

# Ueber den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen.

Von

**Bengt Lidforss.**

Mit Tafel IV—VI und 1 Textfigur.

## I. Einleitung.

Der Geotropismus der höheren Pflanzen wird bekanntlich in vielen Fällen von äusseren Factoren erheblich beeinflusst. Vor allem das Licht kann, wie zuerst von Stahl<sup>1)</sup> dargelegt wurde, in dieser Beziehung von ausschlaggebender Bedeutung sein, indem z. B. manche unterirdische Rhizome, die bei Lichtabschluss normaler Weise in horizontaler Richtung fortwachsen, bei Beleuchtung positiv geotropisch werden und demgemäss senkrecht oder schief abwärts wachsen. Ebenso constatirte Stahl, dass bei den Seitenwurzeln eine erhebliche Verringerung der Grenzwinkel durch Beleuchtung erzielt wurde. Analoge Beobachtungen sind dann später auch bei oberirdischen Organen gemacht worden, und zwar von Czapek<sup>2)</sup> und Oltmanns<sup>3)</sup>, welche gleichzeitig und unabhängig von einander feststellen konnten, dass die horizontal hinkriechenden Stengel von *Lysimachia Nummularia*, die Ausläufer von *Rubus caesius*, *Fragaria* u. s. w. im Lichte diageotropisch sind, bei Lichtentziehung aber negativ geotropisch werden.

Wie das Licht, so übt auch die Wärme einen gewissen Einfluss auf die geotropische Reizstimmung. Schon Sachs<sup>4)</sup> hatte

1) E. Stahl, Ueber den Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. II (1884), p. 383.

2) F. Czapek. Ueber die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotropen Pflanzentheile. Sitzungsber. d. Wien. Akad., CIV. Bd., Abth. I, p. 1197.

3) F. Oltmanns, Ueber positiven und negativen Heliotropismus, Flora N. R. 83 (1897), p. 1.

4) J. Sachs, Arb. d. botan. Inst. zu Würzburg, Bd. 1, Heft IV (1874), p. 624.

gelegentlich seiner Wurzelstudien die Beobachtung gemacht, dass „Nebenwurzeln, welche bei einer relativ niedrigen Temperatur unter einem bestimmten Grenzwinkel schief abwärts gewachsen sind, durch erhebliche Steigerung der Temperatur dazu veranlasst werden könnten, von Neuem steiler abwärts zu biegen und dann unter kleinerem Grenzwinkel weiter zu wachsen“. Diese Angaben von Sachs sind dann von Stahl<sup>1)</sup> und später auch von Czapek<sup>2)</sup> bestätigt worden. Czapek hebt bei dieser Gelegenheit (1895) ausdrücklich hervor, dass er „an anderen plagiotropen Organen als an den Seitenwurzeln eine Aenderung der geotropischen Reizstimmung mit der Temperatur bisher nicht feststellen konnte“.

Im folgenden werde ich den Nachweis liefern, dass eine derartige durch Temperaturwechsel herbeigeführte Aenderung der geotropischen Reizstimmung bei skandinavischen und norddeutschen Frühjahrspflanzen eine keineswegs seltene Erscheinung ist, indem die Sprosse mancher solcher Pflanzen bei niedriger Temperatur diageotropisch, bei höherer Temperatur aber negativ geotropisch sind. Bevor ich zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen und Versuche<sup>3)</sup> übergehe, wird es angemessen sein, eine vor kurzem erschienene Mittheilung Vöchting's<sup>4)</sup> etwas näher zu berücksichtigen.

Schon vor Jahren hat bekanntlich Vöchting<sup>5)</sup> nachgewiesen, dass die Blütenstiele der *Anemone stellata* durch Temperaturveränderungen innerhalb gewisser Grenzen zu eigenthümlichen Bewegungen veranlasst werden, und zwar so, dass höhere Temperatur die Streckung gekrümmter Stiele und deren Wachsthum in aufrechter Stellung herbeiführt, niedrige Wärmegrade dagegen die Krümmung der geraden Stiele verursachen. In dem oben erwähnten Aufsätze zeigt nun Vöchting, dass derartige Bewegungen auch an vegetativen Sprossen vorkommen: die Laubsprosse gewisser krautiger Gewächse wachsen bei hoher Temperatur aufwärts, bei niedriger in horizontaler Richtung, und sind also in gewissem Sinne,

1) l. c., p. 396.

2) l. c., p. 1252.

3) Eine vorläufige, in schwedischer Sprache abgefasste Mittheilung über die im Jahre 1900 gewonnenen Resultate gab ich im „Botaniska Notiser“ 1901, Heft 1, p. 1. Ref. Botan. Centralbl. Bd. LXXXVIII, p. 169—172.

4) H. Vöchting, Ueber den Einfluss niedriger Temperatur auf die Sprossrichtung, Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., Jahrg. 16 (1898), p. 37.

5) H. Vöchting, Ueber den Einfluss der Wärme auf die Blütenbewegungen der *Anemone stellata*. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXI (1889), p. 285.

je nach der Temperatur, der sie ausgesetzt werden, bald ortho-, bald plagiotrop. Die betreffenden Erscheinungen hat Vöchting bis jetzt nur bei einer Pflanze, *Mimulus Tillingii* Rgl., eingehender studirt; doch vermuthet er, dass die Abwärtskrümmungen, die man beim Uebergang vom Herbst in den Winter an den Sprossen der *Sinapis arvensis*, des *Senecio vulgaris*, der *Euphorbia exigua* u. a. beobachtet, wahrscheinlich durch niedere Temperatur veranlasst werden. Auch darf man, nach Vöchting's Dafürhalten, mit gutem Grunde annehmen, dass das Kriechen mancher Alpenpflanzen theilweise oder gänzlich auf dem Einflusse niedriger Temperatur beruht. Schliesslich rechnet Vöchting, wenn auch mit einigen Bedenken, zu dieser Kategorie auch die Bewegungen, wodurch die Blätter mancher krautiger Pflanzen nach Nächten mit nicht zu starken Frösten sich dem Boden anschmiegen, und deren Zustandekommen von Wille<sup>1)</sup> näher untersucht wurde.

Das jetzt besprochene Verhalten wachsender Pflanzentheile gegen den Einfluss niedriger Temperatur beruht nach Vöchting auf einer besonderen Eigenschaft, für die er, um sie bestimmt von anderen ähnlichen, vor allem dem Thermotropismus zu unterscheiden, die Bezeichnung Psychroclinie vorschlägt.

So interessant und zutreffend die jetzt referirten Angaben Vöchting's auch sind, so gestatten sie doch kein Urtheil über die physiologische Natur der psychroclinischen Bewegungen, vor allem lassen sie es unentschieden, ob und in welchem Grade der Geotropismus an diesen Bewegungen mit betheiligt ist. In der That hat es sich durch die von mir angestellten Klinostatenversuche herausgestellt, dass die psychroclinischen Bewegungen der Stengel und der Blütenstiele physiologisch ungleichwerthig sind, und dass demgemäss die Bezeichnung Psychroclinie wohl als biologische Sammelrubrik, schwerlich aber als physiologischer Terminus verwendet werden kann.

Nach diesen orientirenden Bemerkungen sollen nun meine eigenen, in den Frühjahren 1900, 1901 und 1902 gemachten Befunde referirt werden.

---

1) N. Wille, Om de mekaniske Aarsager till at visse Planter Bladstille krumme sig ved Temperaturer, der naerme sig Fryspunktet. Öfvers. af Kongl. Vetenskapsak. Förhandl. 1884, 2, 72.

## II. Specielle Beobachtungen.

### *Holosteum umbellatum.*

Diese niedliche Pflanze, die auf sandigen Aeckern, Hügeln u. dergl. in Deutschland und Südschweden ziemlich verbreitet ist, gehört wie die einjährigen *Cerastium*-Arten zu den Ascherson'schen *plantae annuae hiemantes*, d. h. einjährigen Pflanzen, die im Herbst keimen und, nachdem sie als mehr oder weniger entwickelte Keimpflanzen überwintert haben, im nächsten Frühling aufblühen und absterben. *Holosteum* keimt schon Ende September; die Keimlinge sind sehr klein, wachsen aber oft so dicht zusammen, dass sie einen sanft grünschimmernden Ueberzug auf dem Sande bilden. Bald nach der Keimung bricht aus der Achsel des einen Keimblattes ein Seitenzweig hervor, der schnell heranwächst, so dass die ursprüngliche Hauptachse zur Seite gedrängt wird, und eine falsche Dichotomie zu Stande kommt. Jeder dieser zwei Aeste erzeugt dann in der Achsel eines der ersten Laubblätter einen neuen Zweig, der seinerseits die Hauptachse seitlich verdrängt. Dieser Vorgang kann mehrmals wiederholt werden, und in dieser Weise entsteht ein rosettenförmiges Gebilde, das aus 4 oder mehreren, fast gleich grossen Zweigen mit kurzen Internodien und 2—4 Blattpaaren besteht. In diesem Zustande überwintert die Pflanze. Sobald mildere Witterung eintritt, unter Umständen schon im Februar oder März, fangen die im Herbst gebildeten Sprosse an zu wachsen, die vorher kurzen Internodien strecken sich, und nachdem der Stengel eine Länge von einigen Centimetern erreicht hat, kommen die Blüthen zum Vorschein, die in einer einfachen „Trugdolde“ angeordnet sind.

Wenn man eine *Holosteum*-Lokalität im März oder April durchmustert, so findet man in der Regel, dass sämtliche *Holosteum*-Stengel horizontal wachsen und sich dem Boden dicht anschmiegen. Nur das oberste Internodium, das die Blüthendolde trägt, macht hiervon eine Ausnahme, indem die Hauptachse dicht unter der Dolde etwas aufwärts gebogen ist, so dass sie mit der Vertikalen einen Winkel von etwa 45° bildet.

Besucht man dagegen dieselbe Lokalität Ende Mai, so scheint die Pflanze plötzlich ihren Habitus geändert zu haben. Dieselben Zweige, welche Mitte April dem Boden dicht angeschmiegt lagen, haben sich hochgehoben und stehen jetzt gerade wie Haselruthen da. Dies vorausgesetzt, dass die Temperatur im Mai nicht abnorm niedrig gewesen ist.

Selbstverständlich kann man auf Grund dieser Beobachtungen nicht den Schluss ziehen, dass wir es hier mit psychroklinischen Bewegungen zu thun haben. Es wäre ja sehr gut möglich, dass es sich hier um einen Fall temporärer Anisotropie<sup>1)</sup> handelte, dass also die *Holosteum*-Stengel zuerst diageotropisch wären und dann mit zunehmendem Alter negativ geotropische Eigenschaften annehmen. Es wäre ja dies nur ein Gegenstück zu dem Verhalten der Schösslinge mancher Brombeerarten (*R. villicaulis* Koehl., *R. Radula* Whe. u. s. w.), deren zuerst negativer Geotropismus nach einiger Zeit in Diageotropismus verwandelt wird.

Bevor wir auf diese Fragen eingehen, wird es gut sein, die Ursachen der horizontalen Wachstumsrichtung festzustellen. Schon durch Beobachtungen im Freien kann man in diesem Punkte gewisse Aufschlüsse erhalten. Wenn nämlich unsere Pflanze an mehr oder weniger steilen Abhängen wächst, was im Freien gar nicht selten vorkommt, so findet man immer, dass die Stengel sich keineswegs dem abschüssigen Boden anschmiegen, sondern völlig horizontal in die Luft hinausragen, vorausgesetzt natürlich, dass sich die Pflanzen sonst im horizontalen Wachstumsstadium befinden. Diese Thatsache macht es sehr unwahrscheinlich, dass die Ursache der horizontalen Zuwachsrichtung in einem durch den Unterschied von Luft und Boden ausgelösten Thermotropismus zu suchen sei, wie es Warming<sup>2)</sup> bezüglich der Spalierform der subglacialen Pflanzen vermuthet. Ebenso geht aus der erwähnten Beobachtung hervor, dass die Feuchtigkeit der Unterlage keinen maassgebenden Einfluss auf die Zuwachsrichtung der *Holosteum*-Stengel ausübt.

Aus demselben Grunde kann von einem Transversalphototropismus nicht die Rede sein, da sich die Stengel in diesem Falle ähnlich wie der *Marchantia*-Thallus der abschüssigen Unterlage hätten anschmiegen müssen. Im Gegentheil lässt sich im Freien durch einseitige Beleuchtung leicht zeigen, dass die horizontalen *Holosteum*-Stengel schwach, aber deutlich positiv phototropisch sind. Damit erledigt sich auch die Annahme, der niedrige Wuchs des *Holosteum* könne durch ein Zusammenwirken von negativem Phototropismus und negativem Geotropismus hervorgerufen sein, wie ihrer

1) Die Bezeichnungen temporäre, dynamische, organische Anisotropie gebrauche ich hier in dem Sinne, der von Czapek diesen Terminis beigelegt worden ist (Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXII, p. 292—296).

2) Warming, Plantesamfund, p. 16.

Zeit Frank<sup>1)</sup> und de Vries<sup>2)</sup> für *Polygonum aviculare* und ähnliche Fälle annahmen.

Wenn man die Lage einer *Holosteum*-Pflanze in der Weise verändert, dass die Stengel senkrecht abwärts resp. senkrecht aufwärts gerichtet werden, so findet man regelmässig, dass diese nach zwei oder drei Tagen die Horizontallage wieder eingenommen haben, vorausgesetzt, dass das Experiment im Freien bei niedriger Temperatur angestellt wurde. Dass die Rückkehr in die Horizontallage nicht schneller von Statten geht, beruht offenbar darauf, dass das Wachstum bei der niedrigen Temperatur (+ 3° — + 5° C) verhältnissmässig langsam verläuft. Allmählich wird aber die Horizontalstellung immer eingenommen, und zwar völlig unabhängig von der Beschaffenheit der Unterlage.

Aus den jetzt referirten Befunden geht unzweifelhaft hervor, dass die horizontale Zuwachsrichtung der *Holosteum*-Stengel jedenfalls in erster Linie durch Geotropismus bedingt wird. Gleichwie bei den Stengeln der *Lysimachia Nummularia*, den Ausläufern von *Rubus caesius*, *Fragaria vesca* u. a. handelt es sich auch hier um einen Fall von Diageotropismus.

Mit den kriechenden Ausläufern der soeben erwähnten Pflanzen zeigen die horizontalen *Holosteum*-Stengel auch insofern eine auffällige Uebereinstimmung, als ihre geotropische Reizstimmung durch Lichtwechsel stark beeinflusst wird. Wenn man die dem Boden angedrückten Stengel verdunkelt, z. B. durch Ueberstülpen eines Blumentopfes, dessen unteres Loch durch einen Kork verstopft worden, so findet man regelmässig, dass die Stengel sich nach 2—3 Tagen erhoben haben, so dass wenigstens die oberen drei Viertel des Stengels eine genau senkrechte Lage einnehmen<sup>3)</sup>. Wird der Topf weggenommen, so senken sich die Stengel wieder, bis sie die Horizontallage erreicht haben. Bei niedriger Temperatur sind also die *Holosteum*-Stengel ganz wie die *Rubus*-Ausläufer u. s. w. im Lichte diageotropisch, im Dunkeln aber negativ geotropisch.

---

1) Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen (Leipzig 1870), p. 18—20.

2) De Vries, Arbeit. des botan. Institutes zu Würzburg, Bd. 1, Heft 2 (1872), p. 234.

3) Diese Versuche wurden an solchen Stellen ausgeführt, wo die Töpfe nur früh morgens vom directen Sonnenlichte getroffen wurden, und also eine durch Strahlung herbeigeführte Erwärmung der Töpfe ausgeschlossen war.

Worauf beruht aber die Veränderung der Zuwachsrichtung, wodurch die anfangs kriechenden *Holosteum*-Stengel im Freien bei vollem Tageslichte schliesslich aufrecht werden?

Es wäre ja, wie schon hervorgehoben, sehr wohl denkbar, dass es sich hier um eine mit dem Alter eintretende Veränderung der geotropischen Reizstimmung handelte, und in der That scheint auch eine derartige temporäre Anisotropie einen gewissen, aber immerhin sehr geringen Antheil an dem Zustandekommen der fraglichen Erscheinung zu haben. Andererseits sind ja die ökologischen Factoren, besonders was die Wärmezufuhr betrifft, ganz andere Mitte und Ende Mai wie im März und April, und es liegt deshalb die Vermuthung nahe, dass die im Mai stattfindende Temperaturerhöhung die wesentliche Ursache des veränderten Wuchses der *Holosteum*-Stengel darstellt.

Dies ist in der That auch der Fall. Wenn man junge, dem Boden angedrückte *Holosteum*-Pflanzen einer Temperatur von  $20-30^{\circ}\text{C}$  aussetzt, so findet man meistens schon nach  $1\frac{1}{2}$  bis 2 Stunden, dass sich das oberste Internodium vertikal nach oben gekrümmt hat. Diese Krümmung schreitet dann abwärts gegen die unteren Internodien vor, so dass nach 24 Stunden der ganze Stengel die Vertikalstellung einnimmt. Die Aufwärtskrümmung erfolgt in ihrem ganzen Verlaufe nach dem normalen geotropischen Krümmungsschema, wie es zuerst von Sachs ausführlich dargestellt worden; arbeitet man bei Temperaturen von  $+30-33^{\circ}\text{C}$ , so kommen fast immer Ueberkrümmungen zustande.

Die jetzt geschilderte Aufwärtskrümmung erfolgt immer, wenn ein im Freien horizontal wachsender *Holosteum*-Stengel höherer Temperatur ausgesetzt wird. Die Krümmung geschieht mit derselben Präcision und verläuft gleich schnell, ob nun die Pflanze sich im Dunkeln oder im Lichte befindet. Ebenso wenig übt die Luftfeuchtigkeit irgend welchen merkbaren Einfluss auf die Krümmungsbewegung, denn Individuen, die sich in sehr feuchter Luft befanden, reagirten ganz in derselben Weise wie Individuen in trockener Atmosphäre; auch Pflanzen, die in Wasser von  $+20^{\circ}\text{C}$  völlig untergetaucht waren, reagirten ebenso rasch und energisch wie Exemplare unter normalen Verhältnissen.

Wenn nun eine solche Kultur, deren Stengel in Folge einer Temperatursteigerung die Vertikalstellung eingenommen haben, wieder ins Freie bei einer Temperatur von  $+2-+5^{\circ}\text{C}$  versetzt wird, so findet man, dass die Stengel nach einiger Zeit in die

horizontale Lage zurückgekehrt sind. Diese Lageveränderung geschieht nicht so rasch wie der bei Temperatursteigerung stattfindende Uebergang von der Horizontal- zur Vertikallage, was offenbar darauf beruht, dass das Wachstum bei der niedrigen Temperatur relativ langsam verläuft. In der Regel haben doch die meisten Stengel nach 3 - 4 Tagen die horizontale Lage eingenommen, nur das oberste Internodium zeigt einige Millimeter unterhalb der Dolde eine leichte Aufwärtskrümmung. Die Krümmungsbewegung, wodurch die Horizontallage erreicht wird, findet — wenigstens bei jüngeren Individuen — hauptsächlich in den untersten Internodien statt, so dass der Stengel etwa wie ein Uhrzeiger einen Winkel von  $90^{\circ}$  beschreibt.

Wenn man eine *Holosteum*-Kultur abwechselnd höherer und niederer Temperatur aussetzt, so kann man, so lange die Stengel noch wachstumsfähig sind, nach Belieben Horizontal- und Vertikalstellung hervorrufen. Wenn nun auch aus diesen Befunden unzweideutig hervorgeht, dass die jetzt geschilderten Krümmungsbewegungen durch Temperaturveränderungen hervorgerufen werden, so wissen wir doch noch nichts über die Weise, in welcher die Temperaturänderung die fraglichen Bewegungen auslöst. Es bleibt zu untersuchen, ob die Temperatursteigerung direct eine Wachstumsbeschleunigung der Unterseite des Stengels hervorruft, oder ob die geotropischen Eigenschaften des betreffenden Pflanzentheiles durch den Temperaturwechsel verändert werden.

Selbstverständlich konnte diese Frage nur mit Hilfe des Klinostaten entschieden werden. Für diesen Zweck benutzte ich Kulturen, welche in Töpfen bei niedriger Temperatur im Freien gezogen waren. Der Topf mit den kriechenden *Holosteum*-Pflänzchen wurde auf dem Klinostaten befestigt, wobei die Klinostatenaxe und die Längsaxe des Topfes horizontal gerichtet wurden. Die *Holosteum*-Stengel standen also rechtwinklig zur Klinostatenaxe und rotirten in einer vertikalen Ebene; die Rotationsgeschwindigkeit von einer Tour betrug etwa 30 Minuten. Die Temperatur schwankte in den verschiedenen Versuchen zwischen  $+20$  —  $+30^{\circ}$  C, und der Klinostat war so aufgestellt, dass phototropische Krümmungen eliminirt waren<sup>1)</sup>. In den auf diese Weise angeordneten Versuchen trat niemals eine Krümmung der *Holosteum*-Stengel ein; dieselben

1) Um bei constanter Temperatur experimentiren zu können, wurde der Klinostat mit den Versuchspflanzen in einen für Lichtkulturen construirten Roux'schen Thermostaten placirt.



wuchsen, offenbar in Folge ihres Orthoautotropismus, immer geradeaus in der ursprünglichen Wachstumsrichtung, nachdem zuerst die Aufwärtskrümmung des obersten Internodiums sich ausgeglichen hatte. In Kulturen, die auf diese Weise ein paar Tage rotirt hatten, hatten öfters die Stengel ihre Länge auf das Doppelte oder Dreifache vermehrt, allein von Krümmungen war nie etwas zu sehen. Wenn dagegen der Topf vom Klinostaten abgenommen und in der normalen Lage bei  $+20 - +30^{\circ}$  C aufgestellt wurde, so traten in kurzer Zeit energische Aufwärtskrümmungen ein.

Aus diesen Versuchen erhellt, dass die bei höherer Temperatur stattfindende Aufwärtskrümmung der *Holosteum*-Stengel eine rein geotropische ist. Offenbar handelt es sich hier um eine durch Temperatursteigerung herbeigeführte Aenderung der geotropischen Reizstimmung, mit anderen Worten: die *Holosteum*-Stengel sind bei niedriger Temperatur diageotropisch, bei höherer negativ geotropisch. Wir haben also in *Holosteum umbellatum* das Beispiel einer Pflanze, deren Diageotropismus sowohl durch Lichtentziehung als durch Temperatursteigerung in negativen Geotropismus umgewandelt werden kann.

Wenn wir aber jetzt den umgekehrten Versuch machen, wenn wir also eine *Holosteum*-Kultur, deren Stengel bei höherer Temperatur die Vertikalstellung eingenommen haben, auf dem Klinostaten bei niedriger Temperatur rotiren lassen, so erhalten wir ein ganz unerwartetes Resultat. Es zeigt sich dann, dass die *Holosteum*-Stengel allmählich Bewegungen ausführen, die schliesslich zu einer Lage führen, welche der Horizontalstellung völlig entspricht. Dieser Versuch wurde sowohl mit jungen wie mit älteren Pflanzen öfter ausgeführt und ergab nach 3—5 Tagen immer das nämliche Resultat. Während also die horizontal gewachsenen Stengel durch die Rotation daran verhindert werden, die der höheren Temperatur entsprechende Stellung einzunehmen, gilt dies keineswegs von den vertikal aufgerichteten Stengeln, wenn sie auf dem Klinostaten niedriger Temperatur ausgesetzt werden.

Welcher Art sind nun die Bewegungen, die schliesslich die bei niedriger Temperatur rotirenden aufrechten Stengel in die Horizontallage zurückführen? Bekanntlich ist von Noll<sup>1)</sup> mit besonderem Nachdruck die Ansicht geltend gemacht worden, dass geotropische Krümmungen auch auf dem Klinostaten stattfinden

1) Noll, Heterogene Induction (Leipzig 1892), p. 12.

können, falls nämlich die geotropische Reizbarkeit oder doch die derselben folgenden Reaction auf einer Organseite grösser ist als auf der anderen. Gegen diese Auffassung sind indessen schwerwiegende Bedenken erhoben worden, insbesondere von Czapek<sup>1)</sup>, welcher die Ansicht vertritt, dass „der Fall eines auf verschiedenen Flanken verschiedengradig geotropisch sensiblen Organes eben nicht realisirbar ist, weil die Gravitation allenthalben angreift, und das Organ immer als ein Ganzes empfindet und reagirt.“

Ich habe bei dieser Gelegenheit keine Veranlassung, auf die theoretische Seite dieser Streitfrage einzugehen, will aber sofort bemerken, dass meine an *Holosteum* und anderen Pflanzen gemachten Beobachtungen sich am besten mit der Czapek'schen Auffassungsweise vertragen. Durch den de Vries'schen Flankenstellungsversuch lässt sich nämlich leicht zeigen, dass die betreffenden Stengel bei niedriger Temperatur ausgeprägt epinastisch sind. Dreht man nämlich einen *Holosteum*-Stengel um 90°, so dass die früher seitlichen Flanken nach oben und unten stehen, und wird das Organ in dieser Lage fixirt, so erhält man bei niedriger Temperatur immer eine deutliche Krümmung zur Seite, wobei die Oberseite zur convexen wird.

Durch den de Vries'schen Flankenstellungsversuch lässt sich auch feststellen, dass diese Epinastie von der Temperatur durchaus abhängig ist. Bei höherer Temperatur schwindet sie völlig, bei Graden dicht oberhalb des Nullpunktes nimmt sie aber derartig an Stärke zu, dass die Stengel meistens unter die Horizontale herabgedrückt werden<sup>2)</sup>, und sich beim Flankenstellungsversuche sehr scharfe seitliche Krümmungen ergeben. Sehr starke seitliche Krümmungen erhält man auch, wenn man solche Pflanzen, deren Stengel bei höherer Temperatur Vertikalsstellung eingenommen haben, bei niedriger Temperatur horizontal legt, dann aber natürlich nur an solchen Zweigen, deren ursprünglich seitliche Flanken nach oben und unten stehen.

Es kann demgemäss keinem Zweifel unterliegen, dass die an Klinostaten stattfindenden Krümmungsbewegungen wirklich epinastische sind, was übrigens, wie wir im Folgenden sehen werden, in den Versuchen mit *Lamium purpureum* überaus evident zu

1) Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen, p. 270.

2) Inwiefern der Geotropismus an dieser Wachstumsrichtung betheiligt ist, soll später erörtert werden.

Tage tritt. Im Freien wirken also bei niedriger Temperatur Epinastie und Diageotropismus zusammen, um die Pflanze in die horizontale Lage zu bringen und zu fixiren.

Diese Epinastie bewirkt auch, dass vertikal gestellte *Holosteum*-Stengel bei niedriger Temperatur immer durch ein verstärktes Längenwachsthum ihrer natürlichen Oberseite in die Horizontallage zurückkehren. Dies geschieht ebenso prompt bei vertikal abwärts gerichteter wie bei senkrecht aufrechter Lage. Experimentirt man mit *Holosteum*-Kulturen, die in ganz kleinen Töpfen gezogen wurden, so dass die horizontalen Stengel über den Rand des Topfes hinausragen, und fixirt man nun mittels eines Statives den Topf horizontal, so dass einige Stengel vertikal aufwärts, andere vertikal abwärts gerichtet werden, so findet man, dass auch letztere sich nach hinten krümmen und unter dem unteren Rand des horizontal fixirten Topfes hervorwachsen. Auf diese Weise wird die frühere natürliche Unterseite zur Oberseite und die Stengel gelangen ausserdem in eine, was die Beleuchtungsverhältnisse betrifft, ziemlich ungünstige Lage. Sie wachsen aber jetzt, offenbar durch den Diageotropismus geleitet, in dieser Richtung horizontal weiter. Die physiologische Dorsiventralität scheint also hier ziemlich leicht umkehrbar zu sein.

In anatomischer Hinsicht sind die *Holosteum*-Zweige völlig radiär gebaut, abgesehen davon, dass bei den kriechenden Stengeln die Oberseite, offenbar in Folge der stärkeren Lichtwirkung, einen grösseren Gehalt an Anthocyan zeigt als die Unterseite. Bemerkenswerth ist aber die geringe Ausbildung von verholzten Elementen. In den jüngeren, aber doch blüthentragenden Stengeln finden sich ausser den schwach verholzten Gefässen gar keine verholzten Elemente; in den älteren noch kriechenden Stengeln kommt allmählich ein einschichtiger, schwach ausgebildeter Sclerenchymring zur Ausbildung. Diese Eigenthümlichkeit, die bei anderen hierhergehörigen Pflanzen noch prägnanter auftritt, steht offenbar in Zusammenhang mit der aussergewöhnlich langen Dauer des Streckungsstadiums. Auch nachdem der Stengel beträchtliche Dimensionen — 6 bis 12 cm — erreicht, bleibt er noch in seiner ganzen Länge krümmungsfähig; als z. B. die in der Fig IV, Taf. IV abgebildete Kultur, deren Stengel eine Länge von 13 cm erreicht hatten, einer Temperatur von  $+3 - 6^{\circ}\text{C}$  ausgesetzt wurde, kehrten sämmtliche Stengel nach einigen Tagen wieder in die Horizontallage zurück. — Schliesslich verlieren die Internodien die Krümmungsfähigkeit, diese bleibt

dann aber noch eine Weile in den Nodis erhalten, sodass *Holosteum* zu dieser Zeit sich wie eine Gelenkpflanze verhält.

Wenn es nun feststeht, dass die *Holosteum*-Stengel bei niedriger Temperatur diageotropisch, bei höherer negativ geotropisch sind, so kann man die Frage aufwerfen, bei welcher Temperatur die betreffende Aenderung der geotropischen Reizstimmung eintritt.

Die Beantwortung dieser Frage stösst indessen auf erhebliche technische Schwierigkeiten, da es sehr schwer ist, so niedrige Temperaturgrade, wie hier erforderlich sind, constant zu halten, falls die Lichtintensität und der Feuchtigkeitsgehalt der Luft mit den im Freien obwaltenden Verhältnissen übereinstimmen sollen. Ausserdem gilt wahrscheinlich auch für *Holosteum* dasselbe, was Vöchting in Bezug auf *Mimulus Tillingii* gefunden hat, dass nämlich die Temperatur, bei welcher die eine Bewegungsrichtung in die andere überschlägt, keine constante Grösse ist, sondern von der jeweiligen Reizstimmung abhängt. Denn Vöchting fand, dass *Mimulus*-Sprosse, die im hochtemperirten Warmhause aufrechte Theile gebildet hatten, sich abwärts krümmten, als sie in ein Kalt- haus gestellt wurden, dessen Temperatur nicht unter  $+ 8 - 10^{\circ}\text{C}$  sank, während dagegen im Freien gehaltene Sprosse bei dieser Temperatur noch keine Krümmung erfahren, falls sie schon aufrechte Stellung angenommen haben.

Was nun *Holosteum* betrifft, so geht aus meinen Erfahrungen hervor, dass die Temperatur, bei welcher der negative Geotropismus einsetzt, eine ziemlich niedrige ist. Im Allgemeinen hat es sich gezeigt, dass, falls die höchste Tagestemperatur im Schatten  $+ 6^{\circ}\text{C}$  nicht übersteigt, die Stengel völlig horizontal bleiben. Schwankt aber die Temperatur zwischen  $+ 6^{\circ}\text{C}$  und  $+ 12^{\circ}\text{C}$ , so tritt bald völlige Vertikalsstellung ein. Indessen findet man oft, dass im Freien gehaltene Pflanzen die Horizontalstellung beibehalten, obgleich die Tagestemperatur während mehrerer Stunden  $+ 10^{\circ}\text{C}$  übersteigt. Das Verweilen in der Horizontalstellung findet unter solchen Umständen nur dann statt, wenn die Temperatur in der Nacht sich dem Nullpunkt nähert oder sogar diesen übersteigt. Es werden dann die Pflanzen in der Nacht soweit abgekühlt, dass die am Tage durch die Wärmesteigerung eventuell inducirte Umstimmung der geotropischen Eigenschaften sich nicht eher geltend machen kann, als bis die Temperatur wieder zu sinken anfängt und demzufolge Diageotropismus wieder inducirt wird.

Verschiedene Umstände sprechen indessen dafür, dass der Uebergang vom Diageotropismus zum negativen nicht mit einem Schlage geschieht, sondern ganz allmählich, so dass horizontal wachsende *Holosteum*-Stengel innerhalb gewisser Grenzen auf jede Temperatursteigerung mit einem gewissen Ausschlage über die Horizontale antworten. Hierfür spricht u. a. folgende Beobachtung. Am 10. Mai 1900 wurde eine Cultur mit aufrechten Stengeln aus dem Gewächshause ins Freie versetzt; die Temperatur sank während dieser Zeit in der Nacht unter  $+5^{\circ}$  C, erreichte aber am Tage die Höhe von  $12^{\circ}$  C. Die bis jetzt aufrechten Stengel machten nun Abwärtskrümmungen, erreichten aber nicht die Horizontallage, sondern blieben in einem Winkel von  $35-45^{\circ}$  über der Horizontalen stehen. Die *Holosteum*-Pflanzen, welche sich während der ganzen Zeit im Freien befunden hatten, begannen zu gleicher Zeit ihre Stengel zu erheben, erreichten aber nicht die Vertikallage, sondern blieben gleichfalls in einem Winkel von  $35-45^{\circ}$  über der Horizontalen stehen. In dieser Lage verharrten beiderlei Gruppen von Pflanzen während mehrerer Tage, worauf sie allmählich im gleichen Schritt die Vertikalsstellung annahmen. Diese Beobachtung, die ich auch in den Jahren 1901 und 1902 gemacht habe, macht es sehr wahrscheinlich, dass innerhalb gewisser Grenzen jedem Temperaturgrade ein bestimmter Neigungswinkel des *Holosteum*-Stengels zur Horizontalen entspricht.

Für diese Auffassung sprechen auch andere im Freien gemachte Beobachtungen. Der Uebergang aus der Horizontallage in die Vertikalsstellung geschieht im Freien selten mit einem Schlage, sondern erfolgt meistens in der Weise, dass die Stengel sich anfangs eine kleinere Strecke, etwa  $15-20^{\circ}$  über den Boden erheben, in welcher Stellung sie Tage, ja sogar Wochen verbleiben können, falls die Temperatur während dieser Zeit keine nennenswerthe Steigerung erfährt. In dieser Weise wird allmählich und unter Oscillationen aufwärts und abwärts der ganze Quadrant von der Horizontalen zur Vertikalen durchlaufen. Meistens wird die Horizontalstellung erst dann erreicht, wenn sich die Früchte schon theilweise geöffnet haben.

In Bezug auf *Lysimachia Nummularia*, deren geotropische Reizstimmung durch Beleuchtungswechsel geändert wird, ist Oltmanns<sup>1)</sup> zu dem Resultate gelangt, dass „jeder Lichtintensität eine

1) l. c., p. 26.

bestimmte Lage des Sprosses entspricht<sup>1)</sup>. Wärme und Licht wirken also in dieser Hinsicht bei *Holosteum* und *Lysimachia* völlig analog. Oltmanns hat aber auch die schon von Frank und Vöchting gemachte Angabe bestätigen können, dass nämlich intensiv beleuchtete *Lysimachia*-Sprosse oft über die Horizontallage hinausgehen und sich mehr oder weniger stark abwärts krümmen. Ähnliches kann man bei niedriger Temperatur auch bei den *Holosteum*-Stengeln beobachten: so habe ich wiederholt gesehen, wie sich die *Holosteum*-Stengel schräg abwärts krümmten, als nach milderem Wetter die Temperatur  $\pm 0 - + 2^{\circ}$  C. herunterging. Während aber die Abwärtskrümmung bei *Lysimachia* eine rein geotropische ist — die Sprosse dieser Pflanze sind, wie Czapek angegeben<sup>1)</sup> und ich bestätigen kann, im Sommer keineswegs epinastisch — so ist bei *Holosteum* wahrscheinlich die Epinastie an der Abwärtskrümmung beteiligt. Durch den de Vries'schen Flankenstellungsversuch lässt sich nämlich leicht zeigen, dass die Epinastie bei jenen niedrigen Temperaturen sehr stark ausgeprägt ist. Ob aber unter solchen Verhältnissen die geotropische Reizstimmung auch eine entsprechende Veränderung erleidet, oder ob in Folge der niedrigen Temperatur der Geotropismus überhaupt abgeschwächt wird, mag vorläufig dahingestellt bleiben.

Es wurde schon im Vorigen darauf hingewiesen, das bei *Holosteum* sich auch eine temporäre Anisotropie geltend macht. Diese äussert sich darin, dass Individuen, die sich am Ende ihres Lebenszyklus befinden, die Vertikalsstellung schon bei einer Temperatur annehmen, wo weniger entwickelte Pflanzen sich nur ein kleines Stück über die Horizontale erheben. Dies lässt sich oft im Freien beobachten. An sehr trockenen, sandigen Orten, wo nur geringe Nährstoffmengen vorhanden sind, erwachsen meistens nur kleine Zwergpflänzchen, welche ihre Entwicklung relativ rasch durchmachen; solche Zwergpflänzchen stehen oft ganz aufrecht zur selben Zeit, wo die üppiger gedeihenden Individuen noch fast horizontal wachsen. Bei trockenem Wetter kann man deshalb durch künstliche Bewässerung die *Holosteum*-Pflanzen noch eine Zeit lang in der Horizontallage festhalten, wobei die durch die Verdunstung des Wassers entstehende Temperaturerniedrigung vielleicht auch eine gewisse Rolle spielt.

1) Richtungsursachen plagiotroper Organe, p. 1235.

Für *Mimulus Tillingii* hat Vöchting den Nachweis geliefert, dass die Bildung der aufrechten Sprosse und damit der sexuellen Thätigkeit an die Wirkung einer bestimmten Lichtintensität gebunden ist; wird diese nicht erreicht, so erzeugt die Pflanze unter übrigens günstigen Bedingungen nur kriechende Triebe, an denen niemals Blüthen entstehen. Auf Grund dieses Befundes hält Vöchting es für sehr wahrscheinlich, dass die Pflanze nur ein rein vegetatives Leben führen würde, wenn man sie dauernd einer Temperatur aussetzte, bei welcher die Sprosse horizontal wachsen. Diese Annahme Vöchting's scheint für *Mimulus Tillingii* durchaus berechtigt zu sein. *Holosteum umbellatum* verhält sich aber in dieser Beziehung ganz anders, denn hier bringen die kriechenden Zweige auch bei sehr niedriger Temperatur Blüthen hervor, und es unterliegt gar keinem Zweifel, dass man *Holosteum* relativ leicht zwingen könnte, seinen ganzen Lebenslauf als kriechende, plagiotrope Pflanze durchzumachen. Uebrigens habe ich sowohl im Jahre 1900 wie 1902 im Freien Pflanzen gesehen, die noch in der Horizontal-lage verharren, obwohl mehrere Früchte sich geöffnet hatten.

Mit *Holosteum umbellatum* stimmen unter den *Alsiniaceen* mehrere einjährige *Cerastium*-Arten überein, wie z. B. *C. semidecandrum*, *C. pumilum*, *C. glutinosum*.

### *Lamium purpureum*. L.

Diese Pflanze kann auch mit einem gewissen Rechte zu Ascherson's *plantae annuae hiemantes* gerechnet werden, da eine Menge, anscheinend sogar die meisten Samen schon im Herbst keimen. Im Vorfrühling findet man dann alle Uebergänge von ganz jungen, soeben aufgegangenen Keimpflanzen bis zu fast blühreifen Individuen, die schon im Herbst 10—20 cm lange Zweige getrieben haben (Fig. 1, Taf. V).

Was den vegetativen Aufbau betrifft, so stimmt *Lamium purpureum* insofern mit *Holosteum* überein, als die Verzweigung hauptsächlich in die Keimblattregion verlegt ist. Aus den Achseln der Keimblätter treten bald nach der Keimung zwei Seitenachsen hervor, welche bald dieselbe Mächtigkeit wie die Hauptachse erreichen, in den untersten Blattachseln eines jeden dieser drei Achsen werden wiederum neue Seitenachsen gebildet, die ihrerseits schnell

heranwachsen u. s. w., so dass schliesslich vom untersten Theile der Pflanze eine grosse Menge Sprosse von fast derselben Mächtigkeit ausstrahlen.

Untersucht man *Lamium purpureum* im Freien, bevor noch milde Witterung eingetreten ist, so findet man, dass sämmtliche Sprosse dem Boden angedrückt liegen, und zwar oft so stark, dass man fast den Eindruck bekommt, sie wären von einer fremden Kraft heruntergepresst worden. Nur der oberste, blüthentragende Theil der Sprosse zeigt, besonders bei etwas milderem Wetter, eine Aufwärtskrümmung (Fig. 1, Taf. VI). Sämmtliche Blätter liegen sonst dem Boden flach angedrückt, wobei die Blattstiele deutliche Torsionen zeigen. In letzterer Hinsicht verhält sich *Lamium* also etwas anders als *Holosteum*, dessen decussirte, sitzende Blätter keine Beziehung zum Lichteinfall, resp. zur Lothlinie zeigen, so lange die Stengel horizontal wachsen.

Im Freien trifft man öfters schon Ende März Individuen mit 15—20 kräftigen, blüthentragenden Sprossen, die von einem gemeinsamen Centrum radial ausstrahlen. Wird nun ein solches Exemplar in ein warmes Zimmer gebracht, so gewahrt man dieselbe Erscheinung, die unter analogen Verhältnissen bei *Holosteum* eintritt: am Scheitel jedes Sprosses entsteht eine Aufwärtskrümmung, die nach unten fortschreitet, so dass die Sprosse bei günstiger Temperatur (+ 25 — 30° C) schon nach 36 Stunden die Vertikalsstellung eingenommen haben, während zu gleicher Zeit die Blätter durch entsprechende Bewegungen ihrer Stiele die Horizontalage behaupten.

Wenn man horizontal wachsende *Lamium*-Pflanzen am Klinostaten bei höherer Temperatur rotiren lässt, so erfolgt gar keine der Aufwärtskrümmung entsprechende Bewegung; die Sprosse wachsen vielmehr auf Grund ihres Autoorthotropismus gerade aus; falls am oberen Theile der Sprosse eine geotropische Aufwärtskrümmung schon vorhanden war, so wird diese auf dem Klinostaten rasch ausgeglichen.

Werden Pflanzen mit vertikal gerichteten Sprossen niedriger Temperatur ausgesetzt, so kehren die Sprosse wieder in die Horizontalage zurück. Die Rückkehr in die Horizontalstellung geschieht aber bei *Lamium* nicht ganz in derselben Weise wie bei *Holosteum*, wo sich die Krümmung fast ausschliesslich in den untersten Internodien abspielt. Auch bei *Lamium* setzt an der Sprossbasis eine Abwärtskrümmung ein, gleichzeitig entsteht aber auch in der



Mitte des Sprosses eine Krümmung, welche die obere Hälfte des Sprosses, mit Ausnahme des blüthentragenden Gipfels in die Horizontallage bringt. Diese Krümmung schreitet dann abwärts, während der Gipfel noch eine Zeit lang in der Vertikalsstellung verharret; es gelangt auf diese Weise allmählich der ganze Spross in die Horizontallage, während die Blütenstandachse schliesslich einen Neigungswinkel von etwa  $45^{\circ}$  zur Horizontalen zeigt.

Die beistehende, nach der Natur entworfene Zeichnung mag das Gesagte illustriren. In der ersten Woche des Mai 1900 herrschte in Lund schönes, warmes Wetter; während dieser Zeit erhoben sich fast alle im botanischen Garten wachsenden *Lamium*-Pflanzen, so dass die Sprosse am 8. Mai eine fast vertikale Lage einnahmen. In der Nacht zwischen dem 8. und 9. Mai entstand ein starker, östlicher Sturm, und tags darauf, am 9. Mai, sank die Temperatur, so dass sie zur Mittagszeit (im Schatten) nicht  $+7^{\circ}$  C. überstieg und abends um 8 Uhr auf  $+4^{\circ}$  C. herunterging. Am 10. Mai 7 Uhr morgens zeigte das Thermometer nur  $+2^{\circ}$  C. und auch am nächsten Tage blieb die Temperatur sehr niedrig. Aus der



Ein *Lamium*-Stengel, der bei sinkender Temperatur die Horizontalstellung einnimmt. *a* 8. Mai; *b* 9. Mai 5 Nm.; *c* 9. Mai 8 Nm.; *d* 10. Mai 7 Vm.; *e* 11. Mai 7 Vm. Die Figuren wurden mit einem halbirtten Bleistift direct nach dem auf einem Blatte Papier liegenden Sprosse gezeichnet; Fig. *a* reconstruirt. Vergl. übrigens den Text.

Figur ersieht man den Verlauf der Krümmung, wie sie sich in der Zeit vom 9. zum 11. Mai abspielte. Fig. II, Taf. VI zeigt eine analoge Krümmung, die nach einem 4stündigen Aufenthalt im Freien eingetreten ist. Schon aus dem Verlauf der Krümmung ist ja ohne Weiteres ersichtlich, dass es sich hier wirklich um eine Reizbewegung und nicht um eine durch Turgorverminderung bewirkte Erschlaffung handelt, was übrigens auch dadurch bestätigt wird, dass

die Blätter durch Torsionen ihrer Stiele die horizontale Lage fortwährend behaupteten.

Lässt man eine *Lamium*-Pflanze, deren Sprosse bei höherer Temperatur die Vertikalstellung angenommen haben, bei niedriger Temperatur auf dem Klinostaten rotiren, so treten auch hier, ebenso wie bei *Holosteum*, Krümmungen ein, wodurch die Sprosse nach einigen Tagen anscheinend in eine der Horizontallage entsprechende Stellung gelangen. Ein Blick auf Fig. I, Taf. VI verglichen mit Fig. III, Taf. VI lässt aber aufs deutlichste erkennen, dass die am Klinostaten stattfindenden Bewegungen keineswegs geotropisch sind. Fig. I, Taf. VI stellt eine *Lamium*-Pflanze dar, deren Sprosse zuerst bei höherer Temperatur aufrecht gewachsen waren, dann aber nach einem viertägigem Aufenthalt im Freien bei niedriger Temperatur in die Horizontallage zurückgekehrt sind; nur die Blütenstandachse zeigt eine geotropische Aufwärtskrümmung. Fig. III, Taf. VI zeigt eine *Lamium*-Pflanze, deren Sprosse ebenfalls zuerst bei höherer Temperatur Vertikalstellung angenommen haben, dann aber im Freien bei niedriger Temperatur vier Tage (und Nächte) auf dem Klinostaten rotirt haben<sup>1)</sup>. Der Verlauf der in diesem Falle entstandenen Krümmungen lässt ja keinen Zweifel darüber, dass wir es hier mit rein epinastischen Krümmungen zu thun haben.

Bei dem de Vries'schen Flankenstellungsversuche erfolgen bei niedriger Temperatur sehr starke seitliche Krümmungen. Diese Epinastie bewirkt bei *Lamium* gleich wie bei *Holosteum*, dass vertikal gestellte Sprosse bei niedriger Temperatur immer durch verstärktes Längenwachsthum ihrer natürlichen Oberseite die Horizontallage erreichen. Bei Temperaturen nahe dem Nullpunkte zeigen die Sprosse eine ausgeprägte Tendenz, mehr oder weniger stark abwärts zu wachsen, was wohl in erster Linie auf eine durch Temperaturerniedrigung bewirkte Zunahme der Epinastie zurückzuführen ist.

Bei höherer Temperatur (+ 20–30° C.) erlischt die Epinastie völlig. Das nämliche findet bei niedriger Temperatur auch im Dunkeln statt; im Freien verdunkelte Sprosse nehmen nach einigen Tagen immer die Vertikalstellung an, stimmen also auch in dieser Beziehung mit den *Holosteum*-Stengeln überein.

1) Für diese Versuche wurde der Klinostat mit dem eingespannten Blüthentopf im Freien, an der Nordseite des botanischen Institutes, aufgestellt; der Kasten mit dem Uhrwerke wurde mittels Wachstücher gegen Regen, Schnee u. s. w. geschützt, nur der äusserste Theil der horizontal gerichteten Achse mit dem Topf ragte frei in die Luft hervor.

In Bezug auf die Orientirung zum Lichte haben zahlreiche Versuche ergeben, dass die *Lamium*-Sprosse bei niedriger Temperatur schwach, aber deutlich, bei höherer Temperatur stark positiv phototropisch reagiren.

Aus den jetzt referirten Befunden geht also hervor, dass die Sprosse unserer Pflanze bei niedriger Temperatur diageotropisch und dabei stark epinastisch sind. Bei höherer Temperatur wird der Diageotropismus in negativen Geotropismus verwandelt und gleichzeitig schwindet die Epinastie. Ebenso wie bei *Holosteum* geschieht dieser Umschlag nicht mit einem Schlage, sondern graduell, so dass innerhalb gewisser Grenzen jeder Temperaturgrad eine bestimmte Neigung zur Horizontalen bedingt.

Im Frühling scheinen *Holosteum* und *Lamium* ungefähr auf gleiche Temperaturen abgestimmt zu sein, so dass die Sprosse beider Pflanzen auf dem Wege von der Horizontal- zur Vertikallage annähernd gleichen Schritt halten. Hingegen scheint *Lamium* im Herbst sich in etwas anderer Reizstimmung zu befinden als im Frühling. Die im Herbst hervorwachsenden Sprosse nehmen sofort Horizontalstellung ein, und zwar auch bei einem Wärmegrad, der im Frühling unbedingt Vertikalstellung herbeiführen würde. Als junge Pflanzen, welche Anfang September aufgegangen waren, Ende October in ein Gewächshaus, wo die Temperatur am Tage  $+ 20^{\circ}$  C. erreichte und nachts nie unter  $+ 8^{\circ}$  C. herabsank, placirt wurden, so verliessen die Sprosse allerdings die Horizontallage, blieben aber in einem Winkel von etwa  $45^{\circ}$  über der Horizontalen stehen. Als die Pflanzen in einen Roux'schen Thermostaten bei  $+ 25^{\circ}$  C. eingeführt wurden, richteten sich die Sprosse rasch vertikal aufwärts.

Was den anatomischen Bau der *Lamium*-Sprosse betrifft, so sind dieselben annähernd radial gebaut; nur das Rindenparenchym ist bei den kriechenden Stengeln auf der Unterseite etwas lockerer als auf der Oberseite, wo der Chlorophyllgehalt etwas grösser ist. Bei den vertikal gerichteten Sprossen ist aber diese Differenz meistens ausgeglichen. Als mechanische Elemente functioniren mächtige Collenchymbündel, dagegen treten die verholzten Elemente stark zurück; erst spät kommt ein aus dünnwandigen, schwach verholzten Zellen gebildeter, 1—2 schichtiger Sclerenchymmantel zu Stande.

Mit *Lamium purpureum* L. stimmt in Bezug auf die hier abgehandelten Verhältnisse *L. amplexicaule* L. im Wesentlichen

überein. Doch bleiben die Sprosse dieser Art, so lange sie horizontal wachsen, völlig gerade (keine geotropische Aufwärtskrümmung der Sprossgipfel), und die oberen, sitzenden Blätter zeigen keine bestimmte Beziehung zum Lichteinfall, resp. zur Lothlinie.

Die mehrjährigen Arten der Gattung *Lamium* (*L. album* L., *L. maculatum* L.) sowie *Ballota ruderalis* stimmen insofern mit *L. purpureum* überein, als die im Frühling hervorstwachsenden Sprosse anfangs annähernd horizontal wachsen, später aber die vertikale Richtung einschlagen. Doch spielt sich die Hauptentwicklung dieser Pflanzen ab zu einer Zeit, wo die Temperatur normalerweise nicht so weit herabsinkt, dass eine Umstimmung des Geotropismus herbeigeführt werden kann. Dagegen sieht man nicht selten, wie die blüthentragenden Sprosse von *Galeobdolon luteum* L., welche Ende Mai ganz aufrecht stehen, in der ersten Hälfte des Mai bei kaltem Wetter fast horizontal wachsen, auch wenn sie eine Länge von 15—20 cm erreicht haben.

### *Veronica Chamaedrys.*

Die blüthentragenden Sprosse dieser Pflanze wachsen im Frühling bei kaltem Wetter horizontal und können, falls die niedrige Temperatur anhält, in diesem Zustande zum Blühen gelangen. Bei höherer Temperatur sowie im Dunkeln richten die Stengel sich aufwärts. Auf dem Klinostaten unterbleibt die Aufwärtskrümmung. Der Flankenstellungsversuch ergibt auch bei niedriger Temperatur entweder gar keine oder nur schwache Epinastie; sonst stimmt diese *Veronica*-Art völlig mit *Lamium* überein.

Im Sommer erzeugt *Veronica Chamaedrys* sterile Ausläufer, die bei der zu dieser Zeit herrschenden hohen Temperatur diageotropisch sind wie die Stolonen von *Fragaria* und *Rubus*. Vöchting hat ein ähnliches Verhältniss bei *Mimulus Tillingii* gefunden.

### *Veronica hederifolia* L.

Eine grosse Menge, wahrscheinlich die Mehrzahl der Samen dieser Pflanze, keimt im Herbst; die Keimpflänzchen, die beim Einbruche des Winters ausser den Kotyledonen meistens nur ein Blattpaar erzeugt haben, überwintern; im Frühling brechen aus den Keimblattachsen Seitenzweige hervor, und diese erzeugen wiederum

in ihren Blattachsen neue Aeste, sodass auch hier ein vom Centrum radiär ausstrahlendes Sprosssystem zustande kommt.

Diese Sprosse, welche meistens eine Länge von 15—25 cm erreichen, wachsen im Frühling bei kaltem Wetter völlig horizontal, dem Boden dicht angeschmiegt; die Blattspreiten sind durch Torsionen der Stiele auch in eine horizontale Lage gebracht. Wird nun eine solche Pflanze in ein warmes Zimmer gebracht, so erheben sich die Sprossgipfel, aber diese Aufwärtskrümmung erstreckt sich immer nur auf die obersten 3—5 cm, der übrige Theil des Sprosses bleibt fortwährend horizontal. Auch im Dunkeln trat eine ähnliche Aufwärtskrümmung ein.

Anders gestalten sich aber die Verhältnisse, wenn man junge Keimpflänzchen, die ausser den Kotyledonen etwa nur ein Blattpaar erzeugt haben, bei hoher Temperatur kultivirt. Es entstehen dann völlig aufrechte orthotrope Pflanzen, die eine Höhe von 15 cm erreichen können und in diesem Zustande Blüten und Früchte erzeugen. Früher oder später gewahrt man aber meistens, dass diese Pflanzen in Folge der mechanischen Schwäche des Hypocotyls nach dieser oder jener Seite herumfallen; ist dies einmal geschehen, so führen die Blattstiele Torsionen aus, sodass die Spreiten horizontale Lage einnehmen, und der Stengel wächst von jetzt ab, allerdings mit aufwärts gerichtetem Sprossgipfel, horizontal weiter. — In einem Gewächshause, wo die Temperatur am Tage 15—17° C erreichte, in der Nacht aber öfter auf + 4° C herunterging, nahmen die *Veronica*-Sprosse eine schräge Stellung ein (etwa 45°) und verharrten während mehrerer Wochen in dieser Lage.

Bei niedriger Temperatur sind die Sprosse dieser *Veronica*-Art sehr stark epinastisch; der Flankenstellungsversuch ergibt immer eine sehr scharfe, hakenförmige Krümmung zur Seite. Bei höherer Temperatur erlischt die Epinastie vollkommen; wenn aber die Sprosse bei kaltem Wetter schräg abwärts wachsen, so dürfte wohl dies auch hier in erster Linie auf eine Verstärkung der Epinastie zurückzuführen sein.

Wenn man einen im Freien bei niedriger Temperatur wachsenden *Veronica*-Spross um 180° dreht, sodass die natürliche Oberseite jetzt nach unten sieht, und das Organ in dieser Lage fixirt, so erfolgt nach einem, höchstens nach zwei Tagen eine sehr energische hakenförmige Aufwärtskrümmung des Sprossgipfels, sodass an der fortwachsenden Zone die frühere Orientirung der Ober- und Unterseite wieder hergestellt wird. Dies stimmt anscheinend mit

dem Verhalten der von Czapek<sup>1)</sup> genauer studirten Sprosse von *Atropa*, *Pellionia* u. dgl. überein. Diese Analogie ist aber nur eine scheinbare, denn während die um 190° gedrehten Sprosse von *Pellionia* nach der hakenförmigen Aufwärtskrümmung diageotropisch in der neuen Richtung fortwachsen, so zeigt es sich in unserem Falle regelmässig, dass sich die Aufwärtskrümmung nach dem Verlauf von wieder zwei Tagen völlig ausgeglichen hat und dass der Spross wieder in der alten Richtung geradeaus wächst, wobei die frühere Unterseite zur Oberseite geworden ist. Diesen Versuch kann man beliebig oft wiederholen, immer erhält man bei niedriger Temperatur das nämliche Resultat: zuerst eine scharfe hakenförmige Aufwärtskrümmung, die sich bald wieder ebenso prompt ausgleicht<sup>2)</sup>.

Wie sind nun diese Verhältnisse zu erklären?

Zunächst müssen wir daran festhalten, dass die Dorsiventralität der *Pellionia*-Sprosse, nach Czapek's Untersuchungen, unabänderlich fixirt ist, während unser Versuch lehrt, dass die physiologische Dorsiventralität bei *Veronica hederacifolia* leicht umkehrbar ist. Bei niedriger Temperatur wächst nun der *Veronica*-Spross horizontal, indem die immerhin stark ausgeprägte Epinastie fortwährend vom Diageotropismus überwunden wird. Wird nun der Spross um 180° C gedreht, so werden die in den Geweben herrschenden Druckverhältnisse, von denen der Geotropismus abhängt, alterirt resp. umgekehrt; es verstreicht ein gewisser Zeitraum, ehe der Spross sich über seine Lage orientirt hat<sup>3)</sup>, und in dieser Zwischenzeit, wo der Geotropismus nicht zur Geltung kommt, gewinnt die Epinastie die Oberhand und bewirkt die oben geschilderte hakenförmige Aufwärtskrümmung, wodurch der oberste Theil des Sprossgipfels eine fast horizontale Lage bekommt. Später setzt dann der Diageotropismus ein, wodurch der Sprossgipfel zuerst passiv, dann selbstständig reagirend in die ursprüngliche Horizontallage zurück-

1) Richtungsursachen plagiotroper Organe, p. 1239; Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen, p. 265.

2) Dies unter der Voraussetzung, dass man mit intakten, mit der Mutterpflanze in Verbindung stehenden Sprossen operirt. Abgeschnittene, in feuchtem Sand gehaltene Sprosstheile ergaben nicht immer das im Text erwähnte Resultat.

3) Es ist einleuchtend, dass man auch bei einer Drehung eines diageotropischen Organes um 180° mit einer Präsentationszeit rechnen muss, obwohl die neue Lage nicht zu einer geotropischen Reaction führt. Zu bedenken ist auch, dass nach Czapek's Untersuchungen (Weitere Beiträge, p. 195—198) sowohl Präsentations- wie Reactionszeit bei Temperaturen in der Nähe des Nullpunktes sehr hohe Werthe annehmen.

geführt und ein völliger Ausgleich der epinastischen Aufwärtskrümmung erzielt wird. Ausgeschlossen ist es übrigens nicht, dass auch andere Factoren bei den jetzt abgehandelten Verhältnissen mitspielen; ich gedenke auf diese Verhältnisse bei einer anderen Gelegenheit etwas näher einzugehen.

An *Veronica hederacfolia* schliesst sich *Stellaria media*, die in allen oben erwähnten Punkten mit *Veronica* übereinstimmt, abgesehen davon, dass die Epinastie auch bei niedriger Temperatur anscheinend schwach ausgebildet ist.

### *Lysimachia Nummularia.*

Das Verhalten dieser Pflanze zur Schwerkraft und zum Lichte ist in jüngster Zeit eingehend von Czapek und Oltmanns untersucht worden. Die *Lysimachia*-Stengel sind schwach positiv phototropisch<sup>1)</sup>, im Lichte diageotropisch und im Dunkeln negativ geotropisch; Epinastie ist nach Czapek nicht vorhanden. Ich kann diese Angaben nur bestätigen, insofern dieselben sich auf die im Sommer hervorstehenden Stengel beziehen; dagegen lässt sich durch den de Vries'schen Flankenstellungsversuch leicht zeigen, dass die überwinterten Sprosse bei niedriger Temperatur deutlich epinastisch sind. Dreht man einen solchen *Lysimachia*-Spross um 180°, so erfolgt ganz wie bei *Veronica hederacfolia* eine hakenförmige Aufwärtskrümmung, die nach einiger Zeit wieder ausgeglichen wird.

Czapek<sup>2)</sup> erwähnt, dass „wenn man Pflanzen von *Lysimachia Nummularia* parallel der Sprossachse am Klinostaten dreht, so gewinnen sie ein äusserlich ganz radiäres Aussehen; die Blätter verharren, statt sich wie sonst mittels Blattstieltorsion zweizeilig mit ihren Spreiten zu stellen. in der decussirten Lage, und die Sprossachse bleibt gerade“. *Lysimachia*-Pflanzen von ganz ähnlichem Aussehen erhielt ich durch Kultur in sehr feuchter Luft bei hoher Temperatur, wobei die Pflanzen eine Höhe von 15—20 cm erreichten und sehr grosse, decussirte Blätter entwickelten.

1) Wenn man etiolirte, aufrecht wachsende *Lysimachia*-Stengel von unten beleuchtet, so wird der Geotropismus völlig überwunden und die Stengel krümmen sich vertikal abwärts.

2) Richtungsursachen plagiotroper Organe, p. 1236.

*Senecio vulgaris.*

Vöchting erwähnt<sup>1)</sup>, dass diese Pflanze beim Uebergang vom Herbst in den Winter an den Sprossen Abwärtskrümmungen aufzeigt, welche „wahrscheinlich durch niedrige Temperatur verursacht werden“. Auf Grund eigener Untersuchungen kann ich die Richtigkeit dieser Vermuthung Vöchting's durchaus bestätigen, doch möchte ich gleich hervorheben, dass man besonders Ende November und Anfang December bei *Senecio vulgaris* oft Abwärtskrümmungen antrifft, die nur durch die aus erschwerter Wasseraufnahme resultirende Turgorer schlaffung verursacht werden. Im übrigen stimmt *Senecio* so nahe mit *Lamium purpureum* überein, dass eine nähere Schilderung nicht nöthig ist. Verholzte Elemente sind bei den sonst überaus kräftigen Frühlingssprossen ausser den Gefässen gar nicht vorhanden. Epinastie auch bei niedriger Temperatur relativ schwach.

Mit *Senecio* stimmen von den einheimischen Compositen *Chrysanthemum Leucanthemum* und *Antennaria dioica* überein. Vielleicht verdient es an dieser Stelle hervorgehoben zu werden, dass von *Chrysanthemum* verschiedene physiologische Rassen existiren, welche bezüglich der geotropischen Eigenschaften merkbar von einander differiren; Mitte Mai z. B. findet man nebeneinander sowohl Pflanzen mit völlig aufrechten wie Pflanzen mit kriechenden Stengeln.

Von anderen in Schweden wildwachsenden Pflanzen, die in Bezug auf ihre geotropischen Eigenschaften mit *Senecio vulgaris* mehr oder weniger übereinstimmen, mögen noch erwähnt werden: *Linaria vulgaris* L., *Alyssum calycinum* L., *Pulmonaria unguifolia* L., *Ficaria vulgaris* (stark epinastisch), *Hypericum perforatum* u. s. w.

## Die Alpenpflanzen.

In seinem schon öfters citirten Aufsätze äussert Vöchting (p. 50):

„Mit gutem Grunde darf man annehmen, dass das Kriechen mancher Alpenpflanzen theilweise oder gänzlich auf dem Einflusse niedriger Temperatur beruht. Man bedenke, dass selbst in den

1) Ueber den Einfluss nied. Temp. auf die Sprossbildung, p. 49.



eigentlichen Sommermonaten im Hochgebirge noch weit unter der Schneegrenze häufig Temperaturen unter Nullgrad vorkommen. Vielleicht wirken intensive Beleuchtung und niedrige Temperatur in demselben Sinne.“

Nachdem Vöchting die Warming'sche Annahme, dass die betreffenden Sprosse thermotropische Bewegungen ausführen, zurückgewiesen hat, setzt er fort:

„So wichtig der Einfluss der Wärme auf die Bewegungen der Sprosse auch sein mag, er darf doch nicht überschätzt werden. Schon die Thatsache, dass Arten wie *Salix retusa*, *herbacea* u. a. in unsern botanischen Gärten sich ebenso dem Boden anschmiegen wie im Hochgebirge, warnt vor jeder Verallgemeinerung der bei der Untersuchung krautiger Pflanzen gewonnenen Schlüsse. Vermuthlich bewirkt intensive Beleuchtung hier die Richtung der Sprosse, möglich auch, dass die Schwerkraft einwirkt, dass die Triebe diageotropisch sind. Weitere Untersuchungen müssen hierüber Aufschluss geben.“

Die soeben angeführten Beobachtungen Vöchting's kann ich nur theilweise bestätigen. Allerdings hat es sich gezeigt, dass eine *Salix reticulata*, die seit Jahren im botanischen Garten zu Lund kultivirt wird, die kriechende Wuchsform beibehalten hat. Dagegen hat eine *Salix herbacea*, die ich im Jahre 1897 aus Norwegen mitbrachte und die seitdem als Topfpflanze im Treibkasten kultivirt wurde, die Spalierform völlig aufgegeben; sie wächst jetzt ganz aufrecht und erinnert an eine sehr kleine Zwergform, etwa von *S. aurita*. Unter ähnlichen Verhältnissen hat *Saxifraga oppositifolia*, die im Hochgebirge nur kriechende Sprosse erzeugt, in Lund aufrechte, 6—10 cm lange Stengel hervorgebracht.

Diese Beobachtungen machen es recht wahrscheinlich, dass auch manche alpine Pflanzen, zumal Sträucher, bei niedriger Temperatur diageotropisch, bei höherer negativ geotropisch sind. Dass manche Arten in unsern botanischen Gärten sich dem Boden ebenso anschmiegen wie im Hochgebirge, dürfte in vielen Fällen darauf beruhen, dass das Wachsthum dieser Pflanzen auch in unsern Gärten zu einer Zeit stattfindet, wo die Temperatur noch niedrig ist. In anderen Fällen ist vielleicht der Diageotropismus erblich fixirt worden, sodass er nicht mehr von Temperaturschwankungen alterirt wird.

## Die durch Temperaturwechsel hervorgerufenen Bewegungen der Blütenstiele.

Es wurde schon im Vorigen auf die Untersuchungen von Vöchting<sup>1)</sup> hingewiesen, aus denen hervorgeht, dass die Blütenstiele der *Anemone stellata* durch Temperaturveränderungen innerhalb gewisser Grenzen zu eigenthümlichen Bewegungen veranlasst werden: bei steigender Temperatur richtet sich der Stiel empor, bei sinkender Temperatur krümmt er sich abwärts.

Meine Versuche beschränkten sich bis jetzt auf *Anemone nemorosa*, die, wie Vöchting vermuthet<sup>2)</sup> und soweit ich finden konnte, sich in dieser Beziehung ähnlich wie *A. stellata* verhält. Als Versuchsobjecte dienten mir eingetopfte Pflanzen, die abwechselnd höherer und niederer Temperatur ausgesetzt wurden.

Wenn nun *Anemone*-Pflanzen mit abwärts gekrümmten Stielen auf dem Klinostaten bei höherer Temperatur gedreht wurden, so erfolgte immer Geradestreckung der Blütenstiele. An diesen Bewegungen ist also der Geotropismus nicht betheiligt<sup>3)</sup>: es handelt sich hier offenbar um eine Art thermonastischer Bewegungen, die als physiologisch ungleichwerthig scharf von den vorher beschriebenen, auf geotropischer Reizumstimmung beruhenden Krümmungsbewegungen zu trennen sind.

Weitere Fälle dieser Art habe ich nicht genauer untersuchen können, weil mir in der relativ kurzen Zeit, wo solche Experimente ausgeführt werden können, nur ein einziger Klinostat zur Verfügung stand. Vermuthlich würde es sich zeigen, dass manche andere, äusserlich ähnliche Fälle wie *Tulipa silvestris*, *Ovalis Acetosella*, vielleicht auch *Taraxacum officinale* zu derselben physiologischen Kategorie wie *Anemone nemorosa* gehören.

1) Ueber den Einfluss der Wärme etc. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXI, p. 285.

2) l. c., p. 297.

3) Auch wenn man mit Noll annehmen wollte, dass gewisse plagiotrope Organe auf dem Klinostaten geotropische Krümmungen ausführen können, so kann doch in diesem Falle von derartigen Bewegungen keine Rede sein, weil bei höherer Temperatur der Blütenstiel doch als orthotropes, negativ geotropisches Organ reagiren würde, und dann gleich wie die horizontalen Sprosse von *Lamium*, *Holosteum* u. s. w. in der einmal gegebenen Richtung fortwachsen würde.

## Analoge Erscheinungen bei Laubblättern.

Schon Wittrock<sup>1)</sup> hat darauf hingewiesen, dass die Blätter mancher krautigen Pflanzen im Spätherbst und Winter im Bogen abwärts gekrümmt sind oder sich dem Boden dicht anschmiegen. Die Mechanik dieser Abwärtskrümmungen ist dann näher von Wille<sup>2)</sup> untersucht worden, welcher die Sache in folgender Weise erklärt: In den Stielen der betreffenden Blätter verlaufen Collenchymbündel, die auf der Unterseite stärker entwickelt sind als auf der Oberseite und durch den Turgor des Parenchyms im Zustande passiver Dehnung erhalten werden. Sobald nun in Folge niedriger Temperatur diese Spannung nachlässt, contrahiren sich die Collenchymbündel, und zwar die grösseren der Unterseite stärker als die kleineren der Oberseite; hiedurch kommt dann die Abwärtskrümmung zu Stande.

Ich bezweifle nicht, dass diese Erklärung für die von Wille näher untersuchten Fälle (*Geum urbanum* u. a.) zutrifft, doch möchte ich gleich hervorheben, dass sich manche Pflanzen in diesem Punkte ohne die Beihilfe der Collenchymbündel zu helfen wissen. Die grossen Blätter der *Sarifraga crussifolia* liegen im Spätherbst schlaff auf dem Boden ausgebreitet; ebenso im Frühling bei kaltem Wetter die Blätter von *Hyacinthus orientalis* u. a. Die hier wirksame Turgorer schlaffung ist aber hier ebenso wenig wie in den von Wille untersuchten Fällen eine Reizerscheinung, sondern beruht einfach auf der Unfähigkeit der Wurzeln, bei diesen niedrigen Temperaturen genügende Wasserquantitäten aufzunehmen. Es handelt sich also hier um rein physikalische Vorgänge, die allerdings in biologischer Hinsicht nützlich sein können, die aber mit Reizbewegungen gar nichts zu thun haben.

Wille bemerkt indessen selbst<sup>3)</sup>, dass man in einem Falle, und zwar bei *Androsace laetiflora*, die Ursache der Abwärtskrümmung darin zu suchen hat, dass die Oberseite des Blattes stärker wächst als die Unterseite, und auch Vöchting<sup>4)</sup> glaubt die Frage auf-

1) Botan. Centralbl., Bd. 16, p. 350.

2) Om de mekaniske Aarsager til at visse Planters Bladstilke krumme sig ved Temperaturer, der naerme sig Fryspunktet. Öfvers. af K. Vet. Akad. Förhandl. 1884, No. 2.

3) l. c., p. 82.

4) l. c., p. 51.

werfen zu sollen, „ob nicht an jungen Blättern bei sinkender Temperatur auch erhöhtes Wachstum der Oberseite eintrete“. Diese Vermuthung Vöchting's ist sicher für manche Fälle zutreffend. Die im Spätherbst hervorspriessenden, grundständigen Blätter von *Bellis perennis*, *Geranium pusillum*, *Oenothera biennis*, *Chelidonium majus*, auch die jüngeren Blätter von *Saxifraga crassifolia* u. a. wachsen zu dieser Zeit völlig horizontal und schmiegen sich dicht dem Boden an; bei höherer Temperatur erheben sie sich mehr oder weniger; die Blätter von *Bellis* nahmen sogar, als die Pflanze während einiger Wochen in einem Gewächshause bei 15–20° C gehalten wurde, genau die Vertikalstellung ein. In diesen Fällen handelt es sich sicher um durch Wachstumsvorgänge vermittelte Bewegungen. Dabei bleibt aber noch die Frage offen, ob wir es hier mit thermonastischen Bewegungen zu thun haben, oder ob eine durch den Temperaturwechsel bedingte Veränderung des Geotropismus vorliegt. Gewisse an *Bellis* gemachte Beobachtungen sprechen für die letztere Alternative, jedoch ergaben Klinostatenversuche, die zur Entscheidung der Frage angestellt wurden, bis jetzt noch keine eindeutigen Resultate. Am wahrscheinlichsten ist wohl, dass hier beiderlei Vorgänge unterstützend in einander greifen.

### III. Allgemeine Resultate.

#### Die biologische Bedeutung der Psychroclinie.

Aus den im Vorigen mitgetheilten Beobachtungen geht Folgendes hervor: Eine erhebliche Menge skandinavischer (und norddeutscher) Frühjahrspflanzen besitzen innerhalb gewisser Grenzen die Fähigkeit, je nach der Temperatur eine horizontale oder vertikale Wachstumsrichtung einzuschlagen. Insofern es sich um vegetative Sprosse handelt, beruht diese Veränderung der Wachstumsrichtung in allen näher untersuchten Fällen<sup>1)</sup> darauf, dass die Sprosse bei niederer Temperatur diageotropisch, bei höherer Tem-

1) Obschon ich keine Gelegenheit gehabt habe, mit Vöchting's Versuchspflanze (*Mimulus Tillingii*) zu experimentiren, und Vöchting selbst, der keine Klinostatenversuche gemacht, sich sehr zurückhaltend über die physiologische Natur der betreffenden Bewegungen äussert, so kann es doch kaum bezweifelt werden, dass es sich auch bei *Mimulus* um eine durch Temperaturänderung bewirkte Umstimmung des Geotropismus handelt.

peratur negativ geotropisch sind. Wir stehen also hier vor einem typischen Fall von dynamischer Anisotropie.

Dagegen werden die Bewegungen, welche durch Temperaturänderungen an den Blütenstielen veranlasst werden, wenigstens bei *Anemone nemorosa*, ohne Mitwirkung des Geotropismus ausgeführt und sind also rein thermonastischer Natur.

Der Uebergang von der Horizontallage zur Vertikalstellung geschieht an den Laubsprossen bei allmählich steigender Temperatur nicht mit einem Schlage, sondern continuirlich, sodass innerhalb gewisser Grenzen jedem Temperaturgrade eine bestimmte Lage des Sprosses entspricht.

Im allgemeinen sind diejenigen Laubsprosse, deren geotropische Reizstimmung durch Temperaturänderung beeinflusst wird, bei niedriger Temperatur mehr oder weniger epinastisch. Diese Epinastie erlischt völlig bei höherer Temperatur ( $+ 20^{\circ}$  C) und erreicht ihr Maximum bei Temperaturen dicht oberhalb des Nullpunktes.

Die bei niedriger Temperatur vorhandene Epinastie bewirkt, dass derartige Sprosse, wenn sie in der Wärme Vertikalstellung angenommen haben und dann bei niedriger Temperatur auf dem Klinostaten gedreht werden, Abwärtskrümmungen ausführen, welche in gewissen Fällen mit geotropischen Bewegungen verwechselt werden können, thatsächlich aber epinastischer Natur sind.

Im Dunkeln tritt auch bei niedriger Temperatur eine Veränderung der geotropischen Reizstimmung ein, sodass die im Lichte diageotropischen Sprosse negativ geotropisch werden.

Durch Anwendung geeigneter Temperaturen kann man die orthotropen Keimpflanzen von *Holosteum*, *Lamium* u. s. w. sich direct zu orthotropen, negativ geotropischen Pflanzen entwickeln lassen. Andererseits können diese Pflanzen, wenn sie bei niedriger Temperatur kultivirt werden, ihren ganzen Lebenscyclus als plagiotrope, diageotropische Pflanzen durchmachen.

Die Fähigkeit, je nach der Temperatur eine verschiedene Lage einzunehmen, bleibt in den meisten hierhergehörigen Fällen auffallend lange erhalten, sodass blühende Sprosse von *Lamium*, *Holosteum* u. s. w. fast in ihrer ganzen Länge krümmungsfähig bleiben. Hiermit in Zusammenhang steht die geringe Ausbildung, welche die verholzten Elemente in diesen Sprossen erfahren.

Die überwinternden Blätter mancher krautartigen Gewächse nehmen im Winter eine horizontale Stellung ein, sodass sie dem

Boden dicht angeschmiegt werden. Obwohl die Erklärung Wille's, nach welcher diese Abwärtskrümmung durch Turgorer schlaffung und Contraction passiv gespannter Collenchymstränge erfolgt, für bestimmte Fälle richtig sein mag, so ist es andererseits eine leicht zu constatirende Thatsache, dass die betreffenden Abwärtskrümmungen in vielen Fällen durch Wachstumsprocesse zu Stande kommen.

Die von Vöchting eingeführte Bezeichnung Psychroklinie umfasst eine Reihe von Erscheinungen, welche zweifelsohne dieselbe biologische Bedeutung haben, in physiologischer Hinsicht aber keineswegs gleichwertig sind. Als physiologischer Terminus wird wohl dieser Ausdruck am besten aufzugeben sein, falls man die Bezeichnung nicht eben für solche Fälle reserviren will, wo thatsächlich die Temperatur eine Umstimmung des Geotropismus herbeiführt. Man würde dann bei *Lysimachia*, *Rubus* u. s. w. per analogiam von Photoklinie als Gegensatz zum Phototropismus, in anderen Fällen vielleicht von Hydroklinie resp. Hydrotropismus reden können. Will man eine derartige Terminologie nicht acceptiren, so wird wohl die Bezeichnung Psychroklinie nur als biologische Sammelrubrik zu gebrauchen sein.

Die im Vorigen behandelten Pflanzen, deren Geotropismus durch Temperaturänderungen beeinflusst wird, sind fast ausschliesslich Frühjahrspflanzen, welche ihre Entwicklung vor dem Eintritt der warmen Jahreszeit völlig abgeschlossen haben<sup>1)</sup>. Verschiedene Umstände sprechen indessen dafür, dass psychroklinische Eigenschaften auch anderen Pflanzen innewohnen, bei denen sie normaler Weise nicht zur Geltung kommen.

Die Stengel einer blühenden *Veronica scrypyllifolia* sind bekanntlich zum grossen Theile kriechend oder niederliegend, oberwärts aber aufsteigend, mit vertikal aufrechtstehendem Blütenstand. Man fasst wohl in diesen und ähnlichen Fällen die Aenderung der Wachstumsrichtung meistens als einen Ausdruck temporärer resp. organischer Anisotropie auf. Eine Beobachtung, die ich gelegent-

1) Ueber die Verbreitung und sonstigen Lebensverhältnisse des *Mimulus Til-lingii* Rgl. macht Vöchting keine Angaben; nach Index Kewensis soll diese Art mit *M. luteus* identisch sein.

lich im botanischen Garten zu Lund gemacht habe, macht es indessen sehr wahrscheinlich, dass es sich auch hier um einen Fall von Psychroclinie handelt. Im Februar dieses Jahres (1902) fand ich zufällig auf freiem Lande zwei recht kräftige Individuen dieser Pflanze, deren Keimung offenbar eine erhebliche Verspätung erlitten und die in voller Blüthe vom Winter überrascht worden waren. Sämmtliche Stengel und auch die 4—5 cm langen Blütentrauben hatten eine völlig horizontale Lage eingenommen; nur das oberste, etwa 5 mm lange Stück der Blütenstandachse zeigte eine deutliche Aufwärtskrümmung; alle Blätter waren mit ihren Spreiten zweizeilig orientirt. Von einer Depression durch Turgorerschaffung konnte hier keine Rede sein; es war augenscheinlich, dass die niedrige Temperatur nicht nur in den vegetativen Sprossen, sondern auch in den Blütenstandachsen Diageotropismus hervorgerufen hatte.

Auf Grund solcher Erfahrungen kann man die Frage aufwerfen, ob nicht in manchen anderen Fällen, wo man die im Sommer eintretende Aufrichtung des Stengels oder der Blütenstandachse als temporäre oder organische Anisotropie auffasst, thatsächlich eine durch die Temperatur bewirkte (dynamische) Anisotropie vorliegt. Obwohl diese Annahme für manche Fälle zutreffen dürfte, so darf man doch, wie übrigens auch Vöchting betont, den Einfluss der Temperatur auf die Sprossrichtung nicht überschätzen. Um nun ein recht bezeichnendes Beispiel vorzuführen, so sind die Schösslinge der *Rubi corylifolii* und auch mancher hochwüchsigen *Rubi* (*R. polyanthemus* Lindeb., *R. Radula* Whe., *R. villicaulis* Koehl. u. s. w.) im Frühling, wenn sie aus der Erde hervortreten, negativ geotropisch, werden aber nach verhältnissmässig kurzer Zeit diageotropisch; im Herbst (Ende September, Anfang October) krümmen sich die Schösslinge abwärts und bohren sich in den Boden hinein. Diese Abwärtskrümmung ist, wie ich gefunden habe, eine rein geotropische, steht aber in keinem Zusammenhang mit der im Herbst stattfindenden Temperaturerniedrigung, indem Schösslinge, die Ende September in ein warmes Gewächshaus eingeführt wurden, ebenso rasche und energische Abwärtskrümmungen ausführten wie die im Freien befindlichen Sprosse. In dem *Rubus*-Schössling haben wir also ein Organ, das unabhängig von äusseren Verhältnissen succesive alle Arten des Geotropismus aufzeigt und also ein sehr hübsches Beispiel von temporärer Anisotropie abgiebt.

---

Vom biologischen Gesichtspunkte müssen die in diesem Aufsatze abgehandelten Richtungsbewegungen als sehr rationell bezeichnet werden. Vöchting weist darauf hin, dass „je dichter die Organe dem Boden angeschmiegt sind, um so kleiner ist ihre Wärme ausstrahlende Oberfläche, um so geringer daher die Gefahr des Erfrierens“. Besonders im zeitigen Frühjahr, wo die Pflanzen tagsüber oft erheblich erwärmt werden, in der Nacht aber bei unbedecktem Himmel durch Strahlung stark abgekühlt werden, ist die kriechende Wuchsform der Sprosse in dieser Hinsicht zweifelsohne von einschneidender Bedeutung.

Die dem Boden angeschmiegte Lage der Organe gewährt der Pflanze auch einen willkommenen Schutz gegen zu starke Transpiration. Wenn man im Frühling abgeschnittene Zweige von *Lamium*, *Holosteum*, *Veronica* u. s. w. in ein warmes Zimmer bringt, so ist man erstaunt darüber, wie schnell die Blätter und Sprosse welken. Die mikroskopische Untersuchung ergibt auch, dass die betreffenden Pflanzentheile gar keine anatomischen Strukturverhältnisse zeigen, die als Transpirationsschutz dienen könnten: die Epidermis der Blätter ist beiderseits sehr dünn, schützende Haar- oder Wachsüberzüge fehlen, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt und das Mesophyll sehr locker gebaut; bei *Holosteum* ist sogar das Palissadenparenchym so locker gebaut, wie ich es bei keiner anderen skandinavischen Pflanze gesehen habe. Da nun bekanntlich ein gefrorener Boden in physiologischer Hinsicht mit einem wasserfreien gleichwerthig ist, so muss es natürlich für diese zeitigen Frühjahrspflanzen von grösster Bedeutung sein, gegebenen Falles ihre Sprosse und Blätter dem Boden anschmiegen und in dieser Weise die Transpiration herabsetzen zu können<sup>1)</sup>.

Für die überwinternden Pflanzen dieser Kategorie kommt noch in Betracht der Schutz, den die kriechende Lage der Pflanze gegen den Druck der schmelzenden Schneemassen gewährt. Die *Lamium*-Pflanzen z. B., deren Sprosse schon im Herbst eine gewisse Länge erreicht haben, würden den Winter sicher nicht überleben, falls sie in aufrechter Stellung eingeschneit würden, weil sie dann vom Drucke der schmelzenden Schneemassen völlig zerbröckelt werden müssten. Es ist übrigens in dieser Beziehung bemerkenswerth, dass

---

1) Sechs *Lamium*-Triebe, welche Mitte April (im Freien) in aufrechter Lage fixirt wurden, gingen in zwei Wochen alle zu Grunde, allem Anschein nach in Folge zu starker Transpiration.



in Skandinavien sämmtliche wintergrüne Pflanzen entweder dicht am Boden dahinkriechen (*Lunium*, *Senecio*, *Linnaea*, *Oxyrocus* u. s. w.) oder grundständige Blätter besitzen (*Pyrola*, manche zweijährige Pflanzen), oder die Blätter haben Nadelform resp. nadelähnliche Gestaltung angenommen (Nadelhölzer, *Erica*, *Sedum*). Es steht dies offenbar damit in Zusammenhang, dass aufrechte Pflanzen mit wohlentwickelten Blattspreiten aus dem eben angeführten Grunde im nordischen Klima nicht existenzfähig sind<sup>1)</sup>.

Was schliesslich die bei niedriger Temperatur eintretende Epinastie betrifft, so liegt auch ihre biologische Bedeutung auf der Hand. Erstens werden die Sprosse dadurch dem Boden dichter angepresst, und zweitens werden sie durch die Epinastie dazu befähigt, bei kaltem Wetter sich auch einem etwas abschüssigen Boden anzuschmiegen. Das Eingreifen der Epinastie bei niedriger Temperatur erscheint um so wünschenswerther, als die geotropischen Reizvorgänge bei Graden dicht an dem Nullpunkte jedenfalls sehr verlangsamt werden, und nach den neuesten Befunden Haberlandt's<sup>2)</sup> die geotropische Perceptionsfähigkeit bei so niedrigen Temperaturen völlig erlöschen kann.

1) Eine hübsche Illustration zu dem im Texte Gesagten liefern einige Beobachtungen, die ich im botanischen Garten zu Lund an drei *Evonymus*-Arten (*E. radicans*, *E. angustifolius* und *E. japonicus*) gemacht habe. Von diesen Arten hat *E. radicans* kriechende Aeste und breite Blätter, *E. angustifolius* wenigstens theilweise aufrechte Triebe und sehr schmale, fast nadelartige Blätter; beide Arten überwintern ganz unbeschädigt im Freien. *Evonymus japonicus*, mit aufrechten Trieben und ziemlich grossen, breiten Blättern, vertrug die Winterkälte im Freien ohne Schaden, wurde aber Ende Februar durch den Druck des beim Aufthauen zusammensinkenden Schnees ganz zerbröckelt.

2) Haberlandt, Ueber die Statolithenfuction der Stärkekörner. Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch., Jahrg. 20, Heft 3, p. 193—195.

## Figuren - Erklärung.

### Tafel IV.

- Figur I, II. Junge *Holosteum*-Kulturen bei niedriger Temperatur.  
 Figur III. Aeltere " -Kultur " " "  
 Figur IV. *Holosteum*-Kultur bei höherer Temperatur.  
 Figur V. *Lamium purpureum*, bei höherer Temperatur erwachsene, orthotrope Pflanze.

### Tafel V.

- Figur I. *Lamium purpureum*, Kultur im Freien Anfang April; einige Sprosse sind epinastisch nach unten gekrümmt (niedrige Temperatur).  
 Figur II. Dieselbe Kultur wie in Fig. I, von oben gesehen.

### Tafel VI.

- Figur I. *Lamium purpureum*, im Freien Anfang Mai (niedrige Temperatur, doch etwas höher wie in Fig. I, Taf. V).  
 Figur II. Dieselbe Pflanze wie in Fig. V, Taf. VI, nach vierstündigem Aufenthalt im Freien bei niedriger Temperatur.  
 Figur III. *Lamium purpureum*, bei höherer Temperatur erwachsene Pflanze mit orthotropen aufrechten Zweigen nach dreitägiger Rotation auf dem Klinostaten im Freien bei niedriger Temperatur.







I



II





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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Lidforss Bengt

Artikel/Article: [Ueber den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen. 343-376](#)