathenen primären Seitentriebe im Laufe der Vegetationsperiode fast senkrecht abwärts. Aus allen diesen Thatsachen könnte geschlossen werden, dass die eigene Schwere der Triebe die einzige Ursache ihres nachherigen Senkens ausmacht; doch scheint dazu, wie wir bald sehen werden, wenigstens bei *P. Strobis* noch eine physiologische Eigenschaft der Seitentriebe beizutragen.

Was die Ursachen betrifft, welche die ursprüngliche verticale Lage der Kieferntriebe ermöglichen, so sind wir schon in den Blüthenschäften der Rosskastanie den Objecten begegnet, welche dieselbe Erscheinung darbieten. Jene Objecte zeichnen sich aber in Bezug auf ihre physiologischen Eigenschaften dadurch aus, dass, nachdem

sie eine Zeit lang unter dem Einfluss des geotropischen Reizes geblieben sind, sie darauf unter allen Bedingungen ausserordentlich starke Nachwirkungskrümmungen auszuführen streben. Ich suchte dort zu zeigen, dass diese Erscheinung durch den Mangel jeglicher Gegenwirkung bei der Bildung einer Krümmung erklärt werden muss; fehlt aber eine solche Gegenwirkung, so muss offenbar ein negativ geotropisches Organ durch die Wirkung der Schwerkraft jedes Mal in ganz verticale Lage gebracht werden. Es ist nun für die vorliegende Frage die Thatsache sehr wichtig, dass die Triebe der Kiefern, die ebenso wie die Blüthenschäfte der Rosskastanie fähig sind, ganz verticale Lage anzunehmen, auch in Bezug auf ihre physiologische Eigenschaften sich den letzteren ganz analog verhalten. Es wurden Stämmchen von *P. Strobus* und *P. Pumilio* mit noch wachsenden Trieben in horizontaler Lage angebunden; nachdem nun alle Triebe eine Krümmung von 90° gebildet hatten, fuhren sie jedes Mal fort, sich weiter in derselben Richtung zu krümmen, und das ging

so weit, dass die Spitzen aller Triebe wieder eine ganz horizontale Lage annahmen, wie das in der Fig. 15, welche einen Versuch mit *P. Strobus* darstellt, wiedergegeben ist. Sodann begannen die Triebe in ihren noch wachsenden Theilen sich zurückzukurven, wobei sie aber wieder die verticale Lage bedeutend überschritten. An den abge-

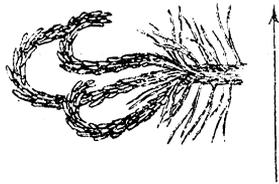


Fig. 15 (Der Pfeil gibt die Lothrichtung an.)

schnittenen Stämmen der Kiefern hörten die Triebe sogleich zu wachsen auf und für die Klinostatenversuche mussten darum in Töpfen wachsende Exemplare verwendet werden. Etwa 3--4jährige, im Vorjahre in die Töpfe verpflanzte und gut treibende Exemplare von *P. Strobus* wurden horizontal gelegt, und nachdem alle Triebe Krümmungen von etwa $40\text{--}50^\circ$ gebildet hatten, wurden die Töpfe an den Klinostaten gebracht. Hier fuhren die Triebe fort, sich weiter in der ursprünglichen Richtung zu krümmen, was meistens im Laufe von 2--3 Tagen noch fort dauerte, und bei den Gipfeltrieben erreichten die Krümmungen $120\text{--}150^\circ$. Weiter schienen aber die Krümmungen im unteren Theile der Triebe sich langsam wieder zu vermindern. — Alle diese Versuche überzeugen uns, dass den Kieferntrieben wirklich die Eigenschaft, einer sich bildenden geotropischen Krümmung entgegenzuwirken, fast vollständig abgeht oder höchstens nur spät und in schwachem Grade auftritt, und somit sind auch diese negativ geotropischen Triebe im Stande, eine völlig verticale Lage anzunehmen.

Den Seitentrieben der Weymouthskiefer ist auch unzweifelhaft Epinastie eigen, welche zwar bei den gewöhnlichen Bedingungen sich nicht bemerken lässt, doch am Klinostaten deutlich auftritt. Wird an den Klinostaten ein Bäumchen gesetzt, dessen sämtliche Triebe, wie oben angegeben, zuvor geotropische Krümmungen ausgeführt haben, so verhalten sich jetzt einzelne um den Gipfeltrieb herum stehende Seitentriebe nicht in gleicher Weise. Bei denjenigen, welche die geotropische Krümmung auf ihre morphologisch untere (vom Stamme abgewendete) Seite gebildet haben, wird diese Krümmung lange Zeit nur immer stärker und erreicht oft bis zu 180° . Bei den an der entgegengesetzten Seite des Stammes inserirten Trieben, bei denen die geotropische Krümmung auf die dem Stamme zugewendete (morphologisch obere) Seite gebildet wurde, wird dieselbe im Gegentheil nur langsam verstärkt, fängt bald an, sich wieder zu vermindern und in einem Falle wurde hier eine Krümmung nach der entgegengesetzten Seite von mehr als 90° gebildet. In den Trieben, welche die geotropische Krümmung auf einer Seitenflanke gebildet haben, wird diese Krümmung am Klinostaten ebenfalls sehr energisch verstärkt, doch beginnt nach einiger Zeit die Ebene desselben sich nach auswärts zu wenden, um schliesslich eine in Bezug auf den Stamm radiale Stellung zu nehmen. Während also ursprünglich die Krümmungen bei allen Trieben in derselben Ebene lagen, so zeigen sich nach 2-3tägigem Verweilen am Klinostaten die Krümmungsebenen der an verschiedenen Seiten des Stammes stehenden Seitentrieben annähernd radial zum Stamme orientirt. Das zeigt, dass alle Seitentriebe unabhängig von der geotropischen Nachwirkung ein Streben besitzen, auf ihrer dem Stamme zugewendeten (morphologisch oberen) Seite stärker in die Länge zu wachsen. Da bei den normalen Bedingungen die Seitentriebe der Kiefern sich ihrer ganzen Länge nach vertical aufrichten, so muss zu dieser Zeit ihre Epinastie noch so schwach sein, dass sie den negativen Geotropismus der Triebe nicht in merklicher Weise zu stören vermag. Das später erfolgende Sinken der Triebe muss aber doch hauptsächlich durch das stärkere Wachsthum der Oberseite bedingt sein. Bei den Pinusarten, bei denen dieses Sinken der Triebe nur langsam fortschreitet, mag dasselbe ausschliesslich durch eine Eigenschaft des secundären Holzes bestimmt werden, auf die ich später zu sprechen komme; bei *P. Strobus* aber, wo das Sinken der Seitentriebe schon frühzeitig beginnt und schnell vor sich geht, wird es wahrscheinlich durch das Wachsthum des Rindenparenchyms der Oberseite bedingt, wenn auch die directen Untersuchungen

darüber mir leider fehlen. Es ist möglich zu denken, dass die passive Dehnung schliesslich das überwiegende Wachstum des Parenchyms auf der oberen Seite des Triebes inducirt, und da eine solche Erscheinung sich hier regelmässig an allen Seitentrieben wiederholt, so konnte sie zum Theil erblich geworden sein und tritt darum am Klinostaten als Epinastie im späteren Alter der Triebe auf.

Von den Nadelbäumen wurden von Frank hauptsächlich die Arten von *Abies* (*A. balsamea*, *A. excelsa*, *Tsuga canadensis*) untersucht. Ihrem Habitus nach stehen diese Bäume denjenigen der Gattung *Picea* so nahe, dass daraus schon mit Wahrscheinlichkeit auf die gleichen physiologischen Eigenschaften ihrer Triebe geschlossen werden dürfte, was die wenigen mit *Abies balsamea* von mir gemachten Versuche auch zu bestätigen scheinen. Wie schon früher angeführt wurde, ist Frank in Bezug auf die von ihm untersuchten Nadel- wie auch Laubbäume übereinstimmend zu dem Schlusse über ihren „Transversalgeotropismus“, sowie über die physiologische Bilateralität ihrer Seitentriebe gekommen. Was aber diese letztere Eigenschaft betrifft, so glaubte Frank zwischen den Trieben der Laubbäume und der Nadelbäume den durchgreifenden Unterschied gefunden zu haben, dass, während bei den ersteren die Bilateralität schon im Knospenzustande bestimmt wird, bei den letzteren sie erst mit dem Austreten der Triebe aus den Knospen entschieden wird. Wird darum bei den Nadelbäumen eine Knospe mit der umgekehrten Seite zum Horizonte gewendet, so entwickelt sich der Trieb in der gegebenen Lage; wird aber ein schon in Entwicklung begriffener Seitentrieb umgekehrt zum Zenithe fixirt, so strebt er nun jedesmal wieder die frühere Oberseite dem Zenithe zuzuwenden. Das letztere sollte entweder dadurch erreicht werden, dass der Trieb eine Krümmung auf seine (ursprüngliche) Unterseite bis zu 180° macht, wobei die frühere Oberseite wieder nach oben kommt, oder dadurch, dass die Axe des Triebes um 180° gedreht wird. Meine oben angeführten Versuche mit der Linde haben schon die die Laubbäume betreffenden Angaben von Frank ins richtige Licht gestellt und meine Versuche mit der Fichte werden ebenfalls im Stande sein, die an den Nadelbäumen gewonnenen Resultate des genannten Forschers zu beleuchten.

Picea excelsa Lk. Die gemeine Fichte zeigt viele Formen, welche durch den Habitus der Bäume sich erheblich unterscheiden, deren Aeste bald beinahe horizontal ausgebreitet, bald mehr oder weniger stark aufgerichtet sein können. Die von mir beobachteten Fichten des hiesigen botanischen Gartens unterscheiden sich in dieser

Beziehung sehr bedeutend von einander. Bei einem Exemplare sind die Hauptäste, welche in ihrem unteren Theile mehr oder weniger horizontal oder selbst abwärts geneigt sind, in ihrer oberen Hälfte so stark aufgerichtet, dass ihre Gipfel beinahe vertical stehen. Bei der anderen Form (deren Exemplare dicht daneben stehen und gleich exponirt sind) sind die Endtheile der Aeste unter einem Winkel von nicht mehr als etwa 50° zum Horizonte aufgerichtet. Die erste von diesen Formen werde ich der Kürze halber als *A*, die letztere als *B* bezeichnen.

Wenn die Triebe aus den Knospen hervortreten, so zeigen sie gewöhnlich sogleich eine schwache Abwärtskrümmung und in dem Maasse, als sie länger werden, wird diese Krümmung immer stärker. Bei der Form *A* krümmen sich die Triebe überhaupt weniger und bei den Gipfeltrieben der Hauptäste nehmen die oberen Theile nicht selten nur eine annähernd horizontale Lage an. Bei der Form *B* erhalten aber die Triebe bedeutend stärkere Krümmung und ihre Gipfel hängen oft ganz vertical abwärts. Das bezieht sich besonders auf die Seitentriebe, die am vorjährigen Theile der Aeste entsprossen, während die Gipfeltriebe der Hauptäste im Ganzen weniger überneigen. Die Zweige, welche an der unteren Seite der Hauptäste entspringen, hängen bei genügender Länge annähernd vertical abwärts und ebensolche Richtung behalten auch ihre sich entwickelnden Gipfeltriebe. Andererseits wachsen die Seitentriebe, die auf der oberen Seite der Aeste in mehr oder weniger verticalen Lage austreten, auch gewöhnlich in derselben Richtung gerade oder krümmen sich nur wenig. Im späteren Alter strecken sich allmählich alle überneigenden Triebe ihrer ganzen Länge nach vollständig gerade. Indem aber bei den Laubbäumen von dem Typus von *Prunus Padus* die ihr Längenwachsthum abschliessenden Triebe sich meistens etwas steiler aufrichten als die Enden der sie tragenden Aeste, so findet man im Gegentheil bei der Fichte die soeben ausgewachsenen Triebe etwas mehr geneigt als die Enden ihrer Tragäste.

Um die physiologische Natur der Krümmungen der sich entwickelnden Triebe aufzuklären, wurde der Verlauf ihrer Entwicklung am Klinostaten beobachtet. Behufs solcher Versuche wurden etwa drei- bis vierjährige Bäumchen der Fichte in Töpfe verpflanzt, wo sie schon im folgenden Frühjahr Triebe von 8—12 cm Länge entwickelten. Zwei solche Bäumchen wurden an den Klinostaten zu der Zeit übertragen, als einzelne Triebe eben begannen, aus den Knospen auszutreten, während andere Knospen noch geschlossen waren; die

Objecte blieben dann ununterbrochen drei Wochen lang am Klinostaten, bis die Entwicklung der Triebe ganz beendet war. Die Seitentriebe, welche schon begonnen hatten, sich zu strecken und eine Länge von 6—10 mm besaßen, zeigten auch meistentheils eine merkliche Abwärtskrümmung. Bei ihrer weiteren Entwicklung am Klinostaten blieben die Gipfel solcher Triebe fortan wenn auch schwach, doch sehr bemerklich epinastisch gekrümmt. Ebenso zeigten die Triebe, die schon am Klinostaten aus den Knospen austraten, eine schwache epinastische Krümmung; diese letztere war aber nicht allen solchen Trieben, sondern nur denjenigen eigen, deren Knospen schon beim Anfang des Versuches stärker aufgeschwollen waren. Im Gegentheil, die Knospen, welche im noch wenig entwickelten Zustande an den Klinostaten kamen, gaben die Triebe, die von Anfang an ganz gerade blieben. Das war besonders deutlich an den primären Seitentrieben zu sehen, deren Entwicklung vom apicalen Ende des vorjährigen Stammtheiles anfängt. So zeigten die Triebe, welche weiter vom Ende des Stammes standen und folglich auch später sich zu entwickeln begannen, meistens keine Spur einer epinastischen Krümmung, ebenso wie die Seitentriebe der Aeste, welche als die letzten zur Entwicklung kamen. Diese Thatsache beweist, dass die Epinastie keine erbliche Eigenschaft der Fichtentriebe ist, dass sie vielmehr schon im Knospenzustande der Triebe und dazu auch ziemlich spät erworben wird. Da die Triebe im Knospenzustande, wenn sie dicht mit steifen Schuppen umgeben sind, der Einwirkung ihrer eigenen Schwere nicht unterworfen sein können, so muss hier die Herkunft der Epinastie in der schon oben für die Linde versuchten Weise erklärt werden. — Jedenfalls sind, wie schon gesagt wurde, die am Klinostaten auftretenden epinastischen Krümmungen immer nur schwach und allein auf den jüngsten Theil eines Triebes beschränkt, während sein älterer Theil und schliesslich der ganze Trieb sich ganz gerade streckt.¹⁾

Sind also die den Trieben selbständig eigenen epinastischen Krümmungen immer nur unbedeutend, so müssen starke bei den normalen Entwicklungsbedingungen sich bildende Abwärtskrümmungen durch die eigene Schwere der Triebe verursacht werden. Darauf weist auch das oben angegebene Verhalten der vertical aufwärts oder abwärts wachsenden Triebe sowie auch der Umstand hin, dass die überneigenden Theile der Triebe, die dabei immer sehr schlaff sind, im Ganzen desto stärker überneigen je dünner und schwächer sie

1) Die Nadeln werden am Klinostaten niemals gescheitelt.

sind. Darum senken sich die Seitentriebe, die gewöhnlich zu beiden Seiten des Gipfeltriebes eines Astes in horizontaler Ebene entsprossen, mehr als sein Gipfeltrieb und ihr oberer Theil hängt gewöhnlich (bei der Form *B*) ganz vertical abwärts. Bei der Form *A*, wo alle Triebe im Ganzen weniger überneigen, sind sie auch alle in dieser Entwicklungsperiode bedeutend steifer und elastischer.

Versuche, bei denen die Triebe künstlich in verschiedene Lagen zum Horizonte gebracht wurden, demonstrieren noch klarer den Einfluss der eigenen Schwere auf die Richtung des Triebes und lassen zugleich die Ursache einsehen, welche Frank vermuthlicherweise zu seiner oben angeführten Ansicht über die Eigenschaften der Coniferentriebe verleitet hat. Werden die Aeste von *Picea excelsa* vertical aufwärts angebunden, bevor die Knospen noch zu treiben begonnen haben, so bildet der Gipfeltrieb oft beinahe keine oder nur schwache Krümmung und wächst in verticaler Richtung mehr oder weniger gerade. Die neben dem Gipfeltriebe entsprossenden Seitentriebe neigen sich jetzt wie gewöhnlich mit ihren Spitzen abwärts, wenn auch dies Mal die Abwärtskrümmungen auf eine morphologisch andere Seite als bei der normalen Lage des Astes gebildet werden; zu Ende der Entwicklungsperiode strecken sich diese Triebe wie sonst gerade, ohne irgendwelche Axendrehungen zu erfahren. — Wird aber in gleicher Weise ein Ast angebunden, dessen Triebe schon etwa 2—3 cm lang geworden und deren Spitzen abwärts gekrümmt sind, so kommt dabei die gekrümmte Spitze des Gipfeltriebes in eine geneigte Lage und zunächst (offenbar unter der Einwirkung der eigenen Schwere) wird die Krümmung noch weiter, nicht selten bis zu 90° , verstärkt, was auch wahrscheinlich Frank die Veranlassung gegeben hat zu glauben, dass solche Triebe wieder die frühere mehr oder weniger horizontale Lage annehmen. Werden aber solche Triebe weiter beobachtet, so findet man, dass ihre Krümmungen wie diejenige aller übrigen Triebe sich später wieder vermindern und zu Ende der Wachstumsperiode strecken sie sich in verticaler Richtung beinahe gerade und bleiben gewöhnlich der ganzen Länge nach nur ganz schwach, manchmal nicht mehr als um etwa 10° gekrümmt. Ganz anders verhalten sich dabei die neben den Gipfeltrieben stehenden Seitentriebe, deren Krümmungen an den vertical aufwärts gestellten Aesten in die Horizontalebene zu liegen kommen. Die Spitzen dieser Triebe beginnen nun sogleich (offenbar wieder in Folge der eigenen Schwere) sich abwärts zu senken und die entsprechenden Theile erhalten somit eine Axendrehung bis zu 90° .

Werden die Enden der Aeste in umgekehrt horizontaler Lage fixirt, so schauen jetzt ihre Krümmungen aufwärts. Nun werden diese Krümmungen zunächst — und zwar offenbar durch Zusammenwirkung des negativen Geotropismus und der Epinastie — gewöhnlich noch bedeutend verstärkt. Der obere Theil der Triebe krümmt sich dabei manchmal um mehr als 90° aufwärts, was wieder Frank zu der Meinung verführen konnte, dass die umgekehrten Triebe sich etwa auf ihre untere Seite zurückschlagen. Fortgesetzte Beobachtung zeigt aber, dass die Wirkung der eigenen Schwere nachher wieder den Geotropismus überwindet, denn die Aufwärtskrümmung beginnt sich wieder zu vermindern und schliesslich streckt sich der Trieb in horizontaler Lage beinahe gerade. Bei den Gipfeltrieben entsteht dabei in der Regel keine Spur einer Drehung, was schon vom ersten Blick nach der (sehr frühzeitig eingeleiteten) Scheitelung der Nadeln zu entscheiden ist, welche sich überall längs der oberen Seiten des Triebes hinzieht.¹⁾ Nur selten und offenbar wenn die Ebene der Krümmung nicht ganz vertical stand, fing die Spitze an seitwärts zu neigen und senkte sich schliesslich ganz vertical abwärts, wobei natürlich eine Drehung bis zu 180° entstand, wie das von Frank als eine normale Erscheinung beschrieben wurde. Die Seitentriebe an den umgekehrt horizontal angebundenen Aesten verhalten sich im Ganzen ebenso wie die Gipfeltriebe, nur werden hier die Drehungen öfter als bei diesen letzteren beobachtet, was auch ganz verständlich ist, da bei der verticalen Stellung der Krümmungsebene des Gipfeltriebes die Krümmungsebenen der Seitentriebe nicht immer ganz vertical zu stehen brauchen. Auch wurden Aeste vertical abwärts angebunden, als die Triebe schon 4—5 cm lang und mehr oder weniger stark abwärts gekrümmt waren. Bei der neuen Lage des Astes war die Spitze des Gipfeltriebes horizontal oder selbst etwas aufwärts gerichtet, während die Krümmungen der Seitentriebe in horizontaler Ebene lagen. Die Krümmung des Gipfeltriebes pflegte dabei zunächst noch stärker zu werden, darauf begann aber die Spitze sich wieder zu senken und zu Ende der Wachstumsperiode war der Gipfeltrieb immer ganz gerade gestreckt und vertical abwärts gerichtet. Die Seitentriebe, deren Krümmungen anfänglich in horizontaler Ebene sich befanden, erhielten gewöhnlich eine Drehung von etwa 90° und streckten sich schliesslich in annähernd horizontaler Richtung ebenfalls gerade.

1) Das Eintreten der etwaigen Axendrehung wurde freilich nicht etwa nach der Scheitelung der Nadeln, sondern direct nach der im Anfang des Versuches längs einer Seite aufgetragenen Tuschemarke beurtheilt.

Alle angeführten Versuche lassen erkennen, dass der Hauptagent, welcher die Richtung aller Seitentriebe der gemeinen Fichte bestimmt, ihre eigene Schwere ist, deren Wirkung im jungen Alter der Triebe durch die schwache Epinastie noch befördert wird. Zugleich sind aber diese Triebe unzweifelhaft negativ geotropisch, was daraus zu sehen ist, dass jedesmal, wenn der Geotropismus mit der Epinastie gleichsinnig wirkt, die Krümmung anfänglich noch energisch verstärkt wird. Wenn auch am Klinostaten die epinastischen Krümmungen nachher wieder ausgeglichen werden, so muss doch das Geradestrecken der bei den normalen Bedingungen stark überneigenden Triebe hauptsächlich durch ihren negativen Geotropismus bewirkt werden. Das kann daraus geschlossen werden, dass, wenn von den Trieben, deren unterer Theil schon gerade geworden, während der obere noch eine starke Abwärtskrümmung besitzt, die Nadeln entfernt werden, so erhält der untere Theil sogleich eine bedeutende Aufwärtskrümmung und die Krümmung des oberen Theiles wird vermindert. Jedenfalls ist der Geotropismus der Fichtentriebe so schwach, dass er nur in ihrer letzten Entwicklungsperiode, d. h. nachdem die Triebe steifer und elastischer geworden sind, im Stande ist, die Wirkung ihrer eigenen Schwere zu überwinden. Bei den vertical abwärts gerichteten Trieben vermag aber, wie angegeben wurde, der Geotropismus im Laufe ihrer ganzen Entwicklungsperiode sich nicht kenntlich zu machen und die Triebe aus dieser Lage herauszubringen. Der so überwiegende Einfluss der eigenen Schwere lässt vermuthen, dass ihre Wirkung bei der Fichte nicht bloss mechanisch ist, sondern auch factisch stärkeres Wachstum der Oberseite der Triebe verursacht. Das bestätigen auch wirklich die Bestimmungen der Zelllänge, welche ich an den jungen im oberen Theile noch stark abwärts gekrümmten Triebe ausgeführt habe. In den jungen Trieben war die Messung der Parenchymzellen an den Radialschnitten nicht ausführbar und es konnte nur an den Flächenschnitten die Länge der Epidermiszellen gemessen werden. In einem Triebe wurden die Epidermiszellen auf der Ober- und Unterseite des anfänglich geraden, nach Entfernen der Nadeln aber schwach aufwärts gekrümmten Theiles, im anderen entsprechend die Zellen im abwärts gekrümmten Theile gemessen. In den beiden Fällen haben sich die Zellen der Oberseite länger erwiesen und zwar im ersten Falle (im Mittel aus 423 und 347 Messungen) um 9,0 % und im zweiten (aus 465 und 555 Messungen) um 8,5 %. Da die eigentlichen epinastischen (am Klinostaten zu beobachtenden) Krümmungen hier nur schwach sind, so

zeigt eine so bedeutende Längendifferenz zu Gunsten der Oberseite, dass die durch die eigene Schwere der Triebe verursachte Dehnung ihrer Oberseite wirklich ein stärkeres Wachstum derselben verursacht, welches im jungen Alter der Triebe das geotropische Wachstum der Unterseite übertrifft und somit den Geotropismus der Triebe verdeckt.

Kann also im Laufe der Entwicklungsperiode der Triebe ihr negativer Geotropismus sich nur im schwachen Grade offenbaren, so theilt doch andererseits die Fichte mit der Linde die Eigenschaft, dass die geotropische Krümmungsfähigkeit ihrer Triebe nicht mit dem Längenwachstum aufhört, sondern noch an zwei-, ja dreijährigen Aesten beobachtet werden kann. So stellt *A* in der Fig. 16 das aus den Zuwachsen der drei Vegetationsperioden bestehende Ende eines Astes dar, welches während der Entwicklung des Gipfeltriebes (am 13. Mai a. St.) in einer um etwa $25-30^{\circ}$ abwärts geneigten Lage

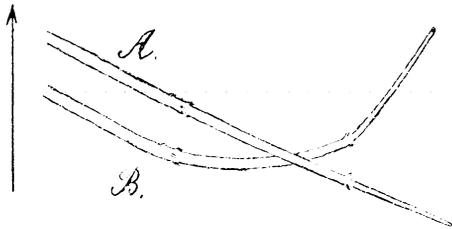


Fig. 16. (Der Pfeil gibt die Lothrichtung an.)

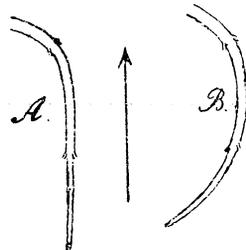


Fig. 17. (Der Pfeil gibt die Lothrichtung an.)

angebunden wurde (der Pfeil gibt die Lothrichtung an). Zu Ende der Vegetationsperiode hatte der Ast die in *B* angegebene Form, d. h. nicht allein der ganze vorjährige Theil war stark aufwärts gekrümmt, sondern auch im apicalen Ende des dreijährigen Theiles war eine schwache Krümmung zu bemerken. Infolge dessen war der Gipfelspross, welcher selbst nur eine schwache Aufwärtskrümmung gemacht hat, jetzt wie alle übrigen Triebe des Baumes unter einem Winkel von etwa $50-60^{\circ}$ zum Horizonte aufgerichtet. Die Gipfeltriebe der vertical abwärts angebundenen Aeste, welche, wie schon gesagt wurde, zu Ende der Wachstumsperiode gerade abwärts hängen blieben, haben später ebenfalls mehr oder weniger starke Krümmungen gemacht. In der Fig. 17 ist ein solcher Versuch wiedergegeben. *A* stellt das Ende eines Astes dar, dessen schon ausgewachsener Gipfeltrieb ganz gerade bleibt und vertical abwärts gerichtet ist, und *B* dasselbe Object am Ende der Vegetationsperiode. Jetzt hat nicht

nur der diesjährige Trieb, sondern auch der vorjährige Theil des Astes eine bedeutende Aufwärtskrümmung und zwar (wie auch im anderen analogen Versuche) auf seine morphologische Unterseite. Aehnliche geotropische Krümmungen in den vorjährigen Theilen wurden auch vielfach bei den Versuchen gebildet, bei denen das Ende eines Astes umgekehrt horizontal angebunden wurde und unzweifelhaft würde dasselbe auch bei der normal horizontalen Lage eines zuvor mehr oder weniger aufgerichteten Astes eintreten. Durch dieselbe Ursache werden offenbar die Triebe, welche, wie schon gesagt wurde, mit der Beendigung des Längenwachsthums meistens in etwas mehr geneigter Lage als ihre vorjährigen Theile bleiben, später doch in die nämliche Lage gebracht. In den in den Fig. 16 und 17 abgebildeten Aesten wurde auch die mittlere Länge der unter der Korkschichte liegenden Parenchymzellen auf der convexen und concaven Seite bestimmt. Im Aste Fig. 16 *B* wurde diese Bestimmung im vorjährigen Theile des Astes an der Stelle, wo die stärkste Krümmung lag, gemacht. Hier erwiesen sich die Zellen an der oberen (concaven) Seite (im Mittel aus 458 und 570 Messungen) länger um 4,2 %. In den noch wachsenden Trieben wurden, wie oben angegeben, die (Epidermis-)Zellen an der Oberseite übereinstimmend um etwa 9 % länger gefunden. Die nun um die Hälfte kleinere Längendifferenz, die im vorliegenden Fall sich ergeben hat, kann somit zum Beweise dienen, dass das Aufwärtskrümmen des zweijährigen Astes wirklich durch nachträgliches Wachstum des Parenchyms der Unterseite zu Stande gebracht wurde. Im Aste Fig. 17 *B* wurden die auf die Korklage folgenden Parenchymzellen im basalen Theile des diesjährigen Triebes gemessen (360 und 366 Messungen), wobei hier ebenfalls die Zellen der morphologisch oberen, in diesem Falle convexen, Seite sich länger erwiesen haben und zwar jetzt um 12,6 %, was wieder das nachträgliche Wachstum des Parenchyms der convexen Seite beweist.

Wenn bei der Fichte, ebenso wie bei der Linde, die mehrjährigen Aeste noch fähig sind, sich geotropisch aufwärts zu krümmen, so entsteht die Frage, warum trotzdem diese Aeste sich nicht allmählich ganz vertical stellen, sondern immer eine bestimmte Neigung zur Lothlinie beibehalten. Früher habe ich Versuche mit der Linde angeführt, bei denen die in die horizontale Lage gebrachten verticalen Sprosse nicht im Stande waren, Aufwärtskrümmungen über etwa 60° zu bilden. Bei der Fichte bildeten die (umgekehrt-)horizontal angebundenen Aeste ebenfalls nur Krümmungen von etwa 40—50°, welche

im Laufe der folgenden Vegetationsperioden nicht mehr stärker wurden. Daraus darf aber nicht geschlossen werden, dass das geotropische Gleichgewicht hier etwa bei einer gewissen Neigung zur Lothlinie eintritt, wie das von Frank für alle Seitentriebe angenommen wurde, weil die vertical gestellten Triebe diese Richtung mehr oder weniger vollständig beibehalten. Es kann auch nicht gedacht werden, dass die durch das geotropische Wachstum entwickelte Kraft etwa nicht ausreiche, den Holzcylinder eines mehrjährigen Astes stärker als bis zu einem gewissen Grade zu biegen, denn es beginnt, wie bekannt, bei den Fichtenbäumen, bei denen der Gipfel des Stammes abgebrochen wurde, der nächste, manchmal schon ziemlich alte Seitenast sogleich sich aufwärts zu krümmen, um zuletzt eine ganz verticale Lage anzunehmen. Man muss darum sich denken, dass die geotropische Empfindlichkeit des alten Parenchyms überhaupt nur schwach ist — was auch aus der sehr langsam hier eintretenden geotropischen Reaction zu schliessen wäre — und dass mit der Vergrösserung des Neigungswinkels zum Horizonte diese Empfindlichkeit rasch noch abnimmt. So kann bei einem bestimmten Neigungswinkel die betreffende Reizempfindlichkeit zu schwach werden, um eine Wachstumskraft zu erwecken, die genügte, den immer anwachsenden mechanischen Widerstand zu überwinden. Ist aber der Stammgipfel verloren gegangen, so erhalten bekannter Weise die nächsten Aeste gewisse physiologische Eigenschaften des Hauptstammes, wie z. B. eine erhöhte Wachstumsfähigkeit und zugleich möglicher Weise auch eine grössere geotropische Empfindlichkeit.

Bei *Abies balsamea* sind die Hauptäste mehr oder weniger horizontal gerichtet und beinahe dieselbe Richtung behalten auch ihre sich entwickelnden Gipfeltriebe, deren Spitzen allein dabei gewöhnlich schwach aufwärts gekrümmt sind. Als die Aeste vertical aufwärts angebunden wurden, wuchsen in zweien von den drei Fällen die Gipfeltriebe im Ganzen vertical weiter; sie machten nur eine ziemlich schwache Krümmung und zwar seitwärts, beide in der Richtung des vorherrschenden Windes, und somit ist diese Krümmung wahrscheinlich der mechanischen Wirkung des Windes auf die noch plastischen Triebe zuzuschreiben. Der dritte Gipfeltrieb krümmte sich aber um 90° auf seine morphologisch untere Seite so, dass er wieder in die normal horizontale Lage kam, welche er auch definitiv beibehielt. Bei drei anderen Aesten, welche umgekehrt horizontal befestigt wurden, krümmten sich die Gipfeltriebe zunächst mehr oder weniger stark, in einem Falle selbst um mehr als 90° aufwärts. Da-

rauf begannen aber, wie bei der Fichte, diese Krümmungen sich wieder zu vermindern und schliesslich kamen die Triebe wieder in die horizontale Lage. Dabei erhielten sie keine Axendrehungen und nur ihre Nadeln drehten sich in ihrem basalen Theile so, dass sie die Oberseite wieder nach oben kehrten. Nach diesen Thatsachen zu schliessen sind die Triebe der *Abies balsamea* negativ geotropisch und zugleich epinastisch; wie bei der Fichte soll aber die normale horizontale Lage dieser Triebe vorwiegend durch ihre eigene Schwere bestimmt werden, wenn sie auch nicht ausreicht, um die mehr steifen Triebe der Tanne passiv abwärts zu biegen. Etwaige physiologische Bilateralität geht auch diesen Trieben vollständig ab.

Die in Obigem dargelegten Beobachtungen und Versuche zeigen, dass von den von mir untersuchten Nadelbäumen die *Pinus*-Arten und die Fichte (resp. Tanne) in der betreffenden Beziehung wieder zwei verschiedene physiologische Typen repräsentiren. Eine angeborene Bilateralität ist wahrscheinlich diesen beiden Typen ebenso wenig wie demjenigen von *Prunus Padus* eigen. Bei den sich entwickelnden Trieben der *Pinus*-Arten wird anfänglich ihre Richtung ausschliesslich durch ihren negativen Geotropismus bestimmt, was durch den Mangel eines Strebens zur Gegenkrümmung ermöglicht wird; erst im späteren Alter der Triebe wird ihre verticale Richtung unter dem Einfluss der eigenen Schwere, welche das überwiegende Wachstum der Oberseite einleitet, geändert. Die sich entwickelnden Fichtentriebe werden im Gegentheil zunächst hauptsächlich durch ihre eigene Schwere beeinflusst, und erst zu Ende der Wachstumsperiode kommt ihr negativer Geotropismus zur Wirkung, welcher dann aber selbst in mehrjährigen Aesten noch wirksam bleiben kann.

4. Trauervarietäten.

Ich hatte Gelegenheit, im hiesigen botanischen Garten die Trauervarietäten von *Caragana arborescens*, *Fraxinus excelsior* und *Ulmus montana* zu beobachten, und wenn auch meine Untersuchungen über diese Objecte nicht umfassend genug sind, so sind sie doch im Stande, zu den wenigen in der Litteratur schon vorhandenen Daten einige neue hinzuzufügen. — Nachdem von Dutrochet das Herabhängen der Triebe der Traueresche ihrem negativen Geotropismus zugeschrieben wurde¹⁾, glaubte Hofmeister die Ursache der Erscheinung der eigenen Schwere der mit längeren und dünneren Interno-

1) Dutrochet, Mémoires pour servir etc. II pag. 90.

dien als bei der normlen Form versehenen Trieben zuschreiben zu müssen.¹⁾ Dieser Meinung haben sich Frank²⁾ und später auch Vöchting angeschlossen; dem letztgenannten Forscher gehören auch die am meisten ausgedehnten Beobachtungen über mehrere Trauer-varietäten; Beobachtungen, die übrigens hauptsächlich ihre morphologischen Eigenschaften betreffen.³⁾ Nach den Untersuchungen von Vöchting sind die Triebe der meisten Trauerbäume deutlich negativ geotropisch. Die Gipfel der herabhängenden Triebe krümmen sich oft bedeutend aufwärts, und nur in dem Maasse als sie länger werden, senken sie sich ebenfalls nieder. Aus dieser Erscheinung glaubt eben Vöchting auf den überwiegenden Einfluss der eigenen Schwere der Triebe schliessen zu müssen, lässt aber die von ihm gestellte Frage offen, ob nicht etwa noch andere Bedingungen dabei mitwirken.

Bei *Caragana arborescens* var. *pendula* ist der negative Geotropismus der Triebe sehr ausgesprochen. Die Triebe, welche aus den Basalthteilen der vorjährigen Aeste austreten, wo diese Aeste noch eine annähernd horizontale Lage besitzen, wachsen zunächst mehr oder weniger vertical aufwärts und nur ihre Gipfel sind dabei immer schwach gekrümmt. Die Triebe aber, welche auf den herabhängenden Theilen der Aeste gebildet werden, sind schon niemals im Stande, sich vertical aufzurichten. In ihrem jungen Theile sind doch solche Triebe in der Regel bedeutend aufwärts gekrümmt, während die Spitze selbst wieder abwärts neigt; infolge dessen bleibt beinahe im Laufe der ganzen Entwicklungsperiode der noch wachsende Theil aller hängenden Triebe S-förmig gekrümmt. Die älteren Theile der auf den gesenkten Aesten entsprossenden Triebe nehmen zunächst ungefähr die Richtung, in welcher sie aus ihren Knospen ausgetreten sind, d. h. annähernd horizontale oder nur wenig abwärts geneigte Richtung an; in dem Maasse aber als sie länger werden, senken sich sowohl die ursprünglich wenig geneigten als die ganz verticalen Triebe immer mehr herunter. Abwärtskrümmungen der Spitzen, offenbar analog denjenigen, welche die jungen Triebe von Ahorn und anderen Arten zeigen, werden auch hier gewiss durch die Wirkung der eigenen Schwere auf die noch zarte Spitze bedingt. Histologische Untersuchung der Triebe der Trauerakazie zeigte mir, dass die Abwärtskrümmung der Spitze sich lediglich auf den Theil beschränkt, wo ausser den primären Holzgefässen noch keine anderen verholzten Elemente ge-

1) Jahrb. f. wiss. Bot. III pag. 106.

2) A. B. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie pag. 64.

3) H. Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich II pag. 78.

bildet sind. Die Entwicklung der Gewebe schreitet dann aber rasch fort und oft findet man schon im unteren Theile desselben Internodiums nicht allein die Fasern der Gefäßbündelscheide verholzt, sondern auch eine bedeutende Lage des Secundärholzes gebildet, und von dieser Stelle an tritt im Triebe eine Aufwärts- statt einer Abwärtskrümmung auf. Das nachherige Herabsinken der Triebe wird unzweifelhaft hauptsächlich durch ihre eigene Schwere bedingt. Das ist nach dem ganzen Verlauf des Vorgangs sowie auch nach dem Unterschiede im morphologischen Aufbau der Triebe der gewöhnlichen und der trauernden Form der gelben Akazie zu beurtheilen, indem die letzteren viel länger und schlanker sind als die ersteren. Damit fällt aber der Unterschied im histologischen Bau des Secundärholzes in den beiden Varietäten zusammen, welcher bei dieser Art besonders scharf ausgesprochen ist. Bei den beiden Varietäten von *Caragana arborescens* besteht das Holz hauptsächlich aus den Fasern, die alle bei der normalen Form sehr stark verdickt sind; hier werden ausserdem dicke Lagen dieser Elemente mit der sog. tertiären Verdickung versehen, welche ihre Lumina fast zum Verschwinden bringt. Das Holz der Trauervarietät ist bedeutend lockerer gebaut. Die tertiäre Verdickung wird hier (wenigstens in den einjährigen Zweigen) gar nicht gebildet, und alle Fasern haben überhaupt bedeutend dünnere Wände als bei der normalen Form. Somit ist im histologischen Bau selbst der mechanischen Elemente des Holzes eine Bedingung gegeben, der zufolge die langen Triebe der Trauervarietäten nicht im Stande sind, die Last ihrer Blätter zu tragen, und sie sinken unter derselben passiv nieder.

Zum Theil ähnliche mechanische Bedingungen trifft man auch bei *Ulmus montana* var. *pendula*. Bei der normalen Form der Ulme haben wir gewisse Eigenschaften der Triebe kennen gelernt, welche es bedingen, dass ihr negativer Geotropismus sich nur wenig äussert. Die Triebe der Trauervarietät, welche hier wie sonst bei ihrem ersten Austreten aus den Knospen starke Abwärtskrümmungen bilden, bleiben auch fortan in der hängenden Lage, und nur selten ist in ihrem jungen Theile eine schwache geotropische Krümmung zu beobachten. Dass aber das Streben, eine solche Krümmung zu bilden, auch hier nicht abgeht, ist daraus zu sehen, dass selbst bei ganz geraden Trieben mit dem Entfernen der Blätter in der Spitze oft eine mehr oder weniger bedeutende Aufwärtskrümmung entsteht. -- Im Bau des secundären Holzes ist hier ebenfalls ein Unterschied von der normalen Form sehr deutlich, wenn auch nicht so scharf wie bei *Caragana*, ausge-

sprochen. Bei der Trauervarietät von *Ulmus montana* sind nämlich die Holzfasern, welche auch hier in den ersten Jahresringen die Hauptmasse des Holzes bilden, merklich weniger verdickt als bei der normalen Form, was seinerseits eine grössere Biegsamkeit dieser Triebe bedingen muss.

Fraxinus excelsior var. *pendula*. Der negative Geotropismus der Triebe ist hier ziemlich deutlich ausgesprochen. An den herabhängenden Trieben, noch mehr aber an solchen, welche eine mehr horizontale Lage haben, ist oft in ihrem jungen Theile eine manchmal ziemlich starke geotropische Krümmung zu sehen, die, wie schon Vöchting bemerkte, bald erscheinen, bald wieder verschwinden kann. Wird ein herabhängender, ganz gerader Trieb vertical aufwärts gestellt, so erhält er sogleich in seinem noch wachsenden Theile eine Krümmung auf die früher obere Seite, welche Krümmung bei den einzelnen Versuchen im Laufe einer Stunde etwa 90° erreichte. Bei den energisch wachsenden Trieben wird eine solche Krümmung später nicht nur wieder ausgeglichen, sondern es tritt an ihrer Stelle eine (schwächere) Krümmung nach der entgegengesetzten Seite auf, welche ihrerseits sich schliesslich ausgleicht. Wurde aber ein solcher Trieb weiterhin in verticaler Lage stehen gelassen, so begann er in dem Maasse als er sich verlängerte, und zwar in einem der unteren schon ausgewachsenen Internodien wieder auf die Seite zu neigen. — Das Hin- und Herschwanken des Gipfels eines in verticale Lage gebrachten Triebes bietet offenbar dieselbe Erscheinung dar, die sonst nur am Klinostaten ganz deutlich aufzutreten pflegt, die aber, wie wir schon früher gesehen haben, manchmal auch an den bei den normalen Bedingungen sich entwickelnden Trieben beobachtet werden kann. Mit der Traueresche habe ich keine Versuche am Klinostaten gemacht; nach den eben angeführten Beobachtungen scheint hier aber das Streben zur Gegenkrümmung sehr stark ausgesprochen zu sein, und darin mag eine der Ursachen liegen, welche der Einwirkung des negativen Geotropismus auf die Richtung der Triebe dieser Varietät widerstreben. Jedenfalls ist als die Hauptsache davon auch hier unzweifelhaft die eigene Schwere der Triebe anzusehen, was schon daraus erhellt, dass die vertical gestellten Triebe später wieder passiv umfallen. — Dass die Triebe der normalen Form der Esche, welche gleiche Blätter tragen, sich aufrecht halten, während die Triebe der Trauervarietäten dabei fallen, haben Hofmeister und auch Vöchting der grösseren Länge und Schlankheit dieser letzteren zugeschrieben. Ich finde aber, dass zwar die Internodien hier auch wirklich

länger, doch nicht dünner, vielmehr bedeutend dicker als bei der normalen Form sind. Diese Dicke vermehrt aber nicht die Steifheit, sondern nur das Gewicht der Triebe, da sie in den Trieben der Trauerform durch die bedeutend üppigere Entwicklung der Parenchymgewebe bedingt wird. Ich habe in den Internodien der hängenden und der vertical aufrecht wachsenden Triebe, welche manchmal an den Trauerbäumen gebildet werden, den Durchmesser des Markes an den annähernd gleich dicken Stellen der schon ausgewachsenen Triebe gemessen und gefunden: in zwei verticalen Trieben verhielt sich der Durchmesser des Markes zu demjenigen des ganzen Triebes wie 46,6 : 100 und 38,4 : 100, und an den entsprechenden Stellen der drei hängenden Triebe war dieses Verhältniss wie 51,3 : 100, 47,0 : 100, 47,2 : 100, 55,1 : 100 und 52,2 : 100. Die Stärke des Holzcylinders war im Gegentheil in den letzteren Trieben jedesmal weniger bedeutend. Noch mehr Bedeutung als dieser letztere Umstand hat aber wahrscheinlich derjenige, dass in den trauernden Trieben die Bildung der mechanischen Gewebe überhaupt später anfängt und langsamer vor sich geht als in den gewöhnlichen. Die Wanddicke der Holzelemente bietet in den beiden Varietäten keinen bemerklichen Unterschied dar. — Es sind somit auch in den Trieben der Traueresche gewisse Eigenthümlichkeiten des histologischen Baues zu finden, welche ihre Steifheit vermindern und es ihnen unmöglich machen, eine Last zu halten, welche die Triebe der normalen Form noch leicht tragen.

III. Ungleichmässiges Längenwachsthum der secundären Holzelemente.

Im vorhergehenden Theile wies ich darauf hin, dass bei allen Bäumen von dem Typus von *Prunus Padus* die Gipfeltriebe der geneigten Aeste gewöhnlich eine etwas mehr aufgerichtete Lage annehmen als die Enden der sie tragenden Aeste und wenn der Neigungswinkel der letzteren zur Verticalen nur klein ist, so können die Gipfeltriebe sich selbst ganz vertical stellen. Infolge dessen müssten die oberen Theile aller Seitenäste allmählich eine ganz verticale Lage annehmen. In dem Maasse als die Aeste an Länge zunehmen, vergrößert sich freilich ihr Gewicht und auch das mechanische Moment der Last, wodurch sie passiv heruntergebogen werden. Die Wirkung der Belastung wird aber um so schwächer, je näher sie dem freien Ende des Astes ist, und an den einjährigen Aesten der Kiefern, welche unter dem Einfluss der eigenen Last heruntergebogen werden, sehen wir auch wirklich, dass ihre Spitzen oft eine fast verticale Lage beibehalten, während der untere Theil schon beinahe

länger, doch nicht dünner, vielmehr bedeutend dicker als bei der normalen Form sind. Diese Dicke vermehrt aber nicht die Steifheit, sondern nur das Gewicht der Triebe, da sie in den Trieben der Trauerform durch die bedeutend üppigere Entwicklung der Parenchymgewebe bedingt wird. Ich habe in den Internodien der hängenden und der vertical aufrecht wachsenden Triebe, welche manchmal an den Trauerbäumen gebildet werden, den Durchmesser des Markes an den annähernd gleich dicken Stellen der schon ausgewachsenen Triebe gemessen und gefunden: in zwei verticalen Trieben verhielt sich der Durchmesser des Markes zu demjenigen des ganzen Triebes wie 46,6 : 100 und 38,4 : 100, und an den entsprechenden Stellen der drei hängenden Triebe war dieses Verhältniss wie 51,3 : 100, 47,0 : 100, 47,2 : 100, 55,1 : 100 und 52,2 : 100. Die Stärke des Holzcylinders war im Gegentheil in den letzteren Trieben jedesmal weniger bedeutend. Noch mehr Bedeutung als dieser letztere Umstand hat aber wahrscheinlich derjenige, dass in den trauernden Trieben die Bildung der mechanischen Gewebe überhaupt später anfängt und langsamer vor sich geht als in den gewöhnlichen. Die Wanddicke der Holzelemente bietet in den beiden Varietäten keinen bemerklichen Unterschied dar. — Es sind somit auch in den Trieben der Traueresche gewisse Eigenthümlichkeiten des histologischen Baues zu finden, welche ihre Steifheit vermindern und es ihnen unmöglich machen, eine Last zu halten, welche die Triebe der normalen Form noch leicht tragen.

III. Ungleichmässiges Längenwachsthum der secundären Holzelemente.

Im vorhergehenden Theile wies ich darauf hin, dass bei allen Bäumen von dem Typus von *Prunus Padus* die Gipfeltriebe der geneigten Aeste gewöhnlich eine etwas mehr aufgerichtete Lage annehmen als die Enden der sie tragenden Aeste und wenn der Neigungswinkel der letzteren zur Verticalen nur klein ist, so können die Gipfeltriebe sich selbst ganz vertical stellen. Infolge dessen müssten die oberen Theile aller Seitenäste allmählich eine ganz verticale Lage annehmen. In dem Maasse als die Aeste an Länge zunehmen, vergrößert sich freilich ihr Gewicht und auch das mechanische Moment der Last, wodurch sie passiv heruntergebogen werden. Die Wirkung der Belastung wird aber um so schwächer, je näher sie dem freien Ende des Astes ist, und an den einjährigen Aesten der Kiefern, welche unter dem Einfluss der eigenen Last heruntergebogen werden, sehen wir auch wirklich, dass ihre Spitzen oft eine fast verticale Lage beibehalten, während der untere Theil schon beinahe

rechtwinklig zum Stamme gerichtet ist (siehe z. B. Fig. 19). Bei einer solchen Form des Astes wird offenbar die weitere Belastung seiner Spitze nicht gleichmässig biegend auf seine verschiedenen Theile, sondern im Verhältniss zu dem Winkel einwirken, den diese Theile mit der Lothlinie bilden. Es wäre danach zu erwarten, dass bei den Bäumen von dem physiologischen Typus von *Prunus Padus* die oberen, aus einigen Jahreszuwachsen bestehenden Theile aller Seitenäste eine verticale Lage behalten. In Wirklichkeit ist aber der obere Theil der mehrjährigen Aeste der ganzen Länge nach im weiten Bogen allmählich aufwärts gekrümmt, etwa wie das in Fig. 20 zu sehen ist. Betrachtet man, besonders im Winter, die entlaubten Aeste solcher Arten, bei denen, wie z. B. bei Pappeln, Esche, die Aeste stark aufgerichtet sind, so findet man, dass, während ihre Endsprosse ganz vertical stehen oder selbst (im entlaubten Zustande) einwärts gekrümmt sind, ihre vorjährigen Theile schon bedeutend geneigt sind, — ein Umstand, welcher aus den mechanischen Bedingungen der Belastung allein nicht recht zu erklären ist. Das Auswärtsbiegen der Kieferntriebe, das im Laufe der ganzen Vegetationsperiode fort dauert, ebenso wie das nachherige Senken der schon verholzten Triebe anderer Bäume, lassen vermuthen, dass diese Erscheinungen nicht bloss rein passiv, sondern zum Theil auch activ sein müssen. Die active Natur der betr. Erscheinungen könnte aber etwa durch das ungleichmässige Längenwachsthum der secundären Holzelemente auf der Ober- und Unterseite der geneigten Aeste bedingt werden. Ich habe darum in den Hauptästen einiger Laub- und Nadelbäume die Länge der Holzelemente bestimmt und will hier die Resultate dieser Untersuchungen mittheilen.

Zum Zwecke solcher Untersuchung wurde aus einem Aste eine etwa 4—5 mm dicke Querscheibe ausgesägt, aus welcher durch zwei parallele Schnitte eine nur das Holz der oberen und unteren Seite enthaltende Diametrallamelle herausgeschnitten wurde. Diese letztere wurde sodann in der Richtung der Markstrahlen in Spähne von mittlerer Dicke zerspalten, in welchen (bei einem mehrjährigen Theile) die Jahresschichten sorgfältig (gewöhnlich unter dem Präparirmikroskop) von einander getrennt wurden. Die Holzsplitter wurden in Schultze's Reactiv und zwar gewöhnlich in der Wärme macerirt; bei dem stark verharzten braunen Holze der Coniferen, welches für das Reactiv schwer permeabel ist, muss aber die Maceration in der Kälte ausgeführt werden. Das Gewinnen der zuverlässigen Mittelzahlen für die Länge der Holzelemente ist ausserordentlich erschwert dadurch, dass

bei allen Bäumen (am wenigsten bei der gemeinen Kiefer) nicht nur in verschiedenen Schichten desselben Jahresringes, sondern auch in derselben Schichte die Länge der einzelnen gleichnamigen Elemente Schwankungen in sehr weiten Grenzen aufweist. Ausserdem sind die kurzen und langen Elemente nicht bloss gleichmässig vermischt, sondern nicht selten sind diese und jene nesterweise im Holze vertheilt. Diese Schwierigkeiten können nur mit grossem Aufwand von Zeit und Mühe überwunden werden. Man darf sich nicht darauf beschränken, die Elemente in einem einzigen radialen Splitter zu messen, sondern es müssen dieselben wenigstens in zwei, drei solchen und zwar in der vollen Breite der Splitter (der Dicke der Jahresringe entsprechend) gemessen werden. So wird man genöthigt, zum Gewinnen einer Mittelzahl manchmal ganz ungeheure Mengen der Elemente zu messen. Im Holze der Coniferen wurden so die Tracheiden, in demjenigen der Laubbäume die Holzfasern (als die dominirende Form der Elemente) und die Gefässglieder gemessen. Da in jedem Präparate womöglich alle aus einem Holztheil isolirte Elemente gemessen werden sollten, so dienten dazu die Objectträger, auf denen ein Netz mit etwa 4 qmm weiten Quadraten eingätzt wurde, damit das Messen im Raume der einzelnen Quadrate ihrer Reihe nach ausgeführt werden könnte. In Glycerin, in welchem die zu messenden Elemente sich befanden, sind oft ihre nach der Maceration sehr durchsichtig gewordenen Spitzen nur schlecht sichtbar, weshalb in Glycerin etwas violette Anilinfarbe gelöst wurde, welche die macerirten Elemente stark tingirt und ihre feinen Spitzen scharf hervortreten lässt. Die Messung wurde mit Hilfe des Ocularmikrometers bei verschiedenen Objectiven je nach der Länge der Elemente ausgeführt. In den nachfolgenden Tabellen ist die mittlere Länge der Elemente in den Theilstrichen des Ocularmikrometers angegeben.

Pinus silvestris. Ein etwa 4 m langer, 17jähriger Ast, welcher etwa so gekrümmt war, wie in der Fig. 18 angegeben ist.



Fig. 18.

Es wurde das Holz einiger Jahresringe an den Stellen *A*, *B* und *C* untersucht.

Tabelle 1.¹⁾

	Mittlere Länge der Tracheiden	Längendiffe- renz zw. Ober- u. Unterseite	Anzahl der gemessenen Tracheiden
<i>A.</i>			
1. Jahresring, Oberseite	32,8	+ 5,5 0/0	145
Unterseite	31,1		222
3. Jahresring, Oberseite { Frühlingsholz	43,8	+ 7,5 0/0	120
{ Herbstholz	36,6		40,2
Unterseite { Frühlingsholz	34,7	37,4	143
{ Herbstholz	40,0		110
6. Jahresring, Oberseite { Frühlingsholz	49,8	+ 22,3 0/0	138
{ Herbstholz	59,8		54,8
Unterseite { Frühlingsholz	47,2	44,8	45
{ Herbstholz	42,5		88
9. Jahresring, Oberseite	58,7	+ 16,7 0/0	125
Unterseite	50,3		89
12. Jahresring, Oberseite	58,7	+ 23,0 0/0	138
Unterseite	47,7		136
<i>B.</i>			
1. Jahresring, Oberseite	29,1	+ 3,2 0/0	364
Unterseite	28,2		356
2. Jahresring, Oberseite	38,5	+ 21,8 0/0	180
Unterseite	31,6		255
6. Jahresring, Oberseite	52,3	+ 30,7 0/0	141
Unterseite	40,4		28
12. Jahresring, Oberseite	64,3	+ 12,6 0/0	97
Unterseite	57,1		40
<i>C.</i>			
1. Jahresring, Oberseite	28,9		199
Unterseite	29,0	+ 0,3 0/0	320

Aus dieser Tabelle ist zu sehen, dass bei der gemeinen Kiefer in allen Jahresringen die Tracheiden an der oberen Seite eines Astes länger als an der unteren Seite sind und in den auf einander folgenden Jahresringen diese Differenz im Ganzen immer grösser wird. Das Anwachsen der Längendifferenz ist wahrscheinlich in Wirklichkeit gleichmässiger als in der angeführten Tabelle, da die unregelmässigen Sprünge hier hauptsächlich in den Fällen aufgetreten sind, wo die Anzahl der gemessenen Tracheiden unbedeutend war. Nur im Theile *C*, in dem hier allein untersuchten 1. Jahresringe, zeigten die Tracheiden der Ober- und

1) Bei den Tracheiden der Coniferen entspricht immer eine Theilung des Mikrometers $\frac{1}{75}$ mm.

Unterseite fast vollkommen gleiche Länge. — Das Verhältniss der Länge bei den Frühlingsholz- und Herbstholztracheiden kann in den einzelnen Jahresringen verschieden sein. So war im Theile A im 3. und 6. Jahresringe dieses Verhältniss gerade das umgekehrte. Es ist kaum zu zweifeln, dass solche Schwankungen im Längenverhältniss der Tracheiden des Frühlings- und Herbstholzes innerhalb der verschiedenen Jahresringe durch die meteorologischen Verhältnisse zu verschiedenen Zeiten der Vegetationsperiode bedingt werden.

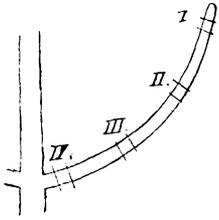


Fig. 19.

III und IV untersucht.

Pinus Strobus, A. Einjähriger, im Winter genommener Ast, dessen unterer Theil unter einem Winkel von etwa 75° zum Stamme gerichtet war und welcher der ganzen Länge nach in weitem Bogen so gekrümmt war, dass seine Spitze nur einen kleinen Winkel mit dem Verticale machte, wie das in der Fig. 19 angegeben ist. Das Holz war an den Stellen I, II,

Tabelle 2.

	Mittlere Länge der Tracheiden	Längendifferenz zw. Ober- u. Unterseite	Anzahl der gemessenen Tracheiden
I. Oberseite	54,3	+ 1,9 %	1146
Unterseite	53,3		1137
II. Oberseite	69,2	+ 2,8 %	876
Unterseite	67,3		987
III. Oberseite	68,8	+ 4,0 %	754
Unterseite	66,2		754
IV. Oberseite	65,2	+ 6,0 %	580
Unterseite	61,5		689
IV. Oberseite	62,9	+ 7,3 %	674
(daneben) Unterseite	58,6		916

Pinus Strobus, B. Zweijähriger Ast desselben Baumes, welcher ähnlich wie der vorhergehende gekrümmt war, mit dem Stamme aber einen etwas grösseren Winkel (etwa 80°) bildete. Zweijähriger Theil dieses Astes war ca. 45 cm lang, und hier wurde das Holz der beiden Jahresringe an zwei Stellen — etwa 5 cm vom oberen Ende (Theil I) und etwa 5 cm vom unteren Ende (Theil II) des zweijährigen Asttheiles — untersucht.

Tabelle 3.

	Mittlere Länge der Tracheiden	Längendiffe- renz zw. Ober- u. Unterseite	Anzahl der gemessenen Tracheiden	
Theil I.	1. Jahresring, Oberseite . .	60,4	0,0	593
	Unterseite . .	60,4		640
	2. Jahresring, Oberseite . .	76,0	+ 8,0 $\frac{0}{10}$	458
	Unterseite . .	70,4		512
Theil II.	1. Jahresring, Oberseite . .	86,4	+ 14,4 $\frac{0}{10}$	356
	Unterseite . .	75,5		669
	2. Jahresring, Oberseite . .	70,3	+ 10,2 $\frac{0}{10}$	562
	Unterseite . .	63,8		387

Es zeigt sich also, dass auch bei *Pinus Strobus* die Tracheiden an der oberen Seite der Aeste länger sind als an der unteren Seite. Die Längendifferenzen sind aber in verschiedenen Theilen eines Jahrestriebes verschieden, und zwar am grössten im unteren Theile des Triebes, um gegen seine Spitze allmählich abzunehmen — was mit besonderer Regelmässigkeit sich im Triebe *A* (Tabelle 2) ausgesprochen findet. Dasselbe Verhältniss wiederholt sich in beiden Jahresringen des 2jährigen Astes *B* (Tabelle 3), nur ist er in denselben quantitativ ungleich: während im 1. Jahresringe die an der Basis des Astes sehr bedeutende Längendifferenz (14,4 $\frac{0}{10}$) an seinem oberen Ende vollständig verschwindet, ist im 2. Jahresringe selbst im oberen Ende des Astes diese Differenz noch bedeutend (8,0 $\frac{0}{10}$), wenn auch merklich kleiner als im unteren Ende des Astes ¹⁾ (10,2 $\frac{0}{10}$).

Larix europaea, 10jähriger, etwa 2 $\frac{1}{2}$ m langer Ast. Im entblättern Zustande (im Winter) war der untere, ca. $\frac{3}{4}$ m lange Theil des Astes horizontal gerichtet, während der ganze übrige Theil so gekrümmt war, dass der Trieb des letzten Jahres ganz vertical stand. An verschiedenen Stellen des aufwärts gekrümmten Theiles war das Holz des letzten Jahres untersucht und zwar: I. im unteren Theile des Endtriebes, wo er noch beinahe vertical war;

1) Die Länge der Tracheiden kann bei *P. Strobus* in demselben Jahresringe von etwa 30–40 bis zu 120–150 Theilstrichen des Mikrometers schwanken. Es mussten darum für jeden einzelnen Fall die Elemente aus 4–5 verschiedenen Holzsplittern und zwar in ihrer ganzen Breite genommen werden. In einzelnen solchen Splintern konnte manchmal die mittlere Länge der Tracheiden z. B. von 46,4 bis 60,5 Theilungen schwanken, und nur bei sehr grosser Anzahl der gemessenen Elemente konnten ganz gesetzmässige Zahlen gewonnen werden.

II. im zweijährigen, um etwa 60° aufgerichteten Theile; III. im vierjährigen Theile, welcher um etwa 40° aufgerichtet war, und IV. in dem schon horizontalen, siebenjährigen Theile des Astes.

Tabelle 4.

	Mittlere Länge der Tracheïden	Längendiffe- renz zw. Ober- u. Unterseite	Anzahl der gemessenen Tracheïden
I. 1. Jahresring, Oberseite . . .	59,0	+ 3,0 $\%$	993
Unterseite . . .	57,3		963
II. 2. Jahresring, Oberseite . . .	88,3	+ 5,0 $\%$	726
Unterseite . . .	83,6		821
III. 4. Jahresring, Oberseite . . .	123,0		203
Unterseite . . .	124,2	+ 1,0 $\%$	361
IV. 7. Jahresring, Oberseite . . .	145,0	+ 14,8 $\%$	229
Unterseite . . .	126,5		250

Somit zeigte die Lärche mehr verwickelte Verhältnisse als die Kiefern. Zwar erwiesen sich auch hier meistens die Tracheïden länger an der Oberseite des Astes, doch hält sich in den beiden ersten Jahresringen die Längendifferenz ziemlich unbedeutend und im vierten Jahresringe kehrt selbst das Verhältnis ganz um. Erst im siebenten Jahresringe tritt eine bedeutende Längendifferenz zu Gunsten der Oberseite auf.

Picea excelsa. Es wurde das Holz einiger Jahresringe in den Aesten der beiden oben besprochenen Formen der Fichte untersucht, wobei in den entsprechenden Asttheilen jedesmal der letzte Jahresring untersucht wurde.

Form *A* mit sehr stark aufgerichteten Hauptästen; der untersuchte Theil des Astes war um etwa 80° aufgerichtet.

Tabelle 5.

	Mittlere Länge der Tracheïden	Längendiffe- renz zw. Ober- u. Unterseite	Anzahl der gemessenen Tracheïden
1. Jahresring, Oberseite	69,1	+ 5,0 $\%$	687
Unterseite	65,2		873
2. Jahresring, Oberseite	75,9		608
Unterseite	89,6	+ 18,0 $\%$	618
4. Jahresring, Oberseite	93,0		659
Unterseite	127,4	+ 37,0 $\%$	425

Form *B*. Der untersuchte Ast war in seinem oberen Theile nicht mehr als um etwa $35-40^{\circ}$ aufgerichtet.

Tabelle 6.

	Mittlere Länge der Tracheiden	Längendiffe- renz zw. Ober- u. Unterseite	Anzahl der gemessenen Tracheiden
1. Jahresring, Oberseite	63,9	+ 8,8%	780
Unterseite	58,7		742
2. Jahresring, Oberseite	78,6	+ 0,3%	1062
Unterseite	78,4		1083
4. Jahresring, Oberseite	114,7	+ 20,6%	479
Unterseite	102,1		583

Die Fichte *A* hat also ein von den anderen Coniferen ganz abweichendes Verhalten erwiesen. Im ersten Jahresring sind auch hier die Tracheiden der oberen Seite des Astes länger als diejenige der unteren; aber schon im zweiten Jahresringe wird das Längenverhältniss umgekehrt und im vierten Jahresringe sind die Tracheiden der Unterseite mehr als um ein Drittel länger als diejenige der Oberseite. Die Fichte *B* verhält sich im Ganzen wie die Kiefern, d. h. in allen dreien untersuchten Jahresringen zeigten eine grössere Länge



Fig. 20.

die Tracheiden an der Oberseite des Astes. Doch kann auch hier die bei der Form *A* so scharf aufgetretene Abweichung spurweise verfolgt werden. Man findet nämlich die im ersten Jahresringe schon so bedeutende Längendifferenz zu Gunsten der Oberseite, im zweiten Jahresringe beinahe auf Null sinken, was offenbar dem völligen Umkehren des Längenverhältnisses in den nächsten Jahresringen bei der Form *A* entspricht. Bei der letzteren habe ich ältere Theile des Astes leider nicht untersucht; es ist aber mit Wahrscheinlichkeit vorauszusagen, dass in den späteren Jahresringen das Längenverhältniss sich hier nochmals zu Gunsten der Oberseite ändert — was bei der Form *B* schon im vierten Jahresringe geschieht. Später werden wir die wahrscheinlichen Bedingungen aller dieser Verhältnisse näher zu betrachten haben.

In derselben Weise wurden auch die Holzelemente in den Aesten einiger Laubbäume, nämlich *Aesculus Hippocastanum*, *Tilia platyphyllos* und *Ulmus campestris* untersucht.

Aesculus Hippocastanum. Der untersuchte Ast von fast 2m Länge war sehr regelmässig in der in Fig. 20 angegebenen Weise gekrümmt. Die Elemente, Fasern und Gefässglieder wurden an den Stellen *A* etwa 18cm, *B* etwa 70cm und *C* etwa 105cm von der Basis des Astes gemessen. Der grossen Breite der Jahresringe wegen wurden im ersten Jahresringe nur die Elemente des Herbstholzes gemessen; in den anderen Jahresringen wurden nur die Elemente aus ihrem äusseren und inneren Theile gemessen und in der unten folgenden Tabelle sind die Mittelzahlen aus diesen beiden Messungen angeführt.

Tabelle 7.¹⁾

	Mittlere Länge der		Längendifferenz der		Anzahl der gemessenen	
	Fasern	Gefässglieder	Fasern	Gefässglieder	Fasern	Gefässglieder
<i>A.</i>						
1. Jahresring, Oberseite	28,7	33,2			270	154
Unterseite	31,8	34,4	+ 10,8 0/10	+ 3,6 0/10	198	147
3. Jahresring, Oberseite	36,8	41,7	+ 2,0 0/10	+ 8,6 0/10	407	271
Unterseite	36,1	38,4			296	165
6. Jahresring, Oberseite	41,9	42,5	+ 8,0 0/10	+ 2,7 0/10	418	339
Unterseite	38,9	41,4			558	278
10. Jahresring, Oberseite	46,0	38,8	+ 33,0 0/10	+ 5,2 0/10	464	336
Unterseite	34,7	36,9			501	343
<i>B.</i>						
1. Jahresring, Oberseite	27,8	32,7			297	262
Unterseite	29,7	35,1	+ 7,0 0/10	+ 7,4 0/10	342	155
4. Jahresring, Oberseite	34,8	39,3			658	445
Unterseite	35,6	42,4	+ 2,3 0/10	+ 8,0 0/10	667	459
9. Jahresring, Oberseite	36,6	40,5	+ 7,0 0/10	+ 6,6 0/10	342	166
Unterseite	34,2	38,0			343	184
<i>C.</i>						
1. Jahresring, Oberseite	27,5	34,0		+ 4,0 0/10	351	305
Unterseite	29,0	32,7	+ 5,5 0/10		350	228
3. Jahresring, Oberseite	36,2	38,5	+ 14,0 0/10	+ 0,8 0/10	285	208
Unterseite	31,8	38,2			368	277
7. Jahresring, Oberseite	34,6	39,1	+ 9,5 0/10	+ 5,7 0/10	320	215
Unterseite	31,6	37,0			367	306

Bei der Betrachtung dieser Tabelle ergibt sich vor Allem, dass das Verhältniss der Länge auf der Ober- und Unterseite sich für die

1) Für die Fasern entspricht eine Mikrometertheilung $\frac{1}{75}$ mm, für die Gefässglieder $\frac{1}{140}$ mm.

Fasern und Gefässglieder immer im gleichen Sinne ändert. Es zeigt sich dabei, dass bei *Aesculus Hippocastanum* an allen drei untersuchten Stellen im ersten Jahresringe die Holzelemente an der unteren Seite des Astes länger sind als an seiner oberen Seite. Nur im Theile *C* erwiesen sich die Gefässglieder länger an der oberen Seite, wenn auch hier die Mittelzahl aus diesen und den Fasern eine grössere Durchschnittslänge für die Elemente der Unterseite ergibt. Im Gegensatz hierzu haben die Holzelemente in den späteren Jahresringen, wie meistens bei den Coniferen, an der oberen Seite des Astes eine grössere Länge. Da in den Theilen *A* und *C* dieses letztere Verhältniss schon im 3. Jahresringe auftritt, so ist es als eine Abweichung anzusehen, dass bei *B* noch im 4. Jahresringe die Elemente der Unterseite eine grössere Länge aufwiesen.

In dem untersuchten Aste von *Aesculus rubicunda* erwiesen sich die Elemente an einer Stelle schon im 1., ebenso wie in allen späteren Jahresringen, an der oberen Seite länger als an der unteren. An einer anderen Stelle waren aber, wie bei der gemeinen Rosskastanie, die Holzelemente im 1. Jahresringe an der oberen Seite des Astes länger.

Tilia platyphyllos. Ein fast horizontaler Ast.

Tabelle 8.1)

	Mittlere Länge der		Längendifferenz der		Anzahl der gemessenen	
	Fasern	Gefässglieder	Fasern	Gefässglieder	Fasern	Gefässglieder
1. Jahresring, Oberseite	62,0	45,1			765	386
Unterseite	64,5	47,0	+ 4,0%	+ 4,2%	588	301
2. Jahresring, Oberseite	74,0	49,4	+ 6,3%	+ 5,3%	916	217
Unterseite	69,5	46,9			782	164

Hier sind also, ebenso wie bei der Rosskastanie, im ersten Jahresringe die Holzelemente länger an der oberen Seite des Astes, während schon im zweiten Jahresringe das umgekehrte Verhältniss eintritt.

Ulmus campestris. Achtjähriger Theil eines horizontalen Astes. Es wurden nur die Fasern gemessen.

1) Für die Fasern und Gefässglieder entspricht eine Mikrometertheilung $\frac{1}{140}$ mm.

Tabelle 9.1)

	Mittlere Länge der Fasern	Längendiffe- renz	Anzahl der gemessenen Fasern
1. Jahresring, Oberseite	26,0	-	558
Unterseite	27,2	+ 4,6%	575
3 letzte Jahresringe zusammen ²⁾ , Oberseite	42,9	+ 8,6%	367
Unterseite	39,5		362
8. Jahresring allein, Oberseite	49,4	+ 27,3%	495
Unterseite	38,8		479

Bei der Ulme wiederholt sich somit das auch bei allen anderen untersuchten Laubbäumen beobachtete Verhalten, dass nämlich im ersten Jahresringe die Holzelemente an der unteren Seite des Astes länger als an dessen oberer Seite sind. In den späteren Jahresringen sind im Gegentheil die Elemente der oberen Seite des Holzcylinders länger und zwar im Ganzen desto mehr je näher an die Peripherie des Holzcylinders.

Ungeachtet der grossen Schwierigkeiten, welche die ausserordentlich schwankende Länge der gleichartigen Holzelemente für die Untersuchung bietet, ergeben doch die über eine genügende Anzahl solcher Elemente ausgeführten Messungen ganz bestimmte Resultate. Die Gesetzmässigkeit der gefundenen Längenverhältnisse, welche in allen von mir untersuchten Fällen sich in bestimmter Weise wiederholen, beweisen unzweifelhaft, dass die von mir erhaltenen Mittelzahlen für die Länge der Holzelemente einer reellen physiologischen Erscheinung zum Ausdruck dienen. So zeigen also bei den Kiefern vom ersten Jahresringe an die Holzelemente an der oberen Seite der Aeste eine grössere Länge als an der unteren. Im Ganzen dasselbe Verhältniss besteht auch bei der Lerche und bei der Fichte *B*, doch ist bei diesen Bäumen deutlich zu verfolgen, dass die Ursache, welche ein stärkeres Wachsthum der Elemente der Oberseite bedingt, in den ersten Jahresringen weniger wirksam ist und scheinbar mit einem entgegenwirkenden Factor zu kämpfen hat, da die Längendifferenzen zu Gunsten der Oberseite in diesen Jahresringen noch ziemlich unbedeutend und schwankend sind, ja selbst in umgekehrtes Verhältniss umschlagen können; erst in späteren Jahresringen tritt die Längendifferenz im besagten Sinne scharf hervor. Bei der Fichte *A*, entsprechend dem bei den letztgenannten Arten beobachteten schwankenden Verhält-

1) Eine Mikrometertheilung entspricht $\frac{1}{75}$ mm.

2) Die Jahresringe waren sehr schmal und schwer zu isoliren.

nisse, ist mit Ausnahme des ersten Jahresringes eine sehr scharf ausgesprochene Längendifferenz der Holzelemente zu Gunsten der Unterseite zu constatiren. Was die Laubbäume (Roskastanie, Linde, Ulme) betrifft, so sind hier, wenigstens im ersten Jahresringe, immer die Elemente der unteren Seite des Holzcyinders länger; weiter kehrt aber auch hier dieses Verhältniss um und in allen späteren Jahresringen haben die Holzelemente der oberen Seite eine grössere Länge.

Das überwiegende Längenwachsthum der secundären Holzelemente an der oberen Seite der Aeste kann sowohl durch eine innere als auch durch eine äussere Ursache bedingt werden. Es wäre nämlich möglich, an eine physiologische Bilateralität zu denken, der zufolge die Holzelemente der morphologisch oberen Seite der Aeste selbständiges Streben besitzen stärker in die Länge zu wachsen, wenn auch schon einer solchen Voraussetzung die bei den Laubbäumen beobachtete Erscheinung widerspricht, wo im ersten Jahresringe das betr. Längenverhältniss dem in den späteren Jahresringen bestehenden gerade umgekehrt ist. Das stärkere Wachsthum der Holzelemente an der oberen Seite eines horizontalen oder nur geneigten Astes kann aber auch durch die mechanische Ursache hervorgerufen werden. Nach den schon früher erwähnten Versuchen von M. Scholtz und R. Hegler soll eine genügend starke mechanische Dehnung das Wachsthum eines Stengels beschleunigen. Die obere Seite der geneigten Aeste bleibt durch die Einwirkung der eigenen Schwere einer stetigen Dehnung unterworfen und den genannten Autoren zufolge ist selbst eine schwache aber langandauernde Dehnung im Stande, das Wachsthum zu beschleunigen. Wird nun das stärkere Wachsthum der Holzelemente an der oberen Seite der Aeste wirklich durch mechanische Dehnung bedingt, so müssen in einem umgekehrt gewendeten Aeste die Elemente an der entgegengesetzten, d. h. morphologisch unteren Seite sich stärker verlängern. Eine Voraussetzung, dass etwa bei jeder neuen Lage des Astes seine Bilateralität sich entsprechend änderte, ist wenig wahrscheinlich, da bis jetzt kein Fall bekannt ist, wo die einmal inducirte Bilateralität sich im entwickelnden Organe je änderte. Ich glaubte darum die Frage durch die Versuche zu entscheiden, bei denen entweder die Aeste in eine umgekehrte Lage zum Horizonte gebracht oder ihre Enden unterstützt wurden, um den Einfluss der eigenen Schwere zu eliminiren, und darauf wurden die bei diesen neuen Bedingungen gebildeten Holzelemente untersucht. In der ersten Art wurden die Versuche mit Kiefern, in der zweiten Art mit Laubbäumen gemacht. Nachdem

die Triebe eben aufgehört hatten, in die Länge zu wachsen, wurden die Stämmchen von *Pinus Strobus* und *P. Pumilio* in horizontaler Lage angebunden, wobei die jetzt auf der oberen Seite des horizontalen Stammes befindlichen Seitentriebe mit ihrer morphologisch oberen Seite nach unten gekehrt wurden. Der Stamm von *P. Strobus* ist in dieser Lage während zweier Vegetationsperioden geblieben, worauf in einem auf seiner oberen Seite sitzenden, jetzt zweijährigen Aste die Tracheiden der beiden Jahresringe in dem von der Basis etwa 5 cm entfernten Theile gemessen wurden.

Tabelle 10.

	Mittlere Länge der Tracheiden	Längendiffe- renz zw. Ober- u. Unterseite	Anzahl der gemessenen Tracheiden
1. Jahresring. Physikalisch obere (morpholog. untere) Seite	53,6		738
Physikalisch untere (morpholog. obere) Seite .	57,3	+ 6,9 %	429
1. Jahresring daneben. Physikalisch obere (morpholog. untere) Seite	60,2	+ 14,7 %	932
Physikalisch untere (morpholog. obere) Seite .	52,5		664
Im Mittel von beiden vorhergehenden Bestimmungen. Physikalisch obere (morpholog. untere) Seite	56,9	+ 3,5 %	
Physikalisch untere (morpholog. obere) Seite .	54,9		
2. Jahresring. Physikalisch obere (morpholog. untere) Seite	59,1		1056
Physikalisch untere (morpholog. obere) Seite .	62,2	+ 5,9 %	1147

In dieser Tabelle wiederholt sich der Fall, der mir einmal auch im normalen Aste von *Pin. Strobus* vorkam, dass nämlich an zwei benachbarten Stellen des Astes die Tracheiden desselben Jahresringes ein umgekehrtes Längenverhältniss zeigen. Wie aber bei dem normalen Aste im Mittel von zwei solchen Stellen eine ganz gesetzmässige Zahl erhalten wurde (Tabelle 3, Theil II, 2. Jahresring), so dürfte auch im gegebenen Falle die von beiden Bestimmungen erhaltene Mittelzahl als zuverlässig angesehen werden. Diese Mittelzahl ergibt aber eine grössere Länge (3,5 %) für die Tracheiden der physikalisch oberen, wenn auch morphologisch unteren Seite. Im 2. Jahresringe zeigten die Tracheiden der physikalisch unteren Seite wieder

eine grössere Länge. Leider wurde hier nur eine Bestimmung gemacht; nach den vorhergehenden Fällen liegt aber einige Wahrscheinlichkeit vor, dass auch hier im benachbarten Aststücke ein umgekehrtes Längenverhältniss erscheinen würde. Ich mache darauf aufmerksam, dass, während mir im normalen Aste solches Schwanken in der Länge der Elemente nur einmal vorkam, es sich im umgekehrten Aste in den beiden Jahresringen wiederholt. Das kann eben so aufgefasst werden, dass in diesem letzteren Falle die zum Theil vererbte Neigung zum stärkeren Wachstum an der morphologisch oberen Seite mit der ihr entgegengesetzten Wirkung der neuen mechanischen Bedingungen zusammentrifft. Es ist somit Grund zu glauben, dass das stärkere Wachstum der Tracheiden an der oberen Seite der Aeste von *Pin. Strob.* nicht etwa durch die morphologischen, sondern vielmehr durch die mechanischen Bedingungen bestimmt wird.

Die in horizontaler Lage angebundenen Exemplare von *Pinus Pumilio* zeigten ein etwas verschiedenes Verhalten. Bei dem einen änderten die auf der oberen und der unteren Seite des Stammes befindlichen Seitentriebe zum Schlusse der Vegetationsperiode nur wenig die ursprüngliche, zu dem Stamme symmetrische Lage, während bei zwei anderen die an der unteren Seite inserirten Triebe so schnell sich zu senken begannen, dass sie schon in der Mitte des Sommers fast vertical abwärts gerichtet waren. Anfangs October war ein solcher abwärts gerichteter und ein ihm auf der oberen Seite entgegenstehender, annähernd horizontaler Trieb abgeschnitten und in beiden die Tracheiden an einer um etwa 1 cm von der Basis entfernten Stelle gemessen worden.

Tabelle 11.

	Mittlere Länge der Tracheiden	Längendiffe- renz zw. Ober- u. Unterseite	Anzahl der gemessener Tracheiden
Der obere Trieb. Physikalisch obere (morpholog. untere) Seite	84,5	+ 14,0%	966
Physikalisch untere (morpholog. obere) Seite	74,1		1221
Der untere Trieb. Physikalisch (und auch morpholog.) obere Seite	84,5	+ 0,6%	1293
Physikalisch (und auch morpholog.) untere Seite	84,0		584

Somit bei dem auf der oberen Seite des horizontalen Stammes stehenden Triebe, bei welchem die morphologisch untere zur physikalisch oberen Seite gemacht wurde, zeigten sich im Gegensatz zu

den normalen Aesten der Kiefern die Tracheiden eben an dieser Seite länger und zwar um 14%. Bei dem auf der unteren Seite des Stammes befindlichen Triebe waren ebenfalls länger die Tracheiden an der physikalisch (hier auch morphologisch) oberen Seite, doch bloss um 0,6%. Eine so unbedeutende Längendifferenz kann hier vielleicht durch den Umstand erklärt werden, dass beim sehr schnell vor sich gegangenen Sinken dieses Triebes der grosse Theil seiner Secundärelemente bei einer Lage des Triebes gebildet wurde, wo seine eigene Schwere nicht mehr eine merkliche Dehnung der Oberseite bedingen konnte.

Da in den normalen Aesten der Kiefern eine grössere Länge immer die Tracheiden der morphologisch oberen Seite besitzen, während die bei umgekehrter Lage der Aeste gebildeten Holzelemente in den meisten Fällen auch umgekehrtes Längenverhältniss aufweisen, so hat man Grund zu schliessen, dass das stärkere Längenwachsthum der Tracheiden in der oberen Hälfte des Holzcyinders durch die eigene Schwere der Aeste bedingt wird. Dafür spricht auch der Umstand, dass in einem Aste, welcher die etwa in der Fig. 19 abgebildete Form besitzt, die Längendifferenz der Tracheiden gegen das freie Ende des Astes sich allmählich vermindert, wie aus der Tab. 2 (auch aus der Tab. 3 für den ersten Jahresring) zu sehen ist. In der That muss ja in einem wie in der Fig. 19 gekrümmten Aste, dessen einzelne Theile unter sehr verschiedenen Winkeln zur Lothlinie geneigt sind, die eigene Schwere nach der Maassgabe dieser Winkeln einwirken. Im zweiten Jahresringe aber, bei dessen Bildung die Spitze des Astes mit einem neuen Triebe belastet war, tritt schon im apicalen Ende des zweijährigen Theiles eine sehr bedeutende Längendifferenz zu Gunsten der Oberseite auf (Tab. 3).

Mit *Aesculus Hippocastanum*, *Tilia platyphyllos* und *Ulmus campestris* wurden die Versuche in anderer Weise angeordnet. Vor Anfang der Vegetationsperiode wurden nämlich mehrjährige Aeste der genannten Bäume ungefähr in der Mitte ihrer Länge mit Schnur oder Draht umschlungen und an die höher stehenden Aeste gleichsam aufgehängt, wobei sie gegen ihre frühere Lage etwas gehoben wurden. Der obere Theil der Aeste schwebte also frei und wurde der Einwirkung der eigenen Schwere wie früher unterworfen, während ihr unterer Theil an beiden Enden unterstützt wurde. Nach der Beendigung der Vegetationsperiode wurden in solchen Aesten die Holzelemente des letztgebildeten Jahresringes zu beiden Seiten der unterstützten Stelle gemessen.

Aesculus Hippocastanum. Es wurde das Holz beiderseits in Abstand von etwa 5 mm von der umschlungenen Stelle untersucht. Die untersuchten Regionen waren um etwa 15 mm von einander entfernt. Im Laufe der letzten Vegetationsperiode wurde hier der sechste Jahresring gebildet.

Tabelle 12.¹⁾

	Mittlere Länge der		Längendifferenz bei den		Anzahl der gemessenen	
	Fasern	Gefäßglieder	Fasern	Gefäßgliedern	Fasern	Gefäßglieder
Oberhalb d. unterstützten Stelle, Oberseite	59,0	46,0	+ 5,3%	+ 3,4%	1266	259
Unterseite	56,0	44,5			930	152
Unterhalb d. unterstützten Stelle, Oberseite	60,9	46,3	+ 7,6%	+ 6,9%	877	258
Unterseite	56,6	43,3			1220	291

Tilia platyphyllos. Es wurden die Holzelemente in Abstand von etwa 10 mm zu beiden Seiten der unterstützten Stelle gemessen. Oberhalb dieser Stelle wurde der sechste, unterhalb derselben der siebente Jahresring gebildet.

Tabelle 13.²⁾

	Mittlere Länge der		Längendifferenz bei den		Anzahl der gemessenen	
	Fasern	Gefäßglieder	Fasern	Gefäßgliedern	Fasern	Gefäßglieder
Oberhalb d. unterstützten Stelle, Oberseite	78,3		+ 16,8%		1286	
Unterseite	67,1				1133	
Unterhalb d. unterstützten Stelle, Oberseite	77,4	49,5	+ 14,2%	+ 7,8%	1141	393
Unterseite	67,8	45,9			820	279

Ulmus campestris. Aus dem freien Theile des Astes wurde das Holz im Abstand von etwa 1 cm oberhalb der unterstützten Stelle untersucht, wo zuletzt der siebente Jahresring gebildet wurde. Unterhalb der unterstützten Stelle wurde das Holz im Abstand von etwa 30 cm von derselben zur Untersuchung genommen; hier schien der letztgebildete Jahresring der zehnte zu sein. In den äusseren, sehr

1) Eine Mikrometertheilung entspricht für beide Formen der Elemente $\frac{1}{140}$ mm.

2) Eine Mikrometertheilung entspricht $\frac{1}{140}$ mm.

schmalen Jahresringen bestand das Holz hauptsächlich aus den Gefässen und Tracheiden, die auch allein gemessen wurden.

Tabelle 14.1)

	Mittlere Länge der Elemente	Längendiffe- renz der Elemente	Anzahl der gemessenen Elemente
Oberhalb der unterstützten Stelle,			
Oberseite	34,3	+ 4,6%	607
Unterseite	32,8		393
Unterhalb der unterstützten Stelle,			
Oberseite	33,6		492
Unterseite	34,8	+ 3,6%	570

Aus den angeführten Tabellen ist zu sehen, dass in Betreff der Linde und der Rosskastanie die Resultate ungünstig ausfielen. Bei diesen Bäumen sowohl oberhalb als unterhalb der unterstützten Stelle ergab sich eine grössere Länge bei den Elementen der oberen Seite der Aeste. Solcher Befund entspricht aber wahrscheinlich nicht dem wirklichen Stand der Sache. Der leider zu spät bemerkte Fehler bestand darin, dass unterhalb der unterstützten Stelle das Holz beinahe dicht an dieser Stelle, also in einer Region untersucht wurde, wo durch die Last des frei schwebenden (jedesmal etwa 1 m langen) Theiles der lose untergebundene Ast nach abwärts übergebogen werden musste. In der That wurde bei der Ulme, in einer etwa 30 cm unterhalb der unterstützten Stelle gelegenen Region ganz anderes Resultat erhalten. Zwar konnten hier die Gefässelemente allein gemessen werden, doch zeigten in den normalen Aesten die Gefässglieder in allen Fällen dasselbe Verhalten wie die Faserelemente, d. h. mit Ausnahme der ersten Jahresringe, sie waren immer länger an der oberen Seite des Astes. Ja in dem nämlichen Aeste der Ulme, oberhalb der unterstützten Stelle zeigten die Gefässglieder, wie immer, eine grössere Länge an der oberen Seite des Astes. Darum darf der Thatsache, dass unterhalb dieser Stelle die Gefäss-elemente ein dem normalen ganz umgekehrtes Verhalten erwiesen haben, eine Beweiskraft zugesprochen werden. Wie ich schon oben bemerkt habe, wurden die Aeste beim Aufhängen etwas heraufgehoben, wobei ihr unterer Theil möglicher Weise schwach aufwärts gebogen und somit an der unteren Seite gedehnt wurde. Dieser Umstand mag zum Theil die im betreffenden Falle beobachtete Ueber-

1) Eine Mikrometertheilung entspricht hier $\frac{1}{215}$ mm.

verlängerung der Holzelemente an der Unterseite des Astes bedingt haben, doch die Hauptrolle ist darin wahrscheinlich dem weiter unten zu besprechenden Agente zuzuschreiben.

Aus allen beschriebenen, mit Nadel- und Laubbäumen ausgeführten Versuchen darf somit der Schluss gezogen werden, dass das stärkere Längenwachsthum der Holzelemente an der oberen Seite der geneigten Aeste durch die Einwirkung der mechanischen Dehnung bedingt wird. Da verschiedene, durch äussere Factoren hervorgerufene Erscheinungen, wenn sie sich regelmässig wiederholen, die Neigung erlangen, eine Zeit lang auch selbständig aufzutreten, so kann die Ueerverlängerung der Holzelemente an der morphologischen Oberseite, die an den umgekehrten Aesten manchmal (*Pinus Strobus*) auch unabhängig von der mechanischen Dehnung eintritt, einer solchen Neigung zugeschrieben werden.

Bei den Kiefern, wo beim Beginn des secundären Verdickungsprocesses die Triebe schon dick und schwer sind, inducirt ihre eigene Schwere schon im ersten Jahre das stärkere Wachsthum der Holzelemente an der Oberseite der Aeste. Bei den Laubbäumen haben im Gegentheil die Elemente der unteren Seite des Holzcyinders im ersten Jahresringe eine grössere Länge. Bei einigen Baumarten sind, wie wir gesehen haben, die schon ausgewachsenen Triebe im Stande, durch das nachträgliche Wachsthum des Rindenparenchyms sich geotropisch aufwärts zu krümmen. In solchen Fällen könnte man geneigt sein, die Ueerverlängerung der Holzelemente an der unteren Seite der Aeste der bei dem geotropischen Aufwärtskrümmen erfolgenden Dehnung dieser Seite zuzuschreiben. Bei der Mehrzahl der Bäume findet aber ein solches Aufwärtskrümmen der schon verholzten Triebe nicht mehr statt, und hier kann das stärkere Wachsthum der secundären Holzelemente an der Unterseite der Aeste durch nichts Anderes als durch den negativen Geotropismus dieser Elemente erklärt werden, welche somit bei ihrer Entwicklung gleich den primären Parenchymzellen der Einwirkung der Schwerkraft unterworfen sind. Es ist kein Grund zu glauben, dass die in den späteren Jahren sich bildenden Holzelemente in dieser Beziehung andere Eigenschaften besässen, und doch zeigen die Holzelemente in den späteren Jahresringen andere Längenverhältnisse. Wir haben aber noch einen anderen Factor, nämlich die mechanische Dehnung, kennen gelernt, welche in den geneigten Aesten in der dem Geotropismus entgegengesetzten Richtung wirkt und ihrerseits im Stande ist, das Längenwachsthum der secundären Holzelemente zu beeinflussen. Dieses

Wachstum muss darum in den einzelnen Fällen durch den überwiegenden Einfluss eines von diesen beiden sich entgegenwirkenden Factoren geregelt werden, und eine solche Auffassung macht alle zu beobachtenden Fälle ohne Schwierigkeit verständlich. Bei den Laubbäumen, wenigstens im ersten Jahresringe, überwiegt immer der Geotropismus, welcher wahrscheinlich auch im 2., leider nicht direct untersuchten Jahresringe als bestimmender Factor wirkt, da in der Tab. 7 *B* sich noch im 4. Jahresringe der Einfluss des Geotropismus als vorherrschend zeigt, wenn auch im Theile *A* (Tab. 7) schon im 3. Jahresringe die Wirkung der mechanischen Dehnung schwach zu überwiegen anfängt. — In dünnen und biegsamen Aesten der Lärche halten sich in den ersten Jahresringen die beiden Factoren annähernd das Gleichgewicht; wie aus der Tab. 4 zu sehen ist, sind hier die 1—2jährigen Theile der Aeste vorwiegend dem Einfluss der eigenen Schwere unterworfen, während im 4jährigen Theile, welcher schon steifer geworden ist, ohne noch eine bedeutende Last zu tragen, der Geotropismus wieder die Oberhand gewinnt. — Noch interessanter sind in dieser Beziehung die beiden untersuchten Formen der Fichte, weil hier die Längenverhältnisse der Holzelemente sichtlich in Beziehung zu dem Habitus der Bäume stehen. Im ersten Jahre, wenn die Triebe noch dünn sind, übt die Dehnung der Oberseite auf die sich entwickelnden Holzelemente den überwiegenden Einfluss aus. Im zweiten Jahre tritt aber schon die Wirkung des Geotropismus, doch bei den beiden Formen in sehr ungleichem Grade, hervor: Bei der Form mit wenig aufgerichteten Aesten reicht der Geotropismus im 2. Jahresringe nur so weit, um dem Einflusse der mechanischen Dehnung fast genau das Gleichgewicht zu halten (Tab. 6), während hier in den späteren Jahresringen diese letztere wieder stark die Oberhand gewinnt. Bei der Form mit beinahe vertical aufgerichteten Aesten tritt der negative Geotropismus der Holzelemente im 2. und noch mehr im 4. Jahresringe so scharf hervor (Tab. 5), dass es möglich erscheinen mag, eben diesem Umstande die dieser Form der Fichte eigene, fast verticale Richtung der Aeste zuzuschreiben. Wir haben früher gesehen, dass selbst 2—3jährige, aus ihrer normalen Lage heraus gebrachten Aeste der Fichte fähig sind, sich geotropisch aufwärts zu krümmen, was durch das Wachstum des Rindenparenchyms bewirkt wird. Doch ist die geotropische Empfindlichkeit des Parenchyms in solchen Aesten so schwach, dass sie nicht im Stande zu sein scheinen, aus einer horizontalen Lage um mehr als 40° sich aufzurichten. Darum kann auch das stärkere Längenwachsthum der

Holzelemente an der Unterseite der Aeste nicht etwa dem mechanischen Aufwärtsbiegen der Aeste in Folge des Geotropismus ihres Rindparenchyms zugeschrieben werden. Wäre dies letztere der Fall, so müsste sich das in den diesjährigen Trieben besonders kenntlich machen, was aber nicht eintritt. Somit sind die secundären Holzelemente bei der Form *A* der Fichte unzweifelhaft selbständig negativ geotropisch, und zwar geotropisch sehr empfindlich, weil in den so stark aufgerichteten Aesten dieser Form der Fichte ihr Geotropismus sich noch so scharf ausspricht. Da der morphologische Aufbau der Aeste und somit ihre Schwere bei den beiden Formen der Fichte sich nicht merklich unterscheiden, so ist offenbar bei der Form *B* entweder die geotropische Empfindlichkeit der sich entwickelnden Holzelemente viel schwächer oder der Einfluss der mechanischen Dehnung viel stärker als bei der Form *A*, und darin mag zum grossen Theile die Ursache des so verschiedenen Habitus bei diesen Formen liegen.

Was den Einfluss betrifft, welchen die Ueerverlängerung der Holzelemente an der Oberseite der Aeste auf die Form und die Lage dieser letzteren ausübt, so kann ohne Weiteres nur so viel gesagt werden, dass dieselbe das passive Herabbiegen der Aeste befördert. Bei *Pinus Strobus*, wo das Sinken der jungen Triebe ziemlich rasch und im Laufe der ganzen Vegetationsperiode vor sich geht, zeigen die Tracheiden im unteren Theile solcher Triebe immer schon eine sehr bedeutende Längendifferenz zu Gunsten der Oberseite. Wenn es auch sehr schwer ist, sich eine genaue Vorstellung über die Form der rein mechanischen Krümmung zu bilden, welche die Aeste verschiedener Bäume unter dem alleinigen Einfluss ihrer eigenen Schwere erhalten würden, so müsste doch diese Form von der wirklich beobachteten eine erheblich verschiedene sein, und zwar würden voraussichtlich die oberen Theile der Aeste eine mehr schroffe und plötzlich beginnende Aufwärtskrümmung besitzen. Das stärkere Längenwachstum der Holzelemente an der oberen Seite der Aeste scheint nicht allein ihr Abwärtsbiegen zu befördern, sondern macht hauptsächlich dieses Abwärtsbiegen in allen Theilen der Aeste mehr gleichmässig. Diesem Umstande muss es wahrscheinlich zum grossen Theile zugeschrieben werden, dass die oberen Theile der mehrjährigen Aeste eine so allmähliche Aufwärtskrümmung besitzen, welche bis zu ihrer Spitze sich gleichmässig erstreckt.

Kiew, October 1900.