

MORPHOLOGIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER PFLANZEN.

VON

W. BENECKE.

I. ALLGEMEINER TEIL.

„Betrachten wir eine Pflanze, insofern sie ihre Lebenskraft äußert“, — so sagt Goethe in seiner „Metamorphose der Pflanze“, — „so sehen wir dies auf doppelte Weise geschehen, zuerst durch das Wachstum, indem sie Stengel und Blätter hervorbringt, und sodann durch die Fortpflanzung, welche in dem Blüten- und Fruchtbau vollendet wird.“ Und in der Tat, es ist allbekannt, daß wir bei Beobachtung der Pflanzengestalten, die uns auf Erden vor Augen treten, in der Mehrzahl der Fälle unschwer zweierlei Glieder an ihnen wahrnehmen können; die einen Glieder dienen dem Pflanzenindividuum selbst, besorgen seine Ernährung, verleihen ihm Festigkeit, stählen es im Kampf ums Dasein, das sind diejenigen, welche die Wissenschaft als die vegetativen Glieder, die Vegetationsorgane des Pflanzenkörpers bezeichnet. Die andern, von jenen hervorgebracht und ihre Entwicklung krönend, stehen im Dienste der Fortpflanzung, es sind die fruktifikativen Glieder, die Fruktifikationsorgane des Pflanzenkörpers. — Wenn es nun unsere Aufgabe ist, auf den folgenden Blättern die Lehre von der Pflanzengestalt in großen Zügen zu behandeln, so müßten wir, um vollständig zu sein, die vegetativen und die fruktifikativen Teile in gleicher Weise berücksichtigen. Tatsächlich aber wollen wir den ersteren unser Hauptaugenmerk zuwenden, denn wir können sie darstellen, ohne daß wir uns allzusehr in Einzelheiten verlieren, während eine eingehende Behandlung der letzteren leicht allzuweit von allgemeinen Fragen abführen und auf eine Darstellung des ganzen Pflanzensystems mit seinen zahlreichen Klassen, Reihen, Familien hinauslaufen müßte.

Umgrenzung
der Aufgabe

Freilich, eine scharfe Grenze zwischen vegetativen und fruktifikativen Gliedern vermögen wir ebensowenig zu ziehen, als die Natur selbst es tut. Bemerkt doch auch der Laie, daß es Übergangsformen zwischen beiden gibt, und redet er doch von „vegetativer Fortpflanzung“, wenn er sieht, daß eine Erdbeerpflanze, statt sich durch Samen fortzupflanzen, Ausläufer treibt, an deren Ende neue Pflänzchen entstehen, oder wenn er die Bildung von Brutzwiebeln an einer Zwiebel zu beobachten Gelegenheit hat. Auch werden wir selbst im Verlaufe unserer Darstellung noch hören, daß es oft nur von

zufälligen äußeren Bedingungen oder von experimentellen Eingriffen abhängt, ob die jugendliche Anlage eines Organs endlich in den Dienst des vegetativen Lebens oder der Fortpflanzung tritt. Somit werden wir denn, wiewohl die Vegetationsorgane uns in erster Linie interessieren sollen, doch auch die Fortpflanzungsorgane, allerdings nur ergänzungsweise, zu behandeln haben.

Wenn wir dann noch betonen, daß wir auf den folgenden Blättern im wesentlichen nur diejenigen Pflanzengestalten besprechen, welche man mit bloßem Auge erkennen kann, daß wir die mikroskopisch kleinen Pflänzchen aber nur insoweit berücksichtigen, als es nötig ist, um die Gestalten der höheren, größeren Gewächse von jenen ableiten zu können, und im übrigen die genauere Betrachtung der mikroskopischen Pflanzenwelt der „Zellen- und Gewebelehre“ der Pflanzen überlassen, haben wir unser Thema umgrenzt.

Weitgehende
Entwicklung der
Körperober-
fläche bei den
Pflanzen.

Auch ein naturwissenschaftlicher Laie, der sich nur behufs oberflächlicher Aneignung biologischer Kenntnisse der Beobachtung der lebenden Formen zuwendet und die verschiedenen Gestalten der Pflanzenwelt betrachtet, wird schon bald zu der Einsicht geführt werden, daß ein besonderes Bauprinzip die meisten pflanzlichen Formen beherrscht: Das Prinzip möglichst weitgehender Entwicklung der Körperoberfläche; und er wird auch ohne weiteres einsehen, daß hier ein grundlegender Gegensatz zwischen der Ausgestaltung der Pflanzen und der Organisation der höheren Tiere mit ihren massigen Gliedmaßen vorliegt. Und jenes Streben, — dieser Ausdruck ist hier wie später natürlich nur bildlich gemeint, — nach möglichst vollkommener Entwicklung der Oberfläche gilt, wie sich weiter zeigt, für Pflanzen von ganz verschiedener Entwicklungshöhe und für Pflanzen von denkbar verschiedenen Standorten. Mag man, am Meeresstrand wandelnd, den zierlichen, rotgefärbten Röhrentang (*Polysiphonia*), den schon etwas kräftiger entwickelten, gleichfalls den Rotalgen zuzurechnenden Rippentang (*Delesseria*) (Fig. 1), mag man den weitaus derberen braunen Blasentang (*Fucus vesiculosus*) oder ein Exemplar des mächtigen Blattanges (*Laminaria*) von den zur Ebbezeit trocken liegenden Felsen abpflücken und betrachten, oder ist man gar in der glücklichen Lage, jene gewaltigen, aus braunen Algen bestehenden Tangwälder der antarktischen Meere in Augenschein nehmen zu können, das genannte Prinzip der Oberflächenentfaltung wird einem nicht weniger deutlich entgentreten, als bei der Betrachtung einer Flechte, die als dünnes, blatt- oder krustenförmiges Lager Steine und Baumrinden überzieht oder als Sträuchlein am Boden wächst, oder bei der Untersuchung eines Moospflänzchens des Waldbodens. Und was für alle die eben genannten, im Pflanzensystem an niedriger Stelle stehenden Gewächse gilt, trifft nicht minder zu für höhere, komplizierter organisierte Pflanzen, für die Kräuter und Stauden, die Sträucher und Bäume unserer Wiesen und Wälder. Mehr oder minder lange Streckung der Glieder, reichliche Verzweigung, blattförmige Ausgestaltung bestimmter Teile wirken allein oder miteinander vereint darauf hin, das besagte Ziel in mehr oder

minder vollkommener Weise zu erreichen. Und was wir soeben für die unserem Auge ohne weiteres zugänglichen oberirdischen Teile der Pflanzen sagten, hat auch Gültigkeit für die Wurzeln, zeigen doch auch sie das Streben nach weitgehender Zerteilung ihres Körpers und Vergrößerung der äußeren Oberfläche.

Allerdings, nicht ganz im selben Maß ist die mächtige Entwicklung der Oberfläche im Vergleich zum Rauminhalt bei allen Teilen einer Pflanze durchgeführt. Wir brauchen ja nur auf knollen- oder rübenförmige Organe hinzuweisen, brauchen nur an die massigen Stämme der Kakteen oder die fleischigen Blätter der Fettkräuter oder anderer Kinder heißer Gegenden uns zu erinnern; es genügt der Anblick eines gewaltigen Baumriesen, um zu zeigen, daß hier jenes Prinzip nicht für alle Teile, in erster Linie für die Krone, weniger für den Stamm gilt. Und wenn wir, um noch ein Beispiel aus einer ganz anderen Gegend des Pflanzenreichs zu wählen, an einen Hutpilz denken, so könnten wir meinen, daß von einem Streben nach Vergrößerung der äußeren Körperoberfläche hier fast gar nichts zu merken sei, wenn wir uns nicht darüber belehren ließen, daß der massige Hut nur der Fruchtkörper des Pilzes ist, während das vegetative Leben sich in einem äußerst fein verzweigten Fadensystem abspielt, welches im Erdboden oder in dem vom Pilz befallenen Baumstamm dahinkriechend, das Prinzip der



Fig. 1. *Delesseria sanguinea*, der Rippentang oder Wasserampfer. $\frac{1}{2}$ der nat. Gr. Nach STRASBURGER.

Oberflächenvergrößerung in um so höherem Maße zur Schau trägt, als der Hut es vermissen läßt. Tatsächlich wird man nur in einer verhältnismäßig geringen Zahl von Fällen im strengen Gegensatz zu dem eben Ausgeführten finden, daß der gesamte Körper einer Pflanze eine möglichst geringe Körperoberfläche bei gegebenem Rauminhalt aufweist, d. h. sich der Kugelgestalt annähert. Das gilt, um nochmals auf die Meeresalgen zurückzukommen, beispielsweise von einigen grünen Algen, die der Besucher des Mittelmeers kennen zu lernen Gelegenheit hat und die ihm in der Form mehr oder minder rundlicher Polster oder ähnlicher Gebilde erscheinen.

Somit dürfen wir daran festhalten, daß jene Fälle, in welchen lediglich massige Körperentwicklung bei einer Pflanze oder ihren Teilen sich zeigt, zu den Ausnahmen gehören; es wird später noch eine unserer wichtigsten Aufgaben sein, zu untersuchen, inwieweit wir solche Ausnahmen als Ausfluß einer eigenartigen Organisation hinnehmen müssen, inwieweit wir sie andererseits, als durch besondere Standortsverhältnisse bedingt, unserm Verständnis näher

Beziehungen
zwischen
Körpergestalt
und Lebensweise
(Ernährung)
der Pflanzen.

bringen können. — Vor dieser Frage erhebt sich aber naturgemäß die andere, ob jene bei der Mehrzahl der Pflanzen sich uns aufdrängende mächtige Oberflächenentwicklung in Beziehung gesetzt werden kann zu den Lebensbedürfnissen der Pflanzen, und es gehört nur ein geringes Maß von naturwissenschaftlichen Kenntnissen dazu, um diese Frage mit ja beantworten zu können: Die Bedeutung der grünen Pflanze für den Kreislauf der Stoffe in der Natur besteht ja darin, daß sie aus anorganischen Stoffen, d. h. aus den Nährsalzen, welche der Boden ihren Wurzeln darbietet, und aus der Kohlensäure (Kohlendioxyd), welche die Atmosphäre ihren Blättern zuträgt, organische Stoffe aufbauen, von welcher letzteren alle anderen Wesen sich ernähren, und jene anorganischen Nährstoffe pflegen in der Umgebung der Pflanze recht dünn gesät zu sein. Je größer ihre Oberfläche ist, um so leichter wird sie offenbar in der Lage sein, sich diese ihre Nährstoffe in genügender Menge einzuverleiben. Denn anders als höhere Tiere besitzen die Pflanzen nicht nur eine einzige Eingangspforte für die Nahrung, vielmehr sind ihre Blätter mit tausenden solcher besetzt, und die ganze Oberfläche der gesamten Spitzen ihrer Saugwurzeln, die noch durch die Ausbildung von Wurzelhaaren eine mächtige Vergrößerung erfährt, ist befähigt zur Resorption der Nährsalze des Bodenswassers. Gleiches gilt auch für die untergetaucht lebenden Wasserpflanzen, die vermittels ihrer gesamten Oberfläche Nährstoffe aus dem Wasser aufnehmen. — So ist denn der Sinn der Gestalt der höheren Pflanzen einmal darin zu suchen, daß eine tunlichste Vergrößerung der Nährstoffe aufnehmenden Oberfläche angestrebt wird; wie jedermann weiß, kommt aber noch ein weiterer wichtiger Punkt hinzu, die Blätter der Pflanzen bedürfen des Lichtes zu ihrer Ernährung, sie müssen durchstrahlt werden, um ihrer Funktion nachkommend, die Energie des Lichtes umzusetzen in die chemische Energie der organischen Stoffe, welche sie aus der Kohlensäure bilden, und auch diesem Bedürfnis wird offenbar durch möglichst wenig massige Entwicklung am besten Rechnung getragen. Und wenn wir sehen, daß jener oben genannte Hutpilz an seinen oberirdischen Organen keinerlei Streben nach möglichster Entwicklung der Oberfläche zeigt, so ist das damit zu erklären, daß er, anders als grüne Pflanzen, das Licht nicht zur Ernährung braucht; für ihn ist es nicht erforderlich, daß die Zellen seines Körperinneren durchleuchtet werden, ihm kommt es vielmehr nur auf Vergrößerung der die Nährstoffe aufnehmenden Teile an, und wir hörten schon, daß diese Aufnahme von den unter weitgehender Zerteilung im Boden dahinkriechenden Pilzfäden besorgt wird. — So kommen wir denn zu dem Schlusse, daß es das Streben nach Vergrößerung der Nährstoffe resorbierenden Flächen einerseits, das Streben nach günstigen Beleuchtungsbedingungen bei den auf das Licht angewiesenen Pflanzen andererseits ist, welches uns die Ausgestaltung der Pflanzen verständlich macht; ein Streben, das begreiflicherweise mit andern Bedürfnissen, dem Bedürfnis nach Festigkeit, nach Schutz vor Verwelken usw. vielfach in Widerstreit tritt und sich uns darum, je nach der Organisation und dem Standort der Pflanze, mehr oder weniger rein und ungetrübt zeigt.

Mit der eben kurz geschilderten Anpassung der Gestalt an die Nahrungsaufnahme erklärt sich auch eine weitere allbekannte Besonderheit, die den meisten Pflanzen im Gegensatz zu den höheren Tieren eignet: Bei ihrer enormen Oberfläche können sie ohne Schaden die Nährstoffe „an sich herankommen“ lassen, ein Aufsuchen derselben findet nur in beschränktem Maße statt, insofern z. B., als die Wurzeln durch ihr fortschreitendes Längenwachstum den Boden nach Nährsalzen absuchen. Tiere andererseits, die auf das Verschlingen fester Nahrungsbrocken angewiesen sind, müßten, abgesehen von einigen Ausnahmen, verhungern, wenn sie wie die Pflanzen festgewurzelt wären und ihrer Beute nicht nachstellen könnten.

Wir können hier solchen Gedankengängen, die uns zu weit in das Gebiet der Ernährungslehre hinüberführen würden, nicht weiter folgen. Fragen wir statt dessen, nachdem wir uns in ganz allgemeinen Zügen über die Gestaltung der Pflanzen in ihrer Gesamtheit unterrichtet haben, ob jene von uns festgestellte Ähnlichkeit im Aufbau auch dann zu Recht bestehen bleibt, wenn wir, etwas tiefer eindringend, den Bau der Pflanzen genauer analysieren und zuerst einmal die Frage aufwerfen, ob wir die Glieder, die den Pflanzenleib aufbauen, in verschiedene Kategorien einteilen können und ob sich diese Kategorien bei allen Pflanzen, seien es einfacher, seien es komplizierter gebaute, wiederfinden können. Rufen wir uns also den Aufbau der Vertreter der verschiedenen großen Klassen des Pflanzenreichs ins Gedächtnis zurück! Jedermann weiß, daß man am Körper aller oder doch der meisten höheren Gewächse als Glieder erstens den Stengel, zweitens die seitlich daran sitzenden Blätter und drittens die Wurzeln beobachten kann. Indem man Stengel und Blätter unter der Bezeichnung Sproß (Kormus) zusammenfaßt, nennt man die höheren Gewächse, denen die besagte Gliederung zu eigen ist, auch die Sproßpflanzen oder die Kormophyten. Man wird vielleicht geneigt sein, als vierte Kategorie von Gliedern neben Stengel, Blätter, Wurzeln noch die Blüten zu stellen. Doch wird man sich darüber belehren lassen, daß die Blüte nichts weiter ist als ein, meistens freilich stark gestauchtes, Stengelstück mit seitlich daran sitzenden Blättern besonderer Art, die von den grünen Laubblättern sich gestaltlich stark unterscheiden, wie sie denn auch eine ganz andere Aufgabe im Haushalt der Pflanzen zu erfüllen haben, als jene. Der Laie redet ja schon von Kelchblättern und Kronblättern und wird darum wohl auch damit einverstanden sein, daß man die anderen Glieder der Blüte, also vor allen die Staubgefäße und den Stempel, gleichfalls als Blätter von eigenartig abweichender Gestalt auffaßt und als Staubblätter bzw. als Fruchtblätter bezeichnet.

Sproßpflanzen
oder
Kormophyten.
Stengel, Blatt,
Wurzel.

Zu den Kormophyten würden wir nun zu rechnen haben zunächst alle Blütenpflanzen, oder, wie wir auch sagen können, Samenpflanzen, sodann die Farnkräuter, bei welchen man die genannten Glieder meistens ebenfalls ohne Schwierigkeiten unterscheiden kann. Von einfacher gebauten Pflanzen rechnen wir dann noch zu den Kormophyten viele Moose mit ihren Stämmchen und Blättern, die den Sproß bilden und ihren feinen Haarwürzelchen,

die wir mit den Wurzeln der Blütenpflanzen vergleichen können. Drängt sich uns somit eine weitgehende Ähnlichkeit im Bau der verschiedenen Kormophyten auf, so werden wir, wie gleich hier betont sein mag, in vielleicht noch höherem Maße gefesselt durch die weitgehenden Abwandlungen, die uns die genannten drei Grundformen bei den verschiedenen Vertretern der Kormophyten zeigen. So schon durch die oft so gewaltigen Größenunterschiede. Wenn man zunächst ein Moos und irgend eine Blütenpflanze vergleicht, und dabei braucht man nicht einmal ein besonders kleines Laubmoos einerseits und eine kalifornische Riesenzypresse andererseits ins Auge zu fassen, so wird man sich vielleicht angesichts der Unterschiede in der Gestalt und Organisationshöhe nicht mit Unrecht fragen, ob jene bei beiden sichtbare Gliederung in Stengel, Blätter und Wurzeln nicht eine, sagen wir kurz „zufällige“, Ähnlichkeit ist. Aber auch, wenn wir uns innerhalb der Blütenpflanzen selbst umsehen, bei welchen die Wiederkehr jener drei Grundformen doch sicher nicht zufällig ist, sondern auf ein geheimes „Gesetz“ deutet, das wir später kennen lernen werden, nimmt uns die weitgehende Plastizität der Gestalten in Anspruch. Man braucht nur das Stämmchen einer Vogelmier mit dem Stamm eines Mammutbaumes, diesen mächtigen Strebepfeiler mit dem seilartig dünnen Stengel einer Liane, etwa einer Schlingpflanze des Tropenwaldes und diesen hinwiederum mit der gestauchten Achse eines Löwenzahns oder einer anderen sogenannten stengellosen Pflanze zu vergleichen, um sich vor Augen zu führen, wie weitgehend die Natur die Grundform des Stengels ummodelln kann. — Bei manchen Kormophyten können bestimmte Organ-kategorien unterdrückt sein. Bei bestimmten Wasserpflanzen können die Wurzeln fehlen, desgleichen bei gewissen Schmarotzerpflanzen diese oder die Blätter. Auch bei Kakteen fehlen flächenförmig entwickelte Blätter, weitere Beispiele dafür wären leicht zu finden. Trotz alledem aber ist es meistens leicht zu sehen, daß ein einigendes Band den Körperbau der Kormophyten umschlingt.

Lagerpflanzen
oder
Thallophyten. In Gegensatz zu den Kormophyten treten die Thallophyten, welche sich im Pflanzensystem an jene nach unten anschließen. Hier vermischen wir in den meisten Fällen eine so typische Gliederung des Körpers in Stengel, Blätter und Wurzeln, wie sie uns bei den Kormophyten entgegentrat; statt ihrer sehen wir vielfach eine lagerförmige Ausbildung des Körpers, einen sogenannten Thallus, daher der eben genannte Name für diese niederen Pflanzen.

Zu den Thallophyten werden gerechnet die im einzelnen so überaus mannigfach ausgestalteten Pilze und Algen sowie die Flechten, deren genauere Betrachtung uns später noch obliegen wird.

Vergleichende
Betrachtung des
Körperbaues der
Kormo- und
Thallophyten. Einen besonderen Reiz gewährt es nun zu verfolgen, daß ungeachtet der Verschiedenheit im Aufbau der Thallophyten und Kormophyten doch eine stattliche Zahl der ersteren in ihrem Körperbau deutliche Anklänge an den der Kormophyten zeigt; betrachten wir z. B. von Thallophyten abermals die Meeresalgen, und sehen wir uns etwa den oben schon genannten Rippen-

tang (*Delesseria*) an, so können wir bei ihm ohne Schwierigkeiten, nicht anders wie bei einem Kormophyten, stengelartige im Querschnitt mehr oder minder genau runde Teile wahrnehmen, an welchen flache, d. h. blattartige Gebilde daran sitzen; ähnliches würden wir, nur in größeren Dimensionen bei einem Blatttang, *Laminaria*, wahrnehmen. Bei anderen Algen, etwa beim Röhrentang oder bei den bekannten durch ihre ebenmäßige Ausbildung uns auffallenden Armleuchteralgen (Fig. 2), deren Wiesen wir im süßen oder Brackwasser in einiger Entfernung unter der Oberfläche zu beobachten so oft Gelegenheit haben, fehlen zwar blattähnlich verbreiterte Anhangsorgane der Stengel, gleiches begegnet uns aber auch bei bestimmten, von der Norm abweichenden Kormophyten, etwa dem Spargelkraut, bei welchem flächenförmige Blätter bis fast zum Schwinden reduziert sind. Andererseits fehlen umgekehrt bei anderen Algen, so beim Blasentang, walzenförmige Glieder, und der ganze Thallus ist abgeflacht; aber auch dafür bieten uns die Kormophyten Gegenstücke, z. B. im Feigenkaktus. Und auch wurzelähnliche Organe fehlen bei Thallophyten nicht; sitzen doch die genannten Tange mit wurzelartigen Klammerorganen an Felsen so fest, daß man beim Versuch, sie loszureißen, meist eher die Pflanze durchreißen wird, als daß es gelingt, sie von ihrer Unterlage zu trennen. Echte Wurzeln, das wollen wir hier indes gleich betonen, welche gleiche Gestalt und Funktion wie die Wurzeln der höheren Kormophyten haben, fehlen allerdings den Thallophyten, — haben wir solche doch auch schon bei den einfachsten Kormophyten, den mit Stengel und Blättern ausgestatteten Moosen, vermißt.



Fig. 2. Die Armleuchteralge *Chara crinita*. Links Ende eines Sprosses in natürlicher Größe. Rechts ein Kurztrieb, 6fach vergr. o Oogonien. a Antheridienstände. Nach SCHENCK.

So kann man denn, wie sich zeigt, unschwer Parallelen ziehen zwischen dem Bau von größeren Algen und Kormophyten, wird aber vielleicht des Glaubens leben, daß keine so weitgehenden Ähnlichkeiten aufzufinden sein könnten zwischen anderen Thallophyten, nämlich den Pilzen mit ihrer so weit abweichenden Organisation und Lebensführung und zwischen Kormophyten. Diese Meinung trifft nun wohl insofern zu, als kein Pilz sich dazu aufschwingt, seinen Körper in Wurzel, Stengel und Blätter zu gliedern, eine Gliederung, die für ihn auch keine Bedeutung haben würde. Um so interessanter aber ist es, konstatieren zu können, daß manche Blütenpflanzen, deren Ver-

wandte kormophytisch gebaut sind, gestaltlich bis zu den Pilzen hinabsinken, d. h. ihre Vegetationsorgane vollkommen thallusartig, und zwar in Form von Strängen, ähnlich dem Körper von Pilzen ausbilden; das sind eigenartige, in Holzgewächsen schmarotzende höhere Pflanzen, auf die uns der Schluß unserer Betrachtungen wieder zurückführen wird, und deren vegetative Teile den Körper ihrer Wirtspflanzen durchwuchern nicht anders als die Pilzfäden eines Pilzes den von diesem befallenen Baumstamm.

„Sondergebilde“
am Körper der
Thallo- und
Kormophyten.

Aber noch weiter können wir die Vergleichung des Baues der Kormophyten und Thallophyten treiben. Sehen wir uns die ersteren nochmals genauer an, so fällt uns auf, daß wir mit Anführung von Stengel, Blatt und Wurzel die Organe, die sie ausbilden, offenbar noch nicht erschöpfend benannt haben. Wer sich einmal an einem Rosenstachel verletzt hat, kennt anderweitige Teile der Kormophyten aus eigener Erfahrung, und wer versucht, eine Schmarotzerpflanze, vielleicht die Flachsseide, vom Stengel ihres Wirts loszulösen, kann sich unschwer davon überzeugen, daß sie demselben mit Saugorganen aufsitzt, die ebenfalls weder Wurzeln, noch Stengel, noch Blätter sind, vielmehr Teile von besonderem Bau und besonderer Funktion. Man hat solche Teile als Sondergebilde, Emergenzen oder Anhangsorgane den Stengeln, Blättern, Wurzeln gegenübergestellt. Zu ihnen kann man auch gewöhnliche Haare, Wollhaare, Brennhaare usw. rechnen, wenn man will. Beobachten wir nun aufmerksam den Körper von Meeresalgen oder anderen Thallophyten, so können wir uns davon überzeugen, daß auch diesen Haare oder ähnliche Sondergebilde nicht fehlen, sondern in den Dienst der verschiedensten Funktionen treten und in ihrer Ausbildung ganz von den Außenbedingungen abhängen. Ebenso wie bei gewissen Kormophyten die Dichte des Haarkleides, das sie tragen, von der Eigenart des Standortes abhängig ist, z. B. auf trockenen, heißen Standorten dichter sein kann, als bei derselben Pflanze, die in feuchter Umgebung wächst, kann auch bei Meeresalgen der Haarbesatz sehr verschieden stark ausgebildet sein, und zwar zumal mit der größeren oder geringeren Durchstrahlung des Wassers, in dem sie leben, wechseln.

Es sei noch erwähnt, daß man solche „Sondergebilde“ zumal auch in der fruktifikativen Region der Pflanze in großer Menge und mannigfacher Ausgestaltung antrifft, worauf wir später noch kurz zurückkommen.

Ähnlichkeit der
Pflanzengestalten
bedingt durch
Verwandtschaft
einer-, Ähnlich-
keit in der
Lebensführung
andererseits.

So dürfen wir denn, wenn wir sämtliche Pflanzen in unsere Betrachtung mit einbeziehen, zwar nicht das bekannte Wort wiederholen: „Alle Gestalten sind ähnlich“, dürfen aber mit vollem Recht statt alle, viele Pflanzengestalten sagen. Bei naiver Betrachtung der Thallophyten einerseits, der Kormophyten andererseits gewinnt man den Eindruck, als ob die Natur an jenen zuerst einmal ihre Gestaltungskraft erprobt hätte, um allmählich jenen Typus herauszufinden, der dann bei den Kormophyten der herrschende geworden ist und offenbar den Bedürfnissen der Pflanzen am meisten Rechnung trägt. Näher kommen wir aber der modernen wissenschaftlichen Anschauung, wenn wir als Fazit unserer Betrachtungen, wie oben schon geschehen, sagen, daß die Ähnlich-

keit im Bau vieler Pflanzen sich häufig mit der Ähnlichkeit ihrer Lebensführung erklärt und ergänzend nun noch hinzufügen, daß in vielen anderen Fällen die Ähnlichkeit im Aussehen auf wirklicher Verwandtschaft beruht. Wir werden später noch hören, daß man zweifellos mit Recht annimmt, daß die unbekannteren Ahnen der Kormophyten ähnlich gebaut gewesen sein mögen, wie manche heutigen Tages noch lebende Thallophyten, und daß man auch mit einem gewissen Erfolg versucht hat, klarzustellen, wie sich aus dem Thallus allmählich im Verlauf von Äonen jene feste bestimmte Gliederung des Körpers in Sproß mit Blättern und Wurzel entwickelt haben mag, die den Kormophyten zu kommt. — Wenn wir soeben die Frage aufgeworfen haben, inwieweit Ähnlichkeiten der Gestalt auf Verwandtschaft oder, was ungefähr dasselbe sagt, auf Vererbung beruhen, inwieweit sie andererseits durch die gleichen Lebensbedürfnisse herausgemodelt worden sind, so befinden wir uns in dem Grundproblem der ganzen Lehre von der Pflanzengestaltung schon mitten darin. Um dies Problem in seinen allgemeinen Zügen befriedigend behandeln zu können, wird es sich empfehlen, daß wir den Faden der Darstellung zunächst fallen lassen, um einen kurzen geschichtlichen Abriß der Lehre von der Pflanzengestalt zu geben. Das wird uns auch die erwünschte Gelegenheit verschaffen, die Stellung dieser Lehre innerhalb der anderen Sonderwissenschaften der Botanik etwas genauer zu kennzeichnen.

Haben wir soeben gesehen, daß die Naturwissenschaft von heute nicht achtlos an der großen Ähnlichkeit im Bau der verschiedenen Pflanzengestalten vorübergeht, so wird es uns auch nicht wundernehmen zu hören, daß schon die frühere wissenschaftliche Betrachtung der Pflanzengestalt, deren Resultaten jetzt vielfach nur noch geschichtliches Interesse innewohnt, zu dem Ergebnis kam, es müsse ein „Grundplan“ vorhanden sein, nach welchem die Pflanzen gebaut seien; man postulierte, daß sie aus Grundformen beständen, die ihren Leib aufbauen sollten, vielfach ohne sich klar darüber zu werden oder zu äußern, was eigentlich „Grundform“ bedeuten sollte; durch die mannigfachen Abwandlungen dieser Grundformen sollte der große Gestaltenreichtum, die Formenfülle zuwege kommen, welche die Pflanzenwelt zur Schau trägt, und dem wissenschaftlichen Bedürfnis war vielfach damit Genüge geleistet, daß es gelungen zu sein schien, verschiedene Formen, welche die Natur zeigte, in Gedanken auf eine nur im menschlichen Gehirn vorhandene Grundform zurückzuführen. Die ältere Geschichte von der Lehre der Pflanzengestalten seit dem 16. Jahrhundert ist im Grunde genommen kaum etwas anderes als die Geschichte des Suchens nach solchen Grundformen und ihren Umwandlungen, des Forschens nach einem sogenannten „Architypus“, und das ist um so begreiflicher, als wir hören, daß sich die Wissenschaft von der Gestaltungslehre der Pflanzen zuerst fast ausschließlich oder doch hauptsächlich den höheren Pflanzen, die wir oben als Kormophyten bezeichnet haben, zugewendet hat; die mannigfaltiger gestalteten Thallophyten aber mehr oder minder zur Seite schob, deren genauere Betrachtung ohne weiteres

Geschichtlicher
Rückblick.
„Grundformen“
der Pflanzen-
gestalten und
ihre Abwandlung.

zeigt haben würde, daß sich nicht alle Pflanzengestalten in ein Schema einzwängen lassen. Versuchen wir nun zuerst einen Augenblick unsere Aufmerksamkeit zu schenken jenen Bestrebungen aus früheren Zeiten, in welchen die Forschung nur allzusehr dazu neigte, vorgefaßte Ideen in die Natur hineinzutragen, anstatt sich Ideen erst zu bilden aus der Natur. Fragen wir sodann, was sich von jenen Bestrebungen, die uns heutigen Tages vielfach sehr seltsam anmuten, in den Besitzstand der heutigen Wissenschaft hinübergerettet hat.

Cesalpino.
Malpighi. Linné.

Beginnen wir, ohne irgendwie den Anspruch auf Vollständigkeit in unseren geschichtlichen Ausführungen zu machen, mit dem bekannten italienischen Botaniker, Physiologen und Arzt des 16. Jahrhunderts, Andrea Cesalpino (1519—1603), so tritt uns sofort schon das Bestreben nach Unterordnung der Pflanzenglieder unter bestimmte Kategorien entgegen: er will Blumenkronblätter als Blätter bezeichnet wissen, ordnet also Laub- und Blütenblätter dem Begriff des „Blattes“ unter. Marcello Malpighi (1628—1694), einer der Begründer der Histologie der Gewächse, auch als „Vater der Entwicklungsgeschichte“ bekannt, bezeichnet ebenfalls Kelch und Blumenkrone als aus „Blättern“ bestehend. Auch K. v. Linné vertrat die Anschauung, daß Kelch, Blumenkrone, Staubfäden, Stempel Blätter seien. „Das «Wesen» der Blüten und der Blätter ist das gleiche.“ Er verglich die Blüten mit Laubknospen und glaubte, veranlaßt durch die Beobachtung, daß ein Baum, der bei reichlicher Nahrungszufuhr Zweige mit Laubblättern getrieben haben würde, bei schmaler Kost blüht, daß „die Blüte nichts weiter sei, als das gleichzeitige Erscheinen von Blättern, die eigentlich den Knospenbildungen von sechs aufeinanderfolgenden Jahren angehören, derart, daß die Blätter der fürs zweite Jahr der Pflanze zur Entwicklung bestimmten Knospen zu Deckblättern, die Blätter des dritten Jahres zum Kelch, die des vierten zur Blumenkrone, des fünften zu Staubfäden, des sechsten zum Stempel würden“, eine Spekulation ohne tatsächlichen Untergrund, die unter dem Namen der Prolepsistheorie nur noch in der Geschichte unserer Wissenschaft einen Namen hat.

K. F. Wolff.
Evolution und
Epigenesis.

Wir kommen zu den Anschauungen Kaspar Friedrich Wolffs, des „Begründers der modernen Entwicklungslehre“. Als solcher wird er mit Recht bezeichnet, da er die Entstehung und Entwicklung der Organe an der Stengelspitze, die er den „Vegetationspunkt“ taufte, zuerst in prinzipiell richtiger Weise dargestellt hat. Er entdeckte, daß an dem Vegetationspunkt wirkliche Neubildung von Teilen stattfindet, indem die Blätter und die Seitenzweige als seitliche Höcker, „propulsiones trunci“, erst angelegt werden, um dann auszuwachsen (vgl. Fig. 29 S. 89). Das ist die Theorie, — richtiger die Beobachtung der „Epigenesis“ der Organe, welche ein Ende machte der sogenannten „Evolutionstheorie“, welche Malpighi und Cesalpino vertraten, und welche keine Neubildung von Organen annahm, sondern glaubte, alle Teile seien im Keim von Anfang an vorhanden, und brauchten sich während der Entwicklung des Individuums nur zu entfalten und nicht erst neu zu entstehen. „Damit“, so sagt Goebel treffend, „war eine der fundamentalsten

Tatsachen in der Entwicklung der Pflanze klargelegt und der auf unvollständigen Beobachtungen und angeblich philosophischen Betrachtungen beruhenden Evolutionstheorie der Boden unter den Füßen weggezogen.“

Wolff kam auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluß, daß es zwei Grundorgane seien, der Stengel und die Blätter, welche, der mannigfachsten Ausbildung fähig, die Pflanze zusammensetzen sollen. „In der Tat bedarf es keines großen Scharfsinns, um besonders bei gewissen Pflanzen zu erkennen, daß der Kelch, um es kurz zu sagen, nichts als eine Sammlung mehrerer kleiner unvollkommener Blätter ist. Nicht weniger deutlich ist die Fruchthülle aus mehreren Blättern zusammengesetzt. . . Daß aber auch die Blumenkrone und die Staubgefäße nichts weiter als modifizierte Blätter sind, wird aus einzelnen Beobachtungen wenigstens sehr wahrscheinlich, man sieht nämlich nicht selten die Blätter des Kelchs in Blumenblätter und umgekehrt diese in Kelchblätter übergehen. Auf ähnliche Weise sieht man auch die Staubfäden häufig in Blumenblätter sich verwandeln und umgekehrt, woraus sich ergibt, daß auch die Staubgefäße ihrem Wesen nach Blätter sind. . . Mit einem Wort, in der ganzen Pflanze, deren Teile auf den ersten Blick so sehr voneinander abweichen, sieht man, wenn man alles reiflich erwägt, nichts als Blätter und Stengel, indem die Wurzel zu diesem gehört“, — so führt Wolff aus, und kommt zu dem Schluß, daß alle Teile der Pflanze, der Stengel ausgenommen, auf die Form des Blattes zurückgeführt werden können, und nichts als „Modifikationen“ desselben sind. Auch darüber suchte Wolff sich Rechenschaft zu geben, wodurch jene Modifikationen der Blätter hervorgerufen werden und kam zu der Überzeugung, daß es in einer allmählichen Abnahme der Vegetationskraft begründet sei, wenn ganz jugendliche Blätter, — wir nennen sie heute „Blattanlagen“, nicht zu Laub-, sondern zu Blütenblättern werden; er spricht von einer „vegetatio languescens“; die Vegetationskraft, sagt er, vermindere sich in dem Maße, als die Vegetation länger fortgesetzt wird und verschwinde endlich ganz. Das Wesen all dieser Abänderungen der Blätter soll also eine unvollkommenere Ausbildung sein.

Kaspar Friedrich Wolff wird von Goethe als sein trefflicher Vorarbeiter bezeichnet; so kommen wir denn jetzt zu des Dichters Metamorphose der Pflanze und wollen einige Gedankengänge aus derselben wiedergeben, soweit sie sich anschließen an die jetzt von uns behandelten Probleme. „Ein jeder“, so lesen wir bei Goethe, „der das Wachstum der Pflanzen nur einigermaßen beobachtet, wird leicht bemerken, daß gewisse äußere Teile derselben sich manchmal verwandeln und in die Gestalt der nächstliegenden Teile bald ganz, bald mehr oder weniger übergehen. Es mag nun die Pflanze sprossen, blühen oder Früchte bringen, so sind es doch immer nur dieselben Organe, welche in vielfältigen Bestimmungen und unter oft veränderten Gestalten die Vorschrift der Natur erfüllen. Dasselbe Organ, welches am Stengel als Blatt sich ausdehnt, und eine höchst mannigfaltige Gestalt angenommen hat, zieht sich nun im Kelch zusammen, dehnt sich im Blütenblatt wieder aus, zieht sich in den Geschlechtswerkzeugen wieder zusammen, um sich in der

Goethe.

Frucht zum letzten Mal wieder auszudehnen. So wie wir nun die verschiedenen scheinenden Organe der sprossenden und blühenden Pflanze alle aus einem einzigen, nämlich dem Blatt, welches sich gewöhnlich in jedem Knoten entwickelt, zu erklären gesucht haben, so haben wir auch diejenigen Früchte, welche ihre Samen fest in sich zu verschließen pflegen, aus der Blattgestalt herzuleiten gewagt.“ So werden denn alle die verschiedenen Organe der Pflanze auf „das Blatt“ zurückgeführt, durch dessen Umgestaltung — „Metamorphose“ — die verschiedenen Organe, seien es solche der vegetativen oder solche der fruktifikativen Sphäre, wie sie in die Erscheinung treten, zu erklären sind. „Es versteht sich von selbst“, so lesen wir weiter, „daß wir ein allgemeines Wort haben müßten, wodurch wir dieses in so verschiedener Weise metamorphosierte Organ bezeichnen und alle Erscheinungen seiner Gestalt damit vergleichen könnten, vorläufig müssen wir uns damit begnügen, daß wir uns gewöhnen, die Erscheinung vorwärts und rückwärts gegeneinander zu halten, denn wir können ebensogut sagen, ein Staubwerkzeug sei ein zusammengezogenes Blumenblatt, als wir von dem Blumenblatt sagen können, es sei ein Staubgefäß im Zustand der Ausdehnung. Ebenso läßt sich vom Stengel sagen, er sei ein ausgedehnter Blüten- und Fruchtstand, wie wir von diesem prädiert haben, er sei ein zusammengezogener Stengel.“

Nehmen wir die Ausführungen Goethes wörtlich, so erwecken sie den Anschein, als ob er unter dem Begriff der Metamorphose eine wirkliche Umbildung im wahren Sinn des Wortes, ein Umkneten eines fertigen Organs in ein anderes verstünde. In Wirklichkeit handelt es sich aber natürlich nur um ein begriffliches Umkneten. Das „Blatt“ ist ihm eine „begriffliche Verallgemeinerung“, wie Goebel ausführt, eine Idee, und er sagt, — um hier einen Satz aus der Metamorphose der Pflanzen zu zitieren, der wohl in jeder Darstellung der Goetheschen Metamorphosenlehre wiedergegeben wird: „daß das, was der Idee nach gleich ist, in der Erfahrung entweder als gleich oder als ähnlich, ja sogar als völlig ungleich und unähnlich erscheinen kann, darin besteht eigentlich das bewegliche Leben der Natur.“

Während Wolff bei seiner Diskussion der Modifikation der Grundform des Blattes sich ganz als Naturforscher erweist, indem er darunter die Tatsache begreift, daß ein jugendliches Organ sich, je nachdem die Vegetationskraft schwächer oder stärker ist, zum Laubblatt oder Blütenblatt entwickelt, ist Goethe mit seinem Begriff der Metamorphose vorwiegend Dichter; er verlegt den Begriff der Metamorphose aus der Natur „in das Gebiet des Begriffes der Idee“. Der Vorgang der Entwicklung eines jugendlichen Organs in der einen oder anderen Richtung lag Goethe, wie wir wiederum Goebel entnehmen, schon darum nicht, weil er von der Betrachtung der fertigen Pflanze ausgeht, sich um die Entwicklung nicht kümmert. Er erkennt zwar die entwicklungsgeschichtliche Methode Wolffs als „vortrefflich“ an, meint aber, „der treffliche Mann habe nicht daran gedacht, daß es ein Unterschied sei zwischen Sehen und Sehen, daß die Geistesaugen mit den Augen des Leibes in stetem lebendigem Bund zu wirken haben, weil man sonst in Gefahr ge-

rät, zu sehen und doch vorbeizusehen“. — Auch in dem Punkt besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen Wolff und Goethe, als ersterer die Blütenbildung, wie oben gesagt, als Folge einer Schwächung der Vegetation ansieht, Goethe sich aber auf den entgegengesetzten Standpunkt stellt: „Die regelmäßige Metamorphose von den ersten Samenblättern bis zur letzten Ausbildung der Frucht ist eine fortschreitende, sie steigt gleichsam auf einer geistigen Leiter zum Gipfel der Natur, der Fortpflanzung durch zwei Geschlechter empor“. Nach ihm beruht die Bildung der Blütenblätter auf einer Verfeinerung der Säfte, Wolff aber, so meint er, habe nicht beachtet, „daß bei der besagten Metamorphose das Organ sich veredle, und schrieb daher den Weg zur Vollendung widersinnig einer Verkümmernng zu“.

Bei seiner Analyse der eben in aller Kürze skizzierten Metamorphosenlehre Goethes kommt J. Sachs zu dem Schluß, daß sie vorwiegend an folgender Unklarheit leide: Von Metamorphose redet Goethe einmal in solchen Fällen — die auch Wolff heranzieht —, in welchen bestimmte Organe einer Pflanze im Vergleich zu den entsprechenden ihrer Eltern umgewandelt sind, dann z. B. wenn eine Rose, deren Eltern einfache Blüten mit normalen Staubfäden hatten, gefüllte Blüten mit zu Blütenblättern umgewandelten Staubfäden zur Schau trägt. Einen ganz anderen schlechterdings nur bildlich zu verstehenden Sinn hat der Begriff Metamorphose aber dann, wenn Goethe aus den verschiedenen Erscheinungsformen der seitlichen Organe einer Pflanze den Begriff Blatt abstrahiert und, statt von einer Metamorphose dieses Begriffes zu reden, dessen einzelnen Erscheinungsformen eine Metamorphose unterschiebt, die also in diesem Fall vollkommen unwirklich ist. — Insofern, so führt Sachs aus, ist der Begriff der Umwandlung, wie er uns schon längst vor Goethes Zeit bei Cesalpino und Linné entgegentritt, ein klarerer, welche Forscher, die, wie wir oben hörten, der Evolutionstheorie huldigten, an die alte Anschauung, daß das Mark die Seele der Pflanze sei, anknüpfend, ausführen, daß durch Umbildung, d. h. reale Metamorphose der Marksubstanz, die Samen hervorgingen, ebenso wie die Blätter, Blütenhülle usw. durch eine wirkliche Umbildung der Rindensubstanz entstehen sollten.

Fragen wir nun zunächst, wie sich der rein idealistische Goethesche Begriff der Metamorphose weiter ausgestaltet hat, so kommen wir zur kurzen Besprechung der sogenannten Differenzierungstheorie, unter welcher Bezeichnung K. Goebel, dem wir hier folgen, die Anschauungen mehrerer verdienter Morphologen zusammenfaßt. J. v. Hanstein (1822–1880) ein Vertreter dieser Theorie führt aus, daß alle Formen des Blatts, Nieder-, Laub-, Hoch-, Blütenblätter, die am Stengel von unten nach oben aufeinanderfolgen, durch mannigfache Übergänge verbunden, daß alle somit von ursprünglich übereinstimmender morphologischer Natur und als „Wandelformen eines und desselben organischen Typus“ aufzufassen seien, eine Wandlung, die aber, wie ausdrücklich betont wird, als ein mehr „theoretischer denn tatsächlicher“ Vorgang aufzufassen sei. Und in ähnlicher Weise sprechen sich Nachfolger des eben genannten Forschers aus: Staubblätter,

Begriff der „Metamorphose“ bei Goethe und seinen Vorgängern.

Differenzierungstheorie Hansteins, Wigands u. a.

Laubblätter usw. sind „Phyllome“ — das ist wiederum eine begriffliche Abstraktion — die wegen verschiedener Funktion auch gestaltlich sich unterscheiden; eine tatsächliche Metamorphose, etwa eines Laubblatts in ein Staubblatt aber wird nicht angenommen. Von einer „reellen Metamorphose“ aber redet A. Wigand (1821–1886); auch dieser Forscher geht davon aus, daß die ersten Anlagen der seitlichen Organe am Stengel gleich sind oder doch ganz gleich aussehen; indem er verfolgt, wie diese ersten Anlagen sich in verschiedener Weise zu den fertigen Organen differenzieren, spricht er von tatsächlicher Umbildung ursprünglich gleicher Anlagen zu verschiedenen Endgestalten. Eine entwicklungsgeschichtliche Umwandlung eines blattartigen Organs in ein anderes, also eine im strengsten Sinne „reelle Metamorphose“, nimmt er aber ebensowenig an wie seine Vorgänger.

A. Braun.
„Verjüngung“.

Einen Augenblick länger gilt es zu verweilen bei dem Forscher, der allgemein als Goethes Nachfolger genannt wird in der Behandlung der Frage, welche und wieviele sich abwandelnde Grundorgane es seien, aus welchen der Körper der höheren Pflanzen sich aufbaut, bei Alexander Braun (1805–1877). Nach Sachs verdienen die morphologischen Bestrebungen Brauns schon darum unsere Beachtung, „weil in ihnen die ungeklärten Anschauungen Goethes zu ihren letzten Konsequenzen durchdringen: Er vereinte die Ergebnisse induktiver Forschung mit den Theoremen der idealistischen Philosophie“. Der Begriff der Verjüngung der Pflanzenorgane, ein Begriff, der in den Braunschen Werken eine hervorragende Stellung einnimmt, ist nach Sachs nichts weiter als ein sozusagen erweiterter Begriff der Metamorphose; er soll widerspiegeln das der Pflanze innewohnende Aufgeben bereits erreichter Gestaltung, das Zurückgehen auf einen neuen Anfang, ein erneutes Erfassen des typischen Urbildes, mit anderen Worten er stellt eine Umschreibung der rhythmischen Erscheinungen im Wachstum des Pflanzenkörpers vor. — Nach Braun ist die sichere Unterscheidung von Stengel, Blatt und Wurzel die „Grundfeste der Morphologie“, auf eine dieser drei Grundformen gilt es in allen Fällen, wenn irgend tunlich, die dem Beschauer entgegentretenden Teile einer Pflanze zurückzuführen. Diese Bestrebungen sind, wie wir schon oben gesehen haben, vielfach als zu schematisch und als undurchführbar bekämpft worden, ja Braun und seine Schule selbst hat dies anerkannt durch Schaffung einer „Rumpelkammer“ in welcher alle keiner der drei genannten Kategorien zuzurechnenden Teile untergebracht und als Organe „sui generis“ bezeichnet werden. — Auch hat man gegen die Braunschen Bestrebungen geltend gemacht, daß sie dem Bedürfnis nach Vereinfachung noch nicht genügend entgegenkommen und drei statt noch weniger Grundformen des Pflanzenkörpers annehmen; hat hierin sogar einen Rückschritt gegen ähnliche Bestrebungen der Zeiten vor Braun gesehen. Tatsächlich zeigt uns auch die Betrachtung gleichsinniger Versuche, die der Folgezeit angehören, daß man vielfach bestrebt ist, mit einer geringeren Zahl auszukommen. Ohne Einzelheiten zu erwähnen und ohne Anspruch auf irgendwelche Vollständigkeit zu machen, erwähnen wir von solchen Versuchen noch, daß Gaudicheau

Gaudicheau.
Begriff des
„Phyton“.

im Jahre 1841 den Begriff Phytton für „das“ Grundorgan einführt und daß ähnliche Bestrebungen folgten, wie man z. B. bei H. Potonié nachlesen mag. Phytten sollen sich in steter Wiederholung verbinden und stockwerkartig die Pflanzen aufbauen. Auf gleichgerichtete Bestrebungen der neueren und neuesten Zeit kommen wir noch zurück.

Wir sind am Ende der kurzen geschichtlichen Skizze von dem Ringen um die Frage nach den pflanzlichen Grundformen und dem Begriff von der Metamorphose, der, wie wir sahen, selbst so mannigfacher Metamorphose unterworfen war, und zweifeln nicht daran, daß gar mancher den Eindruck hat, daß wir gänzlich veraltete für die moderne Naturwissenschaft nutzlose Streitfragen haben wieder aufleben lassen. Und zweifellos hat es ja für die heutige Naturwissenschaft keinen Zweck nach Grundformen zu suchen, die, wie Goethe sagt, der Idee nach gleich, in der Erfahrung aber entweder als gleich oder als ähnlich, ja sogar als völlig ungleich erscheinen können und die Umwandlungen dieser Grundform als Nachbilder ewiger Ideen aufzufassen, und so statt Naturforschung platonische Ideenlehre zu treiben. Hat man doch mit Recht darauf hingewiesen, daß, wenn man die Grundform, etwa des Blattes, sucht und von jeglicher besonderen Ausbildungsweise absieht, nichts weiter übrigbleibt, als ein wesenloses Schemen, eben nur die „Idee“, und daß der Naturforscher, der am Stoff kleben muß, damit nichts anfangen kann: die Idee entgleitet ihm und nichts bleibt übrig. — Und doch hat es seinen besonderen Reiz, der Frage nachzuspüren, wie es zu erklären ist, daß nicht nur in dichterischer Intuition sondern auch in der nüchternen Gedankenwelt des Pflanzenmorphologen von heutzutage der Begriff der pflanzlichen Grundformen und ihrer Metamorphose seinen Platz in Ehren behauptet, gegen früher geklärt durch vorurteilsfreie Naturbetrachtung sowie durch die siegreich durchgedrungene Erkenntnis von der Stammesverwandtschaft der Lebewesen.

Welch helles Licht das Vorwärtsdringen des deszendenztheoretischen Gedankens, die Anerkennung der Verwandtschaft der Lebewesen, auch auf die oben behandelten Fragen wirft, lehrt bereits folgende kurze Auseinandersetzung: Gelingt es uns, nachzuweisen, daß zwei verschiedene Anhangsorgane ein und derselben Pflanze hervorgegangen sind aus Gliedern ihrer Ahnen, die bei diesen gleich gebildet waren, so haben wir mit einem Schlag eine, zwar in sehr langen Zeiträumen erfolgte, darum direkt nicht zu beobachtende, aber doch eine wirkliche, tatsächliche Umbildung eines Organes in andere vor uns, eine Umbildung, der nicht der geringste metaphysische Beigeschmack anhaftet. Und ganz dasselbe ist der Fall, wenn es gelingt, zu beweisen, — in vielen Fällen wird man sich allerdings damit begnügen, es wahrscheinlich zu machen — daß die Ahnen zweier Pflanzen, deren eine heutigen Tages dickfleischige Blätter, deren andere dünne, zerteilte Blätter aufweist, solche Blätter besessen haben, die in gestaltlicher Beziehung zwischen denen ihrer Deszendenten etwa die Mitte hielten. In beiden Fällen

Begriff der „Metamorphose“ in der heutigen Pflanzenmorphologie.

Phylogenetische Grundlage der „Metamorphose“.

zeigt das Laubblatt der Ahnen die „Grundform“, die sich im Laufe langer Zeiten in dieser oder jener Richtung metamorphosiert hat und die wir ihrerseits natürlich auch wieder auf frühere, noch weiter zurückliegende Grundformen zurückzuführen bestrebt sein müssen. Grenzen setzt solchen Untersuchungen der Grundformen und ihrer Umwandlung naturgemäß der mangelhafte Stand der Kenntnisse der pflanzlichen Stammbäume, der Phylogenie der Gewächse; und es leuchtet ohne weiteres ein, daß eine der wichtigsten Hilfswissenschaften der Lehre von der Pflanzengestaltung die Paläophytologie ist.

Die Klärung des Begriffs „Grundform“ und „Metamorphose“ durch das Studium der Ahnenreihen der heute lebenden Gewächse ist nun natürlich nicht urplötzlich vom Himmel gefallen, deszendenztheoretische Gesichtspunkte drangen vielmehr allmählich in die Lehre von der Pflanzengestalt ein, und das ist nicht zum geringsten Teil auch das Verdienst solcher zum Teil oben genannten Forscher, die oft geradezu qualvoll nach klarer Erkenntnis des Metamorphosenbegriffs rangen und zu vollkommener Klarheit gleichwohl nicht durchdringen konnten, da sie unter dem Bann des Dogmas von der Konstanz der Arten standen. In der Geschichte der Botanik ist wohl das Jahr 1851 als Wendepunkt zu betrachten, in welchem durch die „vergleichenden Untersuchungen“ W. Hofmeisters die Verwandtschaft der großen Gruppen des Pflanzenreichs, somit ihr stammesgeschichtlicher Zusammenhang erwiesen wurde.

Als ein Botaniker, der besonders energisch zur Klärung des Metamorphosenbegriffs durch Hinweis auf die Stammesverwandtschaft beitrug, ist sodann auch C. v. Naegeli zu bezeichnen. Wenn Naegeli — damit knüpfen wir nochmals an den oben wiedergegebenen Streit um die Grundorgane an — die Ansicht vertritt, daß die heutigen Pflanzen lediglich aus einer einzigen Art von solchen, nämlich aus aufeinanderfolgenden Achsen bestünden, so ist das eben derart zu verstehen, daß der Körper ihrer Ahnen lediglich aus solchen Achsen bestanden habe, aus denen im Laufe der Stammesgeschichte die Organe der Pflanzen, wie sie sich den Augen der Jetztwelt präsentieren, entstanden seien. — Gleiches gilt von der der Jetztzeit angehörigen Perikaulomtheorie Potoniés, die ebenfalls im scharfen Gegensatz zu den Anschauungen Brauns von der Wesensverschiedenheit von Wurzel, Stengel, Blatt alle Teile der Pflanze auf ein Grundorgan zurückführt, indem sie sich bestrebt, diese morphologischen Anschauungen durch die Zeugen der pflanzlichen Entwicklungsgeschichte, die fossilen Pflanzengestalten, soweit sie zugänglich sind, zu belegen. Wir kommen auf die letztgenannte Theorie noch zurück.

Metamorphose
in der Ontogenie.

Neben den phylogenetischen, auf die Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt sich gründenden Metamorphosenbegriff tritt nun aber ein anderer, mit ihm allerdings eng verknüpfter, der sich auf das Studium der Entwicklungsgeschichte nicht der Pflanzenwelt, sondern des Pflanzenindividuums gründet; wir haben ihn als ontogenetisch bedingten zu bezeichnen und als seinen energischsten Vertreter unter den heutigen Pflanzenmorphologen K. E. Goebel zu nennen. Um ihn zu erläutern, erinnern wir daran, daß aus gleich

gestalteten seitlichen Anlagen am Stengel im Lauf der Entwicklung des Individuums verschiedene Endprodukte, Nieder-, Laub-, Hoch-, Blütenblätter sich herausdifferenzieren; das war ja der wesentliche Inhalt der oben kurz berührten „Differenzierungstheorie“ Hansteins und anderer Morphologen. Und zwar ist es nicht ausschließlich vom Entwicklungsstadium der Pflanze abhängig, was sich herausdifferenziert, vielmehr kann man auch durch künstliche Eingriffe der verschiedensten Art erreichen, daß jene Anlagen sich zu anderen Gebilden entwickeln, als sie ohne künstliche Beeinflussung geworden wären. Bekannt ist, daß unter Umständen auch Pilze die Rolle des experimentierenden Forschers übernehmen können, insofern Pilzinfektion z. B. bewirken kann, daß sich die Anlagen von Staubblättern in den Blüten zu Blütenhüllblättern entwickeln. Aus diesen Erfahrungen heraus hat man denn solche jugendliche Anlagen auch als „indifferente“ bezeichnet, nicht, um damit auszudrücken, daß sie sich zu allem und jedem entwickeln können, sondern im Sinne von „noch nicht differenziert“, um eine, zumal für den experimentierenden Morphologen bequeme Umschreibung für die Tatsache zu haben, daß erst die während des weiteren Wachstums herrschenden Bedingungen darüber entscheiden, welche von den in der Anlage vorhandenen Entwicklungs- und Differenzierungsmöglichkeiten (sog. „prospektiven Potenzen“) sich verwirklichen. Gegen den Ausdruck „indifferente“ Anlagen, „indifferente“ Blattanlagen hat nun Goebel Stellung genommen, um zu dem Begriff einer ontogenetisch realisierten Metamorphose durchzudringen, und zwar auf Grund folgender Erwägungen: Die Pflanze, sagt Goebel, bildet keine Blätter, denn „Blatt“ ist nichts in natura Vorkommendes, sondern nur eine Abstraktion; sie bildet vielmehr Laubblätter, Niederblätter, Hochblätter, Staubblätter und Fruchtblätter aus, also Blattarten, die man mit Rücksicht auf ihre Funktion definieren kann. Wollte man versuchen, Laubblatt nicht funktionell als Kohlensäure assimilierendes, Staubblatt nicht mit Rücksicht auf seine Bedeutung für die Pflanze als Pollen bringendes Blatt zu definieren, sondern rein formal, gestaltlich, so wäre Laubblatt, Staubblatt usw. natürlich ebensowohl eine Abstraktion, wie „Blatt“ schlechthin; denn kein Laubblatt gleicht auf Erden dem anderen, kein Staubblatt dem anderen. — Die Pflanze bildet also nach Goebel stets Blätter bestimmter Funktion, keine Blätter schlechthin, und zwar entwickeln sich dieselben, wie unser Autor weiter ausführt, nicht aus indifferenten Anlagen, sondern immer aus Laubblattanlagen — wir müssen einschalten, daß unter den Begriff der Laubblätter hier auch die Wedel der Wurm- oder Adlerfarne fallen, die sowohl der Ernährung als auch der Fortpflanzung dienen (sog. Trophosporophylle) — und die reale, ontogenetisch zu beobachtende Metamorphose besteht eben darin, daß sich, sei es im Lauf der normalen, sei es im Lauf der durch experimentelle Eingriffe alterierten Entwicklung des Individuums nicht alle Laubblattanlagen zu Laubblättern, sondern immer ein Teil derselben zu anderen Blättern, seien es Knospenschuppen, Blütenblätter usw., ausbilden. — Nun wäre man versucht zu glauben, daß in dieser Anschauung, die sich mit

Bestimmtheit gegen die idealistischen, unwirklichen Anschauungen der Naturphilosophie wendet, ebenfalls ein gut Teil Philosophie darin stecke, da sie ja auch Anlagen, die endlich gar nicht zu Laubblättern werden, doch als „Laubblattanlagen“ bezeichnet, also sich in Gegensatz zur Wirklichkeit stellt.

Doch begründet Goebel die Berechtigung seiner Anschauung durch genaue Beobachtung des Entwicklungsganges der Anlagen bis zur definitiven Ausbildung, kombiniert mit zweckentsprechenden Versuchen. Betrachtet man beispielsweise eine Anlage während ihrer Ausbildung zu einer Knospenschuppe, so sieht man bei manchen Pflanzen, daß sie tatsächlich zuerst einen Anlauf nimmt, zu einem Laubblatt zu werden; die grüne Spreite, von der man später an der Schuppe nichts oder kaum etwas wahrnimmt, wird angelegt, ihre weitere Ausbildung aber unterdrückt und nur der Blattgrund entwickelt sich weiter zur Schuppe. Hier ist also wirklich zuerst ein jugendliches Laubblatt zu beobachten, eine Laubblattanlage, die später zur Schuppe wird. Bei anderen Pflanzen wird das ganze, jugendliche Laubblatt gehemmt in der Entwicklung und schuppenartig ausgebildet. Durch geeignete Eingriffe kann man, wie Goebel zeigte, diese Umbildung verhindern: Entblättert man einen Zweig, so kann man erreichen, daß die Blattanlagen, die sonst zu Knospenschuppen geworden wären, nunmehr zu grünen Laubblättern auswachsen.

Bei der Betrachtung der ontogenetischen Metamorphose, die wir soeben an einem Beispiel geschildert haben, können wir nun aber, wie oben schon kurz angedeutet, nicht von der phylogenetischen abstrahieren; im Gegenteil jene wird nur durch diese verständlich; sie ist sozusagen eine verkappte phylogenetische Metamorphose: Die Entwicklung der Blattanlagen zu Knospenschuppen zeigt offenbar Sonderfälle jenes so heiß umstrittenen „biogenetischen Grundgesetzes“, welches besagt, daß in bestimmten Fällen die Entwicklung eines Lebewesens oder eines Organs die stammesgeschichtliche Entwicklung desselben, freilich in verkürzter oder veränderter Weise wiederholt. Auf unser oben angeführtes Beispiel angewendet: Die Betrachtung der Ontogenie der Knospenschuppen deutet darauf hin, daß sie sich im Lauf der Stammesgeschichte aus grünen Laubblättern entwickelt haben, daß sie „Hemmungsbildungen“ solcher sind.

„Umdifferenzierung“.

Nun gibt es noch eine andere Art der ontogenetischen Metamorphose, auf die im Vorübergehen hingewiesen sei, — man bezeichnet sie als „Umdifferenzierung“; dieser begegnen wir dann, wenn ein Organ angelegt und ausgebildet wird und im Dienste der Pflanze funktioniert; alsdann sich nachträglich umbildet, „umdiffenziert“ wird und nunmehr anderes für die Pflanze leistet. So werden wir später noch hören, daß die Keimblätter oft zunächst als Saugorgane dienen, indem sie das Nährgewebe des Samens aussaugen und die Stoffe aus demselben dem Keimling zuführen; dann bilden sie sich um in grüne, die Kohlensäure assimilierende Laubblätter. Diese Umbildung erfolgt während des normalen Entwicklungsganges. Eine andere Umdifferenzierung künstlich zu bewirken, gelang H. Vöchting: indem er

Ausläufern einer bestimmten Sauerkleeart die Triebspitzen raubte, konnte er erzielen, daß die allerdings noch nicht ganz fertig ausgebildeten Niederblätter solcher Ausläufer nachträglich zu Reservestoffspeichern sich umbildeten. H. Winkler konnte erreichen, daß die Stiele ausgewachsener und von der Mutterpflanze abgetrennter Blätter von *Torenia*, auf deren Spreite sich ein Sproß mit Blättern, an deren Blattstielbasis aber sich ein Wurzelsystem regenerativ entwickelte, -- Stiele also, welche künstlich in das Achsensystem der Pflanze eingeschaltet worden waren, nachträglich Form und Struktur von Stengeln annahmen. Auch beobachtete dieser Forscher nachträgliche Umdifferenzierung von Blüten- in Laubblätter bei einem *Chrysanthemum*.

Soviel über phylogenetische und ontogenetische Metamorphose. Es wird wohl auffallen, daß bislang fast nur von Metamorphose von Blättern, nicht aber von Stengeln oder Wurzeln die Rede war; das ist historisch bedingt, denn die Umbildungen von Blattorganen treten deutlicher in die Erscheinung als die Metamorphose von Stengeln oder Wurzeln; A. Braun, dessen Verdienste wir oben kurz beleuchteten, war sogar der Meinung, daß die Wurzeln überhaupt keine Metamorphose besäßen. Daß aber tatsächlich auch ganze Sproßanlagen oder Wurzeln, ganz ebensogut wie die Blattorgane metamorphosieren, wird später noch mit zahlreichen Beispielen belegt werden.

Während, wie wir früher gesehen haben, die Pflanzenmorphologie zur Erkenntnis der phylogenetischen Metamorphose der Paläophytologie als wichtiger Hilfswissenschaft bedarf, ergibt sich aus dem eben Erörterten, daß zum Studium der ontogenetischen Metamorphose die experimentelle Beeinflussung der Pflanzengestalt seitens des Forschers unerläßlich ist, daß also die experimentelle Morphologie, wohl auch Entwicklungsphysiologie, Entwicklungsmechanik genannt, ein besonders wichtiger Zweig der Gesamtmorphologie ist. — Schildern wir in aller Kürze die Arbeit des experimentellen Morphologen, um daran die Erläuterung einiger weiteren Begriffe zu knüpfen, die in der Lehre von der Pflanzengestalt eine große Rolle spielen. Besagter Forscher wird Pflanzen oder Teile von Pflanzen in verschiedene, gut definierbare äußere Bedingungen bringen und beobachten, welche Veränderungen sich als Folge davon im Bau und Entwicklung der Teile zeigen, ob Metamorphosen eintreten; er wird ferner Pflanzen verwunden, verstümmeln, und untersuchen, wie die Pflanzen auf diese Schädigungen reagieren. Einige Beispiele von künstlich hervorgerufener Metamorphose von Laubblättern und anderen Blättern sind oben schon genannt. Wir wollen ferner darauf hinweisen, daß Vöchting durch geeignete Versuchsanstellung — Verdunkelung der basalen Partien der Kartoffelpflanze — erreichen konnte, daß über dem Erdboden befindliche Knospen, also Sproßanlagen insofern modifiziert werden, als sie nicht zu normalen mit grünen Laubblättern versehenen Laubsprossen, sondern zu knollentragenden Sprossen werden. Derselbe Forscher konnte ferner auch am Licht Knollenbildung erzwingen dann, wenn er dafür sorgte, daß die unterirdischen Teile seiner

Experimentelle Morphologie als Sonderdisziplin der Gesamtmorphologie.

Experimentelle Beeinflussung der Art und des Orts von Neubildungen.

Versuchspflanze keine Knospen führten und deshalb keine knollenträgenden Sprosse ausbilden konnten. Durch solche und analoge Versuche, die in sehr großer Zahl vorliegen, kann man also einmal erreichen, daß der Ort, an welchem der Pflanzenkörper bestimmte Teile ausbildet, verändert wird, und kann daraus Rückschlüsse ziehen auf die Faktoren, welche den Ort unter normalen Verhältnissen bedingen. Man kann aber ferner auch metamorphe Gebilde künstlich erzielen, welche die Pflanze unter normalen Bedingungen nicht zur Schau trägt. Denn jene soeben erwähnten, am Licht gebildeten Kartoffelknollen unterscheiden sich von den normalen unterirdischen dadurch, daß sie kleiner, verzweigt, grün sind, daß sie ferner Laubblätter statt der Knospenschuppen bilden. Es sind also Mitteldinge zwischen normalen grünen Laubsprossen und normalen Knollen, denen wir hier als Produkten einer künstlich bewirkten, ontogenetischen Metamorphose begegnen.

Äußere
Bedingungen der
Fortpflanzung.

Statt weitere Beispiele zu bringen — wir könnten die Zahl schier ins ungemessene steigern —, erwähnen wir nur noch kurz, daß ein Sondergebiet dieser experimentellen Morphologie sich vornehmlich damit beschäftigt, die fruktifikative Sphäre zu beeinflussen, d. h. Blüten- und Fruchtbildung höherer und niederer Pflanzen in Abhängigkeit von der Außenwelt zu studieren; zumal die Arbeiten von G. Klebs sind hier zu nennen. Hatten sich schon Goethe und Wolff die Frage vorgelegt, warum Pflanzen nach einem über kürzere oder längere Zeit sich erstreckenden vegetativen Wachstum zum Blühen und Fruchten schreiten und hatte ersterer in einer „Verfeinerung der Säfte“, letzterer in einer „*Vegetatio languescens*“ die Ursache dafür zu finden geglaubt, so lag hierin schon die richtige Erkenntnis, daß es „innere Bedingungen“, wie wir heute sagen würden, sind, deren Wechsel die Fruktifikation auslöst, und Klebs wies durch zahlreiche Versuche, deren Objekte Pflanzen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen waren, nach, daß diese inneren Bedingungen durchaus im Bann der äußeren Lebenslage stehen, daß der Forscher somit durch Veränderung der letzteren darüber entscheiden kann, ob ein Gewächs vegetiert oder zur Fortpflanzung sich anschickt. Durch richtige Wahl der Kulturbedingungen, gute Beleuchtung, Entzug von Wasser und Nährsalzen, passende Temperatur gelingt es, Pflanzen zum Blühen zu veranlassen, durch andere Bedingungen werden sie daran verhindert; Gewächse, die im normalen Verlauf der Dinge im ersten Lebensjahr blühen, fruchten und sterben, kann man durch geeignete Eingriffe, z. B. wiederholte Stecklingsbildung beliebig lange im vegetativen Zustand ausdauern lassen; an dem Gundermann, dem Ehrenpreis, der Hauswurz und vielen anderen Blütenpflanzen konnten solche und noch manche andere „willkürliche Entwicklungsänderungen“ ausgelöst werden; in noch höherem Maße erwiesen sich verschiedene Algen und Pilze „wie Wachs in den Händen des Forschers“. —

Die Ergebnisse der experimentellen Morphologie, die übrigens zum Teil schon in frühe Zeiten zurückreichen, zeigen somit, daß die äußeren Bedingungen, deren Veränderung der Experimentator in der Hand hat, ihrerseits auf den inneren Zustand der Zellen und Gewebe, auf die sogenannten inneren

Bedingungen einwirken und diese verändern, welche Veränderung endlich jene Wachstums- und Gestaltungsmetamorphosen nach sich zieht, die der Forscher als Resultat seiner Versuche beobachten kann. Besonders eindringlich aber führen besagte Ergebnisse dem Forscher eine Erscheinung vor Augen, die sich allerdings auch schon ohne Experiment aus der denkenden Betrachtung der Natur ergibt, die Tatsache, daß die Teile einer Pflanze, wir können auch sagen: die inneren Bedingungen, in steter Verbindung und Wechselwirkung miteinander stehen, und daß Veränderungen eines Teils Veränderungen eines anderen, räumlich oft weit entfernten bei ein und demselben Individuum nach sich ziehen. Man sagt, die Teile einer Pflanze stehen miteinander in Korrelation. Übrigens schwankt die Definition von „Korrelation“ in der Geschichte der Wissenschaft. Ursprünglich versteht man darunter lediglich das Nebeneinandervorkommen, das Verkoppeltsein mehrerer Merkmale, ohne daß ein direkter Kausalnexus zwischen beiden bestehen müßte. In der experimentellen Morphologie tritt aber an Stelle des „nebeneinander vorkommend“ mehr und mehr das: „durcheinander bedingt“; die Korrelation wird zur „physiologischen Wechselbeziehung“, derart, daß direkte künstliche Beeinflussung des einen Merkmals Veränderungen des anderen nach sich zieht.

Korrelation der
Teile.
Kompensation.

Infolge der als Korrelation bezeichneten Beziehungen kann also durch Beeinflussung eines Teils einer Pflanze ein anderer zu qualitativ veränderter Tätigkeit angeregt, z. B. Fruktifikation an Stelle des vegetativen Wachstums ausgelöst werden. Es kann aber auch durch Beeinflussung eines Pflanzenteils ein anderer bloß zur Hemmung, Unterdrückung oder Förderung seiner Gestaltungstätigkeit angeregt werden; dann spricht man statt von qualitativer von quantitativer Korrelation oder auch von Kompensation.

Als Folge der Korrelation bzw. Kompensation haben wir beispielsweise die oben angezogene Tatsache zu betrachten, daß unter bestimmten Bedingungen die Verhinderung der Bildung unterirdischer Kartoffelknollen Luftknollenbildung nach sich zieht; gleichfalls als bedingt durch Korrelation, und zwar zwischen vegetativem Wachstum und Blütenbildung ist die Erscheinung zu deuten, daß Förderung des vegetativen Wachstums die Blütenbildung hemmen kann, und umgekehrt. Hierher wären u. a. auch zu rechnen die Anschwellung des Blattgrunds und Vergrößerung der Blattflächen, die Vöchting und Hansen durch Entfernung der Seitenknospen und Blütenknospen beim Kohlrabi und der Sonnenrose erreichen konnten.

Solche Korrelationen sind wie alle anderen später der reinen Wissenschaft verfallenen Dinge längst geahnt und erkannt worden, ehe man sie mit diesem Namen belegte. — Die Kartoffel wurde, wie wir bei Vöchting lesen können, schon im Jahre 1765 von Gleditsch nach den Grundsätzen experimenteller Morphologie untersucht, was bei einer praktisch so bedeutsamen Pflanze durchaus begreiflich erscheint, und T. A. Knight (1759–1838), ein späterer trefflicher Bearbeiter des gleichen Themas, suchte nachzuweisen, daß bei ihr eine Wechselbeziehung der Organbildung, also eine Korrelation vor-

liege, indem er glaubte, daß Unterdrückung der unterirdischen Knollen die Pflanze zum Blühen anrege. Hier war also das Thema, welches jetzt unter den Korrelationsbegriff fällt, schon formuliert, wenngleich die Meinung Knights irrig war und Vöchting erweisen konnte, daß bei der Kartoffel nicht die besagte Korrelation besteht, wohl aber eine andere, die man auch bei vielen anderen Gewächsen nachweisen kann, eine Beziehung nämlich zwischen Wurzelsystem und Blütenbildung: Schädigung des ersteren befördert die letztgenannte Tätigkeit.

Als Beispiele dafür, daß Korrelationen auch unter ganz normalen Verhältnissen bestehen, daß experimentelle Eingriffe oder andere ungewohnte Naturereignisse lediglich die Bedeutung haben, daß sie jene erst klar in die Erscheinung treten lassen, seien noch folgende, öfter im gleichen Zusammenhang genannten Vorkommnisse genannt. An Holzgewächsen treiben nicht sämtliche Knospen aus; ein Teil bleibt unter gewöhnlichen Verhältnissen vielmehr in Ruhe. Daß das Folge einer Korrelation zwischen den Knospen ist, zeigt die Erscheinung, daß die ruhenden dann in Tätigkeit treten, wenn die ausgetriebenen durch Tiere oder durch Menschenhand entfernt werden, oder wenn ungünstige Verhältnisse diejenigen Knospen, die gewöhnlich treiben, daran hindern. Auch die uns schon bekannte Erscheinung, daß infolge von gewaltsamer, rechtzeitiger Entblätterung eines Sprosses die für das nächste Jahr bestimmten Achselknospen alsbald unter Bildung von Laubblättern austreiben, ist Folge von Korrelation: Hier wird durch diesen Eingriff eine Metamorphose der Laubblattanlagen, die im normalen Entwicklungsgang eingetreten wäre und zur Bildung von Knospenschuppen geführt haben würde, infolge der Korrelation der Teile untereinander verhindert. — Insofern viele dieser Folgeerscheinungen der Korrelation als günstig für die Pflanze ausgelegt werden können — von den soeben beschriebenen ist das ohne weiteres klar —, kann man dieselben auch mit W. Pfeffer als regulative Erscheinungen, als Folgen einer „Selbstregulation“ bezeichnen. Hierher gehört auch ein klassisches, von Goebel ausgeführtes Experiment: Neben den Farnkräutern, welche, wie Adler-, Wurmfarne u. a. an allen Wedeln Sporenbekälter tragen, gibt es andere, wie den Straußfarn, der zweierlei Wedel besitzt, unfruchtbare, die nur der Ernährung dienen, sog. Trophophylle, und fruchtbare, die Sporen hervorbringen, sog. Sporophylle, die beide aus gleichen Anlagen sich entwickeln. Nahm Goebel nun solch einem Straußfarn seine Trophophylle, so konnte er beobachten, daß sich infolgedessen Anlagen, die sonst zu Sporophyllen geworden wären, zu jenen ausbildeten.

Ursachen
der Gestaltung.

Nun gilt es aber für den experimentellen Morphologen, nicht bei den nackten Beobachtungstatsachen stehen zu bleiben, er wird sich auch nicht damit begnügen, die inneren Wechselbeziehungen mit dem Wort Korrelation zu umschreiben, erst recht wird er seinem Erkenntnisbedürfnis nicht mit der Erfahrung Genüge getan haben, daß der Organismus sich in seinen Reaktionen oft äußerst „zweckentsprechend“ verhält, wie z. B. der eben genannte Straußfarn, er muß vielmehr versuchen, diese Reaktionen auf ihre

bedingenden Ursachen zurückzuführen. — Versuchen wir nun einen ganz kurzen Überblick zu geben über einige der wichtigsten, darauf gerichteten Bestrebungen älterer und neuerer Zeit. In seiner „Physique des arbres“ sagt Duhamel (1758), daß der Saft, welcher zur Bildung der Wurzeln bestimmt ist, die Neigung hat, nach unten zu strömen, während der für die Zweigbildung bestimmte nach oben steigt. Von Vöchting lernen wir, daß etwas später auch der Schweizer Landvogt Engel, der Verfasser des Artikels „Pomme de terre“ in der Encyclopédie von Diderot und d’Alembert (1778), den „Saft“ als die „Grundursache aller Wachstumserscheinungen, als die Quelle aller Gestaltung“ ansah. Seine Verteilung, seine Bewegung bestimmt den Ort aller Organe; bei der Kartoffel bildet er hauptsächlich die oberen Glieder, Zweige, Blüten, Früchte, weniger die Knollen. Später dagegen, wenn die oberen Teile ausgebildet sind, strömt er mehr nach unten und befördert das Wachstum der Knollen; wie aber, wenn er auf dieser Bahn gehemmt wird? Dann bildet er Knollen über der Erde.“ Wie ersichtlich, wird hier Art und Ort der Organe auf eine bedingende Ursache zurückzuführen gesucht. — Wie Engel, so nimmt auch der schon genannte Knight, wie wir wiederum Vöchting entnehmen, einen Saft, „vegetable sap“ an, der wie das tierische Blut voraussichtlich mit Teilchen erfüllt sei, die mit Leben begabt sind. Es handelt sich also auch hier um einen Bildungssaft für die verschiedenen Organe, und welcherlei Organe er bildet, Wurzeln, Stengel oder Blätter, das soll nicht von seiner jeweiligen stofflichen Beschaffenheit abhängen, sondern davon, ob derselbe Saft von unten nach oben oder umgekehrt sich bewegt. Dem „Saft“ begegnen wir auch später in der Literatur als dem formbildenden Agens, es sei hier u. a. erwähnt, daß nach Goebel ein Forscher, dessen Verdienste wir nachher noch würdigen müssen, P. de Candolle, die schon mehrfach erwähnte Erscheinung, daß die Achselknospen der Blätter eines Baumes in dem Jahr, in dem sie angelegt werden, nicht treiben, es sei denn, daß die Tragblätter entfernt werden, in seiner *physiologie végétale*, 1832, darauf zurückführt, daß diese Tragblätter ihnen den „Saft“ entziehen, eine Anschauung, der sich die weitaus später (1889) geäußerte Wiesnersche anreihen läßt, daß es wesentlich das Wasser ist, das die transpirierenden Laubblätter ihren Achselknospen entziehen, so deren Entfaltung verhindernd.

Nun ist klar, daß Bezugnahme auf einen einzigen nicht weiter definierten „Saft“ nicht zur Erklärung der Gestaltungserscheinungen, daß andererseits so einfache Erscheinungen wie Wasserentzug, „Wasserabsaugung“, wenngleich sie in manchen Fällen die bedingenden Ursachen irgendwelcher Korrelationserscheinungen sein mögen, doch nicht ausreichen können, um die ungemein komplizierten Wechselwirkungen im Pflanzenorganismus zu erklären. So knüpfen wir denn die nun folgenden Betrachtungen um so lieber an die von Sachs in seiner Arbeit: „Stoff und Form“ der Pflanzenorgane geäußerten Anschauungen an, als sie, obwohl auf den ersten Blick mystisch erscheinend und vielfach umstritten, doch in der Arbeit der neuesten Entwicklungsphysiologie wiederkehren, wenngleich unter anderen Namen.

Der „Saft“ als organbildender Faktor.

Sachs,
Stoff und Form
Organbildende
Stoffe.

Sachs vertritt die Anschauung, daß in den Laubblättern der Pflanzen nicht nur die verschiedenen Stoffe, welche die übliche chemische Analyse in ihnen nachweisen kann, gebildet werden, sondern auch Stoffe, die allerdings gänzlich hypothetisch sind und von ihm als organbildende Stoffe benannt werden; so entstehen wurzelbildende Stoffe, blütenbildende Stoffe usw. in den Blättern, wandern aus dem Blatt aus und modellieren an den Stellen des Pflanzenkörpers, an dem sie sich anhäufen, diejenigen Organe heraus, die wir an diesen Stellen beobachten, indem sie dazu die dort vorhandenen Stoffe, wie Eiweißkörper, Kohlehydrate, Salze usw., die natürlich allein keine derartigen spezifischen, organbildenden Qualitäten besitzen, benutzen. Man kann, um sich ein wenigstens leidlich brauchbares Bild vom Wesen dieser organbildenden Stoffe zu machen, sich vielleicht vorstellen, sie stünden zu den Baustoffen der Organe in ähnlichem Verhältnis, wie die dem Physiologen als Enzyme (Fermente) bekannten Stoffe zu denjenigen chemischen Körpern, welche von den Enzymen in der diesen eigenen spezifischen Weise umgestaltet werden. Wie das Enzym Diastase Stärke in Zucker überführt, wie das als Lipase bezeichnete Öl spaltet oder aus seinem Spaltungsprodukte aufbaut, so sollen die organbildenden Stoffe die in der Pflanze gebildeten und aufgestapelten sogenannten plastischen Stoffe zu Organen umbilden. — Sie sollen in der unverletzten Pflanze tätig sein; wenn eine Pflanze unter bestimmten Bedingungen nicht blüht, so soll das daran liegen, daß unter besagten Bedingungen vom Laubblatt keine blütenbildenden Stoffe gebildet werden; zumal wird ihre Tätigkeit aber herangezogen zur Erklärung der Vorgänge am verletzten Pflanzenkörper, zur Erklärung von Regenerationserscheinungen: Schneidet man Sproßstücke ab, so beobachtet man die bekannte Erscheinung, daß Wurzelanlagen sich hauptsächlich an dem der Wurzel zugekehrten Pol des Sproßstückes entwickeln, Sproßanlagen aber am andern Pol auftreten, eine Erscheinung, die man als Folge der jeder Pflanze und auch jedem abgetrennten Achsenteil, ja, wie Vöchting zeigte, auch jeder Zelle einer Pflanze zukommenden Polarität betrachtet. Sachs versuchte diese Erscheinung damit zu erklären, daß in der unverletzten Pflanze aus den Blättern wurzelbildende Stoffe dem Wurzelpol, sproßbildende dem Sproßpol zuströmen, sich somit an einem abgeschnittenen Sproßstücke an den Polen stauen und dort die besagten Organe als Ersatz ausbilden. In den Laubblättern strömen normalerweise, wie eben gesagt, die organbildenden Stoffe stets basalwärts; damit erklärt es sich auch, daß Neubildungen an abgetrennten Blättern meistens an deren Basis, bezw. der Basis ihrer Leitbahnen sich bilden, wo die organbildenden Stoffe sich ansammeln.

Gegen die Annahme spezifischer, je nach dem Organ, das sie bilden sollen, qualitativ verschiedener Stoffe hat man eingewendet, daß sie gänzlich hypothetisch und unfaßbar seien, daß ihre Tätigkeit auch durch Bezug auf Enzymwirkung nicht erklärt werde, da sie doch ganz unvergleichlich viel komplizierter ist, und daß es somit vorzuziehen sei, nicht derartige Stoffe, sondern das lebende Protoplasma selbst als den „deus ex machina“ zu bezeichnen, welcher je nach den wechselnden physikalischen Bedingungen, und je nach den

an den verschiedenen Orten des Pflanzenkörpers verschiedenen Reservestoffen und deren wechselndem gegenseitigen Mengenverhältnis diese oder jene Organe aufbaut. In der Tat konnte Klebs nachweisen, daß das gegenseitige Mengenverhältnis chemischer Stoffe in der blühbaren Pflanze ein anderes ist als in der vegetativ wachsenden. Auch das sog. „Sachssche Phänomen“, daß Pflanzen, die an abgetrennten Blättern, z. B. der Begonien, entstehen, früh blühen, wenn die abgetrennten Blätter jugendlich sind, andernfalls aber längere Zeit vegetativ wachsen, wird damit erklärt, daß den Blättern, welche das Regenerat mit Nahrung versorgen, Stoffe von quantitativ verschiedener Zusammensetzung entströmen, je nachdem sie älter oder jünger sind; ältere Blätter sind verhältnismäßig arm an organischen, jüngere vergleichsweise arm an anorganischen Stoffen, und Überwiegen der organischen, Mangel der anorganischen Nährstoffe soll das Protoplasma zur Blütenbildung anregen.

Hier liegt also der Versuch vor, die Vöchtingsche These, daß in erster Linie „der Ort“ einer jugendlichen Anlage darüber entscheidet, wohin ihre Entwicklung steuert, auf chemischem Boden zu erklären. — Auch Goebels Annahme, daß im Sproß andere Baumaterialien von oben nach unten als in umgekehrter Richtung wandern und daß auf ihrer Verschiedenheit die differente Organbildung am basalen und apikalen Pol eines Stecklings beruhe, steht offenbar den letztgenannten Erklärungsversuchen näher als der Annahme von spezifischen organbildenden Stoffen.

Und doch ist zu betonen, daß die Wissenschaft, um sich von den durch Korrelation bedingten Fernwirkungen, von der gegenseitigen Beeinflussung der Organe auch nur ein „Bild“ zu machen, nicht auskam mit der Annahme eines in den Zellen festgebannten, spezifisch wirkenden Protoplasmas, daß sie vielmehr immer wieder zu Annahmen greifen mußte, die als ungeformte Lehren der Sachsschen Hypothese von den organbildenden Stoffen aufgefaßt werden können: Stoffe, die ihrer Natur nach nicht genauer bekannt sind, und von denen man nicht etwa anzunehmen braucht, daß sie in den Laubblättern gebildet würden, wandern, so nimmt man an, im Organismus und fungieren als „chemische Sendboten“, indem sie an den Zielen ihrer Wanderung angelangt, dort charakteristische Gestaltungen oder sonstige Vorgänge bewirken; man hat sich vorzustellen, daß ihre Wirkung eine umfassendere sein muß, als die der Sachsschen organbildenden Stoffe, indem nicht lediglich Entstehung und Neubildung von Organen an bestimmten Orten, sondern auch andere auf der Wechselwirkung der Teile beruhende Entwicklungsvorgänge durch sie bedingt werden.

„Chemische
Sendboten“.

Solche Stoffe hat man nun im tierischen Körper bereits vor geraumer Zeit nachgewiesen und mit dem Namen Hormone bezeichnet. Schon längst sind in der Physiologie „Reizstoffe“ bekannt, d. h. Stoffwechselprodukte, welche keinen Nährwert enthalten, sondern an den Stellen ihrer Wirksamkeit irgendwelche Stoffwechselprozesse oder mit Stoffwechselprozessen gepaarte Vorgänge durch ihre Gegenwart auslösen, und als Hormone würden wir somit

Hormone.

diejenigen Reizstoffe zu benennen haben, welche Entwicklungsvorgänge besonderer Art bedingen und zwar auch an Orten, die weit entfernt sein können von den Orten der Entstehung der Hormone. — Die Hormone bedingen die „chemische Koordination der Funktionen des Körpers“. Zu ihnen gehört das in der Schilddrüse entstehende Jodothyryl, bestimmte Stoffe ferner, welche die Sekretionstätigkeit der Bauchspeicheldrüse wecken. Häufig zitiert, — man vergleiche z. B. die Darstellung von Palladin, wird sodann der Nachweis von Stoffen, die in den Geschlechtsdrüsen der Tiere entstehen und, von dort auswandernd, charakteristische Veränderungen in den anderen Teilen des Organismus hervorrufen. Was die Chemie dieser Hormone anlangt, so genügt es hervorzuheben, daß sie nachweislich keine Enzyme sind; vielmehr sind sie, anders als diese, hitzebeständig. Der Ausdruck „Wuchsenzyme“ für sie ist also nicht passend, früher hoben wir ja schon hervor, daß auch der Vergleich der blütenbildenden Stoffe mit Enzymen eben nur ein Vergleich sein soll.

Vielleicht spielen solche Hormone nun auch bei den Entwicklungsvorgängen in der Pflanze eine große Rolle. Zitieren wir ein Beispiel aus der neuesten Literatur, welches die Frage nach pflanzlichen Hormonen anschnidet. Durch die Bestäubung treten in den verschiedenen Blütenteilen, z. B. bei Orchideen, eine Reihe verschiedener Entwicklungsvorgänge auf, Verkürzung oder Verlängerung der Lebensdauer der Blütenhülle, „Verschwellung“ der Griffelsäule, Verlängerung der Lebensdauer des Fruchtknotens, Vergrünung desselben usw.; und es gelang J. Fitting, eine Anzahl der fraglichen Erscheinungen nicht allein durch die lebenden, wachsenden Pollenschläuche, sondern auch durch Belegen der Narbe mit einer chemischen Verbindung hervorzurufen, die schon den ungekeimten Pollenmassen anhaftet und in chemischer Hinsicht mit den Hormonen der Tiere gemein hat, daß sie kein Enzym ist. Ob freilich diese Verbindung als „chemischer Sendbote“ von der Narbe ausgeht, oder irgend eine Reizleitung ganz anderer Art von der Narbe zu den umzubildenden Blütenorganen bedingt, ist vollständig ungewiß, — wie denn überhaupt die „Hormonenlehre“ ihre Befähigung zur Erklärung anderer Entwicklungsvorgänge bei Pflanzen erst wird zu erweisen haben.

Soviel geht jedenfalls aus unseren Ausführungen hervor, daß man neuerdings davon abgekommen ist, korrelative Wachstumserfolge als dynamisch bedingt zu erklären, wie es z. B. Knight tat, der glaubte, daß ein und derselbe Saft je nach der Richtung, in der er strömt, heterogene Erfolge bedingt, oder rein mechanisch wie Naegeli, der die wechselseitige Beeinflussung der Teile auf Übertragung von Schwingungen zurückführte, die sich von einem zum anderen Organ fortpflanzen, daß man vielmehr an eine chemische Beeinflussung der Teile eines Organismus glaubt, und diesem Glauben wird wohl auch die Zukunft der entwicklungsphysiologischen Forschung gehören. — Allerdings wird die fortschreitende Untersuchung der Hormone, die genaueste Erkenntnis ihrer chemischen Zusammensetzung, der Orte ihrer Entstehung, der Wege, in denen sie wandern, der Bedingungen, unter denen sie wirken, niemals zu einem vollen Einblick in die Frage führen können, wie nun diese toten

Produkte der inneren Sekretion gestaltend wirken; die Frage der Beziehung zwischen Stoff und Form wird auch dann ungeklärt bleiben, und die Forscher werden entweder sich damit begnügen, weitere Beobachtungen anzustellen, um die tatsächlichen Kenntnisse der Gestaltungsvorgänge und ihrer Bedingungen zu fördern, oder aber durch Annahme eines „*nisus formativus*“ oder ähnlich benannter Kräfte, die sie in dem Protoplasma oder seinen Hormonen wirksam werden lassen, die Gestaltungstätigkeit der lebenden Substanz dem menschlichen Auffassungsvermögen näher zu bringen suchen und so jene Bestrebungen fortsetzen, die, bereits aus dem Altertum überkommen, in der Dominantenlehre J. Reinkes ihren neuesten Ausdruck gefunden haben.

Wir schließen hiermit diesen entwicklungsphysiologischen Exkurs und nehmen den Faden unserer Darstellung da wieder auf, wo wir ihn vorhin nach Besprechung des phylogenetischen und des ontogenetischen Metamorphosenbegriffs haben fallen lassen, um uns jetzt der Diskussion einiger Bezeichnungen zuzuwenden, die in der Gestaltungslehre eine gewaltige Rolle spielen, den Bezeichnungen homolog und analog. Was sind homologe, was analoge Teile einer Pflanze?

Als homolog bezeichnet man diejenigen Pflanzenteile, welche man durch Untersuchung der stammesgeschichtlichen Entwicklung, oder auch durch Untersuchung ihrer Ontogenie, insoweit diese jene Entwicklung widerspiegelt, auf eine und dieselbe Grundform zurückführen kann, ganz gleichgültig welche Form und Funktion die betreffenden Teile am heutigen Pflanzenkörper haben. Homolog sind z. B. Laubblätter und Knospenschuppen eines und desselben Gewächses, da wir annehmen können, daß letztere sich aus Blättern durch Metamorphose entwickelt haben, homolog sind auch die Laubblätter zweier nahe verwandter Pflanzen, weil sie bei deren Vorfahren identisch waren. Dies ist die sogenannte phylogenetische Homologie. Nun hat aber Goebel darauf hingewiesen, daß neben diese phylogenetische noch eine andere Homologie tritt und das Problem verwickelt, das wir jetzt besprechen: Wir müssen annehmen, daß die Blätter der Pflanzen, also Anhangsgebilde von gleicher oder ähnlicher Ontogenese, „morphologisch gleiche“ Gebilde, wie man auch — etwas unklar — gesagt hat, während der Entwicklung der Pflanzenwelt mehrfach unabhängig voneinander an verschiedenen Punkten des Stammbaumes entstanden sind. Sind nun die Blätter der verschiedenen Reihen, auch soweit sie nicht auf dieselbe Urform zurückgehen, homolog? Offenbar nicht. Da sie sich aber ontogenetisch auf gleiche oder ganz ähnliche Weise am Sproßscheitel entwickeln, schlägt Goebel vor, sie im Gegensatz zu stammesgeschichtlich homologen Organen als organisations-homolog zu bezeichnen. Übrigens hat auch diese Organisationshomologie einen phylogenetischen Einschlag; denn wenn sich in den verschiedenen Reihen gleichartige Organe als seitliche Anhangsgebilde aus dem Thallus herausdifferenziert haben, so ist das damit zu erklären, daß die Thalli dieser verschiedenen Reihen ihrerseits homolog waren und darum gleiche Entwicklungsmöglichkeiten in sich trugen. Wir werden

Homologie und
Analogie.
Phylogenetische
und Organi-
sationshomologie.

später nochmals auf ähnliche Fragen zurückkommen müssen, wenn wir uns darüber zu entscheiden haben, ob wir den beblätterten Sproß eines Mooses und eines Farnkrautes homologisieren dürfen.

Es ist scharf zu betonen, daß unter keinen Umständen aus gleicher Funktion auf Homologie geschlossen werden kann, homologe Organe können der Pflanze in ihrem Haushalt dieselben Dienste leisten oder gänzlich verschiedene. Im Gegensatz zu homologen redet man nun von analogen Teilen der Pflanze in den Fällen, in welchen zweierlei Organe, obwohl sie phylogenetisch auf verschiedene Glieder zurückgeführt werden müssen und darum auch ihre ontogenetische Entwicklung verschieden ist, doch dieselbe Funktion besitzen. So kann es vorkommen, daß Wurzeln sich abflachen, Chlorophyll ausbilden und wie Blätter funktionieren. Solche Wurzeln sind Blättern analog. Analoge Teile einer oder verschiedener Pflanzen sind also nicht ähnlich infolge von gleicher Abstammung, sondern infolge von gleichgerichteter sogenannter konvergenter Anpassung. Diese Ähnlichkeit wird bezeichnet als: Konvergenzerscheinung.

Wir wollen nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß die Frage nach der Homologie und Analogie der Teile eigentlich nur dann einen Sinn hat, wenn man sie für die Vertreter phylogenetisch einheitlicher, bestimmt umgrenzter Gruppen aufwirft, deren Anfangsformen bereits eine gewisse Differenzierung der Körpergestalt erreicht haben. Anderenfalls könnte man angesichts der oben berührten Anschauung, derzufolge sich Achse, Blatt und Wurzel aus ein und demselben Grundorgan, — Phyton, — herausdifferenziert haben, auch jene drei Organe miteinander homologisieren, und so den ganzen Unterschied zwischen homolog und analog verwischen.

P. de Candolle.

In geschichtlicher Beziehung können wir, wenn wir Sachs folgen, in dem Genfer Botaniker Pyrame de Candolle (1778—1841) einen der ersten Männer der botanischen Wissenschaft sehen, welche einen Unterschied zwischen homologen und analogen Teilen machten, freilich ohne diese Bezeichnungen zu wählen. De Candolle „gebührt das Verdienst, zuerst auf den Unterschied der morphologischen und physiologischen Merkmale mit Nachdruck hingewiesen, die Diskordanz zwischen morphologischer Verwandtschaft und physiologischem Habitus deutlich hervorgehoben zu haben“. Er führt mehrere Gründe an, welche die Feststellung der morphologischen Natur eines Organs (d. h. seine Homologisierung) erschweren, so die Erscheinung, welche er als Abortus bezeichnet, worunter er das Fehlschlagen bestimmter Teile versteht, ein Fehlschlagen, welches darin bestehen kann, daß ein Organ nur in seiner ersten Anlage sichtbar ist, sodann aber verschwindet, oder darin, daß ein Organ, welches bei Verwandten nachweisbar ist, überhaupt nicht mehr in Erscheinung tritt. Auch die Umbildung von bestimmten Organen z. B. von Blättern in Ranken wird als Abortus bezeichnet. In de Candolle haben wir, wie Sachs treffend hervorhebt, wieder einen Mann vor Augen, der ein Anhänger des Dogmas von der Konstanz der Arten war, aber durch seine Untersuchungen folgerichtig zu einem Deszendenztheoretiker hätte werden

müssen; denn die Annahme eines Abortus oder einer Umwandlung von Organen hat doch bloß dann einen wirklichen Sinn, wenn man sie phylogenetisch auf solche, die nicht fehlschlagen oder metamorphosieren, zurückleitet.

Wir sind jetzt darauf vorbereitet, rückblickend die Aufgaben der Gestaltungslehre der Pflanzen zu definieren. Sie wird zunächst durch vergleichende Betrachtung aller, lebender oder fossiler Pflanzen deren Gestalt und Glieder ermitteln und beschreiben, sodann wird sie durch Betrachtung der Stammesgeschichte sowie der Entwicklungsgeschichte des Individuums die Homologien feststellen, den morphologischen Wert der Glieder ermitteln.

Formale Morphologie und Organographie.

Dies etwa ist die Aufgabe der Gestaltungslehre der Pflanzen im engeren Sinn, der „rein formalen Morphologie“, die somit, wie E. Strasburger sich ausdrückt, „keine Organe, sondern nur Glieder einer Pflanze kennt“, mit anderen Worten, sich nicht um die Funktion der Teile kümmert. Wird dieser letzte Ausspruch den unbefangenen Leser auch etwas seltsam anmuten, so hat er doch Berechtigung, denn eine kritiklose Rücksichtnahme auf die Funktion könnte ganz offenbar der Morphologie, insofern sie Homologien feststellen will, gefährlich werden und könnte zu schweren Irrtümern führen.

In der Untersuchung der Pflanzenglieder und ihrer Homologien hat die formale Morphologie Hervorragendes geleistet, ja sogar die „idealistische“ Morphologie, trotz ihrer vielen Auswüchse, denen wir verständnislos gegenüberstehen, wenngleich sie wegen mangelnder genetischer Verknüpfung der Pflanzen und Pflanzenglieder zu naturwissenschaftlicher Klarheit sich nicht durchzuringen vermochte. — Doch wäre es falsch zu glauben, daß diese formale Morphologie, die nur „Glieder“ kennt, die gesamte Gestaltungslehre umschließt, im Gegenteil, will diese zu einer lebenswahren Wissenschaft werden, so muß neben sie treten jene andere Hälfte der Gestaltungslehre, die im Gegensatz zur formalen Morphologie als Organographie bezeichnet wird, die also die Teile der Pflanze als ihre funktionierenden Organe ansieht und zu verstehen trachtet. Ohne zu verkennen, daß viele Glieder der Pflanzen in ihrer Ausgestaltung nur historisch zu begreifen sind, sucht die Organographie nach Möglichkeit zu erforschen, inwieweit die Organe in ihrer Gestalt den jeweiligen Bedürfnissen angepaßt sind. Folgerichtig faßt sie auch — davon war oben schon die Rede, als von dem ontogenetischen Metamorphosenbegriff, wie ihn besonders Goebel vertritt, die Rede war — die Metamorphose funktionell auf: metamorphosierte Organe sind solche, die in ihrer Funktion von denjenigen Organen abweichen, aus denen sie sich im Laufe der Phylogenie entwickelt haben. Zumal für die Gestaltungslehre, insoweit sie Organographie ist, ist die experimentelle Morphologie eine besonders wichtige Hilfswissenschaft, indem sie durch Abänderung der Lebensbedingungen nicht nur den Formwechsel an sich studiert, sondern auch fragt, ob solcher Formwechsel von Bedeutung für die

Pflanze ist, ob er funktionelle Abänderungen vorstellt. Wie ersichtlich, befaßt sich die Organographie mit heißumstrittenen Problemen, die wir aber hier nur andeuten können: Daß eine Entwicklung der Pflanzen vom einfacheren zum komplizierteren stattgefunden hat, ist, wie wir wissen, heute Gemeingut aller Biologen. Wie sie stattgefunden hat, ist aber trotz der staunenswerten Fortschritte, welche die experimentelle Vererbungslehre in dem letzten Jahrzehnt aufzuweisen hat, noch in tiefstes Dunkel gehüllt. Wieweit können äußere Einflüsse als Entwicklungsreize fungieren und Anpassungen bewirken, inwieweit können sich solche Anpassungen vererben? — Das alles sind offenbar Fragen, deren Beantwortung zum großen Teil Sache der experimentellen Organographie sein wird. Sie wird mit dazu berufen sein, das Dunkel zu lüften, das die Rätsel der Entwicklung, die Probleme der Artenbildung umhüllt.

Beziehungen
der Morphologie
zur Systematik
der Gewächse.

Wir können hier diese Grundfragen der gesamten biologischen Forschung nur flüchtig und andeutungsweise streifen und wollen nun zum Schlusse unserer allgemeinen Ausführungen über die Gestaltungslehre der Pflanzen teilweise Gesagtes in etwas anderer Form wiederholen, indem wir die Beziehungen dieser botanischen Sonderdisziplin zu einer anderen, die ebenfalls in ihren ganzen Anschauungen abhängt vom Stand des Problems der Artenbildung, erörtern, nämlich zur Lehre von der systematischen Anordnung der Gewächse.

Der Systematiker hat zweierlei Aufgaben zu bewältigen: er muß zunächst die Formen der Pflanzenwelt im einzelnen kennen lernen, er muß diese sodann in einer geeignet erscheinenden Weise anordnen. Soweit die erstere Tätigkeit in Frage steht, ist die Systematik offensichtlich nichts weiter als spezielle Morphologie. Die allgemeinen Gesetze, welche die Pflanzengestalt beherrschen, sind abstrahiert aus der Fülle spezieller Gestaltungserscheinungen. Umgekehrt findet der Jünger der speziellen Botanik in den Lehrbüchern dieser Disziplin zunächst die Grundtatsachen der allgemeinen Morphologie auseinandergesetzt, ehe er veranlaßt wird, sich in das Meer der Einzelerscheinungen hineinzustürzen. — Was die zweite Tätigkeit des Systematikers, die Anordnung der Formen angeht, so erfolgt diese auf Grund der Organisationshöhe, d. h. der Verwandtschaft, und so gilt es für den Forscher zunächst festzustellen, welche Merkmale die Organisationshöhe bedingen, welches die „Organisationsmerkmale“ sind, und dieselben zu trennen von der anderen Gruppe von Merkmalen, welche wir als „Anpassungsmerkmale“ bezeichnen, die für die Beurteilung der Entwicklungshöhe von minderer Bedeutung sind, daher bei der systematischen Gliederung möglichst auszuschneiden haben. Worin unterscheiden sich nun Organisations- von Anpassungsmerkmalen? Folgen wir zur Beantwortung dieser Frage der Führung R. v. Wettsteins.

Organisations-
und Anpassungs-
merkmale.

Organisationsmerkmale sind solche, die wir in erster Linie nur auf historischer Basis verstehen können, nicht aber auf Grund der Eigenart der heutigen Standorte, während für die Anpassungsmerkmale gilt, daß sie den Eigenarten der jeweiligen Lebensbedingungen Rechnung tragen. Es wäre

falsch, hieraus schließen zu wollen, daß die Organisationsmerkmale keine „Anpassungen“ darstellen, im Gegenteil, in der großen Mehrzahl der Fälle sind auch sie für die Pflanze vorteilhaft; nur sieht man nicht ein, warum die Zweckmäßigkeit gerade auf die Art und Weise, die man beobachtet, und nicht auf andere Art zustande kommt. Ein Beispiel macht das deutlicher: Wenn eine Blüte eine größere Zahl, etwa zehn Staubblätter hat, so ist das eine vorteilhafte Eigenschaft, gleichgültig aber ist es in biologischer Beziehung, ob diese zehn Staubblätter in einem oder in zwei dicht aufeinanderfolgenden Kreisen stehen, derartige Unterschiede sind lediglich zu deuten als Folge der verschiedenen Organisation, welche die Pflanzen geerbt haben. Ob also Staubblätter in einem oder in zwei Kreisen stehen, ist ein Organisationsmerkmal, das der Systematiker verwerten kann. Anpassungsmerkmale andererseits, die Wettstein uns vorführt, sind z. B. die Großblütigkeit, der schöne Duft, der Rosettenwuchs von Alpenblumen u. a. m.

Nicht immer ist es leicht, beiderlei Merkmale auseinanderzuhalten; ist es doch oft Sache des subjektiven Befindens, was man als Anpassung deuten soll, auch wird man zu verschiedenen Ergebnissen kommen, je nachdem man größere oder kleinere systematische Gruppen betrachtet. Zur Unterscheidung aber kann herangezogen werden die Beobachtung der Bedingungen, unter denen die beiden Merkmalsarten sich ändern. Organisationsmerkmale werden „zäh“ festgehalten, eine willkürliche Änderung derselben fällt schwer, ändern sie sich, so ist das gleichbedeutend mit der Entstehung einer neuen Art — und die Frage der Artbildung und ihrer Ursachen, wieweit Bastardierung, langsame oder sprungweise Veränderung usw. dabei beteiligt sind, wollen wir aus guten Gründen hier gar nicht erst anschneiden. Im Gegensatz dazu erweisen sich die Pflanzen mit Rücksicht auf ihre jeweiligen Anpassungsmerkmale plastisch; durch Änderung der Lebensbedingungen gelingt es, Anpassungsmerkmale zum Schwinden zu bringen, neue Anpassungsmerkmale zu erzeugen. So wird denn oft die Züchtung von Pflanzen unter bestimmten Bedingungen und die Beobachtung, welche Merkmale sich ändern, welche aber nicht, mit dazu beitragen können, zu entscheiden, ob der Systematiker gut daran tut, das betreffende Merkmal für seine Zwecke zu verwerten. Mit anderen Worten: die experimentelle Organographie kann zu einer bedeutenden Hilfswissenschaft des Systematikers werden. Oft wird es von besonderem Wert sein, darauf zu achten, ob Anpassungsmerkmale, die man künstlich einer Pflanze aufgezwungen hat, bei längerer Züchtung unter denselben Bedingungen, welche diese neuen Anpassungsmerkmale ausgelöst haben, stabilisiert werden können; ob auf diese Weise also Anpassungsmerkmale zu Organisationsmerkmalen werden, ob künstlich durch Vererbung aufgezwungener Eigenschaften neue Arten entstehen können.

Wir schließen hiermit die allgemeinen Betrachtungen über die pflanzliche Gestaltungslehre ab; wir haben ältere und neuere Anschauungen nebeneinander gestellt, um deutlich zu erkennen, wie Begriffe, die früher unklar

und verschwommen waren, allmählich fester und fester umrissen werden konnten durch die Annahme verwandtschaftlicher Beziehungen der Gewächse und durch die genaue Untersuchung ihrer Ontogenie. Wir haben uns bemüht, einige Probleme, die augenblicklich im Vordergrund des Interesses der Forscher stehen, etwas genauer zu behandeln; und endlich haben wir versucht die Stellung der Lehre von der Pflanzengestalt zu den anderen botanischen Einzeldisziplinen zu charakterisieren. Wir haben gesehen, daß eine wichtige Hilfswissenschaft für sie die Paläophytologie ist, die Entwicklungsphysiologie nicht minder, und wir haben endlich zu zeigen versucht, welche Bedeutung die Organographie für den Systematiker hat. Wenden wir uns nunmehr den einzelnen Pflanzengruppen zu, um in großen Zügen kennen zu lernen, wie die Gestalten auf den verschiedenen Entwicklungsstufen des Pflanzenreiches aussehen. — Wir werden dabei noch einige allgemeine Probleme besprechen, wie Symmetrieverhältnisse, gegenseitige Stellungsverhältnisse der Glieder usw., die genau genommen in den allgemeinen Abschnitt gehören, die wir aber erst im folgenden bringen, da es sich der größeren Anschaulichkeit wegen empfiehlt, sie gleich mit speziellen Beispielen zu belegen.

II. SPEZIELLER TEIL.

Wir wollen zunächst versuchen, uns einen Überblick über die Formenfülle thallophytischer Gewächse zu verschaffen, und beginnen in üblicher Algen. Weise mit den Algen.

Zwar führen viele Vertreter der Algen an feuchten Standorten ein Landleben, die Mehrzahl aber ist, wie allbekannt, an das Leben unter Wasser angepaßt; sie bevölkern das süße und das salzige Wasser, im letzteren erreichen sie ihre gewaltigste und formenreichste Entwicklung, finden wir doch unter den Meeresalgen die längsten Gewächse, die es überhaupt auf Erden gibt: Die Braunalge *Macrocystis* (Fig. 8. S. 219) kann bis 300 Meter lang werden, während die höchsten Bäume eine Höhe von etwa 150 Meter erreichen. Neben solchen Algenriesen aber finden wir auch ganz besonders kleine Formen und zwar unter den niedrigsten einzelligen Algen, denn die neuere Forschung hat in Bestätigung älterer Angaben nachgewiesen, daß die kleinsten Algen nicht größer sind als kleine Bakterien, bei denen man gemeiniglich die kleinsten Pflänzchen zu suchen pflegt.

Ein kurzer Hinweis auf die Ernährungsverhältnisse der Algen, soweit er zum Verständnis ihrer Körperform unerläßlich ist, erinnert uns zunächst daran, daß die Algen wie die höher entwickelten Pflanzen von Kohlensäure leben; sie sind zum Teil wie jene grün gefärbt, zum Teil auch rot oder braun, so zumal viele Meeresalgen, auch blau, wie die aus mikroskopisch kleinen blaugrünen Algen bestehenden Überzüge an schmutzigen Mauern oder ähnlichen Standorten zeigen. Jedenfalls führen sie alle einen Farbstoff, der es ihnen ermöglicht, sich von Kohlensäure zu ernähren mit Hilfe der Energie der Licht-

strahlen. So haben sie es denn mit höheren Pflanzen des weiteren gemeinsam, daß sie des Lichts zum Leben bedürfen, wenn auch manche Formen der nördlichen und südlichen Meere gezwungen sind, einen großen Teil des Jahres ohne Licht zuzubringen. Weiter können wir auch bei ihnen ganz wie bei den höheren Pflanzen Sonnen- und Schattenpflanzen, d. h. solche, die viel, und solche, die wenig Licht beanspruchen, unterscheiden. Auch vermögen, wie noch zu zeigen sein wird, die Algen ihre Körperform den Beleuchtungsbedingungen ihrer Standorte in mannigfacher Weise anzupassen. — Abgesehen davon, daß die verschiedene Körperform der Algen vielfach ihre verschiedenen Lebensbedürfnisse widerspiegelt, erregt die Untersuchung ihrer Morphologie zumal auch aus dem Grund Interesse, weil wir uns vorstellen dürfen, daß die höheren Pflanzen Ahnen besessen haben, die in manchen Eigenarten der Gestalt den Algen ähnlich gewesen sein mögen, wie auch ihre Standortbedingungen ähnliche waren. Wir dürfen manche Algenformen sozusagen als Modelle der hypothetischen Ahnen höherer Pflanzen bezeichnen. — Darüber später noch ein Wort, wir wenden uns nach diesen Vorbemerkungen unserer eigentlichen Aufgabe zu.

Die niedrigsten, einfachsten Algenformen können wir hier nicht ein- Einzellige Algen.
gehend besprechen, da die Behandlung dieser einzelligen Wesen Sache der Zellenlehre ist. Nur soviel sei erwähnt, daß wir unter ihnen bald kuglige, bald stäbchenförmige, bald komplizierter gebaute Formen antreffen; letztere sind oft äußerst zierlich gebaut, gleichwohl ist häufig eine Anpassung der Gestalt an die Lebensbedingungen nur insofern zu verzeichnen, als die Kleinheit der Zelle die vollkommene Durchleuchtbarkeit gewährleistet. In anderen Fällen aber finden wir auch die prächtigsten Anpassungen der Körperform an die Standortbedingungen; um ein Beispiel zu nennen, bei den Kieselalgen. Diese leben teilweise am Grund der Gewässer, auf dem sie dahinkriechen, und häufig ist dann die Zellform die eines kleinen Schiffchens, welches sich zwischen den mikroskopisch kleinen Steinchen und Sandkörnchen des Grundes hindurchwindet. Andere Kieselalgen gehören dem sogenannten Plankton an, schweben also im Wasser, sei es der Landseen, sei es der Meere, und deren Zellen sind durch stachelförmige Anhänge und auf mannigfache andere Weise derart konstruiert, daß sie im ruhigen Wasser nur sehr langsam in die lichtlose Tiefe hinabsinken. — Alle solche einzellige Algen sind mit wenigen Ausnahmen dem bloßen Auge nur dann sichtbar, wenn sie in großen Massen auftreten, Grunddiatomeen z. B. in Form brauner Belege, die wir am Grund von Bächen finden; Planktondiatomeen können, falls sie massenhaft auftreten, das Wasser förmlich mit einem braunen „Purée“ erfüllen, oder doch trüben; andere bilden Überzüge an der Wasseroberfläche, zu erinnern ist ferner an jene grünen Krusten an Baumstämmen, die aus einzelligen Algen bestehen; diesen wird flächenförmige Ausbildung, die mit Rücksicht auf die Ausnutzung des Lichts vorteilhaft erscheinen muß, und die bei höheren Formen Folge der eigenen, zweckentsprechenden Organisation ist, durch die Form des Substrates aufgezwungen.

— Koloniebildende
Algen.

Von diesen einzelligen Algen gelangen wir zu den sogenannten Koloniebildenden. Kolonien treten uns dann entgegen, wenn die Zellen sich nach der Teilung nicht trennen, sondern zu Fäden, Platten, Paketen oder in anderer Weise vereint bleiben, oder wenn sie durch Ausscheidung von Gallerte zusammengehalten werden, ohne daß im übrigen eine verschiedenartige Ausgestaltung der einzelnen Zellen einer solchen Kolonie sich bemerklich machte. Hierher gehören u. a. jene grünlichen, oft großen Gallertklumpen, die man auf feuchten Wegen und Äckern beobachten kann, und die von blaugrünen Algen gebildet werden, hierher auch jene gleichfalls den blaugrünen Algen angehörigen Formen, welche die sogenannte Wasserblüte bilden, schaumig gallertige Massen, die wir zu gewissen Jahreszeiten auf der Oberfläche stehender Gewässer beobachten.

Ganz besonders bekannt sind aber diejenigen Algen, welche Kolonien in Form von Algenfäden bilden, wozu viele unserer gemeinsten Süßwasser-algen zu rechnen sind; die Fäden bilden entweder mehr oder minder glatte Zöpfe, die im Wasser unter schraubigen Drehungen aufwärts wachsen, oder wirr durcheinander geflochten, jene allbekannten „Watten“, die man an warmen hellen Tagen an der Oberfläche von Teichen und Tümpeln treiben sieht, und die sich durch die bei der Assimilation ausgeschiedenen Sauerstoffbläschen, die sich zwischen den Fäden fangen, an der Oberfläche halten. Nicht selten wird durch seitliche Verwachsung der Fäden der Zusammenhalt noch verstärkt, und so führen uns solche Watten denn hinüber zu jener Alge, die vielleicht auch mancher Laie als das „Wassernetz“ kennt, eine Form, bei der die Zellen zu regelmäßigen hohlzylindrischen Netzen verwachsen sind. — In allen diesen Fällen finden wir, wenngleich etwas primitiv, schon dasselbe Bauprinzip, das uns auch bei höher organisierten Wassergewächsen aus gleichen biologischen Gründen entgegentritt: Die große Oberfläche ermöglicht eine allseitige Umspülung mit Wasser und den darin gelösten Nährstoffen (Kohlensäure, Salzen), sie bedingt einen ziemlich erheblichen Reibungswiderstand und verhindert so das rasche Sinken, der lockere Bau der Watten ermöglicht vollkommene Durchleuchtung. Fassen wir solche Watten an, so empfinden wir, daß sie weich und schleimig sind, sie werden also, wenn der Wind das Wasser kräuselt oder stark bewegt, weniger leicht geschädigt, als wenn sie starr wären; außerdem dient der Schleim dazu, die Schwebefähigkeit zu erhöhen und mag auch als Schutz gegen schädliche im Wasser gelöste Stoffe wirksam sein, vielleicht auch gegen Austrocknung beim Sinken des Wasserstandes.

Es wird uns nicht wundern, zu hören, daß auch jene oben schon kurz genannten Planktondiatomeen ganz besonders häufig zu solchen Kolonien zusammentreten, zu Fäden, Zellketten usw., die gerade gestreckt oder mannigfach gewunden und gebogen sind und als leicht begreifliche Anpassung an das Schwebelieben verständlich werden. — Auch Schleimbildung ist bei solchen Formen aus gleichem Grund sehr häufig.

Immerhin sind all die genannten Formen, trotzdem wir einen Fortschritt gegenüber einzelligen, mit denen sie übrigens durch viele Übergänge ver-

bunden sind, nicht verkennen können, ein „Spielball der Wellen“, und so sehen wir denn bei denjenigen Algen einen weiteren Fortschritt verwirklicht, welche nicht frei leben, sondern sich auf die eine oder andere Weise festsetzen, z. B. auf anderen Algen. Wir würden sie dann als Epiphyten zu bezeichnen haben. Viele koloniebildende Algen leben epiphytisch, indem sie Gallertstiele ausbilden, vermittels deren sie an anderen Algen haften. Hier zeigen sich also die ersten Anfänge dessen, was wir einen polaren Körperbau nennen, ein Gegensatz zwischen oben und unten, Spitze und Basis.

Zellenstaaten
bildende Algen.

Immerhin konnte aber doch ein wirklicher Fortschritt in der Gestaltung der Algen erst damit erzielt werden, daß die Koloniebildung aufgegeben wurde und an ihre Stelle die sogenannte Zellenstaatbildung trat: die Zellen, die bei der Kolonie in den typischsten Fällen ganz gleichartig sind, differenzieren sich nach Form und Funktion — Einzelheiten darüber bringt die Zellenlehre —; gleichzeitig tritt der polare Bau fast immer deutlich in die Erscheinung: Am basalen Pol bildet der Algenkörper wurzelähnliche Gebilde aus, welche als Haftorgane fungieren, nicht aber gleichzeitig, wie das bei den Wurzeln der höheren Pflanzen der Fall ist, auch zur Nahrungsaufnahme dienen. Mit diesen Haftorganen, die bei großen Arten die Form einer Haftscheibe oder krallenähnliche Gestalt haben können, bei kleineren aber zart ausgebildet sind als sogenannte Haarwurzeln oder Rhizoiden — wie wir sie später bei Moosen und auch Farnen noch wieder antreffen werden —, sitzt der Algenthallus an Felsen oder anderen Gegenständen, vielfach auch als Epiphyt auf anderen Algen fest; nur in ganz vereinzelt Fällen kommt es vor, daß Algen im Sande oder losem Grund am Boden der Gewässer wurzeln.

Auf die Wachstumsweise dieser Haftorgane im einzelnen einzugehen, würde uns zu weit führen; um so wichtiger ist es, daß wir uns jetzt, da wir uns dem übrigen Thallus zuwenden, zuerst über dessen Wachstumsweise orientieren.

Die wesentlichste Tatsache, die wir beobachten, ist nun die, daß nicht alle Teile des Thallus gleichmäßig wachsen, daß vielmehr das Wachstum auf bestimmte Teile des Thallus beschränkt ist, während andere Teile ausgewachsen sind. Wir können somit Dauergewebe und wachsendes Gewebe am Thallus unterscheiden. Ist der Thallus z. B. ein scheibenförmiges Gebilde, so kann das Wachstum längs des Randes erfolgen. Stellt der Thallus ein im Querschnitt rundes oder flaches Band vor, so ist der typische Fall der, daß an der Spitze, am Scheitel, bzw. falls der Thallus verzweigt ist, an den Spitzen das Wachstumsgewebe lokalisiert ist. Wir sagen dann, indem wir eine, wie Goebel mit Recht sagt, merkwürdige, von K. F. Wolff geschaffene Bezeichnung (vgl. oben), die dieser auf den Scheitel der Sprosse höherer Pflanzen anwandte, auf die Algen übertragen, der „Vegetationspunkt“ liegt an der Spitze. Es findet also Spitzenwachstum (Scheitelwachstum) statt. Es kann aber auch vorkommen, daß die Wachstumsregion mehr oder minder weit von den äußersten bzw. obersten Teilen des Thallus entfernt liegt, derart, daß sie nicht nur nach unten, sondern auch nach oben

Spitzenwachstum
und Interkalar-
wachstum.

an Dauergewebe angrenzt. Man redet dann von einer interkalaren Wachstumszone; der Thallus besitzt Interkalarwachstum. Jeder Versuch, auf den Bau der wachsenden Region des Algenthallus näher einzugehen, würde uns unvermeidlich tief in die Zellenlehre führen; wir verzichten daher darauf und wollen nur noch bemerken, daß wir dem Spitzen- wie dem Interkalarwachstum später auch bei den höheren Pflanzen wieder begegnen werden. Wo nun auch die Wachstumszone liegen mag, von ihr geht der Zuwachs, gehen die Neubildungen am Thallus aus, und typischerweise werden die seitlichen Neubildungen derart angelegt, daß eine jüngere stets spitzwärts von der nächst älteren sich bildet. Die Anlage ist „akropetal“, oder, wie man

auch sagt, die Ausgliederung erfolgt progressiv. Ausnahmen von dieser Regel fehlen allerdings bei den Algen nicht. So dann ist zu betonen, daß das Dauergewebe keineswegs unter allen Umständen seine Wachstumsfähigkeit eingebüßt hat, vielmehr zeigt sich, daß unter gewissen Umständen, bei Änderung der Lebenslage, in bestimmten Entwicklungsstadien, bei Verwundungen usw., auch Partien von Dauergewebe wieder in wachstumsfähiges Gewebe übergehen und zu Neubildungen Veranlassung geben können, die dann an Orten des Thallus auftreten, die sonst längst ausgewachsen sind.

Somit ist für die Zellstaaten im Gegensatz zu den Zellkolonien, bei welcher letzteren alle Zellen sich vermehren und am Wachstum der Kolonie sich beteiligen, charakteristisch: Die Lokalisierung des Wachstums auf bestimmte Zonen, die in Gegensatz zum ausgewachsenen Dauergewebe treten. Freilich sind keine scharfen Grenzen zwischen Zellstaaten und Kolonien

vorhanden, wie ein Hinweis auf die Flagellaten oder Geißelpflänzchen, der hier zwischengeschaltet sei, uns zeigt. (Fig. 3.) Die Flagellaten gelten als Ahnen der Algen, bzw. man nimmt an, daß diese Ahnen ähnlich gestaltet gewesen sein mögen wie jene; es sind einzellige, mittels Geißeln sich bewegende oder koloniebildende Wesen, von denen man die grünen und die braunen Algen ableitet (während man die roten Algen mit Vorbehalt aus gewissen Gruppen der grünen Algen sich entwickeln läßt). Unter den Flagellaten nun gibt es eine Gattung (*Hydrurus*), die zeitweilig in Form von verzweigten gabelartigen Kolonien wächst; diese nehmen derart an Größe zu, daß lediglich die an der Spitze der Zweige liegenden Zellen sich teilen. Hier liegen also Übergänge zwischen Kolonien und Zellstaaten vor, Kolonien mit Spitzenwachstum, die uns versinnbildlichen, durch welcherlei Formen hindurch sich die Algen aus den Flagellaten herausgebildet haben mögen.

Der Thallus der Algen kann unverzweigt sein, z. B. ein langes, rundes oder flaches, einfaches Band vorstellen; jedermann aber, der sich an dem oft so zierlichen Wuchs vieler dieser Gewächse erfreut hat, weiß, daß diese Eigentümlichkeit oft auf Verzweigung des Thallus zurückzuführen ist und ihr müssen wir uns nun zuwenden, um so mehr als wir am Algenthallus



Geißelpflänzchen als Übergangsformen zwischen Kolonien und Zellstaaten.

Fig. 3. Euglena gracilis, ein Geißelpflänzchen. g: Geißel, n: Zellkern. Vergl. 360. Aus SCHENCK nach ZUMSTEIN.

Gabelige und seitliche Verzweigung des Algenthallus.

bereits jene zwei Arten der Verzweigung kennen lernen, die uns auch in allen anderen Pflanzengruppen wieder entgegentreten, die gabelige und die seitliche Verzweigung.

Bei der gabeligen (dichotomen) Verzweigung teilt sich der Vegetationspunkt in zwei gleiche Vegetationspunkte, die dann weiter wachsen, der Erfolg ist also eine Gabelung des Thallus und indem sich dieser Vorgang mehrfach wiederholt, ergeben sich jene im Algenreich nicht selten vorkommenden Fälle mehrfacher Gabelung des Thallus, z. B. bei dem danach so genannten Gabeltang und anderen mehr. Hierbei bildet also das sich teilende Gewebe keine neuen Vegetationspunkte, die Seitengliedern den Ursprung geben, vielmehr löst es sich selbst in zwei neue Teilungsgewebe auf. Im einfachsten Fall, der z. B. beim eben genannten Gabeltang meistens realisiert ist, wachsen beide Gabeläste, die bei der Teilung entstehen, gleich kräftig weiter; bei anderen Formen aber kommt es vor, und der bekannte Blasetang und Verwandte sind ein gutes Beispiel dafür, daß ein Gabelast kräftiger auswächst wie der andere; der letztere wird vom ersteren, wie man sich ausdrückt, „übergipfelt“. (Fig. 4.)

Das Maß dieser Übergipfelung kann ganz außerordentlich stark, d. h. der zurückbleibende Gabelast äußerst kümmerlich sein, und wenn

sich dann der geförderte Gabelast genau in die Fortsetzung des vorherigen Thallusabschnitts stellt, resultiert ein Thallus, der ein gerades Band oder einen geraden Strang vorstellt, an dem in regelmäßigen Abständen die zurückgebliebenen Gabeläste als kleine seitliche Anhänge daran sitzen. Man hat dann den Eindruck einer einzigen durchlaufenden Hauptachse, die aber in Wirklichkeit aus aneinandergereihten Gliedern oder „Füßen“ — so bezeichnet man jeden Thallusabschnitt zwischen zwei Gabelungen — besteht. Man nennt ihn ein Sympodium ($\rho\acute{o}\delta\varsigma$, der Fuß), und zwar ein aus Dichotomie resultierendes Sympodium. — Die Dichotomie dürfte als die phylogenetisch älteste Verzweigungsweise zu betrachten sein. Die zweite Art der Verzweigung, die als höhere Form der Verzweigung angesehen werden darf, ist die seitliche. Bei ihr werden seit-

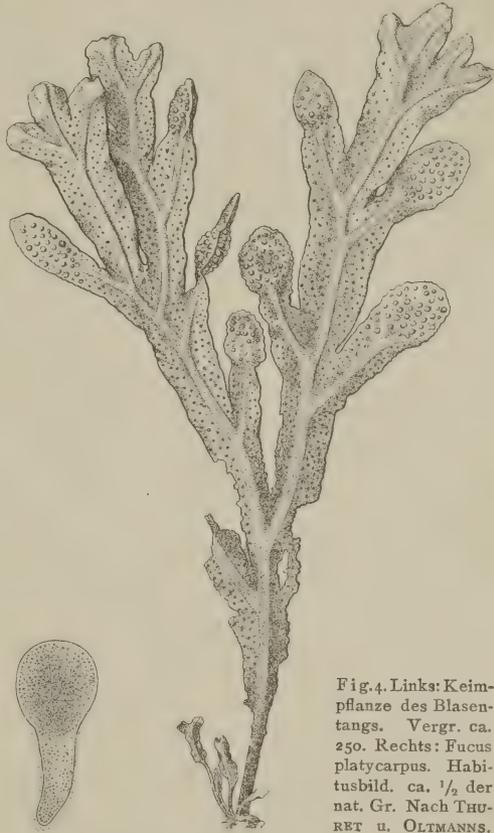


Fig. 4. Links: Keimpflanze des Blasetangs. Vergr. ca. 250. Rechts: *Fucus platycarpus*. Habitusbild. ca. $\frac{1}{2}$ der nat. Gr. Nach THURRET u. OLTMANN'S.

Sympodium und Monopodium.

lich unter dem Vegetationspunkt neue Vegetationspunkte angelegt, um zu Seitenästen auszuwachsen. Hier geht also die Hauptachse nicht nur scheinbar, sondern in Wirklichkeit von unten nach oben durch den ganzen verzweigten Thallus durch. Gute Beispiele für solche seitliche Verzweigung liefern unter den Algen u. a. die Armleuchtergewächse. (Fig. 2.) Wenn, wie bei diesen die Hauptachse gefördert ist und deutlich als solche kenntlich bleibt, die Seitenachsen aber zurückbleiben, so nennt man ein solches Produkt seitlicher Verzweigung ein „Monopodium“. Doch kann diese seitliche Verzweigung auch in ganz anderer Ausbildung vorkommen. U. a. kann der Fall realisiert sein, daß zwei Seitenäste sich gegenüberstehen, beide gleich stark auswachsen und der Hauptast selbst sein Wachstum einstellt. Dann liegt offensichtlich scheinbare Gabelung vor. Oder aber es wird ein Seitenzweig angelegt und dieser überflügelt bald den Hauptsproß und stellt sich in seine Fortsetzung. Geschieht das mehrfach hintereinander, so entsteht offenbar wieder ein Sympodium, da der ganze Thallus nicht aus einer einzigen Hauptachse, sondern aus mehreren sich geradlinig aneinanderreihenden Gliedern besteht, dieses Mal aber ein aus seitlicher Verzweigung resultierendes Sympodium. Es ist klar, daß in vielen Fällen nur sehr genaue entwicklungsgeschichtliche Untersuchung am Vegetationspunkt darüber wird aufklären können, ob gabelige oder seitliche Verzweigung vorliegt.

Radiär,
symmetrisch,
dorsiventral
gebaute Algen.

Die Betrachtung des Algenhallus gibt uns sodann Gelegenheit, einfache Symmetrieverhältnisse des Pflanzenkörpers zu erörtern und zu benennen, welche wir später ebenfalls bei höheren Pflanzen wieder vorfinden. Stellen wir uns zuerst vor, wir hätten einen im Querschnitt runden, unverzweigten Algenhallus, und sehen wir ab von dem vielleicht recht unregelmäßig gestalteten Haftorgan desselben, so können wir offenbar durch dessen Längsachse beliebig viele, drei und mehr Ebenen legen, die ihn in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften teilen. Solch ein Gebilde nennen wir radiär gebaut. Denken wir uns den Thallus blattartig abgeflacht, mit oder ohne erhabenen Längsnerv, und wir würden in natura Gelegenheit haben, solche Thalli zu beobachten, so haben wir nun einen Thallus vor uns, durch dessen Längsachse nur noch zwei Symmetrieebenen gelegt werden können; solch ein Thallus ist symmetrisch gebaut (auch als isolateral wird er bezeichnet). Es könnte uns nun weiter der Fall entgegentreten, daß der Vegetationspunkt eines solchen Thallus eingerollt wäre, ein Vorkommnis, das uns nicht wundert, weil hierdurch offenbar das wachsende Gewebe an dem Scheitel einen wirksamen Schutz erfährt. Dieser Thallus, durch dessen Längsachse wir nur noch eine einzige Symmetrieebene legen könnten, würde als dorsiventral bezeichnet werden müssen. Analoge Bezeichnungen würden wir anwenden, wenn wir verzweigte Algen vor uns hätten. Nehmen wir eine dichotom verzweigte Form, deren Gabeläste alle in derselben Ebene liegen, so haben wir eine symmetrische Form vor uns. Haben wir eine monopodial verzweigte Alge, deren Seitenäste ungefähr gleichmäßig nach allen Seiten ausstrahlen, so ist diese Alge radiär, liegen aber die Seitenäste alle in einer

Ebene, ist also die Verzweigung fiederig, so haben wir wieder eine symmetrisch gebaute Alge vor uns; die Seefeder, *Bryopsis* (Fig. 5) ist ein bekanntes Beispiel dafür. Nicht selten würden wir auch vollkommen asymmetrische Formen antreffen, die überhaupt nicht in zwei gleiche Hälften zerlegt werden können. Interessant ist es zu sehen, daß äußere Einflüsse auf die Gestaltung der Algen und zwar insonderheit auch auf ihre Symmetrieverhältnisse mannigfachen Einfluß ausüben: Bei der Rotalgenfamilie der Ceramiaceen finden wir einmal Arten, die stets aus „inneren Gründen“ ihre Seitenzweige in eine Ebene stellen. Bei der gleichfalls hierhergehörigen Gattung *Antithamnion* aber stehen, bei allseitig gleicher Beleuchtung, die Seitenzweige, die hier einander opponiert, „gegenständig“ am Stengel sitzen, derart, daß sie alternieren, sie sind gekreuzt, man spricht von „dekussierter“ Stellung (s. später). Beleuchtet man jedoch *Antithamnion* einseitig, so werden die Seitenäste nunmehr derart angelegt, daß sie alle in die zum Lichteinfall senkrechte Ebene zu stehen kommen. Bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß bestimmte Algen, die auf anderen, normalerweise fiederig verzweigten Algen schmarotzen, dadurch bewirken, daß die fiederige Verzweigung der Wirte in eine solche, bei der die Seitenäste allseitig ausstrahlen, umgewandelt wird.

Verweilen wir noch einen Augenblick bei der Stellung der Seitenachsen, indem wir uns auf einige Fälle monopodialer Verzweigung beschränken, um einige Bezeichnungen einstweilen anzuführen, die auch später bei der morphologischen Betrachtung der höheren Pflanzen eine Rolle spielen: Die Seitenachsen können entweder zu mehreren auf gleicher Höhe am Tragsproß sitzen, das ist unter anderen der Fall bei den schon genannten Armluchteralgen, bei welchen wir sechs- bis achtgliedrige Wirtel von Seitenachsen in gleichen Längsabständen an der Mutterachse erblicken. Hier spricht man also von „wirteliger Stellung“. Die Stellen der Mutterachse, an welchen die Seitensprosse stehen, nennt man Knoten, die dazwischen liegenden Glieder die Internodien, wiederum Bezeichnungen, die auch jedem Laien von höheren Pflanzen her vertraut sind. Schaut man von oben auf einen Sproß mit seinen wirteligen Seitensprossen, so fällt bei den Armluchteralgen des weiteren auf, daß jeder Seitensproß in den Zwischenraum zwischen zwei Seitensprossen des nächst unteren Wirtels fällt, wir treffen somit hier, wie sonst so häufig, „alternierende Wirtel“ an. In anderen Fällen aber stehen die Seitensprosse nicht wirtelig, sondern sie zeigen sogenannte Schraubenstellung, nicht ganz richtig auch spirale Stellung genannt, z. B. bei bestimmten Rotalgen. Verbinden wir in diesem Fall die Basen der Seitensprosse, so erhalten wir eine den Tragsproß umlaufende Schraubenlinie. Projizieren wir zwei einander folgende Seitensprosse, indem wir von oben oder von unten auf den Hauptsproß blicken, auf eine Ebene, so können wir offenbar den Winkel, den beide miteinander einschließen, bestimmen. Beträgt derselbe $\frac{1}{4}$ des Kreisumlaufs, so sagen wir, die Divergenz beträgt $\frac{1}{4}$, in anderen Fällen würden wir $\frac{1}{5}$, in noch anderen $\frac{2}{7}$ usw. finden. Ganz ähnliche Dinge werden wir bei der Blattstellung höherer Gewächse zu beachten haben, und es nimmt

Wirtelige
und schraubige
Stellung der
Seitenachsen.

nicht wunder zu hören, daß ebenso wie bei diesen auch bei den Algen mit regelmäßig schraubiger Stellung der Seitenachsen von Schwendener die Frage aufgeworfen wurde, ob diese Stellung rein mechanisch, als Folge des Kontakts ihrer Anlagen in der Nähe des Scheitels, erklärt werden könne, oder ob sie auf innere Ursachen, ebenso wie so viele andere Organisations-eigentümlichkeiten, zurückgeführt werden müsse, d. h. vorläufig jeglicher Erklärung spote.

Lang- und Kurz-
triebe bei Algen.

Wir können uns nun nicht mehr allzuweit in die ungeheure Formenmannigfaltigkeit höherer und niederer, größerer und kleinerer Algen vertiefen, beschränken uns vielmehr auf die Diskussion einiger Punkte, die, wie die soeben abgehandelten, den Anschluß an die Gestaltungslehre der Kormophyten vermitteln. Schauen wir die Achsen einer reich verzweigten Alge an, so fällt uns nicht selten auf, daß die einen lang auswachsen, ja theoretisch gesprochen, unbegrenzt weiterwachsen können, die anderen aber, ohne daß äußere Eingriffe daran schuld wären, ihr Längenwachstum bald einstellen. Die ersteren nennen wir Langtriebe, die letzteren Kurztriebe. Wir bemerken weiter, daß die Kurztriebe oft nicht nur kürzer, sondern auch sonst weniger kräftig, z. B. am Querschnitt betrachtet, dünner sein können als die Langtriebe, und die Form verzweigter Haare haben, sogenannter Haartriebe; auch können sie von kürzerer Lebensdauer sein. Sodann zeigt sich manchmal, daß Lang- und Kurztriebe außerordentlich regelmäßig miteinander abwechseln und beide immer scharf auseinandergehalten werden können, in anderen Fällen aber ist das weniger der Fall, es zeigen sich die mannigfachsten Übergänge, wie denn auch durch experimentelle Eingriffe Kurz- in Langtriebe verwandelt werden können. Das interessiert uns, weil wir ganz den gleichen Erscheinungen begegnen werden, wenn wir uns später der Ausgestaltung der Krone unserer Bäume zuwenden werden. Die Langtriebe haben offenbar die Funktion, den ganzen Thallus zu vergrößern, die Kurztriebe füllen mehr den Raum zwischen den Langtrieben aus; sie dienen einmal der Assimilation der Kohlensäure, haben dann also etwa dieselbe Funktion wie die Laubblätter, und da sie mit diesen auch das aus „inneren“ Gründen begrenzte Wachstum gemeinsam haben, sind sie häufig direkt als Blätter bezeichnet worden. Diese Bezeichnung wird besonders in den Fällen einleuchten, in welchen sie blattartig abgeflacht erscheinen, was nicht selten der Fall ist. Immerhin wird man vorziehen, derartige thallöse Sprosse mit Reinke als Assimilatoren zu bezeichnen, womit man ihnen ja die gleiche Funktion, wie die Laubblätter sie haben, zuschreibt, ohne durch die Bezeichnung „Blatt“ eine Homologie auszudrücken. Neben der Funktion der Assimilation dienen bei den Algen Kurztriebe auch der Aufnahme von Nährsalzen aus dem Wasser und diese Funktion tritt dann in den Vordergrund, wenn, wie das z. B. bei den oben genannten Haartrieben manchmal der Fall sein kann, die Triebe farblos sind. Die Beobachtung hat erwiesen, daß solche farblose Kurztriebe oft bei starker Beleuchtung besonders reichlich entwickelt werden, woraus man geschlossen hat, daß sie auch als Licht-

Assimilatoren.

schutz dienen. Diese Funktion könnte mit der anderen, der Aufnahme von Nährsalzen vereint sein; denn begreiflicherweise wird eine Alge, die gut beleuchtet wird und reichlich Kohlensäure assimiliert, auch reichlicher Nährsalzzufuhr bedürfen. Wie dem auch sei, wir haben wieder ein Beispiel, das uns Algen als geeignete Objekte der Entwicklungsphysiologie nachweist.

Noch in einer anderen Hinsicht kann man die Kurztriebe mit Blättern vergleichen. Greifen wir nochmals auf die Kurztriebe der Armeleuchteralgen zurück, so sehen wir, daß aus der Achsel je eines dieser Kurztriebe ein Langtrieb als Seitensproß sich entwickelt, ganz ebenso, wie die Seitenzweige höherer Gewächse aus Blattachsen hervorgehen. Es findet sich also bei den genannten Algen „axilläre Verzweigung“, wie der Terminus lautet. Doch gilt das keineswegs allgemein bei Algen, vielmehr ist bei ihnen diese Stellung der Seitenzweige als Ausnahme zu betrachten, während sie bei Blütenpflanzen die Regel ist.

So finden wir denn, wie einleitungsweise schon angedeutet, als Folge ähnlicher Nahrungsaufnahme und gleicher Anpassung an das Licht bei Algen vielfach trotz ihrer ganz verschiedenen Organisation auffallende „Anklänge“ an die Gestalt höherer Pflanzen, vielleicht bei kaum einer anderen Alge so auffallend, als bei der oft genannten *Caulerpa*, obwohl diese ganz besonders abweicht von der Organisation höherer Pflanzen, insofern ihr Thallus eine einzige große, reich gegliederte Zelle ist, wie das ja auch bei vielen anderen Algen, der Seefeder usw., der Fall ist (vgl. Fig. 26 a. S. 82). Die Zelle der *Caulerpa* zeigt uns verzweigte, im Querschnitt runde Achsen, die über den Meeresgrund dahinkriechen, ganz analog den Ausläufern höherer Pflanzen, welche nach oben sich erhebende blattähnliche, flache Assimilatoren aussenden, während sie nach unten mit wurzelähnlichen Ausgliederungen im Grund sich befestigen. *Caulerpa* ist also, wie die Erdbeere, um nur dies eine Beispiel statt vieler zu nennen, eine „Pflanze mit Wandervermögen“ — im Gegensatz zu der übergroßen Mehrzahl der anderen, nicht frei beweglichen Algen.

So finden wir denn Organe am Algenkörper, welche wir mit den Achsen, Blättern und Wurzeln der Kormophyten vergleichen können. — Von Sonderorganen, die wir bei Algen antreffen, seien kurz noch Haarbüschel und ähnliche Gebilde genannt, auch solche, die nicht mit den oben genannten Kurztrieben (Haartrieben) identisch sind, die aber vielfach offenbar dieselbe dort geschilderte Funktion haben, unter anderen beim Blasentang, und dann endlich jene bekannten Blasen bei der eben genannten Form und vielen anderen Braunalgen, die insofern von Bedeutung sind, als sie bedingen, daß der Thallus im Wasser aufrecht steht, und verhindern, daß die Algenzweige im Wasser „pinsel-förmig zusammenfallen“; in anderen Fällen dienen sie auch als echte „Schwimm“-organe, dies bei manchen Formen nur zur Zeit der Ebbe (vgl. weiter unten).



Gliederung des Körpers bei nicht cellulären Algen.

Fig. 5. Die Seefeder *Bryopsis abietina*. Nat. Gr. Aus OLTMANN'S nach KÜTZING.

Algen
mit Wander-
vermögen.

Haben wir oben schon einige biologische Algentypen genannt, z. B. solche mit und ohne Wandervermögen, so wollen wir jetzt zur weiteren Illustration des Gesagten noch in Kürze auf einige sonstige Anpassungsformen im Anschluß an die Darstellung in F. Oltmanns' Algenbuch hinweisen. Zunächst ist es klar, daß viele Algen, zumal solche mit monopodialer Verzweigung, seien es im übrigen zarte, grüne Formen des Süßwassers, seien es schon kräftiger entwickelte Rotalgen oder derbe Braunalgen der See, häufig nach demselben „Prinzip“ gebaut sind, wie Bäume und Sträucher. Zumal dann, wenn bestimmte Sproßglieder als Assimilatoren abgeflacht sind, leuchtet das ohne weiteres ein. Bestimmte *Sargassum*arten unter den Braunalgen stellen vielfach die typischsten Büsche vor, die man sich denken kann. In anderen Fällen, wenn alle Glieder rund sind, wird man mehr an Spargelkraut oder analoge Gestaltungen unter den höheren Pflanzen erinnert. Baumform, d. h. deutliches Hervortreten der Hauptachse, kann unter Umständen die Seefeder haben, die direkt einer kleinen Zypresse verglichen wird. (Fig. 5.) In allen Fällen wird ganz wie bei jenen höheren Gewächsen erreicht, daß das Licht möglichst vollkommen von den assimilierenden Teilen ausgenutzt wird; durch Starrheit der Glieder, geringen Unterschied im spezifischen Gewicht des Algenhallus und des Wassers, oder in noch vollkommener Weise durch Blasenbildungen wird erreicht, daß die Äste nicht zusammenfallen. Als von besonderen Organen vieler solcher Algen war schon die Rede von Haarbüscheln und ihren Funktionen, sogenannten „Pinseln“, die, wenn sie mächtig entwickelt sind, die Funktion der Ernährung fast allein tragen; man redet dann auch von Pinselalgen.

Peitschenformen
bei Algen.

Ganz anders organisiert sind die sog. Peitschenformen, bei welchen der mehr oder minder rundliche, nicht oder spärlich verzweigte Thallus in seiner Form deutlich dem Wellenschlag angepaßt ist. Es sei an die sog. Meersaite, den Riementang (Fig. 6) erinnert. Häufig eignet solchen Formen eine ganz besonders schlüpfrige Oberfläche, eine weitere, leicht verständliche Anpassung an bewegtes Wasser. Bei der weitgehenden Anpassung an solches nehmen offensichtlich diese Formen den Nachteil in Kauf, daß ihre Gestalt anderen Funktionen, wie der Ernährung nicht in sehr vollkommener Weise Rechnung trägt. — Von Blattalgen spricht man dann, wenn der Thallus eine mehr oder weniger deutlich gestielte Blattfläche darstellt, also abgeflacht erscheint im Interesse der Ausnutzung des Lichts. Hier finden wir mannigfache Einrichtungen, die bewirken, daß der Widerstand gegen Strömung und bewegtes Wasser herabgesetzt wird. Entweder sind die ganzen Flächen sehr nachgiebig, oder die beiden Längshälften sind längs des steifen Mittelnervs biegsam, oder aber der Thallus ist gitterartig durchbrochen, — so kommen wir zu jenem Bauprinzip der Gitteralgen, von dem oben schon die Rede war.

Blattalgen.

Flaggenalgen.

Die bekannten Zuckertange (Laminarien), soweit ihr Laub schmal und gestreckt ist, vermitteln zwischen Peitschen- und Blattalgen. Als besondere Formen der letzteren sind dann die sog. Flaggenalgen zu nennen, z. B. die oft gewaltigen, im antarktischen Meer und anderen Orten vorkommenden, mit den

Laminarien verwandten Lessonien, deren schenkeldicke Stämme, „biegungsfest gebaut, im Wasser aufrecht stehen und die ihre Flachsprosse bewegen etwa wie Espenlaub im Wind“ (Fig. 7).

Der sog. Bojentypus findet sich gleichfalls schön ausgebildet bei Verwandten der *Laminaria*, z. B. bei *Nereocystis*. Hier haben wir zugfeste Stiele, die in einer großen, auf der Oberfläche der See schwimmenden Blase endigen, an welcher das Laub daransitzt. Hierher ist auch die berühmte *Macrocystis pyrifera* (Fig. 8) zu rechnen: Ihre, in einer Tiefe von wenigen bis über 20 Metern



Fig. 6. Der Riementang, *Himanthalia lorea*. R: Riemen. S: Keimscheiben. Aus OLTMANN'S nach BÖRGESEN.

feststehenden Sprosse wachsen bis zur Wasseroberfläche, an welcher sie schwimmen, und sind einseitig mit Thalluslappen besetzt, die an der Basis je eine Schwimmblase tragen. Diese gewaltige Meerespflanze ist in Fig. 8 stark verkleinert dargestellt.

Damit wäre die Formenmannigfaltigkeit der Algen keineswegs erschöpft. Wir erinnern nur kurz an Krusten- oder Polsterformen, an sackförmig gebaute Algen. Ebenfalls nur mit wenigen Worten sei erwähnt, daß manche hoch organisierte Algen von der feststehenden Lebensweise ihrer Vorfahren wieder abgekommen sind und wie Planktonalgen schweben, das gilt vor allem von *Sargassum bacciferum* in der so bekannten Sargassosee. Auch sonst beobachtet man häufig in der See runde Büsche solcher Algenarten, die normalerweise festsitzen, frei im Wasser schweben, und bald diese, bald jene Oberfläche dem Licht zukehren, im wahrsten Sinne also ein Spielball der Strömungen sind. Dem äußeren Anblick ist der polare Bau dieser Formen vollständig entzogen. — Gleiches gilt auch für die Kalkalgen der „Lithothamnionbänke“. Als Kalkalgen bezeichnet man solche, deren Zellwände vollständig mit kohlensaurem Kalk inkrustiert sind, sie erlangen ihre reichste Entwicklung in den Brandungszonen der tropischen Meere. Auf den ge-

nannten unterseeischen Bänken aber leben sie in ungeheuren Massen im flachen, mäßig bewegten Wasser in Form von Kugeln, die dauernd langsam umhergerollt werden und infolgedessen ebenfalls an allen Punkten ihrer Oberfläche gleichmäßig wachsen.

Schmarotzende
Algen.

Eine zuletzt zu erwähnende, eigentümliche Abänderung des Körperbaues finden wir bei jenen Algen, die sich das Schmarotzertum angewöhnt haben. Wir können hier in den typischsten Fällen beobachten, wie der Körper voll-



Fig. 7. Die Braunalge *Lessonia fuscescens*. Habitusbild, stark verkleinert. Aus OLT-MANN'S nach HOOKER und HARVEY.

Fortpflanzung
der Algen.

ständig in ein verzweigtes Fadensystem aufgelöst, den Körper des Wirts, z. B. eine andere Alge durchwuchert; nur die Teile, welche die Fortpflanzungsorgane tragen, ragen über die Oberfläche des Wirts nach außen. Diese Erscheinung hat aus zwei Gründen Interesse für den Organographen. Einmal weil der Körper solcher Schmarotzer ganz ähnlich gebaut ist, wie der der Pilze, welche ja ebenfalls die organischen Stoffe, deren sie bedürfen, von auswärts beziehen, sodann aber ganz besonders darum, weil wir dieselbe Konvergenz zu den Gestalten des Pilzkörpers, die wir eben für Algenschmarotzer schilderten, auch bei manchen derjenigen Blütenpflanzen wiederfinden, die ihrerseits dem Parasitismus huldigen. So sehen wir denn die schönsten Fälle analoger Körpergestaltung, „funktionell bedingter Konvergenz“, in verschiedenen Teilen des Pflanzenreiches vor uns, die mit Homologie nichts zu tun hat.

Werfen wir nun einen Blick auf die Vermehrungs- und Fortpflanzungserscheinungen der eben besprochenen Pflanzen, so sehen wir, daß bei den Vorläufern der Algen, den Geißelpflänzchen, wie auch bei so vielen anderen einzelligen Pflanzen, die Vermehrung identisch ist mit der vegetativen Zellteilung. Besondere im Dienst der Erhaltung und Vermehrung stehende Organe werden nur insofern gebildet, als die Zellen sich vor der Teilung häufig mit einer Hülle umgeben, eine sog. Cyste bilden, aus der die Tochterzellen nach vollendeter Teilung wieder ausschlüpfen; auch können beim Eintritt ungünstiger Bedingungen manche Geißelpflänzchen die inneren Teile ihres Protoplasmas samt Zellkern und anderen wichtigen Organen mit einer dicken Membran umgeben, eine sog. Spore bilden, die später, wenn sich wieder bessere Wachstumsbedingungen einstellen, wieder auskeimt. Bei ganz vereinzelt Flagellaten, sodann aber bei höher entwickelten einzelligen Algen, z. B. den obengenannten Kieselalgen, können wir auch geschlechtliche Fortpflanzung beobachten; doch betrachten wir statt deren einige größere Formen, zunächst

aus der Gruppe der Grünalgen, an welchen wir uns über die wichtigsten der einschlägigen Tatsachen auch mit bloßem Auge unterrichten können. Da ist nun zunächst die oben genannte Schlauchalge *Caulerpa* ein bekanntes Beispiel dafür, daß selbst eine äußerlich hoch differenzierte Alge keine besonderen Fortpflanzungsorgane ausbildet, wobei wir unter Fortpflanzungsorganen solche verstehen, welche sich von den im Dienst des vegetativen Lebens stehenden Organen wesentlich unterscheiden in ihrer äußeren Gestalt. Vielmehr vermehrt sich die genannte Form einfach derart, daß ihre verzweigten Ausläufer von hinten her allmählich absterben, so daß die Zweige frei voneinander werden. Eine weitere Vermehrung geht, wie wir schon wissen, derart vor sich, daß sich auf den Assimilatoren unserer Alge flache Sprosse ausbilden, die sich von der Mutterpflanze ablösen und zu neuen vollständigen Pflanzen auswachsen; hier wird also die Vermehrung ermöglicht durch die Regenerationsfähigkeit einzelner Teile.

Vegetative
Vermehrung der
Caulerpa.

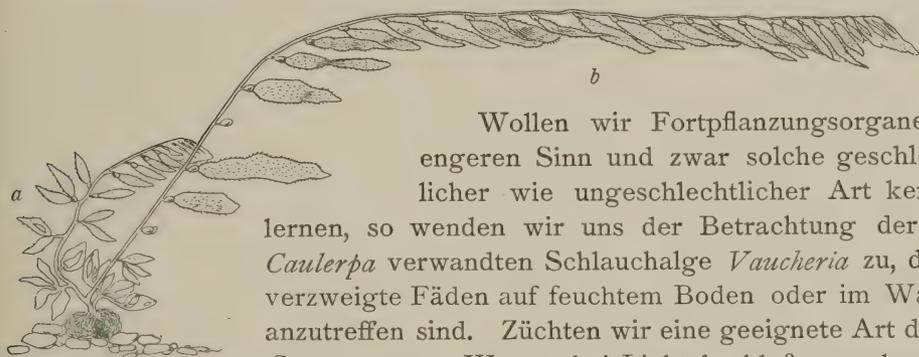


Fig 8. *Macrocyctis pyrifera*
a: jugendlicher, b: älterer
Thallus. $\frac{1}{80}$ der nat. Gr.
Aus SCHENCK nach SKOTTS-
BERG.

Wollen wir Fortpflanzungsorgane im engeren Sinn und zwar solche geschlechtlicher wie ungeschlechtlicher Art kennen lernen, so wenden wir uns der Betrachtung der mit *Caulerpa* verwandten Schlauchalge *Vaucheria* zu, deren verzweigte Fäden auf feuchtem Boden oder im Wasser anzutreffen sind. Züchten wir eine geeignete Art dieser Gattung unter Wasser bei Lichtabschluß, so sehen wir schon ohne optische Hilfsmittel, daß der Inhalt der Fadenspitzen eine auffallend dunkelgrüne Färbung annimmt, — das Mikroskop könnte uns zeigen, daß

Schwärmsporen
bei *Vaucheria*.

dieser Inhalt von dem hellgrünen des übrigen Fadens durch eine Querwand abgeschnitten worden ist, die sich in einiger Entfernung von der Spitze durch den im übrigen nicht cellulär gegliederten Faden ausspannt. Nach einiger Zeit tritt der lebende Inhalt der Fadenspitze durch ein Loch am Scheitel des Fadens aus und schwärmt als ovales mit bloßem Auge wohl sichtbares Gebilde lebhaft umher, kommt dann zur Ruhe und wächst zu einem neuen *Vaucheria*-faden aus, an dem sich dasselbe Spiel über kurz oder lang wiederholen kann. Wir haben hier beobachtet die „Pflanze im Moment der Tierwerdung“, wie der Entdecker dieses Vorganges sagte, die Bildung einer Schwärmspore, wie wir heute sagen, genauer einer ungeschlechtlichen Schwärmspore, denn wie wir sahen, ist sie imstande ohne befruchtet worden zu sein, zu einem neuen Faden herauszuwachsen. Solche Schwärmspore ist ein nacktes Gebilde, welches sich erst dann, wenn es zur Ruhe kommt, wieder mit Zellhaut umgibt; die Spitze des Fadens, innerhalb deren sich die Schwärmspore gebildet hatte, wird als Sporangium bezeichnet. — Wollen wir nun auch geschlechtliche Fortpflanzung bei *Vaucheria* beobachten, so gilt es die Kultur recht hell und bei verminderter Nährsalzzufuhr zu halten. Wir würden dann an den

Geschlechtliche
Fortpflanzung bei
Vaucheria.

Fäden kleine eben mit bloßem Auge sichtbare seitliche Aussackungen sich bilden sehen, und in der Nachbarschaft von jeder derselben ein kleines, hornförmig gekrümmtes Seitenzweiglein. Jene Aussackungen, das würde wiederum nur mikroskopische Betrachtung zeigen, grenzen sich von dem Faden durch eine Wand ab und ihr Inhalt bildet eine runde, mit einem Zellkern versehene Protoplasmamasse, die Eizelle oder weibliche Geschlechtszelle. Jene Aussackung wird darnach als Oogonium benannt. In den hornförmigen Seitenzweigen wird ebenfalls die Spitze durch eine Querwand abgegrenzt und so das sog. Antheridium gebildet, dessen Inhalt in eine sehr große Zahl äußerst kleiner, beweglicher Zellen, der männlichen Geschlechtszellen oder Spermatozoiden zerfällt. Diese treten aus, dringen durch eine Öffnung ins Oogonium ein und eines verschmilzt mit der Eizelle, diese so befruchtend und ihr Entwicklungsfähigkeit verleihend. Freilich erfolgt hier die Entwicklung nicht sofort, vielmehr umgibt sich das befruchtete Ei mit einer dicken Wand und wird zur Oospore, um erst nach einiger Zeit zu einem neuen Faden auszuwachsen.

Dimorphismus
der Geschlechts-
zellen.

So begegnen wir denn schon bei *Vaucheria* jenem Dimorphismus der Geschlechtszellen, der uns bei allen höher entwickelten Wesen entgegentritt: die weiblichen werden in verhältnismäßig geringer Zahl ausgebildet, sind unbeweglich und groß im Vergleich zu den weitaus kleineren, beweglichen und in enormer Zahl produzierten männlichen Geschlechtszellen. Bei nahen Verwandten der *Vaucheria*, z. B. jenen auch den Laien bekannten eigenartigen Mittelmeeralgen, welche die Form kleiner Regenschirme haben (*Acetabularia*), finden wir ein ursprünglicheres Verhalten: Die miteinander verschmelzenden Geschlechtszellen sind ganz gleichgestaltete Schwärmer, ein Geschlechtsdimorphismus fehlt noch. Bei der Seefeder, die ebenfalls zu den Verwandten der jetzt in Rede stehenden Algen zählt, sind männliche und weibliche Geschlechtszellen insofern verschieden, als die weiblichen etwas größer sind, beweglich sind aber beide, und von diesem Verhalten führen unter immer weiter fortschreitender Differenzierung der beiderlei Geschlechtszellen mannigfache Übergänge bis zu der weitgehenden Verschiedengestaltigkeit, wie wir sie bei *Vaucheria* trafen. Doch verlieren wir uns nicht zu weit in die Zellenlehre, sondern suchen wir nach weiteren, uns von den früheren Ausführungen her bekannten Algen, deren äußerliche Betrachtung uns auf Fruktifikationsvorgänge hinweist. Sehen wir uns zunächst Armeleuchteralgen an, so finden wir bei diesen die Geschlechtsorgane an den Kurztrieben sitzen, ein Verhalten, das sich bei vielen anderen Algen und auch höheren Pflanzen wiederholt; sitzen doch z. B. auch bei unseren Obstbäumen, Ulmen, Buchen usw. die Blüten an Kurztrieben der Baumkrone. Bei bestimmten Arten würden wir nun die Oogonien als grüne eiförmige Gebilde, sog. Eiknospen, an den Knoten der Kurztriebe beobachten, und unterhalb derselben je ein rotes kugelförmiges Gebilde, das sich bei genauerer Betrachtung als Antheridienstand entpuppen würde. (Fig. 2 a. S. 181.) Bei anderen Arten finden wir Antheridien und Oogonien auf verschiedene Pflanzen verteilt. Diese würden dann im Gegensatz zu den erstgenannten „einhäusigen“ als „zweihäusige“ Arten zu bezeichnen sein.

Fortpflanzung
der Armeleuchter-
algen.

Das befruchtete Ei wird auch hier zur Eispore; wenn diese später keimt, so bildet sich in diesem Falle nicht alsbald die armleuchterähnliche Pflanze, sondern zunächst ein einfacheres Gebilde, der sog. Vorkeim, der seinerseits die fertige Pflanze trägt. Wir haben hier einen Fall von sog. heteroblastischer Entwicklung vor uns, bei welcher im Gegensatz zur homoblastischen die aufeinanderfolgenden Stadien der vegetativen Ontogenese einander nicht gleichen, sondern die Jugendstadien sich von den späteren unterscheiden. — Auf eigenartige Überwinterungsorgane der Armleuchtergewächse sei noch hingewiesen, nämlich auf kleine, durch ihren Reichtum an Stärkemehl weiß ausschauende Knöllchen, die entweder durch Metamorphose von Rhizoiden oder durch Umbildung von Stengelknoten entstehen und offensichtlich ein vollkommenes biologisches Analogon zu den Knollen der Kartoffelpflanze vorstellen.

Homo- und Heteroblastie.

Ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen würden wir bei den Armleuchteralgen vermissen, dagegen würden wir solchen, aber keinen geschlechtlichen begegnen bei den Laminarien unter den Braunalgen. Hier findet man nicht selten auf den blattartig flachen Thallusgliedern eigenartige, oft unregelmäßig umgrenzte Flecken, sog. Sori, das sind Stände von Sporangien, innerhalb deren ungeschlechtliche Schwärmsporen gebildet werden. Beim Blasentang und Verwandten würden wir umgekehrt wieder keine ungeschlechtlichen Schwärmsporen, vielmehr Eier und Spermatozoiden antreffen und auch leicht die Stellen am Thallus beobachten können, wo sie gebildet werden. Es sind das jene angeschwollenen Thallusenden, auf deren Oberfläche wir kleine Löcher sehen, die ihrerseits in kleine, den Thallusenden eingesenkte Grübchen hinein-führen, innerhalb welcher wir Antheridien und Oogonien finden. (Vgl. Fig. 4.) Entweder sind beiderlei Geschlechtsorgane vereint in einem solchen Grübchen; dann haben diese Zwitternatur, oder wir haben weibliche und männliche Grübchen zu unterscheiden. Diese können auch auf zwei verschiedene Individuen verteilt sein, so beim Blasentang, bei welchem wir sonach Männchen und Weibchen zu unterscheiden haben. Eier und Spermatozoiden werden bei diesen Formen nach außen entleert und die Befruchtung findet außerhalb der Pflanze statt, worauf sich die Eier in üblicher Weise mit Zellhaut umgeben und dann zu einem jungen Keimpflänzchen auswachsen.

Fortpflanzung bei Laminaria.

Fortpflanzung bei Fucus.

Bei den Rotalgen endlich haben wir sowohl geschlechtliche wie ungeschlechtliche Fortpflanzung. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane können auf ein und demselben Thallus vorkommen, bei anderen Arten finden wir geschlechtliche und ungeschlechtliche Stöcke getrennt, auch können weibliche und männliche Organe auf verschiedenen Pflanzen vorkommen, diese also zweihäusig sein. Eigenartig ist es, daß wir bei ihnen keinerlei bewegliche Fortpflanzungszellen finden, sowohl die männlichen Geschlechtszellen, wie die ungeschlechtlichen Sporen sind ohne eigenes Bewegungsvermögen. Im übrigen sind die Fortpflanzungserscheinungen äußerst verwickelt und lediglich der genauen mikroskopischen Analyse zugänglich. Erwähnt sei nur, daß sich das Ei im Baucheile einer flaschen-

Fortpflanzung der Rotalgen.

Generations-
wechsel.

förmigen Zelle, des sog. Karpogons, bildet, deren Hals als „Empfängnisorgan“ dient, indem durch ihn der Inhalt der männlichen Geschlechtszellen mit dem des Karpogons sich vereinigt, und daß man mit bloßem Auge nicht selten die Fruchtkörper am Thallus der Rotalgen beobachten kann, die sich nach der Befruchtung entwickeln. Vielfach sitzen sie als dunkelrote Knäuel an den Thallusästen. Sie können auch warzenförmige Erhebungen auf dem Thallus darstellen, so bei einer derjenigen Formen, deren Zellwände uns den Agar liefern. — Wir haben bis jetzt bei Besprechung der Fortpflanzungserscheinungen der Algen noch nicht der Erscheinung gedacht, die als Generationswechsel bezeichnet zu werden pflegt. Greifen wir auf *Vaucheria* zurück, so haben wir gehört, daß bei dieser Alge die Bedingungen, welche die Bildung ungeschlechtlicher Schwärmosporen auslösen, verschieden sind von denjenigen, welche sie zur Bildung von Geschlechtsorganen veranlassen; man kann durch geeignete Versuchsanstellung erreichen, daß die Pflanze Schwärmosporen bildet, die Keimlinge dieser wieder Schwärmosporen erzeugen und so fort, ohne daß während der ganzen Versuchsdauer geschlechtliche Fortpflanzung sich einstellte; von einem regelmäßigen Wechsel zwischen dieser und ungeschlechtlicher Fortpflanzung ist somit nichts zu bemerken. Doch gibt es außer solchen ungeschlechtlichen Sporen in vielen Fällen, z. B. bei den Rotalgen andere, die dadurch gekennzeichnet sind, daß ihre Bildung mit der Bildung von geschlechtlichen Zellen regelmäßig abwechselt; das ganze Leben der Alge verläuft dann in zwei miteinander alternierenden Generationen, dem sog. Sporophyten, welcher ungeschlechtliche Sporen bildet und dem sog. Gametophyten, welcher geschlechtliche Fortpflanzungsorgane trägt. Entweder sind beide Generationen in vegetativer Hinsicht ganz gleichgestaltet und nur durch ihre Fortpflanzungsorgane zu unterscheiden, oder aber beide Generationen sind schon in ihrer vegetativen Ausbildung deutlich verschieden. Auch kommt es vor, daß der Sporophyt noch gar nicht als besondere Generation ausgebildet ist, dies z. B. bei *Vaucheria*, oder daß umgekehrt der Gametophyt zwar bei genauer Analyse des Verhaltens der Zellkerne noch nachweisbar, aber für den äußerlichen Anblick vollkommen im Sporophyten verschwunden ist, so beim Blasentang.

Wir haben diese flüchtigen Bemerkungen über den Generationswechsel nur deshalb schon hier gebracht, weil wir ihn später bei höheren Pflanzen in einer Form wieder antreffen, in welcher er sich auch dem Laien ohne weiteres demonstrieren läßt.

Algen
als Objekte der
experimentellen
Morphologie.

Wir schließen diese Besprechung der Algenorganographie mit dem kurzen Hinweis, daß diese Thallophyten noch in viel umfänglicherem Maße, als aus der Darstellung hervorgehen könnte, der experimentellen Morphologie gedient haben. Zunächst zur Untersuchung der Polarität. Als Polarität bezeichnen wir die Erscheinung, daß Spitze und Basis eines Thallus verschieden gebaut sind und es ist oben gezeigt worden (S. 198), wie sie sich in der Regenerationsweise abgetrennter Stücke von Kormophyten äußert. H. Miede hat nun an isolierten Zellen bestimmter, polar gebauter Algen gezeigt, daß auch jede einzelne Zelle polaren Bau hat. Denn solch isolierte Zelle regeneriert

einen Thallus, indem sie stets an ihrem basalen Pol Haarwurzeln bildet, am apikalen aber zum Sproß auswächst. Experimente über die Entstehung der Polarität haben des weiteren gezeigt, daß die noch nicht polarisierten runden Keimzellen bestimmter Meeresalgen, die einseitig beleuchtet werden, derart auswachsen, daß der heller bestrahlte Pol zum Sproßpol, der dunklere zum Wurzelpol wird. Hier entsteht also die Polarität in Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, während das bei höheren Gewächsen nicht der Fall ist; sie kann künstlich durch die Lichtrichtung induziert werden. Über sonstige Beeinflussung der Gestalt durch die Lichtrichtung ist oben kurz einiges mitgeteilt worden. Hier sei noch erwähnt, daß auch die Intensität des Lichtes ein wesentlicher, gestaltender Faktor ist. Der Scheitel gewisser Rotalgen, ferner der Seefeder wächst bei schwacher Beleuchtung zu Wurzelfäden aus. Hier liegen also direkt bewirkbare Metamorphosen vor, wenn man bei Thallophyten, wo noch keine so scharfe Scheidung zwischen den Teilen einer Pflanze durchgeführt ist, diesen Ausdruck anwenden will.

Pflanzt man die Seefeder umgekehrt in den Sand des Meeresgrundes, so beobachtet man infolgedessen, daß die nunmehr verdunkelte Sproßspitze (und gleiches gilt von deren seitlichen Ausgliederungen, die bis dahin der Assimilation dienten) zu Rhizoiden auswächst. Man hat hier von „Umkehrung der Polarität“ gesprochen. — Endlich sei erwähnt, daß auch *Caulerpa* häufig zu entwicklungsmechanischen Versuchen gedient hat: Abgetrennte Blätter regenerieren sowohl diejenigen Glieder, die wir oben den Wurzeln, als diejenigen, welche wir den Ausläufern der höheren Pflanzen verglichen, lediglich an ihrer Basis, und wir erinnern uns hier der Tatsache, daß sich die Laubblätter höherer Gewächse ganz ebenso verhalten, indem, wenn sie abgetrennt werden, Neubildungen meistens an ihrer Basis auftreten. — Sodann ist *Caulerpa* auch durch die Beleuchtungsrichtung in ihrer Gestalt beeinflussbar, die Ausläufer bilden immer auf der heller beleuchteten Seite „Blätter“, auf der dunkleren „Wurzeln“.

Der Vollständigkeit halber sei noch gesagt, daß wir bei den Algen wie auch sonst sowohl einjährige wie ausdauernde Arten finden; die letzteren zeigen eine durch ungünstige Licht- oder Temperaturverhältnisse bedingte Unterbrechung ihrer Vegetation, also eine Periodizität im Wachstum. — Oft ist es einer Form nicht anzusehen, ob sie ausdauert oder nicht; kleine Arten können ausdauern, manche Algenriesen sind einjährig. Bei den Laminarien aber ist die Periodizität des Wachstums deutlich daran zu erkennen, daß sie an der Grenze zwischen Stiel und Laub eine interkalare Wachstumszone haben, die sobald das alte ausgedient hat, ein neues Blatt auf dem ausdauernden Stiel bildet, dieses hebt das alte Blatt empor, welches seinerseits an der Spitze des zwischengeschalteten jungen noch eine Zeitlang sichtbar bleibt, so die Periodizität ad oculos demonstrierend. Auch an manchen anderen Algen sind länger und kürzer lebende Teile des Thallus zu unterscheiden; von der „Hinfälligkeit“ mancher Kurztriebe war schon die Rede. Bei dem Seeampfer ist von den blattartig verbreiterten Thallusprossen nur die Mittel-

Lebenszyklus
der Algen.

rippe ausdauernd, andere Formen sind bekannt, bei denen nur die basale Haftscheibe perenniert.

Wir haben versucht, den Körperbau der Algen einigermaßen genau zu schildern in der Absicht, uns dadurch vorzubereiten auf die Erörterung der Probleme, welche uns bei der Morphologie der höchsten Pflanzen wieder entgegnetreten, da ja die „Gesetze der Gestaltung“, welche die Formen dieser beherrscht, bei jenen zwar noch nicht so scharf umrissen, aber doch schon deutlich zu erkennen sind. Bei den übrigen Thallophyten aber müssen wir uns weit kürzer fassen und nur einige prinzipiell wichtige Punkte hervorheben.

Pilze. Es sind das die Pilze im weitesten Sinn. Zuerst die Schleimpilze, deren vegetative Zustände als nackte Protoplasmamassen von oft ansehnlichen Dimensionen auf altem Laub oder Holz usw. dahinkriechen. Sodann die Bakterien, zu deutsch Spaltpilze genannt, weil ihre umhüteten Zellen sich durch Spaltung in zwei gleiche Tochterzellen vermehren; dem bloßen Auge erschließen sie sich bloß dann, wenn sie in riesenhafter Individuenzahl vereinigt Lösungen nahrhafter Stoffe trüben oder mit einer Kahmhaut überziehen, oder beispielsweise Zuckerlösungen in Gallertklumpen verwandeln. Man betrachtet sie vielfach als farblose Parallelgruppe der blaugrünen oder Spaltalgen, die sich gleichfalls durch Zellspaltung vermehren. — Auch die höher entwickelten Pilze, — es sind das einmal die Algenpilze, sodann die Fadenpilze, — werden als farblose, des Chlorophylls oder analoger, die Kohlensäureassimilation ermöglichender Farbstoffe entbehrende „Parallelgruppe“ der Algen bezeichnet. Diesen letzteren Ausdruck darf man nicht falsch verstehen; es handelt sich in Wirklichkeit um mehrere Gruppen, die phylogenetisch von Algen oder algenähnlichen Formen abgeleitet sind; bei der ersten Pilzgruppe, den sogenannten Algenpilzen, ist das schon im Namen angedeutet, sie werden wohl als Abkömmlinge jener Schlauchalgen betrachtet, zu welchen die oben mehrfach besprochene *Caulerpa* gehört, da auch bei ihnen der Thallus eine einzige, äußerlich oft reich gegliederte Zelle ist. Die höheren Pilze werden vielfach mit Vorbehalt von den Rotalgen hergeleitet, wenigstens ein Teil derselben; wir wollen diese sehr kontroversen Fragen hier nicht weiter verfolgen. Unter allen Umständen zeigen die Pilze aufs deutlichste, zu welcher toter Morphologie wir kämen, wenn wir versuchten, ihre Gestalt lediglich auf Grund der Gestalten ihrer Vordern zu begreifen, denn der ganze äußere Körperbau wird nur dadurch verständlich, daß die Pilze Wesen sind, welche von vorgebildeten organischen Massen zehren und nicht wie Algen darauf angewiesen sind, mit blattartig verbreiterten Flächen oder durch sonstige Gestaltungsarten das Licht aufzufangen und auszunützen. Wir sehen darum die große Mehrzahl der Pilze in Form eines fadenförmigen, verzweigten Thallus wachsen, dessen Zweige mit Spitzenwachstum begabt sind, also in ähnlicher Ausbildung, wie wir ihn bei einfacher organisierten Algen antrafen und mit dem sie auf weite Strecken toten Moder oder lebendes Gewebe durchziehen und nach Nahrung absuchen.

Die Pilzfäden nennt man Hyphen, ihre Gesamtheit das Myzel des Pilzes. So treffen wir denn auch hier wieder jenes „Wandervermögen“ des vegetativen Thallus, das uns bei einzelnen Algen schon auffiel, und durch welches die Pilze neuen Boden und damit immer neue Nahrung erobern, in beschränkterem Maße allerdings, als sie es tun durch ihre Fortpflanzungszellen, die wir zunächst nicht weiter beachten. Den Bakterien geht solch mit Spitzenwachstum wanderndes Myzel ab, da diese einzellige Wesen sind; hier wird durch die ungeheure Zahl von Individuen, die durch die mannigfachsten Agentien leicht verbreitet werden, diesem Mangel entgegengearbeitet.

Pilzhyphe.
Pilzmyzel.

Das Myzel der Pilze nun im einzelnen zu schildern, würde uns zu weit führen und auch kaum Gelegenheit zur Diskussion prinzipieller Fragen geben. Es genügt wohl der Hinweis, das solch ein Myzel oft sehr gleichmäßig ausgestaltet sein kann. Betrachten wir z. B. das des Pinselschimmels mit einer recht starken Lupe, so können wir ein unter monopodialer Verzweigung dahinkriechendes Fadengewirr beobachten, und an diesem ausgewachsene Teile und wachsende Spitzen der Zweige unterscheiden; im übrigen sind die nahrungsaufnehmenden Teile und die die Ausbreitung des Myzels besorgenden entweder nicht gestaltlich differenziert oder aber als „Wanderhyphen“ und „Saughyphen“ zu unterscheiden, erstere den Lang-, letztere den Kurztrieben anderer Gewächse einigermaßen vergleichbar. Reicher ausgestaltet ist das Myzel anderer gemeiner Pilze, so einer Form, die zu den Kopfschimmeln gehört und wie der Pinselschimmel auch im menschlichen Haushalt oft lästig fällt. Obwohl hier das ganze Myzel einzellig ist, sehen wir doch an ihm zunächst Büschel von Fäden, die den Pilz befestigen und aus dem Substrat



Fig. 9. Der Kopfschimmel *Rhizopus nigricans*, an einer senkrechten Glaswand mittels seiner Ausläufer emporkletternd. Vergr. 8. Nach WEHMER.

Nahrung aussaugen. Ganz anders sind die Teile des Myzels, die dessen Verbreitung besorgen, es sind das Ausläufer, die bogig über die Unterlage dahinkriechen, um sich in einiger Entfernung wieder in dieselbe mit büschelförmigen Gliedern hineinzusenken (Fig. 9). Hier ist also Arbeitsteilung eingetreten. Wir sehen unschwer eine Analogie zu *Caulerpa*, mit dem Unterschied, daß bei dieser auch noch Assimilatoren in die Höhe ragen, während der Pilz, der seine ganze Nahrung aus dem Substrat bezieht, nach oben bloß die Teile des Myzels, welche Sporen bilden, sendet. — Besondere Anhangsglieder des Myzels, die wir nur bei parasitischen Pilzen antreffen, sind die schon in der Einleitung kurz genannten Saugorgane oder Haustorien, mittels deren Stoffe aus den Wirtszellen ausgesaugt werden. Eine genauere Beschreibung erübrigt sich um so mehr, als nur das Mikroskop ihren Bau erschließt. Wir werden Haustorien, die größer und auffälliger sind, bei denjenigen Blütenpflanzen, die wie parasitische Pilze schmarotzen, wieder begegnen. Derbere

Haustorien
bei Pilzen.

Gewebmassen, flächenartig ausgebildete Körper u. ä. treffen wir im Reich der Pilze einmal da an, wo es sich um die Bildung der Fortpflanzungsorgane handelt; Hüte und ähnliche Gebilde sind, wie gleich noch zu zeigen sein wird, Fruchtkörper der Pilze, deren Bau in Beziehung zu der Bildung und Ausbreitung der Sporen steht. Sonst finden wir bei den Pilzen derbe Gewebmassen noch in jenen Fällen, in welchen ihr Körper dicke Stränge ausbildet, die der Leitung des Wassers und der darin gelösten Nährstoffe, etwa beim „Hausschwamm“, dienen oder auch Dauerzustände sind, wie die „Rhizomorphen“, die der Hallimasch unter der Rinde seiner Wirtsbäume bildet; ferner dann, wenn es sich um andere Dauerorgane handelt, in denen Reservestoffe in kompendiöser Weise auf engem Raum aufgespeichert werden. Jedermann kennt diese Dauergebilde bei dem Mutterkornpilz (Fig. 10). Sie werden Sklerotien, von κληρος = hart, benannt. Sie entstehen, wie auch die Fruchtkörper der Pilze, derart, daß Pilzhypen mittels Spitzenwachstums sich dicht durcheinanderflechten. Gewebe, die so entstehen, hat man im Gegensatz zu dem Parenchymgewebe anderer Pflanzen als Pseudoparenchym oder als Plektenchym bezeichnet.



Fig. 10. Roggenähre mit Sklerotien des Mutterkornpilzes. $\frac{2}{3}$ der nat. Gr. Nach WETTSTEIN.

Einfluß der Außenwelt auf die Pilzggestalt.

Die Pilze dürfen wir als eine gestaltlich reduzierte Pflanzengruppe bezeichnen. In biologischer Hinsicht beobachten wir allerdings bei ihnen eine Erscheinung, die wir mit Rücksicht auf die Entwicklung des gesamten Pflanzenreichs als fortschrittlich gegenüber den Algen bezeichnen dürfen. Sie emanzipieren sich mehr und mehr vom Leben unter Wasser und gewöhnen sich terrestrisches Leben an. Die Fadenpilze sind dem letzteren Leben durchweg angepaßt, die Algenpilze teilweise ebenfalls.

Den Einfluß äußerer Faktoren auf die Gestaltung der Pilze zu zeigen, würde sehr weit führen. Begreiflicherweise ist das Licht nicht von der gleichen maßgebenden Bedeutung wie bei anderen Pflanzen, sie zeigt sich aber z. B. darin, daß die Fruchtkörper in Dunkelheit anomal ausgebildet werden, in anderen Fällen die Stiele der die Sporen tragenden Gebilde überverlängert werden, also eine Erscheinung, die man auch an verdunkelten Achsen höherer Pflanzen findet und dort als Etiolement benennt. Bei den Pilzen ist das ökologisch in vielen Fällen so zu verstehen, daß da, wo Licht ist, auch Luft ist, die Organe suchen das Licht, um an die Luft zu gelangen, in welchem Medium die Sporen sich verbreiten: Ein Faktor, Licht, bedingt die Anpassung, ein anderer, mit ihm vergesellschafteter, Luft, ist es, an den die Anpassung stattfindet.

Fortpflanzung der Pilze.

Wir wollen nun einen zusammenfassenden Überblick über einige der wichtigsten Fortpflanzungserscheinungen der Pilze, soweit sie uns bei oberflächlicher Betrachtung entgegentreten, zu geben suchen. Hatten wir die vegetativen Formen der Bakterien dem Mikroskopiker überlassen müssen, so gilt dasselbe auch von deren Fortpflanzungserscheinungen, der Bildung der Bakterien-sporen. Immerhin wollen wir darauf hinweisen, daß eine bakterienähnliche

Gruppe, die Schleimbakterien, deren vegetative Zellen einen dem bloßen Auge wenig auffallenden „Schwarm“ bilden, eigenartige Fruchtkörper be-
sitzen, die als gefärbte Cysten — Sporangien — auf Mist auftreten und dem unbewaffneten Auge sichtbar sind. Da diese Cysten bei bestimmten Formen gestielt sein, der Stiel auch verzweigt sein kann, hat man hier in ganz anschaulicher Weise von Bakterienbäumen gesprochen. (Fig. 11.) Eine eigen-
artige Konvergenzerscheinung dürfen wir darin erblicken, daß diesen Gebilden einigermaßen ähnlich sind die Sporangien bei den Schleimpilzen, die man auf altem Laub und Holz gleichfalls in Form sitzender oder gestielter, gefärbter Cysten findet, und die sich in einer oft recht zierlichen Weise öffnen, um die Sporen zu entlassen. (Fig. 12.) Der allbekanntesten „Lohblüte“ gehen derartige Einzelsporangien ab, die Sporangien treten hier vielmehr zu großen Fruchtkörpern zusammen. —

Fruchtkörper der Schleimbakterien.

Fruchtkörper der Schleimpilze.

Den Bakterien fehlt geschlechtliche Fortpflanzung soweit man weiß, während bei den Schleimpilzen Geschlechtsprozesse und Generationswechsel vorkommen. — Gehen wir nun über zu den Algenpilzen, so finden wir hier geschlechtliche wie ungeschlechtliche Fortpflanzung. Ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane sind z. B. die



Fig. 11. Fruchtkörper der Schleimbakterie *Chondromyces apiculatus*. Vergr. 200. Aus SCHENCK nach THAXTER.



Fig. 12. Geschlossene und geöffnetes Sporengelände des Schleimpilzes *Trichia varia*. Vergr. 6. Nach SCHENCK.



Fig. 13. Ausläufer-treibender Kopfschimmel. Drei Sporangien, eines davon sich öffnend. Vergr. 13. Nach SCHENCK.

Fruchtifikation der Algenpilze.

Sporangien beim Weißen Rost, welche die wohl auch jedem Laien bekannten weißlichen Auftreibungen an den von diesem Parasiten befallenen Stengeln von Kreuzblütlern bedingen, ferner die Sporangienträger der Erreger der Kartoffelkrankheit, die auf Kartoffelblättern einen schimmigen Überzug bilden. Noch bekannter sind die etwa stecknadelkopfgroßen, auf langen Stielen sitzenden Sporangien des Kopfschimmels und Verwandter, die so gern auf Mist sich zeigen (Fig. 13); die Sporen werden aus den Sporangien dadurch frei, daß ihre Wand zerfließt. Ein besonders eigenartiger Geselle ist der gleichfalls auf Mist nicht selten auftretende *Pilobolus*, der seine reifen Sporangien vom Stiel abschleudert, so die Sporenverbreitung fördernd. Was geschlechtliche Fortpflanzung der Algenpilze angeht, so haben wir Antheridien und Oogonien; so beim eben genannten weißen Rost und vielen anderen hierher gehörigen parasitischen und saprophytischen Formen. Bei den Kopfschimmeln und Verwandten zeigt sich eine eigenartige Form geschlechtlicher Fortpflanzung, wir würden sie wohl am leichtesten beobachten bei einer hierher gehörigen Form, die auf faulenden Hutpilzen im Herbst als brauner filzartiger Überzug nicht selten ist: Zwei Hyphen des Myzels wachsen einander entgegen, verschmelzen mit ihren Spitzen und als Produkt dieses Geschlechtsaktes bildet sich eine an besagten zwei Hyphen aufgehängte sog. „Brückenspore“, die als schwarzes Gebilde sichtbar ist, bei bestimmten Arten

auch mit zierlichen Anhängseln versehen sein kann. Dies war eine ganz kleine Blütenlese aus den Fortpflanzungserscheinungen der Algenpilze. Kommen wir zu den Fadenpilzen, und zwar zuerst den sog. Schlauchpilzen.

Fruktifikation
der
Schlauchpilze.

Allbekannt sind die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen beim Pinselschimmel und Verwandten, die massenhaft erzeugt diesem Pilz die grüngraue Färbung verleihen. Man nennt sie hier Conidien, weil sie anders als die Sporen nicht in Gehäusen gebildet sondern als einzellige Gebilde äußerlich am Myzel abgeschnürt werden. Auch Fruchtkörper, deren Bildung Folge von geschlechtlichen Vorgängen ist, könnten wir bei dem genannten Pilz beobachten, geeigneter für besagten Zweck aber wäre der Mehltau, dessen schwarze mit Anhängseln versehene Fruchtkörper man in dem weißen Myzel dieses Schmarotzers beobachten kann. Bei andern hierher gehörigen Formen besitzen die Fruchtkörper Krugform und können auch zu vielen sehr verschieden gestaltete als Stromata bezeichnete Gebilde zusammensetzen, die

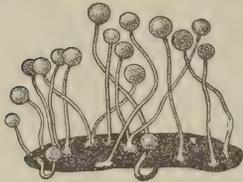


Fig. 14. Sklerotium des Mutterkornpilzes mit Schlauchfrüchten. Nach WETTSTEIN.

sich keulenförmig vom Substrat erheben, oder kegelförmig oder krustenförmig gestaltet sein und auf toten Ästen, an alten Baumstümpfen im Wald usw. leicht beobachtet werden können. Hierher gehört auch der Mutterkornpilz, dessen oben schon erwähnte Sklerotien bei der Keimung gestielte rundliche Fruchtkörper bilden, deren Sporen die Getreidepflanzen infizieren. (Fig. 14.) Und wenn wir hören, daß dieser Pilz, während er den Fruchtknoten seines Opfers

durchwuchert, noch eine andere Form von Fortpflanzungsorganen, nämlich Conidien bildet, so wird es einleuchten, daß der Entwicklungsgang eines solchen Pilzes sehr kompliziert sein kann und daß nur genaue Beobachtung darüber entscheidet, welche Fortpflanzungsorgane in den Entwicklungsgang eines und desselben Pilzes gehören. — Bekannt sind dann die Scheibenpilze, deren oft stattliche, gefärbte, fleischige Fruchtkörper von Napfform uns auf altem Holz, auf dem Waldboden usw. auffallen. Hierher gehört auch die Morchel, deren Fruchtkörper gut bekannt ist, verwandt sind auch die Trüffeln mit ihren vielbegehrten Früchten, die im Gegensatz zu den eben genannten Fruchtkörpern unterirdisch wachsen.

Fruktifikation
der
Basidienpilze.

Als höchste Gruppe folgt die der „Basidienpilze“. Hier würden zuerst kommen die als Schmarotzer gefürchteten Brand- und Rostpilze, bei welchen ebenfalls die Fortpflanzungszellen besonders auffallen. Wer hätte noch nie einen von den schwarzen Brandsporen erfüllten Fruchtknoten einer Getreideart, die von den gleichen Gebilden erfüllten Brandbeulen des Mais, oder die verschieden geformten und gefärbten Sporenlager der Rostpilze auf den Blättern ihrer Wirtspflanze gesehen! Auch hier haben wir bei ein und derselben Pilzart eine auffallende Mannigfaltigkeit der Sporen, die sich makroskopisch durch den Ort ihres Vorkommens, durch Form und Farbe der Sporenlager, durch die Zeit ihres Auftretens, auch durch die Wirtspflanze, auf der sie sich bilden, unterscheiden lassen. Wir wollen hier einfügen, daß eben solche Pilze besonders dazu angetan sein müssen, die oben bei den Algen

flüchtig berührte Frage nach dem Generationswechsel aufzurollen. Doch müssen wir uns auf die Bemerkung beschränken, daß ein solcher bei den Pilzen ebenfalls nachgewiesen ist, und daß sein genaueres Studium erst ein wirkliches Verständnis für den Entwicklungsgang der Pilze erschließt. — Allbekannt sind die als Hüte bezeichneten Fruchtkörper des Champignons Steinpilzes und Verwandter, die bei ersterem an den Lamellen, bei letzterem in den Löchern der Unterseite die Sporen bilden, ferner die konsolförmigen Fruchtkörper der Löcherpilze; auch sei erinnert an den fladenförmigen Fruchtkörper des Hausschwamms, der auf seiner Oberseite Sporen trägt, und noch eine Unzahl mehr oder minder abweichender Formen wäre zu nennen. Am auffallendsten aber sind die Fruchtkörper gestaltet bei den Bauchpilzen, bei welchen eine zunächst geschlossene später in verschiedener oft sehr zierlicher Weise sich öffnende Hülle das die Sporen erzeugende Gewebe umgibt; hierher gehören u. a. die Boviste mit ihren rundlichen Fruchtkörpern. Hexenei, Giftmorchel usw. erinnern uns ferner teilweise an die Form, teilweise auch an manchen Volksaberglauben, den diese eigenartigen Gestalten im Gefolge hatten. Stets steht deren Ausbildung in irgendeiner Weise mit der Reife und Verbreitung der Sporen im Zusammenhang. Einige dieser Körper sind so zierlich gebaut und so auffallend gefärbt, daß man sie mit dem Namen „Pilzblumen“ zu belegen für gut befunden hat. —

Unser allerdings überaus summarischer Überblick über die Pilzgestalten Flechten. hat uns darüber belehrt, daß hier blattähnliche Ausgliederungen, die als Assimilatoren dienen und die Lichtstrahlen behufs Assimilation der Kohlensäure abfangen, infolge der den Pilzen eigenen Ernährungsweise fehlen. — Um so beachtenswerter sind die Körpergestalten der Flechten, denen wir uns nunmehr zuwenden. Die Flechten sind bekanntlich Thallophyten, welche als krustenförmige Überzüge auf Felsen oder Baumrinden, als zopfartige Gebilde an Ästen, als Sträuchlein, die am Boden wachsen, uns entgegentreten und die gebildet sind durch eine Vergesellschaftung von Pilzen, und zwar meistens Schlauchpilzen mit einzelligen Algen, in welchen die letzteren die Rolle der Chlorophyllkörner höherer Pflanzen übernehmen, während der Pilz etwa dieselben ernährungsphysiologischen Funktionen hat, wie die farblosen Gewebe und Organe jener und auch durch seine Hyphengeflechte, sog. Rhizinen, für die Befestigung am Substrat sorgt. Jedenfalls ist die Flechte als Einheit betrachtet ein Gewächs, welches die Kohlensäure am Licht assimiliert wie Algen oder höhere Pflanzen, und Hand in Hand mit dieser Ernährungsweise sehen wir bei den Flechten Körpergestalten auftreten, die denen anderer die Kohlensäure assimilierender und ans Lichtleben angepaßter Gewächse durchaus analog sind, den Pilzen aber abgehen. Man bezeichnet die Flechten in biologischer Hinsicht als Symbiose zwischen Pilz und Algen, Reinke hat darauf aufmerksam gemacht, daß sie auch in morphologischer Beziehung als besondere Gruppen betrachtet werden müssen, nicht, wie es sonst geschieht, als eine Gruppe der Pilze, und daß diese Gruppen ihre besondere stammesgeschichtliche Entwicklung durchgemacht haben wie andere Gruppen des

Pflanzenreiches auch. Er bezeichnet die Flechten als Konsortien von Algen und Pilzen, um einen Namen zu schaffen, der die morphologische Einheit des Flechtenkörpers zum Ausdruck bringen soll.

Folgen wir nun, um das Gesagte zu erläutern, den Ausführungen Reinkes, so hören wir zunächst, daß die Flechten eine ganze Anzahl stammes-



Fig. 15. Die Flechte *Cladonia verticillaris* in nat. Gr. A Podetium, a Schlauchfrucht. B Schlauchfrucht, stärker vergr. Nach REINKE.

geschichtlicher Reihen umfassen, welche ihrerseits übrigens nicht einfach sind, sondern sich mehrfach spalten, und von primitiven Formen zu komplizierteren führen, wir dürfen auch sagen vollkommeneren, da diese der Ernährungsweise besser angepaßt sind, Formen, „die alle erst von den Konsortien erworben sind, weil es keinen Pilz gibt, der einen dem Licht- und Luftleben angepaßten Thallus besäße“. Es ist lehrreich zu sehen, wie z. B. in einer Reihe zuerst ein warziger Thallus auftritt, der sich bei höheren Formen korallenartig umbilden und bei noch höheren stark differenzierte Sträucher mit Hauptästen und Bildung zahlreicher dünnerer Seitenäste darstellen kann. In anderen Fällen beobachten wir als Anfangsglied einer Reihe einen krustenförmigen Thallus, es schließen sich an Formen, die einen reich verzweigten, dorsiventralen Thallus aufweisen, der sich bei weiteren röhrenförmig umlegt. Es schließen sich an solche Formen, bei welchen die Röhrenbildung wirklich vollzogen ist und der Thallus in Form einer Röhre d. h. eines nunmehr radiären Gebildes, nur noch mit einer Haftscheibe festsetzt. Noch kompliziertere Formen entstehen dann, wenn sich außer dem eben in seiner progressiven Gestaltung geschilderten Thallus noch ein sekundärer Thallus ausbildet, wenn ein sogenanntes Podetium hinzukommt, das entsteht indem der Fruchtsiel des Pilzes auch seinerseits Algen aufnimmt. Solch Podetium kann dann auch, indem der primäre Thallus schwindet, allein übrig bleiben, gleicht dann durch seine vertikale Stellung im Raum einem Stengel höherer Pflanzen und an ihm können sich als seitliche, dorsiventräle Ausgliederungen Gebilde entwickeln, die in Form und Stellung etwa Blättern gleichen. (Fig. 15.) So sehen wir denn hier wie die Flechtenpilze, weil ihre Konsortien ihnen andere Ernährungsweise ermöglichen, sich auch phylogenetisch anders als andere Pilze

und zwar selbständig in mehreren Reihen weiter entwickelt haben, zu Gestalten, die denen höherer Pflanzen mehr oder minder analog sind.

Sehr beachtenswert ist, daß nicht nur in der Gestalt, sondern auch in vielen physiologischen Reaktionen die Flechten anderen assimilierenden Wesen gleichen: Von manchen blattartig gebauten Flechten hat man nachgewiesen, daß sie sich durch entsprechendes Wachstum ihres Thallus stets senkrecht zum Lichteinfall einstellen.

Wenden wir uns in aller Kürze den Fortpflanzungserscheinungen der Flechten zu: Nicht selten sehen wir am Flechtenthallus Gebilde, die uns ohne weiteres erinnern an Fruchtkörper wie wir sie bei Pilzen angetroffen haben, z. B. schüsselförmigen Fruchtkörpern, wie sie den früher erwähnten Scheibpilzen eignen. (Fig. 15, 16.) Tatsächlich handelt es sich dabei auch um die Fruchtkörper des Pilzes, welcher in Symbiose mit den Algen lebt, die letzteren haben meistens daran keinen Anteil; keimen die Sporen die jener Fruchtkörper gebildet hat aus so entwachst ihnen lediglich das Pilzmyzel und dies muß sich erst die Alge aufsuchen um wieder zu einem Flechtenthallus zu werden. Vegetativen Fortpflanzungsorganen aber, die beide Konsorten umfassen, begegnen wir bei der sog. Soredienbildung der Flechten. Bei dieser nimmt der Flechtenthallus eine krümelige Beschaffenheit an, die darauf beruht, daß im Innern sich die Algen zu Gruppen sondern, die von Pilzhyphen umspinnen werden; so entstehen in großer Zahl rundliche Gebilde im Flechteninnern, die z. B. durch Sprengung der äußeren Thalluspartien ins Freie geraten, vom Wind verbreitet werden und an geeigneten Stellen wieder zum Flechtenthallus auswachsen. Werden Soredien an einem bestimmt umgrenzten Teil des Flechtenthallus gebildet, so nennen wir diesen Teil ein Sorale. Auch kann die Rinde der Flechten zu kleinen dicht nebeneinander stehenden Hervorwüchsen auswachsen, die im Innern Algen führen und sich loslösen; man redet dann von Isidienbildung der Flechten.

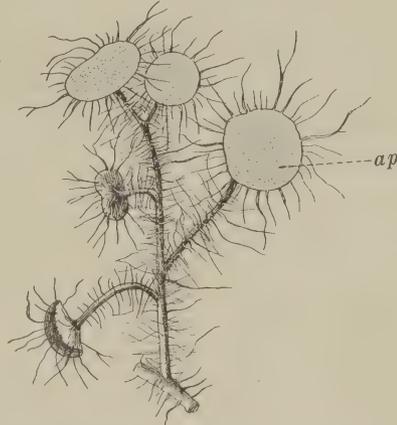


Fig. 16. Die Flechte *Usnea barbata* mit Fruchtkörpern (ap). Nat. Gr. Nach SCHENCK.

Fortpflanzung
der Flechten.

Wir kommen nun zur Behandlung der Moose, Pflanzenformen, welche man ableitet von den Algen, ohne daß Einigkeit erzielt wäre, von welchen Algen. Von H. Schenck wird die Anschauung verfochten, daß Braunalgen oder diesen ähnliche Formen ihre Vorfahren gewesen seien, während andere versucht haben, sie von den Grünalgen herzuleiten. Wie dem auch sei, wir können diese Frage schon um deswillen nicht eingehend behandeln, weil die Diskussionen sich nur zum Teil auf die Ausbildung des Thallus, im übrigen auf den Bau der Fortpflanzungsorgane, die wir hier nicht eingehend behandeln

können, stützen, und begnügen uns darum zu sagen, daß sie sich vielleicht recht spät in mehr und mehr fortschreitender Anpassung an das Landleben aus algenähnlichen Pflanzen entwickelt haben dürften; denn daß Moose zum allergrößten Teil terrestrische Gewächse sind, wissen wir alle. Vielfach allerdings finden wir unter ihnen solche, die feuchte Standorte den trockenem vorziehen, „hygrophytische“ Gewächse. Daneben fehlen aber andere nicht, die auf trockenem Boden mit anderen Wesen zu konkurrieren vermögen, also „Xerophyten“, wie der Botaniker solche nennt. Wasserpflanzen, die wir in Fortführung dieser Terminologie als „Hydrophyten“ bezeichnen müßten, treten, wie gesagt, bei den Moosen zurück, es sind Arten, welche die terrestrische Lebensweise wieder aufgegeben haben. — Für unsere Betrachtungen ist es natürlich von großem Interesse zu verfolgen, wie sich die mehr oder minder große Feuchtigkeit des Standorts auch im Bau unserer Formen widerspiegelt. Auch noch aus anderem Grund sind eben die Moose für uns von besonderer Bedeutung, die eine etwas genauere Behandlung rechtfertigt: Nachdem wir bislang Thallophyten behandelt haben, treffen wir bei den Moosen zum ersten Mal solche Gestalten, die wir als Kormophyten bezeichnen, bei welchen wir also eine typische Ausgestaltung des Sprosses in Achse mit seitlichen Blättern finden, sodann mannigfache Übergänge zwischen thallo- und kormophytischer Ausgestaltung. Die Erörterung der Frage, ob der beblätterte Moosproß dem der Farne und Blütenpflanzen nun wirklich homolog ist, versparen wir uns besser auf später, wenn wir die Moose kennen gelernt haben. Hier bemerken wir noch, daß typische Wurzeln den Moosen fehlen, statt ihrer finden wir sogenannte Haarwurzeln, Rhizoiden, die uns schon bei vielen Algen begegneten. Solche genügen für die Bedürfnisse des Moospflänzchens, das meistens von geringen Dimensionen ist, es erreicht nur bei bestimmten exotischen Moosen die Höhe von etwa einem halben Meter.

Laub- und
Lebermoose.

Die Moose werden eingeteilt in Laubmoose und Lebermoose. Die ersten sind typisch kormophytisch gestaltet, die letzteren sehr viel formenflüssiger, denn eben unter ihnen finden wir mehrfache Übergänge zwischen thallophytischen und kormophytischen Gewächsen.

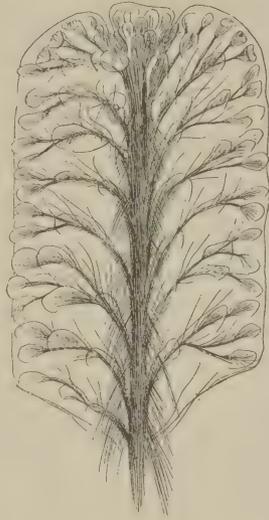
Wir beginnen mit der Besprechung der Lebermoose und schließen die der Laubmoose an. So kommen wir nach dem eben Gesagten, von thallophytischen Formen ausgehend, endlich zu kormophytischen, die der Gestalt nach den Übergang zu den höheren Pflanzen vermitteln, und das ist für unsere Betrachtungsweise das beste. Doch wollen wir nicht unterlassen, ausdrücklich darauf hinzuweisen, daß dieser Weg keineswegs derselbe sein muß, den die Phylogenie der Moose zurückgelegt hat, im Gegenteil sprechen gewichtige Gründe dafür, daß die Lebermoose der stärker abgeleitete Typus sind; bestimmte Formen derselben, die einen einfachen Thallus haben, können gleichwohl als die stammesgeschichtlich höchst stehenden betrachtet werden, die von kormophytischen Formen abzuleiten sind. Wir kommen darauf zurück, wenn wir nach Behandlung der Moosgestalten einen kurzen Blick auf deren Fortpflanzung, den Generationswechsel werfen, betonen also vor-

läufig, daß man sich hüten muß, aus dem bloßen Anblick der Vegetationsorgane, ohne Rücksicht auf den gesamten Entwicklungsgang die Stellung einer Gruppe im phylogenetischen System zu beurteilen.

Betrachten wir zunächst die Lebermoose in ihrer Gesamtheit, so finden wir, daß sie mit wenigen Ausnahmen dorsiventrale Pflanzen mit verschiedenartig ausgebildeter Rücken- und Bauchseite sind, gleichgültig, ob sie thallos gebaut sind oder Beblätterung zeigen. — Wenden wir uns zuerst den thallosen Formen zu, so stoßen wir auf die Gruppe, die mit der schon eingangs genannten *Marchantia* verwandt ist. Das Leberkraut bietet eines der schönsten Beispiele für einen dorsiventralen Thallus. Dieser „kriecht“ mittels Scheitelwachstums als dichotom sich gabelndes Gebilde von 1 bis 2 cm Breite auf dem Boden dahin. Innerlich, wie wir weiter nicht beachten, recht kompliziert gebaut, zeigt er äußerlich eine Mittelrippe, sodann von Anhangsorganen zunächst sogenannte Bauchschuppen, Ventralschuppen, ferner Haarwurzeln, die gleichfalls der Bauchseite entspringen und den Thallus sowohl befestigen, als auch ihm aus dem Boden Nährsalze und Wasser zuführen, während der Thallus selbst, der ja infolge seiner Lage dem Licht seinen Rücken voll darbietet, für die Assimilation der Kohlensäure sorgt.

Auch die Ventralschuppen haben ihre biologische Bedeutung. Sie schützen den Vegetationspunkt und stehen sodann im Dienste der Wasserökonomie, indem sie zwischen sich Wasser kapillar festhalten, welches dann dem Thallus zugute kommt (vgl. Fig. 17). Sie können diese Doppelfunktion auch durch ihren Bau verraten, indem sie bestehen aus Spitzenanhängseln, die den Scheitel des Thallus umhüllen und der eigentlichen Schuppe, welche Wasser festhält und auch die Rhizoiden, die sich zwischen ihnen zu einem Docht verflechten können, gegen Austrocknung schützen. Man hat ermittelt, daß bei Formen, die auf besonders feuchte Standorte beschränkt sind, dieses Schuppenkleid eine Rückbildung erfährt, und daß die Ausbildung auch bei ein und derselben Art mit den Standortbedingungen wechseln kann, lehrt ein Blick auf die Gattung *Riccia*.

Diese Gattung bildet gabelig geteilte Thalli von einfachem Bau, die man aus dem komplizierteren von *Marchantia* und Verwandten wahrscheinlich als durch Rückbildung hervorgegangen betrachten darf. Sehen wir uns die auch bei uns einheimische *Riccia natans* an, so finden wir, daß deren Thallus entweder auf dem Wasser schwimmt oder auf feuchtem Grunde lebt. Im letzteren Fall finden wir die Ventralschuppen nur in Form kleiner Gebilde, die den Vegetationspunkt schützen; bei der Wasserform tun sie das zunächst auch, doch wachsen sie hier sodann zu größeren Flächen heran, die Wasser



Ventralschuppen.
Haarwurzeln.

Fig. 17. *Marchantia polymorpha*, Thallus von der Unterseite. „Der Mittelrippe anliegend ein dichter Rhizoidenstrang, mit diesem vereinigen sich die meist unter den äußeren Schuppen entspringenden Rhizoidenstränge; einzelne Rhizoiden entspringen auch frei auf dem Thallus.“ Vergr. 3. Nach GOEBEL.

und Nährsalze aufnehmen, aber auch Chlorophyll ausbilden können und so der Assimilation dienen; Goebel sagt, daß man hier geradezu von Blättern sprechen kann. Endlich sind sie wohl auch wie die Wurzeln der Wasserpflanzen dazu berufen, die Pflanze auf der Wasseroberfläche zu stabilisieren. Es handelt sich, wie man sieht, um eine außerordentliche, wohl begreifliche „Funktionsbereicherung“ eines Organs, eine funktionelle Metamorphose während der Ontogenese, die durch die direkte Bewirkung seitens der Außenbedingungen ausgelöst wird. Bei einer anderen Art (*R. fluitans*, Fig. 18), die häufig submers lebt, somit mittels der ganzen Oberfläche Wasser und Nährsalze aufnimmt, dienen die Schuppen ausschließlich als Schutzorgane. Interessant ist es, daß auch die Rhizoiden in direkter Abhängigkeit von den Außenbedingungen stehen, und daß nicht selten nachgewiesen werden kann, daß ihre Ausbildungsweise „von dem Bedürfnis der Pflanze diktiert wird“.

Wendeltreppenform.

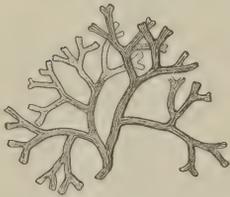


Fig. 18. Das Lebermoos *Riccia fluitans*. Nat. Gr. Nach SCHENCK.

Um zu zeigen, zu welcher eigenartigen Formen auch die thallose Gestaltung führen kann, weisen wir noch hin auf die Gattung *Riella*, die wenigstens mancherseits in die weitere Verwandtschaft der Marchantien gestellt wird. Hier haben wir eine Achse oder Rippe, an welcher einseitig ein Flügel daransitzt. Die Rippe kann bei bestimmten Arten am Boden kriechen und der Flügel steht dann nach oben. Bei aufrechten Arten aber umläuft

der Flügel die Rippe in oft regelmäßiger Schraube, und so stellen denn diese hydrophytischen Lebermoose, die am Grund von stehendem Wasser wurzeln, kleine „Wendeltreppen“ vor, die bis 20 cm hoch werden können. Wie Goebel ausführt, ist die schraubige Drehung des Flügels biologisch begreiflich, indem so der Flügel aus der Profilstellung zum Licht, die er ohne sie am aufrechten Pflänzchen einnehmen würde, in eine Lage gebracht wird, die sich der „Flächenstellung“ assimilierender Organe wenigstens annähert. Übrigens sitzen auch bei *Riella*, abgesehen vom Flügel, kleine Blättchen an der Achse.

Einfluß des Lichts auf die Wachstumsrichtung der Lebermoose.

Das Studium der eben berührten thallosen Lebermoose hat ganz besonders wichtige entwicklungsphysiologische Tatsachen aufgedeckt: Wie wir die dorsiventrale Ausbildung und den horizontalen Wuchs als eine Einrichtung eigener Art zur Ausnutzung des Lichtes auffassen dürfen, so können wir auch ermitteln, daß nur bei zureichender Beleuchtung der Thallus in normaler Weise ausgebildet wird. Lichtzutritt ist, wie man sich auch ausgedrückt hat, „formale Bedingung“ für normalen Wuchs. Züchten wir nun einen solchen Thallus, etwa von *Marchantia*, derart, daß wir von Zeit zu Zeit die Richtung des auffallenden Lichtes ändern, so beobachten wir, daß er damit ebenfalls seine Wachstumsrichtung ändert und stets senkrecht zur jeweiligen Lichtrichtung wächst, er ist, um einen von Sachs in die Organphysiologie eingeführten Terminus zu nennen, „plagiotrop“, denn so nennt man Organe, die senkrecht zu einer, das Wachstum beeinflussenden, äußeren Kraft wachsen. Dies gilt für mittlere Lichtintensitäten. Steigert sich diese Intensität übers Maß, oder wird sie stark herabgesetzt, so hört der plagiotrope

Wuchs auf und nähert sich dem „orthotropen“: der Thallus stellt sich mehr oder minder in die Richtung der Lichtstrahlen, im ersteren Falle, um in Profilstellung zu den sengenden Strahlen der Sonne zu gelangen, im letzteren Falle, um nach heller beleuchteten Orten hinzuwachsen. In voller Dunkelheit wächst der Thallus senkrecht aufwärts, stellt sich also in die Richtung der Erdschwere ein, die ihn sonst nicht beeinflusst.

Das Licht entscheidet aber auch darüber, welche Seite zur Rückenseite, welche zur Bauchseite wird. Wir schicken voraus, daß der Thallus verschiedener Lebermoose die verschiedensten Einrichtungen zur vegetativen Vermehrung aufweist. Er kann knollenförmige Brutkörper auf seiner Bauchseite entwickeln, Sprosse können in den Boden eindringen und unter Anschwellung zu Reservestoffbehältern werden, der Rand selbst kann sich nach abwärts biegen und solchen Organen den Ursprung geben. *Marchantia* aber

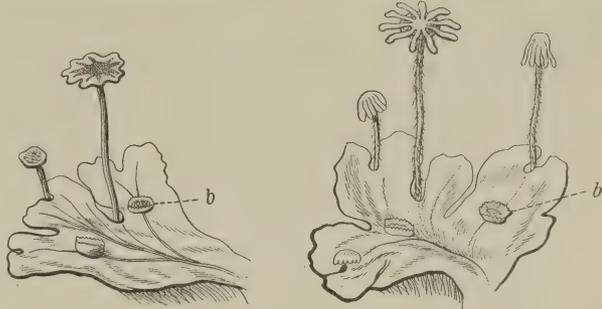


Fig. 19. *Marchantia polymorpha*. Links männliche Pflanze mit einem jugendlichen und einem ausgewachsenen Antheridienstand, rechts eine weibliche Pflanze mit zwei jugendlichen und einem ausgewachsenen Archegonienstand. *b* Brutbecher mit Brutknospen. Nat. Gr. Nach SCHENCK.

(und noch eine andere Gattung) bildet auf der Oberseite kleine Becheraus, in der sich kleine scheibenförmige Brutknospen bilden, die senkrecht stehen und zunächst keinen Unterschied zwischen Rücken- und Bauchseite haben (Fig. 19, b). Sät man dieselben aus auf Boden oder Wasser, so entwickeln sie sich und bilden diejenige Seite, welche am hellsten beleuchtet ist, als Rückenseite aus, nach der dunkleren hin senden sie ihre Rhizoiden aus. So hat es der Experimentator in der Hand, zu entscheiden, was Rücken- und was Bauchseite wird; sind diese Seiten aber einmal festgelegt, ist einmal Dorsiventralität durch die Beleuchtungsverhältnisse „induziert“, so ist es weiterhin unmöglich, dieselbe umzukehren durch Änderung der Beleuchtung, sie ist nunmehr „inhärent“ geworden, und weitere Untersuchungen, bei welchen man den Thallus in kleine Stückchen hackte, die man sich regenerieren ließ, haben gezeigt, daß diese Dorsiventralität auch jedem regenerierenden kleinsten Stückchen inhärent ist. — Dorsiventrale Ausbildung wird auch bei anderen Pflanzen, den später zu erwähnenden Farnkrautprothallien, durch ungleiche Beleuchtung der beiden Seiten erzielt, hier aber hat man gefunden, daß sie nicht inhärent wird, sondern nach Belieben wieder umgekehrt werden kann. Wir sehen also, daß in dieser Beziehung die mannigfachsten Unterschiede bestehen.

Wir kommen nun zu jenen Lebermoosen, bei welchen wir thallose Formen und neben solchen auch typisch beblätterte, „foliose“ Arten, sodann alle möglichen Übergänge zwischen beiden finden, den Jungermannia-

Induktion der Dorsiventralität durch das Licht.

Übergänge zwischen thallosen und foliosen Lebermoosen.

wollen. Zunächst fällt uns auf, daß der Thallus nicht selten reich gegliedert ist, indem bestimmte Teile desselben stengelartig aussehen, andere blattartig verbreitert. Es kann auch vorkommen, daß ein und dasselbe Thallusglied an seiner Basis rundlichen Querschnitt hat, um sich dann umzubiegen und an seinem Ende flächenförmig zu gestalten, und daß ungefähr an der Knickungsstelle ein weiteres gleiches Glied sich ansetzt, so daß die ganze Pflanze aus einer größeren Zahl derartig aneinandergereihter Teile besteht, somit ein Sympodium darstellt (Fig. 20); sie ähnelt dann in ihrem Aufbau un-



Fig. 20. Das Lebermoos *Hymenophyllum flabellatum*, mit Sporophyten und vierklappig aufgesprungener Kapsel. Dopp. nat. Gr. Nach GOEBEL.

gemein manchen ebenfalls sympodial gebauten höheren Rhizompflanzen, von denen später noch die Rede sein wird. — Diese eben geschilderten Formen ersetzen also durch die Zwiegestaltigkeit der Thallusglieder den Mangel, der darin liegt, daß dieser selbst nicht in Stengel und Blätter gegliedert ist.

Bei den sich hier weiter anschließenden Formen finden wir nun, daß sich aus dem Rand des Thallus Blätter deutlicher und deutlicher herausdifferenzieren. Zunächst sehen wir bei einigen Formen, wie der Thallus kraus, lappig wird, bei weiteren grenzen sich dann die Thalluslappen mehr und mehr voneinander ab, nehmen regelmäßige Gestalt an, und so bilden sich denn Formen heraus, bei welchen an der ursprünglichen Mittelrippe des Thallus, die zum Stengel geworden ist, rechts und links Blätter stehen, die am Scheitel in regelmäßiger akropetaler Reihenfolge angelegt werden. Sie entbehren des Mittelnervs und stehen schräg am Stengel, so daß sie an dem kriechenden oder aufsteigenden Stämmchen unmittelbar die richtige „Lichtlage“ haben. Sie decken sich mit ihren Rändern, was nach Goebel den Vorteil hat, daß sie Wasser kapillar festhalten. Man kennt eine javanische Form, bei welcher diese Blätter bis 1 cm

Durchmesser erreichen, und auch noch durch Ausbildung einer Rückenschuppe weiter kompliziert sind. (Fig. 21.)

Radiäre
Lebermoose.

Hier reihen sich nun weiter an die wenigen Lebermoose, die radiär gebaute Sprosse haben, an welchen die Blätter in drei Reihen stehen und zwar quer, nicht schräg inseriert. Radiär sind solche Formen wenigstens dann, wenn die Beleuchtung eine allseitig etwa gleichmäßige ist, einseitige Beleuchtung kann bei ihnen auch dorsiventralen Habitus auslösen. Solche radiären, gleichzeitig orthotropen Sprosse sind betreffs der Versorgung mit Wasser und Bodensalzen etwas schlechter daran, als die plagiotropen, die auf weite Strecken mittels Rhizoiden festgeheftet sind; so ist es denn begreiflich, daß die orthotropen Formen Rhizoiden, die vielleicht funktionell nicht ausreichen würden, nicht ausbilden, sondern Sprosse wurzelähnlich aus-

gestalten und mit diesen sogenannten Wurzelsprossen ihre Nahrung aus dem Boden ziehen. Auch diesen Fall erwähnen wir, weil wir auch bei höheren Pflanzen, allerdings ohne daß wir dort immer die biologische Bedeutung erfassen könnten, den Fall verwirklicht finden, daß Wurzeln fehlen und durch unterirdische Stengelteile ersetzt werden. Bei den fraglichen Moosen können wir den Mangel an Rhizoiden als biologisch begreiflichen, morphologischen Rückschritt bezeichnen.

Doch kehren wir zurück zu dorsiventralen Formen, so finden wir besonders interessante Blattbildungen bei denjenigen Jungermanniaceen, deren Blätter derart am Scheitel angelegt werden, daß jedes Blatt aus zwei Lappen besteht. Sie besitzen dorsiventrale, mit Rhizoiden wurzelnde Sprosse, die auf der Rückenseite zwei Blattreihen, „Flankenblätter“, führen, während oft an der Bauchseite sich eine dritte Reihe von Blättern, die kleiner und anders gestaltet sind, zeigt, die sogenannten Amphigastrien. Betrachten wir ein Rückenblatt während seiner Entwicklung, so können wir beobachten, daß zunächst die zwei Lappen an der Spitze des Blattes erscheinen und dann durch basales Wachstum des Blattes „emporgehoben“ werden. Wir haben also infolge dieses basalen Wachstums der Blätter hier eine „interkalare“ Zone

(vgl. S. 209), vermittels deren die Blätter wachsen — im Gegensatz zum Scheitelwachstum des Stämmchens. Was die Stellung der Blätter im Raum angeht, so finden wir bei den mehr oder minder orthotropen Formen die Blätter quer gestellt, bei den kriechenden aber, die sich gegenüber dem Licht ebenso verhalten wie der Marchianthallus, drehen sich die Blätter derart, daß sie ihre Fläche dem Licht zukehren; so wird ihr einer Lappen, welcher nach der Spitze des Stammes schaut, zum Oberlappen, der andere zum Unterlappen. Die Ränder der Blätter decken sich; wenn der vordere Rand eines Blattes den Rand des nächst höher inserierten Blattes deckt, spricht man von überschlächtiger, im entgegengesetzten Fall von unterschlächtiger Deckung.

Mit Goebel betrachten wir auch hier diese Deckung als zweckentsprechende Einrichtung zum Festhalten von Wasser zwischen den Blättern; da ist es denn von besonderem Interesse zu sehen, daß diese Einrichtung bei vielen Formen mehr und mehr vervollständigt wird, indem sich an den Flankenblättern richtige „Wassersäcke“ bilden. Das kann dadurch geschehen, daß sich Ober- und Unterlappen eines Blattes aneinanderlegen und so ein taschenförmiges Gebilde entsteht, oder der Unterlappen allein bildet sich zu einem Wassersack um (Fig. 22), der in den kompliziertesten Fällen sogar mit einer deckelartigen Klappe verschließbar ist. Auch Bauchblätter können zu Wassersäcken werden. Nicht nur Wasser sammelt sich in diesen Säcken an, auch Tierchen können sich darin fangen und durch ihre Exkremente

Interkalärwachstum der Blätter.

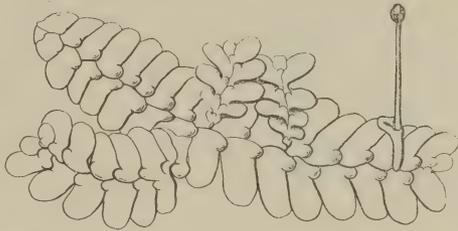


Fig. 21. Das Lebermoos *Traubia insignis*. Habitusbild, mit einem Sporogonium. ca. $\frac{1}{2}$ der nat. Gr. Nach GOEBEL.

Umbildung von Blättern zu Wassersäcken.

und, wenn sie absterben, auch durch ihre Leichen das Lebermoos „düngen“; es handelt sich dabei um epiphytische, auf anderen Gewächsen lebende Moose, bei denen infolge ihrer Entfernung vom Boden solche Ernährungsweise wohl verständlich ist. — Bestimmte dieser Formen bilden bei Kultur unter feuchten Bedingungen diese Wassersäcke nicht aus; man kann also diese Bildungen als direkte Anpassungen infolge des Bedürfnisses erklären. Nebenbei bemerkt kann man auch die Rhizoidenbildung experimentell beeinflussen und durch starke Inanspruchnahme erreichen, daß sie in großer Zahl ausgebildet werden und eine förmliche Haftscheibe, ähnlich wie bei Algen, bilden.

Verschieden-
blättrigkeit.
Heterophylle
Sprosse.

Auch sonst wäre noch allerlei Bemerkenswertes über die Organographie dieser Lebermoose zu sagen. Bei ein und derselben Pflanze kann es vorkommen, daß die einen Blätter fast gänzlich zu Wassersäcken umgebildet sind, während andere noch große assimilierende Flächen zeigen. Man kann hier von „Heterophyllie“ reden. Beachtenswert ist auch, daß es Formen gibt, bei welchen die Zweige als Lang- und Kurztriebe unterschieden werden können, und diese Triebe können auch heterophyll sein, indem z. B. die Kurztriebe Blätter tragen, die ganz zu Wassersäcken geworden sind; die Assimilation ist dann im wesentlichen den Langtriebblättern vorbehalten.

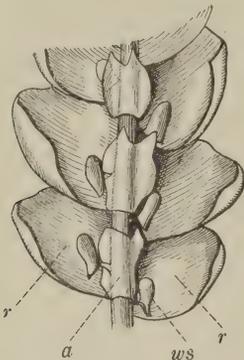


Fig. 22. *Frullania tamarisci*, ein Lebermoos, bei welchem der Unterlappen der Rückenblätter (*r*) als Wassersack (*ws*) ausgebildet ist. *a* Amphigastrien (Bauchblätter). Vergr. 36.
Nach SCHENCK.

Was die Verzweigung angeht, so stehen die Seitenzweige zwar teilweise in direkter Beziehung zu den Blättern, aber axilläre Verzweigung fehlt hier wie bei den anderen Lebermoosen. Auch können Seitenzweige ganz regellos, ohne Beziehung zu den Blättern, entstehen. Ist es auch Sache des

Mikroskopikers, die Entstehung der Seitenzweige genau zu schildern, so wollen wir doch nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß sie auch „endogen“ entstehen können, d. h. im Innern der Mutterachse, deren äußere Teile sie durchbrechen, um nach außen zu gelangen. Endlich ist noch darauf hinzuweisen, daß manche Seitensproßanlagen nicht alsbald auswachsen, sondern zunächst ruhend bleiben, ein Analogon zu den schlafenden Augen unserer Hölzer, und erst später „nach Bedarf“ sich entwickeln. Bestimmte Seitensprosse können eigenartig umgebildet werden, als sogenannte Flagellen lang auswachsen, aber nur reduzierte Blätter hervorbringen. Sie werden als Aufnahmeorgane für Wasser geschildert. Hierher gehören auch jene Sproßäste bei einer Form, die, an der Bauchseite entspringend, senkrecht in den Boden dringen, mit reduzierten Blättern und reichlichen Haarwurzeln versehen sind. Sie können fast zehnmal so lang werden als die oberirdischen Teile und so Wasser aus verhältnismäßig großer Tiefe holen. Sie ähneln Wurzeln höherer Pflanzen in Gestalt und Funktion. Bei dieser Form ist auch eine „Metamorphose“ der Blätter zu beobachten, indem diese nicht der Assimilation, sondern nur dem Schutz des Stammscheitels dienen; funktionell werden sie ersetzt durch

Umbildung von
Sprossen.
Reduktion der
Blätter.

die sogenannten „Paraphyllien“, das sind grüne, einfache oder verzweigte Haare, die am Stamm sitzen, also gewissermaßen vergleichbar sind mit jenen „Pinsel“, die bei manchen Algen als Assimilatoren dienen. Als weitere Organe wären endlich noch die bei vielen Lebermoosen vorkommenden Schleimorgane, Papillen und ähnlichen Gebilde am Lebermooskörper zu nennen, die dem Schutz der Vegetationspunkte dienstbar sind.

Die Laubmoose, denen wir uns nunmehr zuwenden, können wir in gedrängterer Darstellung abhandeln, da sie „eintöniger“ als die Lebermoose

gebaut sind. Erinnern wir vor allem kurz daran, daß sie typische, mit Spitzenwachstum begabte Stämmchen mit seitlich daran sitzenden, in regelmäßiger akropetaler Folge sich entwickelnden Blättern aufweisen. An Stelle von Wurzeln treten Rhizoiden, welche im Gegensatz zu den einfachen, welche die Lebermoose aufweisen, verzweigt, darum wohl auch als leistungsfähiger infolge ihrer weitergehenden Differenzierung anzusprechen sind.

Lassen wir eine Moospore auskeimen, so entwickeln sich

aus ihr die Moospflänzchen, doch wird zwischen beide ein Gebilde eingeschoben, das zwar auch bei den Lebermoosen vorhanden ist, z. B. als thalloses Gebilde, an dem sich die Moospflanze entwickelt, aber bei den meisten Lebermoosen so kümmerlich, daß wir es dort nicht besonders namhaft gemacht haben, der Vorkeim oder das Protonema. Wie der Name sagt, ist das Protonema der Laubmoose in den meisten Fällen ein Faden. Er kriecht unter Spitzenwachstum und Verzweigung auf dem Substrat dahin, in anderen Fällen ist er auch ein Band oder eine Zellfläche. Das sogenannte Leuchtmoos ist der Vorkeim einer Laubmoosart. An ihm bilden sich in großer Zahl Knospen, deren jede die Anlage eines Moospflänzchens ist; während diese in den typischen Fällen vieljährige oder perennierende Gebilde sind, geht der Vorkeim meist früh zugrunde. Doch kann das Verhältnis auch umgekehrt, die Moospflanze hinfällig, der Vorkeim aber ausdauernd und reich gegliedert sein in rhizomartige Teile, Assimilatoren und Haftorgane. Man hat die Meinung ausgesprochen, daß dies letztere, heutigen Tages seltenere Verhältnis das ursprüngliche sei: das Protonema sei der eigentliche vegetative Körper des Mooses, das beblätterte Stämmchen, an dem wir später noch die Geschlechtsorgane nachweisen werden, habe zuerst nur im Dienst der Fortpflanzung

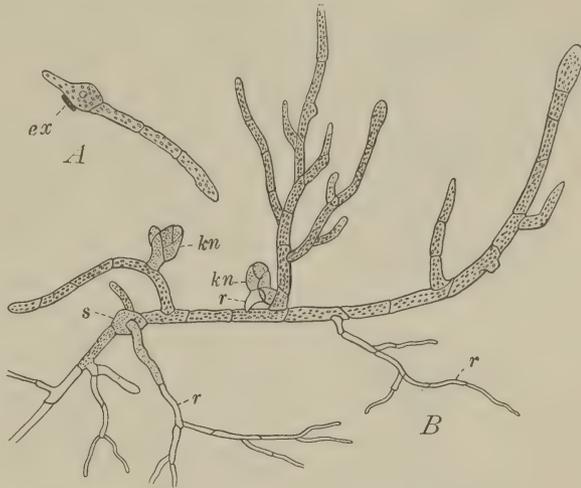


Fig. 23. A Auskeimende Laubmoospore; *ex* äußere Sporenhaut. B Der Spore (*s*) entkeimtes Protonema mit Knospen (*kn*) und Haarwurzeln (*r*). Ziemlich stark vergrößert. Aus SCHENCK nach MÜLLER-THURGAU.

Vorkeim
(Protonema).

gestanden, und habe sich erst im Lauf der Entwicklung vegetativ kräftiger ausgestaltet. Auch hat man das Protonema als „Jugendform“ der Moospflanze bezeichnet und aus seiner Gestalt auf fädige Algen als Vorfahren der Moose schließen wollen. Wie dem auch sei, die Protonemabildung oder, wie wir auch sagen dürfen, die heteroblastische Ontogenie der Moose (vgl. S. 221) hat offenbar die Bedeutung, daß durch sie der Rasenwuchs, der so vielen Moosen eignet, begünstigt wird.

Verzweigung
der Laubmoose.



Fig. 24. Das Laubmoos *Hylocomium splendens*. „Etagenwuchs.“ In jedem Jahre bildet sich ein erst orthotroper, dann plagiotroper, in einer Ebene verzweigter Sproß aus. Nat. Gr.
Nach GOEBEL.

Wenden wir uns der Moospflanze selbst zu, so sehen wir, daß der Stamm, wie üblich mit Spitzenzwachsung begabt, mannigfach verzweigt ist. Die Verzweigung ist auch hier keine axilläre, vielmehr stehen die Seitenzweige unter je einem Blatt. Schlafende Augen, d. h. vorgebildete Anlagen für Seitenäste, die zunächst ruhen, finden sich hier gleichfalls. Bei rasenwüchsigen Moosen stellen sich die Seitenzweige alsbald in die Richtung der Hauptachse und indem mit fortschreitendem Wachstum die basalen Partien jeder Pflanze absterben, gehen aus einer Pflanze endlich deren eine ganze Anzahl hervor. So sind diese rasenbildenden Moose Pflanzen mit Wandervermögen und zwar „vertikalem Wandervermögen“. Sehr häufig ist ferner die Erscheinung, daß die Seitenzweige sich in eine Ebene ordnen und so bilaterale, gefiederte Sproßsysteme zuwege kommen, die vielfach gleichzeitig plagiotrop sind. Auch Baumformen können Moose imitieren. So kann ein Sproß zunächst ohne wesentliche Verzweigung orthotrop wachsen, sich sodann umbiegen und Seitenzweige bilden, die sich in einer horizontalen

Ebene ausbreiten. Im nächsten Jahr kann auf diesem Sproß an seiner Biegungsstelle ein weiterer, ganz gleich gebildeter Sproß sich erheben und indem sich das mehrfach wiederholt, erhalten wir kleine Modelle jener Etagenbäume, wie wir sie in den Tropen in vollendeter Ausbildung antreffen (Fig. 24). In anderen Fällen kann die Bäumchenform dadurch zustande kommen, daß ein Hauptsproß orthotrop wächst und plagiotrope Seitensprosse bildet.

Erwähnt sei noch, daß Moosstämmchen und Zweige auch ihre Funktion, die darin besteht, daß sie Blätter tragen sollen, erweitern und in den Dienst der Wasserleitung treten können; so schlagen sich bei Torfmoosen Seitenzweige am Hauptstamm herab und sorgen für kapillaren Hub von Wasser.

Laubmoosblatt.

Die Blätter der Laubmoose sind von der allbekannten Gestalt. Meist findet sich im Gegensatz zu den Lebermoosblättern ein Mittelnerv. Oft kann man den den Stamm umfassenden Teil als Scheide von der Blattfläche unterscheiden. Bei einer Gattung bestehen die Blätter wesentlich nur aus einem Scheidenteil, welchem ein Flügel vertikal aufsitzt. Hier zeigt sich also ganz dieselbe Blattgestalt, welche uns die Schwertlilie in ihren „reitenden“ Blättern

zeigt, gewiß eine schöne Konvergenzerscheinung. Die Blätter stehen ursprünglich in drei Reihen am Stengel; doch wird diese Stellung durch nachträgliche Verschiebungen fast stets verändert. Wenige Moose haben Blattstellung nach $\frac{1}{2}$, deren Sprosse sind also infolge davon bilateral oder richtiger dorsiventral, da die Blätter assymetrisch sind und auf einer Seite, der Rückenseite, den Stamm weiter umgreifen als auf der anderen. Auch bei Moosen, deren Blätter ursprünglich nach $\frac{1}{3}$ stehen, findet sich vielfach durch Verschiebung der Blätter in eine Ebene Dorsiventralität. Dasselbe wird erreicht durch sogenannte „Anisophyllie“, indem die Blätter, die rechts und links stehen, größer werden als die, welche nach vorn und hinten fallen.

Anisophyllie.

Einen sehr eigenartigen, gleichfalls durch Anisophyllie bedingten Fall von dorsiventraler Ausbildung hat man bei einem Moos beschrieben: hier stehen die Blätter in drei Längsreihen, die der einen und zwar der Bauchseite sind klein, die der beiden anderen aber groß und decken sich mit ihren Rändern, kurz, das fragliche Moos ahmt nach allen Regeln der Kunst eines jener oben geschilderten Lebermoose nach, bei welchen ebenfalls zwei Reihen Rücken- und eine Reihe Bauchblätter sich uns zeigen, eine ganz merkwürdige Konvergenzerscheinung. Der Faktor, welcher die Dorsiventralität bestimmt, ist das Licht, indem die stärker beleuchtete Seite Oberseite wird. Durch Änderung der Beleuchtungsrichtung kann man andere Flanken zur Oberseite machen, derartige Änderungen gelingen bei den einen Formen leichter, bei den anderen schwerer. Manchmal gelingt bloß eine völlige Umkehrung der Dorsiventralität; in anderen Fällen kann auch eine bisherige Seitenflanke zur Ober- oder Unterseite gemacht werden.



Fig. 25. Das Laubmoos *Mnium undulatum*. „Orthotroper Sproß, der mit einem rosettenförmigen Antheridienstand abgeschlossen hat. Unterhalb desselben sind drei vegetative, von Anfang an plagiotrope Seitensprosse entstanden.“ Nat. Gr. Nach GORBEL.

Auch sogenannte Heterophyllie findet sich bei Laubmoosen. So sind die ersten Blätter jener oben genannten Art, deren Blätter wir mit Schwertlilienblättern verglichen, normal und abweichend von den Folgeblättern gebaut. In anderen Fällen findet sich ebenfalls die Erscheinung, daß die Blätter unten und oben am Stengel anders ausgebildet sind als die gewöhnlichen Laubblätter. Man spricht dann von Nieder-, bzw. Hochblättern.

Heterophyllie
bei Laubmoosen.

Wie bei den Lebermoosen, dienen auch bei den Laubmoosen die Blätter nicht lediglich der Assimilation, sondern sind in mannigfacher Weise ausgebildet und angeordnet, um Wasser zwischen sich festzuhalten und dann durch die Stengeloberfläche dem Innern der Pflanze zuzuführen. Wassersäcke finden wir hier allerdings nicht. Die „Glashaare“, in welche die Blätter von Moosen an trockenen Standorten auslaufen, werden wohl als Wasserspeicher aufgefaßt. Auch drehen sie sich beim Austrocknen schopfartig

Glashaare.

um den Vegetationspunkt und schützen denselben vor Austrocknung. Wachsen die Moose an feuchten Orten, so gehen ihnen die Glashaare ab.

Generations-
wechsel
der Moose.

Ehe wir zu den Farnkräutern und höheren Pflanzen übergehen, müssen wir nun hier eine kleine Einschaltung über Fortpflanzung und Generationswechsel der Moose machen. Es wird dem Leser nicht entgangen sein, daß wir soeben die Organe der Moospflanzen nur unvollständig geschildert haben; denn wer kennt nicht von fast jedem Spaziergang her die Mooskapseln, von denen nicht die Rede gewesen ist? Welche Stelle nehmen diese Kapseln im Entwicklungsgang der Moose ein?

Geschlechts-
organe der
Moose.

Knüpfen wir an eine allbekannte Erscheinung bei den Laubmoosen an! An der Spitze der Sprosse der Moospflanze beobachten wir häufig ein kleines

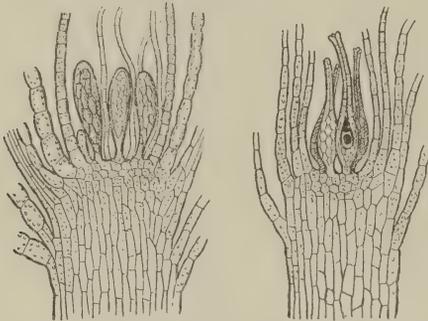


Fig. 26. Längsschnitte durch die Sproßspitze eines männlichen Laubmoospflänzchens mit Antheridienstand (links) und eines weiblichen Laubmoospflänzchens mit Archegonienstand (rechts). Vergr. Aus GIESENHAGEN nach SACHS.

knospen- oder auch schüsselförmiges Gebilde (Fig. 25). Es beschließt bei den einen Moosarten das Wachstum des Haupt sprosses, bei den andern sitzt es an der Spitze kleiner Seitenzweige, während der Haupt sproß ein unbegrenztes Längenwachstum hat. Diese Gebilde führen an ihrem Grund die Geschlechtsorgane der Moose, die den Sproßscheitel krönen (Fig. 26). Wir treffen einmal die männlichen Geschlechtsorgane, wie bei Algen und Pilzen Antheridien genannt, hier eiförmige Gewebekörper, die im Innern

zahllose männliche Geschlechtszellen oder Spermatozoiden bilden, welche bei der Reife aus der Antheridiumspitze austreten und in Tau- oder Regentropfen umherschwärmen. Außer ihnen finden sich weibliche Geschlechtsorgane, hier nicht Oogonien wie bei den Thallophyten, sondern Archegonien genannt und mit diesem besonderen Namen belegt wegen ihrer eigenartigen Gestalt. Es sind flaschenförmige Gebilde, die in ihrem Bauteil die Eizelle enthalten, während der Halsteil bei der Befruchtung als Zugangsweg für die Spermatozoiden dient. Diese Archegonien sind zur Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse der Moose von großer Bedeutung: Nicht nur bei ihnen, sondern auch bei den Farnen und den nacktsamigen Blütenpflanzen besitzen die weiblichen Geschlechtsorgane die Form von solchen Archegonien, weswegen man die genannten Gewächse auch unter dem treffenden Namen: Archegoniaten zusammenfaßt. Bei den Fruchtknotenpflanzen sind Archegonien nur noch in stark reduziertem Zustand nachweisbar. — Kehren wir zu den Moosen zurück, so finden wir nun Antheridien und Archegonien entweder nebeneinander in demselben Stande vor, dann ist dieses ein zwittriges Gebilde, oder aber in verschiedenen Ständen auf ein und derselben Pflanze, welche dann als einhäusig zu bezeichnen ist, endlich gibt es auch zweihäusige Moose. Sind Antheridien- und Archegonienstände getrennt, so sind sie nicht selten durch Unterschiede

in der äußeren Gestalt zu unterscheiden, die weiblichen können z. B. knospen-, die männlichen becherförmig sein. Da die Blätter, welche die Geschlechtsorgane umhüllen, nicht selten von den gewöhnlichen Blättern abweichen — bei dem bekannten Widerthonmoos sind die Hüllblätter der Antheridien rot, um nur dies Beispiel zu nennen, zeigen solche Stände oft eine äußerliche Ähnlichkeit mit Blüten und werden auch unrichtigerweise häufig geradezu als Moosblüten bezeichnet — warum das unzulässig ist, wird aus späteren Ausführungen erhellen. —

Ist nun die Eizelle durch eines der in den Hals eingedrungenen Spermatozoiden befruchtet, so umhüetet sie sich in der üblichen Weise und wächst dann heran zu der bekannten gestielten Mooskapsel. Ist diese fertig ausgebildet, so sehen wir auf ihrer Spitze ein kleines Mützchen sitzen, das ist die Wandung des bei der Streckung der Kapsel emporgehobenen Archegoniums. Nehmen wir die Mütze ab, so sehen wir oben auf der Kapsel einen Deckel, mittels dessen sie sich, wenn sie reif ist, öffnet. Der Rand der geöffneten Kapsel zeigt einen zierlichen Randbesatz aus Zähnen. Im Innern der Kapsel erblicken wir dann, ohne ihren Bau weiter zu studieren, ein braunes Pulver, das sind Sporen, also ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen. So verstehen wir, warum die Wissenschaft der gestielten Kapsel den Namen „Sporogon des Moores“ gegeben hat. Die Sporen gelangen, wenn sie reif sind, durch die Öffnung ins Freie, wobei jene eben erwähnten Zähne Bewegungen ausführen, indem sie die Kapselmündung bald öffnen, bald schließen und so für ein allmähliches Ausstreuen der Sporen sorgen. Beobachten wir die Sporen weiter, so sehen wir, daß sie an günstigen Stellen wiederum auskeimen und einem Protonema den Ursprung geben, welches, wie wir oben sahen, Moospflänzchen hervorbringt; diese tragen dann nach einiger Zeit wieder Antheridien und Archegonienstände, womit der Entwicklungszyklus geschlossen ist. Dieser verläuft also in zwei Generationen, einer geschlechtlichen, dem sog. Gametophyten, das ist das Moospflänzchen, welches die Geschlechtsorgane trägt, und einer ungeschlechtlichen, dem Sporophyten, Sporogonium, welches die Sporen produziert, und beide wechseln regelmäßig miteinander ab. Daß es sich um zwei „Generationen“ handelt, wäre allerdings noch einleuchtender, wenn der Sporophyt selbständig lebte und nicht auf dem Gametophyten darauf säße, ähnlich wie die Mistel auf ihrem Wirt. —

Sporogon der
Laubmoose.

In gleicher Weise verläuft der Generationswechsel auch bei andern Moosen. Betrachten wir noch zur Ergänzung ein Lebermoos, *Marchantia*, so sehen wir, wie dorsiventrale Zweige des Thallus von stielartiger Ausbildung orthotrop in die Höhe wachsen, um an ihrer Spitze entweder Antheridien — oder Archegonienstände zu bilden, je nachdem wir eine männliche oder weibliche Pflanze dieses zweihäusigen Lebermooses vor uns haben (Fig. 19). Die Antheridiumstände stellen Scheiben vor, in deren Oberseite zahlreiche Antheridien eingesenkt sind. Bringt man darauf einen Tropfen klares Wasser, so trübt er sich sofort dadurch, daß massenhaft Spermatozoiden austreten und in dem Wasser umherschwärmen; hier haben wir also einmal Gelegenheit, mit bloßem

Generations-
wechsel bei
Marchantia.

Auge männliche Geschlechtszellen, allerdings nicht einzeln, sondern nur in großer Zahl versammelt, zu beobachten. Die Archegonienstände enden mit Schirmchen, und unten an den Strahlen der Schirme sitzen reihenweise die Archegonien. Werden die Eier in diesen befruchtet, so wachsen sie zu Sporogonien aus, das sind hier ovale, mäßig lang gestielte Kapseln, die sich bei der Reife öffnen, um die Sporenmasse zu entlassen. Die Sporen keimen dann wieder zu dem bekannten Marchantiathallus aus. Also haben wir auch hier wieder die regelmäßige Abwechslung eines Gametophyten, das ist der Thallus samt seinen Ventralschuppen, Rhizoiden und Archegonium-, bzw. Antheridiumständen, mit einem Sporophyten, dem Sporogon. — Man vergleiche auch die Sporogonien auf den Fig. 20, 21, 24.

Brutkörper
bei Moosen.

Neben den soeben behandelten geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen, durch deren regelmäßige Alternanz der Generationswechsel zuwege kommt, bilden die Moose und zwar der Gametophyt noch besondere ungeschlechtliche Vermehrungsorgane, sog. Brutkörper von der mannigfachsten Gestalt aus, die mit jenem Wechsel nichts zu tun haben, lediglich eine Vermehrung des Gametophyten und eine Verlängerung von dessen Vegetation zur Folge haben. Von den Brutknospen auf der Oberseite des Marchantiathallus war schon die Rede. Bei kormophytisch gegliederten Lebermoosen kann z. B. der Blattrand Auswüchse zeigen, die zu thallusartigen Scheiben heranwachsen, welche sich vom Blattrand loslösen, verbreitet werden und an günstigen Orten neue, kormophytische Pflänzchen aus sich herausprossen lassen. Ebenso wie bei der Keimung der Sporen dieser Formen zuerst ein thallusartiger Vorkeim entsteht, an dem sich dann die fertigen Pflanzen ausbilden, zeigt sich also auch bei der eben geschilderten vegetativen Vermehrung eine heteroblastische Entwicklung. Goebel führt aus, daß die Bildung massenhafter Brutkörper zur Verbreitung über größere Areale, sodann zur Besiedelung der Blätter höherer Pflanzen befähigt, d. h. zum epiphyllen Leben, das diesen Formen vielfach eigentümlich ist. Auch bei den Laubmoosen finden sich derartige Brutkörper in mannigfachster Ausbildung, als sproßbürtige oder blattbürtige Gebilde oder als Auswüchse des Protonemas oder der Rhizoiden. Auch in Ständen, die z. B. den Antheridiumständen äußerlich durchaus gleichen können, sieht man scheibenförmige Brutknospen an Stelle der Geschlechtsorgane sich entwickeln. Auch zerbrechen Stämmchen und Blätter sehr leicht, die Bruchstücke geben neuen Pflanzen den Ursprung. Im übrigen kann auf die Regenerationsfähigkeit des Gametophyten und Sporophyten der Moose, an welche sich außerordentlich wichtige theoretische Probleme knüpfen, nicht eingegangen werden. — Solche außerhalb des Generationswechsels fallende ungeschlechtliche Vermehrungsorgane sind uns nicht neu. Hatten wir doch bei dem kurzen Ausblick auf den Algengenerationswechsel schon betont, daß auch bei diesen ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen außerhalb und unabhängig vom Generationswechsel vorkommen und z. B. die *Vaucheria*-schwärmersporen als Beispiele dafür genannt — neben ungeschlechtlichen

Sporen, die regelmäßig mit Geschlechtsorganen alternieren, wie die ungeschlechtlichen Sporen (Tetrasporen) der Rotalgen.

Auch darin gleicht der Generationswechsel der Moose dem der Algen *Anthoceros*. (und anderer Pflanzen), daß das Verhältnis der Entwicklungshöhe der Vegetationsorgane beider Generationen keineswegs konstant zu sein braucht. Ist zwar bei den Moosen der Gametophyt dem Sporophyten an Entwicklungshöhe durchweg überlegen, so haben wir doch eine Familie, bei welcher das Verhältnis deutlich zugunsten des Sporophyten verschoben ist, die Familie der Anthocerotaceen. Hier ist der Gametophyt in Form eines äußerlich einfach gebauten Thallus entwickelt, der Sporophyt aber insofern im Vergleich zu dem der anderen Moose gefördert, als das Sporogon seine Sporen nicht alle gleichzeitig reift, sondern eine längere Zeit dauernde Weiterentwicklung an seinem Grunde zeigt. Diese Förderung des Sporophyten deutet schon die Richtung an, nach welcher sich das Verhältnis des Sporophyten zum Gametophyten bei den höheren Pflanzen verschiebt:

Das wird sofort klar, sobald wir den Generationswechsel der Farnpflanzen kennen lernen, den wir nunmehr, um den Zusammenhang nicht zu unterbrechen, gleich im Anschluß an den der Moose behandeln wollen; wir können das tun, ehe wir Farnwurzel und Farnsproß betrachtet haben, weil diese ja in ihren Grundzügen auch jedem Nichtbotaniker geläufig sind. Wir nehmen den Wedel eines gewöhnlichen Farnkrautes (Fig. 27) zur Hand, um uns sofort davon zu überzeugen, daß dieser auf seiner Unterseite kleine braune Gebilde trägt, die in runden oder strichförmigen Häufchen zusammen-

gelagert sind, entweder unbedeckt oder bei anderen Arten durch ein kleines Häutchen geschützt oder auch bei wiederum anderen Arten unter dem über sie umgerollten Wedelrand verborgen. Jene braunen Gebilde nun sind Sporangien, die als gestielte Kapseln zu einem sog. Sorus vereint sind, in ihrem Innern führen sie ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen, die Sporen, die durch einen besonderen Öffnungsmechanismus der Sporangien, der uns hier nicht weiter beschäftigen soll, aus den Sporangien frei werden. Es sind unbewegliche einzellige Gebilde, die den gleichnamigen Zellen bei den Moosen vollständig entsprechen. Analoges würden wir nun auch bei anders organisierten Farnpflanzen finden. Während aber in den eben genannten Fällen die ganzen Wedel Sporangien tragen können, würden wir die Sporangien bei der Natterzunge, Mondraute (Fig. 28), beim Königsfarn u. a. auf besonderen Blattabschnitten beobachten. Beim Straußfarn, das wissen wir von früher, sind



Fig. 27. Das Farnkraut *Scolopendrium vulgare*, die Hirschnatterzunge. Auf der Rückseite der Wedel die strichförmigen Sori. $\frac{1}{4}$ der nat. Gr. Nach SCHENCK.



Fig. 28. Die Mondraute, *Botrychium lunaria*. Im oberen Teil des Blattstiels entspringt der fertile, fiederig verzweigte Blattabschnitt. Vergr. $\frac{3}{8}$. Nach SCHENCK.

Generationswechsel der Farnkräuter.

die fertilen Wedel, welche Sporangien tragen, die Sporophylle, sogar von den nicht Sporangientragenden, den sterilen Trophophyllen verschieden. Gleiches gilt vom Schachtelhalm, bei welchem die schildförmigen Sporophylle, die auf ihrer Unterseite eine ganze Zahl von Sporangien tragen, zu einem zapfenförmigen Sporophyllstand vereint sind, ferner vom Bärlapp (Fig. 29), bei welchem ebenfalls die Sporophylle zu ähren- oder zapfenförmigen Gebilden vereint, den Sproß abschließen, Sporophylle, die bei der letztgenannten Pflanze in ihrer Achsel nur je ein Sporangium tragen, aus dem wir die Sporen

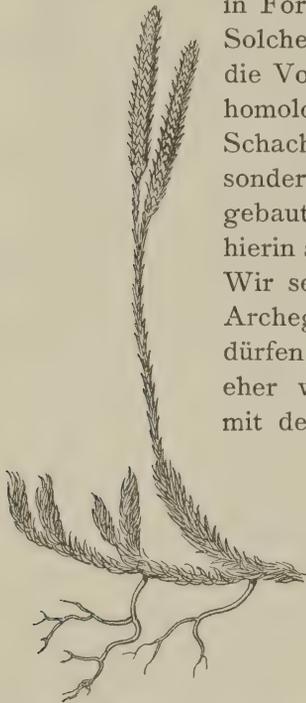


Fig. 29. Der Bärlapp, *Lycopodium clavatum*. Pflanze mit zwei Sporophyllständen. $\frac{1}{2}$ der nat. Gr. Nach SCHENCK.

in Form des bekannten Bärlappmehls gewinnen können. Solche Sporophyllstände, das sei gleich hier betont, sind die Vorstufen der Blüten höherer Gewächse und diesen homolog. Wenn wie bei den Sporophyllständen des Schachtelhalmes sich unter den Sporophyllen ein Quirl besonders geformter, auch von den Trophophyllen abweichend gebauter, nicht sporangientragender Blätter zeigt, so ist hierin schon die Andeutung einer Blütenhülle zu erblicken. Wir sehen jetzt schon, warum wir die Antheridien und Archegonienstände der Moose nicht als Blüten bezeichnen dürfen, denn Blüten entsprechen den Sporophyllständen, eher wäre es schon erlaubt, das Sporogon der Moose mit der Blüte zu vergleichen und zu homologisieren. —

Doch wie dem auch sei, jedenfalls sehen wir, daß bei allen Farnen die große Pflanze mit Wurzel, Stamm und Blättern den Sporophyt darstellt und dem Moossporogonium homolog ist. Wie sieht nun der Gametophyt aus? Um ihn zu beobachten, gehen wir ebenso vor, wie bei den Moosen und säen Sporen, die wir den Sporangien entnehmen, auf feuchten Torf oder ein anderes geeignetes Substrat aus. Der Laie möchte glauben, es werde sich aus der Spore alsbald wieder die

Farnpflanze entwickeln, dem ist aber nicht so, vielmehr gibt sie erst dem Gametophyten, der bei den Farnpflanzen auch mit dem besonderen Namen „Prothallium“ belegt wird, und Antheridien und Archegonien trägt, den Ursprung; erst aus der befruchteten Eizelle des Archegoniums des Gametophyten, entwickelt sich wieder die Farnpflanze, der Sporophyt. Bei den gewöhnlichen Farnen, z. B. dem Schildfarn, ist der der Spore entkeimende Gametophyt, ein kleines grünes herzförmiges Blättchen, das auf seiner, dem dunkeln Untergrund zugewendeten Seite Rhizoiden, außerdem Antheridien und Archegonien trägt. Bei den Schachtelhalmern sind die Gametophyten verzweigte, grüne zweihäusige Gebilde, die einen Archegonien, die andern, welche etwas verschieden gestaltet sind, Antheridien tragend. Bei der Natterzunge sind es unterirdisch lebende, chlorophyllfreie, kleine Knollen, bei den Bärlappgewächsen können sie ähnlich geformt sein, sind übrigens von verschiedener

Gestalt, teilweise halb oberirdisch und halb unterirdisch lebend. Wie sie im einzelnen auch ausgestaltet sein mögen, stets findet Befruchtung der in ihren Archegonien gebildeten Eizelle durch die beweglichen Spermatozoiden statt und die befruchtete Eizelle, Keimzelle genannt, entwickelt sich zu einem Keimling, der seine ersten Entwicklungsstadien an oder in dem Gametophyten, von diesem ernährt, durchmacht, um sich dann aber bald von ihm zu emanzipieren und zu der staatlichen Farnpflanze heranzuwachsen, die endlich wieder zur Bildung von Sporangien und Sporen schreitet. So verläuft denn hier der Generationswechsel derart, daß der Laie meist nur den Sporophyten kennt, während der Gametophyt sich meist seiner Aufmerksamkeit entzieht; die enorme Förderung des Sporophyten im Vergleich zu dem der Moose ist ganz unverkennbar. — Die eben behandelten Farnpflanzen sind sämtlich „homospor“, d. h. alle Sporen sind gleichgestaltet; die Fortpflanzungsverhältnisse bei den verschiedensporigen, heterosporen Farnen sollen später behandelt werden. Hier sei nur noch folgendes gesagt: Schreiten wir noch höher im Pflanzenreich, so beobachten wir, daß der Gametophyt mehr und mehr reduziert wird, um schließlich für das Laienauge vollständig zu verschwinden und schließlich ganz Beute des mikroskopierenden Botanikers zu werden, eine Reduktion des an das Wasserleben angepaßten Gametophyten, die, wie Wettstein ausgeführt hat, mit der immer weiter fortschreitenden Anpassung der Pflanzen an terrestrisches Leben zu erklären ist.

Aus zweierlei Gründen ist dieser Ausblick auf den Generationswechsel für uns unerläßlich: wir müssen einmal darauf hinweisen, daß wir in den verschiedenen Gruppen des Pflanzenreichs unsere organographischen Diskussionen in erster Linie an diejenigen Gestaltungen anknüpfen, die der äußerlichen Betrachtungsweise am besten zugänglich sind, gleichgültig, ob sie der sporophytischen oder der gametophytischen Generation angehören. Bei *Fucus* war es der Sporophyt, an dem wir organographische Tatsachen, Verzweigungsweise, flächenartige Verbreiterung der Achsen, Ausbildung besonderer Organe wie Schwimmblasen usw. erörterten. Bei anderen Algen, deren beide Generationen gleich ausschauen, ist es auch gleichgültig, welche Generation wir für unsere Fragen heranziehen. Bei den Moosen, deren Gametophyt weiter ausgebildet ist als der Sporophyt, haben wir unsere Probleme erörtert, indem wir wesentlich den ersten vor Augen hatten; freilich, so müssen wir der Vollständigkeit halber sagen, bietet auch der Sporophyt hier mancherlei Probleme für die Organographie. — Ausgestaltungen, die durch die Funktion verständlich werden, so das Emporheben der Sporenkapsel auf langen Stielen behufs leichter Verbreitung der Sporen, fällt ja bei flüchtigster Betrachtung schon auf. Bei den Farnen und Blütenpflanzen wird es umgekehrt der Sporophyt sein, dem wir unsere hauptsächliche Aufmerksamkeit zuwenden werden; der reduzierte Gametophyt wäre organographischer Behandlung, soweit sie darauf verzichtet, einen Einblick ins Innere der Natur zu tun, lediglich bei bestimmten Farnen zugänglich, würde allerdings auch hier gute Objekte zur weiteren Illustration der von uns bereits aus der Betrachtung anderweitiger Pflanzen

abgeleiteten Regeln der Gestaltung bieten: Wenn er, wie schon kurz erwähnt, etwa beim Schildfarn ein kleines grünes, dem Substrat oberflächlich angeschmiegttes Blättchen ist, so würde diese flächenartige Ausbildung damit zu verstehen sein, daß er als kohlenensäureassimilierendes Gebilde aufs Licht angewiesen ist. Er ist dorsiventral und bildet stets auf der dem Licht abgewandten Bauchseite Wurzelhaare und Geschlechtsorgane, erstere darum an dieser Stelle, weil die dunkle Seite diejenige ist, auf welcher die Haarwurzeln das Substrat, in das sie eindringen, finden, letztere darum, weil sie bei der Befruchtung auf Wasser angewiesen sind und dies ebenfalls auf der Unterseite leichter antreffen werden. So ist der dorsiventrale Bau biologisch jederzeit verständlich, wenn auch nicht erklärt, und wir begreifen auch, daß die Dorsiventralität durch Licht induziert wird; sie ist, wie schon kurz erwähnt, hier auch durch Veränderung der Beleuchtungsrichtung jederzeit umkehrbar. Wenn wir andererseits hören, daß der Gametophyt bei anderen Farnen wie bestimmten Bärlappgewächsen langlebig ist und unterirdisch wächst, so wird es uns nicht wundern zu beobachten, daß er hier nicht flächenartig, sondern voluminös als kleine, rübenförmige Knolle ausgebildet ist.

Sind die Blätter
der Moose,
Farne und
Blütenpflanzen
homologe
Gebilde?

Nun kommen wir zum zweiten Grund, der den Morphologen zwingt, nicht achtlos an der Erscheinung des Generationswechsels vorbeizugehen: es ist Hofmeisters große vielgerühmte Tat, zuerst den Generationswechsel entdeckt und damit, schon ehe die Gesichtspunkte der Deszendenztheorie durchgedrungen waren, im Jahre 1851 die Verwandtschaft der großen Gruppen des Pflanzenreichs klargelegt zu haben: Die verschiedenen Entwicklungsstadien der verschiedenen Pflanzen entsprechen einander, die geschlechtliche Generation der einen Pflanze der gleichen einer anderen, die ungeschlechtliche Generation einer Pflanze nicht minder der ungeschlechtlichen einer anderen, die Generationen sind einander homolog. Diesen Ausdruck können wir auch etwas konkreter fassen und sagen: die Organe, welche die Generationen aufbauen, sind einander homolog.

Nun haben wir gehört, daß die beblätterte Achse des Mooses und die der höheren Pflanzen, Farne und Blütenpflanzen nicht derselben Generation angehören. Dürfen wir sie gleichwohl als homolog bezeichnen, dürfen wir Achse und Blatt bei Moosen und höheren Gewächsen als homologe Organe betrachten?

Offenbar nicht; man wird sagen müssen, daß trotz großer Ähnlichkeit Achse und Blatt der Moose und höheren Pflanzen tatsächlich nicht homolog sind, sondern nur Konvergenzerscheinungen. Ein verdienter Morphologe, Bower hat in Konsequenz der Erkenntnis, daß nicht das Moosstämmchen, sondern der Sporophyt der Moose dem beblätterten Stamm der Farne und Blütenpflanzen homolog ist, die Meinung ausgesprochen, daß der Stiel der Mooskapsel dasjenige Gebilde sei, welches man der Achse der Farne und Blütenpflanzen gleichzusetzen habe und daß die Blätter der letzteren Anhängsel seien, die sekundär an der ursprünglich blattlosen Achse sich ausgebildet hätten.

Wir wollen hier diese Fragen nicht weiter verfolgen; nur noch darauf hinweisen, daß auch für den, welcher die Homologie zwischen Moos- und

Farn- bzw. Blütenpflanzenblättern ablehnt, die außerordentliche morphologische Ähnlichkeit und die Übereinstimmung in der Ontogenie, die regelmäßige akropetale Anlage am Vegetationspunkt, die wir bei ihnen allen finden, ihre „Organisationshomologie“, wie wir mit Goebel sagten, sehr auffallend bleiben muß und jedenfalls dazu führt, von „Blättern“ sowohl bei Moosen als auch bei höheren Pflanzen zu reden. Dies um so mehr, als man sonst vielleicht gezwungen wäre, auch die Blätter innerhalb anderer Pflanzengruppen mit verschiedenen Namen zu belegen, denn Wettstein vertritt die Meinung, daß die Blätter der Farnpflanzen nicht alle miteinander homolog seien, so das Blatt des Bärlapps nicht mit dem Wedel eines Adlerfarns oder anderen Farnkrautes.

Wer aber nicht umhin kann, unter den Begriff „Blatt“ schlechterdings nur homologe Gebilde zu subsummieren, wird sich derart helfen müssen, daß er bei Moosen und bei anderen Pflanzen, wo die Homologie mit den Blättern der Blütenpflanzen nicht über allen Zweifel erhaben ist, von flächenförmig verbreiterten Assimilatoren spricht und so diejenige Bezeichnung verwendet, die sich bei Algen schon gut eingebürgert hat.

Wenn wir nun im folgenden die Morphologie sämtlicher den Moosen nach oben im Pflanzenreich folgender Gewächse gemeinsam abhandeln, so hat das darin seinen Grund und eine gewisse Berechtigung, daß bei ihnen die Gestaltungsvorgänge fester umrissenen Regeln folgen als bei den Thallophyten und Moosen; haben wir doch bei ihnen den Sproß des Sporophyten stets nach Kormophytenart in Achse und Blatt gesondert, wenn wir absehen von gewissen reduzierten Formen, wie Parasiten und Saprophyten, bei denen wir die Rückbildung des Körpers uns stets mit dem Lebenswandel erklären können, und sind sie doch alle durch den Besitz echter Wurzeln — wieder mit Ausnahme bestimmter biologisch angepaßter Formen — vor Moosen und Thallophyten ausgezeichnet. Von der gametophytischen Generation müssen wir im folgenden unter Hinweis auf die wenigen Bemerkungen, die wir oben über sie gebracht haben, abstrahieren.

Farn-
pflanzen und
Blüten-
pflanzen.

Es sind also zunächst die Farnpflanzen, um die es sich im folgenden handelt, diejenigen Gewächse, die früher allgemein als „Gefäßkryptogamen“ den Thallophyten und Moosen, den „Zellkryptogamen“ gegenübergestellt wurden, so genannt, weil in ihrem anatomischen Aufbau Gefäßbündel auftreten und für zureichende Leitung von Nährstoffen durch den im Vergleich mit den Moosen oft mächtig entwickelten Körper sorgen. An die Farne schließen sich dann an die Blütenpflanzen, Samenpflanzen oder Phanerogamen, die wir gliedern in nacktsamige (Gymnospermen), wie Nadelhölzer und Verwandte, und in bedecktsamige oder Fruchtknotenpflanzen (Angiospermen), welche wir als die am höchsten organisierten Gewächse zu betrachten haben.

Einteilung
der Farn- und
Blütenpflanzen.

Die Farnpflanzen werden, wie wir oben hörten, wiederum in verschiedene Gruppen eingeteilt, die Farnkräuter im engeren Sinn, die Bärlappgewächse, die Schachtelhalme usw. Aus bestimmten Farnkräutern oder Ahnen gewisser

heutiger Farnkräuter haben sich die Samenpflanzen, zunächst die einfachsten Gymnospermen entwickelt; fossile Zwischenglieder zwischen beiden sind gefunden, die Pteridospermen der Karbonzeit, deren Namen andeuten soll, daß sie mit den Farnen die wedelähnlichen Trophosporophylle, mit den Phanerogamen den Besitz von Samen gemeinsam haben. — Und aus Gymnospermen oder, vorsichtiger gesagt, aus einem gymnospermen „Typus“ müssen dann die Fruchtknotenpflanzen hervorgegangen sein. Der Weg ist aber wegen des Mangels an fossilen Übergangsformen nicht klar, und wir begnügen uns daher hier daran zu erinnern, daß die Angiospermen ihrerseits zerlegt werden in die Dikotylen, genannt nach der Zweizahl der Keimblätter, und in die Monokotylen, die ein Keimblatt am Embryo zeigen. Wir hätten hiermit die wichtigsten Gruppen genannt, deren Namen uns später bei den organographischen Betrachtungen wieder begegnen. Nun noch ein Wort über den Anschluß der Farne und damit auch der Phanerogamen, nach unten an die früher behandelten Gewächse.

Ableitung
der Farn- und
Blütenpflanzen
von den
Thallophyten.

Die Farnkräuter zeigen beachtenswerte, gemeinsame Züge mit den Moosen; gleichwohl scheidet der naheliegende Versuch, Moose direkt als Stammväter jener zu betrachten, zumal an der heterogenen Ausbildung der Sporengeneration bei beiden. Vielmehr nimmt man an, daß Moose und Farne aus einer gemeinsamen Wurzel sich nach verschiedenen Seiten entwickelt haben mögen, ein kurzer Seitenast endet bei den Moosen, ein längerer führt über die Farne zu den höchst organisierten Pflanzen. Wie nun die gemeinsamen Ahnen von Moosen und Farnen ausgesehen haben mögen, weiß man nicht, man wird aber annehmen, daß sie algenähnlich gewesen sind. Die einen Forscher suchen sie, ohne genaue Angaben über Zwischenformen zu machen, bei denjenigen Algen, welche uns schon die Scheidung des Thallus in rundliche Langtriebe und flächenförmig verbreiterte Kurztriebe zeigen. Paläophytologische Erwägungen haben aber zu folgenden Anschauungen geführt, die wir hier kurz andeuten, schon aus dem Grund, weil im übrigen die Paläophytologie in unseren Ausführungen ohnehin zu kurz kommt. Potonié stellt sich vor, daß die Ahnen der höheren Pflanzen sich ableiten von algenähnlichen Formen, die einen gabelig verzweigten Thallus besaßen, daß sich aus diesem Thallus durch jeweilige Überflügelung des einen Gabelastes Formen ausgebildet haben mögen, die dem Blasentang gleichen oder ähneln, daß derart aus gabeligen Formen solche mit monopodialeml Habitus hervorgegangen seien; aus den überflügelten Gabelästen haben sich endlich die Blätter, aus den geförderten aber die Achse entwickelt. So haben wir eine Pflanze mit einem „Urstengel“ und „Urblättern“. Aus ihr entwickelt sich dann ein Kormophyt mit Stengel und Blättern, indem die Blattbasen gemeinsam am Stengel aufwachsen, so einen Mantel um denselben bildend, ein sogenanntes Perikaulom. So hat schließlich der Stengel in der Mitte Achsen, in der Peripherie aber Blattnatur.

Perikaulom-
theorie.

Schon frühere Forscher hatten die Meinung vertreten, daß der sogenannte Stengel nichts genetisch Einheitliches sei. Hofmeister, der „Stengel“ und

„Blatt“ als die beiden Grundformen, die den Kormophyten bauen, ansah, glaubte, der Stengel bestehe aus dem eigentlichen Stengel und aus einer Rinde, die gebildet sei aus den Blattbasen, die vom Blattansatz nach unten hin den Stengel umkleiden. Delpino sprach die Meinung aus, der Stengel bestünde aus miteinander verschmolzenen Blattbasen. Die Anschauung Potoniés gründet sich aber, wie gesagt, wesentlich auf paläophytologische Tatsachen und hat auch seitens anderer Paläophytologen Anerkennung gefunden. Die Annahme des allmählichen Schwunds der gabeligen zugunsten der monopodialen Verzweigungsweise, die dieser Anschauung zugrunde liegt, wird gestützt durch den Befund, daß bei Farnpflanzen tatsächlich im Lauf der phylogenetischen Entwicklung die Gabelverzweigung mehr und mehr hinter der seitlichen zurücktritt. Jenes Perikaulom, der Achsenmantel mit Blattnatur, ist bei fossilen Formen nachweisbar, bei welchen die Blattbasen die Stengel berinden, aber auch bei heute noch lebenden Formen wie bei Fichten sind unmittelbar aneinander grenzende Kissen an der Basis der Nadeln, welche den Stengel umrinden, nachweisbar. Ein Vorteil dieser Theorie wird darin erblickt, daß sie keinen wesentlichen Gegensatz zwischen den Gliedern der Kormophyten, zwischen Achse und Blatt konstruiert, sondern beide phylogenetisch auf dieselben Thallusglieder zurückführt. Auch die Wurzel besteht nach ihr nur aus besonderer Umgebung und Aufgaben angepaßten, im übrigen aber den anderen wesensgleichen Thallusgliedern.

Doch lassen wir jetzt diese Frage, welche die Gestalten als Folge einer geschichtlichen Entwicklung zu verstehen sucht, wenden wir uns den Formen der heute lebenden Farne und Samenpflanzen zu, indem wir nach Möglichkeit versuchen, Bau und Funktion miteinander in Beziehung zu setzen. Es wird sich für uns empfehlen, von Jugendstadien auszugehen, da wir an diesen bereits die „Grundorgane“ in mannigfachster Ausgestaltung vorfinden.

Wir nehmen den Samen eines *Ricinus*, sodann einen Bohnensamen, ziehen die Samenschale ab und untersuchen, was uns in der Hand bleibt. Bei der Bohne würden wir finden, daß es sich um ein Gebilde handelt, das wir ohne jede Schwierigkeit als kleines Pflänzchen mit seinen verschiedenen Organen erkennen können. Das Gleiche gilt auch vom Rizinussamen mit dem Unterschied, daß wir hier das Pflänzchen erst aus einem im Verhältnis zu ihm selbst voluminösen Gewebe herauspräparieren müssen. So haben wir denn zwei verschiedene, typische Fälle der Ausbildung des Samens bei zwei Samenpflanzen: bei der Bohne erfüllt das Pflänzchen oder, wie wir lieber sagen wollen, der Keim, der Embryo, das Innere der Samenschale vollständig aus, bei dem Rizinus ist er noch in ein besonderes Gewebe eingeschlossen, und zwar ist dieses das Nährgewebe, welches zur Ernährung des Keimlings dienen soll. Parallel mit diesem Unterschied geht der folgende: Bei Betrachtung des Keims fallen uns besonders zwei gegenständige Blätter auf, die sogenannten Keimblätter oder Kotyledonen; diese sind beim Rizinus blattartig dünn, während sie bei der Bohne dickfleischig erscheinen. Die Stoffe, die bei nährgewebhaltigen Samen im Nährgewebe gestapelt sind, finden sich

Bau
des Samens.

Keimblatt.
Hypokotyl.
Wurzelchen.
Keimknospe.

bei Nährgewebfreien in den Keimblättern; diese sind also als Reservestoffspeicher mit anderer Funktion betraut als grüne Laubblätter und dem entsprechend auch in ihrer Form metamorphosiert. — Ehe wir weiter beobachten, folgern wir aus den bisherigen Befunden, daß wir in unseren beiden Pflanzen Vertreter der Dikotylen, zweikeimblättrige Pflanzen vor uns haben. Hätten wir in ähnlicher Weise den Samen einer Tanne oder Fichte geöffnet, so würden wir nicht zwei, sondern einen ganzen Wirtel von Keimblättern finden. Bei den Monokotylen, Gräsern und Verwandten wäre nur ein Keimblatt im Samen zu beobachten. Doch kehren wir zu unseren Dikotylen zurück. Außer den Keimblättern beobachten wir leicht ein Achsenorgan, das sich von den Keimblättern nach unten erstreckt, das ist das sogenannte hypokotyle Glied, und dieses setzt sich in das Würzelchen fort, welches den Keim nach unten beschließt. So hätten wir denn Achse, Blatt und Wurzel, die drei Grundorgane schon ohne alle Schwierigkeit am Keim aufgefunden. Untersuchen wir nun aber noch den Pol der Pflanze, der dem Wurzelpol entgegengesetzt ist. Zu diesem Zweck klappen wir die Kotyledonen auseinander und finden zwischen ihnen als Fortsetzung des hypokotylen Gliedes nach oben ein Knöspchen, die sogenannte Plumula, d. h. das obere Ende der Achse, an der seitlich die Kotyledonen daransitzen. Diese Spitze ist umhüllt von den Anlagen kleiner Blättchen; bei der Bohne sind diese Blättchen schon recht weit differenziert, wir erkennen ohne Schwierigkeit, daß es sich um zusammengefaltete Bohnenblättchen in miniature handelt, beim Rizinus sind es lediglich kleine seitliche Höcker an der Achse, die wir mit bloßen Augen schwierig erkennen können. Auch die zwischen ihnen liegende kuppenförmige Stammspitze würden wir mit bloßem Auge nicht sehen können.

Verschiedene
Ausbildungs-
weise des Keims.

Bei den Monokotylen, darauf müssen wir zum Verständnis der gleich nachher zu besprechenden Keimungserscheinungen hinweisen, steht das eine Keimblatt nicht seitlich, sondern endständig an der Achsenspitze, sein Grund ist scheidenförmig, und in diese Scheide pflegt die Keimknospe, die hier also seitenständig ist, eingeschlossen zu sein. — Auf die mannigfachen Unterschiede, die der Keim bei verschiedenen anderen Pflanzen zeigt, kann nur flüchtig hingewiesen werden. Die Kotyledonen sind nicht immer in der üblichen Zahl vorhanden. Es gibt Dikotylen, bei denen ein Kotyledon größer ist, als der andere, oder bei welchen nur ein solcher entwickelt ist, letzteres beim Alpenveilchen (*Cyclamen*) u. a.; es gibt Gymnospermen, bei welchen wir nur zwei Keimblätter finden. (Fig. 30.) Was die Gestalt des Keimes angeht, so wird uns schon aufgefallen sein, daß er beim Rizinus gerade gestreckt, bei der Bohne gekrümmt ist, in manchen Fällen ist er spiralförmig eingerollt (Fig. 30), auch die Kotyledonen können die mannigfachste Ausbildung zeigen, flach zusammengelegt, oder in der verschiedensten Weise gefaltet sein. Sodann ist zu erwähnen, daß nicht immer in ihnen die Reservestoffe gespeichert sind, in manchen Fällen dient z. B. das Hypokotyl diesem Zweck, u. a. bei gewissen Monokotylen, so den Laichkräutern, deren Keim dann als großfüßig bezeichnet wird; es liegt hier also eine Metamorphose dieses Organs vor, das

üblicherweise nur die Funktion hat, die Verbindung zwischen Würzelchen und oberen Teilen des Embryo herzustellen, eine Metamorphose, die dasselbe Glied, wie hier schon erwähnt sei, bei anderen Pflanzen schon gleich nach der Keimung und auch noch im erwachsenen Zustand zeigt: beim eben genannten Alpenveilchen ist die jedermann bekannte Knolle das angeschwollene Hypokotyl.

Es sind dann noch Fälle zu erwähnen, in welchen man eine Gliederung des Keims im ruhenden Samen, wie wir sie eben schilderten, nicht beobachten kann, in welchen eine solche Gliederung, bei der sich die Grundformen herausdifferenzieren, vielmehr erst später bei der Keimung und Entwicklung beobachtet wird. Vielleicht die bekanntesten Beispiele bieten die Samen mancher parasitischer Samenpflanzen, z. B. der Sommerwurzarten, wo der Keim nur ein kleiner ungliedriger Gewebekörper ist. Diese Samen keimen nur, falls sie von außen durch einen chemischen Reiz seitens einer Wirtswurzel getroffen werden, von der sie dann sofort auch die nötige Nahrung beziehen können. Ähnliches gilt für Orchideen, für den Fichtenspargel und andere Humus bewohnende Pflanzen. Auch sind Fälle bekannt — so bei bestimmten Monokotylen wie Binsen und Sauergräsern, — daß erst Andeutungen einer Gliederung des Keims im Samen nachweisbar sind. — Einen besonders merkwürdigen Fall werden wir später noch kennen lernen.

Weiteres beobachten wir bei der Keimung: Meistens tritt die Wurzel zuerst aus dem Samen aus, um die Verankerung im Boden zu bewerkstelligen, indem sie senkrecht nach unten wächst und Wurzelhaare ausbildet; darauf kommen wir später noch zu sprechen. Hier sei nur erwähnt, daß man in manchen Fällen auch beobachtet, daß die Wurzel nicht kräftig auswächst; in solchen Fällen zeigt sich eine lehrreiche Korrelation zwischen Wurzelwachstum und Wurzelhaarausbildung schon bald nach der Keimung, indem sich am Wurzelhals — so nennt man die Stelle, wo das Hypokotyl in die Wurzel übergeht — besonders kräftige und zahlreiche Wurzelhaare bilden, welche die Funktion der Wurzel für die erste Zeit auf sich nehmen. Zumal bei Wasser- und Sumpfpflanzen, so auch bei insektenfressenden Pflanzen wird dies Verhalten beschrieben.

Hat die Keimwurzel die Samenschale gesprengt und ist sie nach außen gelangt, so folgt ihr zunächst die Keimachse, sodann auch die Keimblätter, falls diese nicht mehr oder minder von der Samenschale eingeschlossen bleiben; der weitere Verlauf der Keimung ist dann ganz wesentlich von dem Verhalten der Keimblätter, deren Ausgestaltung ja auch schon im ruhenden Samen eine so große Rolle spielte, abhängig.

Setzen wir zuerst den Fall, wir beobachten die Keimung eines nährgewebefreien Samens, am besten einer dikotylen Pflanze, im Erdboden, so ist offenbar der einfachste Fall der, daß die Keimblätter dauernd unterirdisch



Fig. 30. Zwei Samenlängsschnitte. Links der Samen des Lebensbaums, 4 mal vergr., mit geradem Keim. Rechts der Samen des Bilsenkrauts, nach BERG u. SCHMIDT, 4 mal vergr., mit gekrümmtem Keim.

Samenschale schwarz, Nährgewebe gestrichelt, Keim weiß. Aus KARSTEN Keimung des Samens.

Keimung nährgewebefreier Samen.

bleiben; sie dienen dann lediglich als Reservestoffspeicher und entziehen sich ebenso wie das Hypokotyl nebst der Wurzel unter natürlichen Bedingungen dem Anblick; man redet dann von „hypogäischer“ Keimung; über den Boden tritt das Epikotyl, wie wir das Stengelglied über dem Ansatz der Kotyledonen nennen, und hebt so durch sein Wachstum die Keimknospe empor. Wir finden, daß dies Epikotyl oft unterhalb der Keimknospe umgebogen ist, mit der gebogenen Stelle voran den Boden durchbricht und so die zarten Teile der Knospe, die Blättchen und die von ihnen eingeschlossene Stengelspitze unbeschädigt nach sich zieht; auch können die Keimblattstiele, interkalar wachsend, sich nach oben krümmen und so dem Epikotyl das erste Vordringen im Boden nach oben erleichtern.

Hypogäische
Keimung.

Die „hypogäische“ Keimung kommt z. B. vor bei der Schminkbohne, Roßkastanie, Eiche, ist aber sonst bei Dikotylen selten; viel häufiger ist bei diesen die epigäische Keimung, bei welcher durch Streckung des Hypokotyls die Keimblätter über den Boden gehoben werden. Wie bei der hypogäischen Keimung des Epikotyl, zeigt sich dabei häufig das Hypokotyl unterhalb des Ansatzes der Kotyledonen umgebogen, so diese unbeschädigt aus dem Boden ziehend; in anderen Fällen können aber auch hier wiederum die umgebogenen Stiele der Kotyledonen selbst als „Sturmbock“ dienen. Beobachtet man nun die epigäischen Kotyledonen weiter, so sieht man über kurz oder lang einen Funktionswechsel bei ihnen eintreten: sie ergrünen und assimilieren, und zwar kann dieser Funktionswechsel in mehr oder minder vollkommener Weise sich vollziehen. Bei der gewöhnlichen Bohne werden beispielsweise die Kotyledonen zwar grün, verändern sonst aber ihre Gestalt nicht wesentlich und sterben bald unter Verschrumpfung ab; in anderen Fällen aber können die Keimblätter, wenn sie ihre Rolle als Reservestoffspeicher ausgespielt haben, auch gestaltlich derart weiter umgebildet werden, daß sie sich normalen Laubblättern annähern und durch Assimilation der Kohlensäure wesentlich zur Ernährung der Pflanze beitragen. Hier liegt also eine wirkliche gestaltliche und funktionelle ontogenetische Umwandlung eines Organs vor. Das ist, um einige auch sonst sehr oft genannte Beispiele zu nennen, der Fall beim Kürbis und bei den Kreuzblütlern. — Daß nahe verwandte und rücksichtlich der Gestalt der Samen nicht sehr verschiedene Pflanzen gleichwohl sich dadurch unterscheiden, daß sie entweder epi- oder hypogäisch keimen, zeigen zwei schon genannte Pflanzen, die epigäische gemeine Bohne und die hypogäische Schminkbohne; im allgemeinen freilich sind hypogäische Samen durch große, sehr nährstoffreiche Kotyledonen kenntlich. Äußere Einflüsse können natürlich den Verlauf der Keimung beeinflussen. Gelangen bei flacher Aussaat die Kotyledonen der Schminkbohne ans Licht, so können sie ergrünen und in mäßigem Umfang die anderen Blätter durch Assimilation unterstützen.

Epigäische
Keimung.

Keimung
nährgewe-
haltiger Samen.

Bei Dikotylenamen mit Nährgewebe würden wir finden, daß die Kotyledonen dazu dienen, das Nährgewebe auszusaugen, und daß sie nach Ausübung dieser Funktion gleichfalls zu assimilierenden Blättern werden können. Wollen wir aber die Keimung von Samen mit Nährgewebe genauer ver-

folgen, so wenden wir uns am besten den Monokotylensamen zu, die in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle über ein solches verfügen. Auch hier tritt uns besonders die biologische Bedeutung des Keimblattes an seinen während der Keimung zu beobachtenden eigenartigen Umgestaltungen entgegen.

Bei dem keimenden Zwiebelsamen sehen wir beispielsweise das fadenförmige grüne Keimblatt sowohl mit Spitze als auch basalem Ende, also bogenförmig gekrümmt, im Boden stecken; mit seiner Spitze, die übrigens gestaltlich nicht weiter umgewandelt wird, steckt es im Samen und saugt das Nährgewebe aus, am basalen Ende geht es in jenen oben schon erwähnten Scheidenteil über, der sich in Hypokotyl und Wurzel fortsetzt. Ist der Samen ausgesaugt, so streckt sich das Keimblatt gerade, der Samen wird abgestreift und die Spitze stirbt ab und vertrocknet, soweit sie als Saugorgan fungierte. Der übrige Teil des Keimblattes dient weiter der Assimilation, und aus einem Spalt am oberen Ende seines Scheidenteils sehen wir die Plumula herauswachsen, welcher jene Scheide bis dahin als schützende Hülle diente. Während hier das Keimblatt an seiner Spitze und Basis andere Funktionen zu erfüllen hat als in seinen assimilierenden mittleren Partien, haben wir andere Fälle, in welchen es überhaupt nicht ergrünt; auch hier dient die Spitze als Saugorgan, vergrößert sich aber im Samen während der Keimung und wird so seiner Funktion auch gestaltlich besser angepaßt. Die Scheide dient wiederum zur Umhüllung der Knospe, und der zwischen Scheidenteil und saugender Spitze liegende Teil ist hier ein chlorophyllfreies weißliches „Verbindungsstück“ zwischen Scheidenteil, Plumula, Hypokotyl und Wurzel einer-, Samenschale mit Nährgewebe andererseits; so bei der in Fig. 31 abgebildeten *Commelina*. Endlich haben wir Fälle, wie den so oft bei der Kokospalme beschriebenen, in welchen das Keimblatt fast ganz im Samen darinstecken bleibt und, während es bei der Keimung als Saugorgan fungiert, so stark heranwächst, daß es endlich den ganzen Samen als schwammiges Gewebe ausfüllt.

Halbieren wir ein Graskorn der Länge nach, so sehen wir am unteren Ende den Embryo schräg dem Nährgewebe anliegen und zwar mittels eines als Scutellum (Schildchen) bezeichneten Organs, welches das Keimblatt ist, durch dessen Vermittlung das Nährgewebe entleert wird. An der Keimknospe des Embryo würden wir zunächst zu beobachten haben ein scheidenförmiges Blatt, welches wohl auch als Scheidenteil des Schildchens gedeutet wird. Dies Blattgebilde, auch als Koleoptile benannt, hat einmal dieselbe Funktion, die der Scheidenteil des Keimblattes bei anderen Monokotylen hat, es hüllt die Keimknospe ein, sodann aber, und das ist der Grund, aus dem wir darauf zu sprechen kommen, hat sich gezeigt, daß es ausschließlich oder im bevorzugten Maße den Schwerkraftsreiz und den Lichtreiz aufnimmt und die jeweilige Richtung der Erdschwere oder der Lichtstrahlen einem basal von ihm befindlichen Stengelglied, dem sog. Mesokotyl, übermittelt, das sich daraufhin so krümmt, daß die junge Pflanze in die für sie günstige Richtung im



Fig. 31. Keimpflanze von *Commelina coelestis*. Nat. Gr. Aus WARMING · JOHANNSEN nach KLEBS.

Graskorn.
Funktion der
Koleoptile.

Raum gelangt. Hier hätten wir also einen Fall, in dem wir ein Blatt als Sinnesorgan der Pflanze bezeichnen könnten.

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, daß bei den wenigen Monokotylen, welche kein Endosperm besitzen, das Keimblatt zuerst als Reservestoffspeicher dient, um sodann der Assimilation sich zu widmen. Daß ferner bei den Gymnospermen die Samen Nährgewebe führen, daß die Keimblätter hier meistens epigäisch sind und daß dann in vielen Fällen sehr schön zu beobachten ist, wie sie zuerst mit ihrer Spitze das Nährgewebe aussaugen, um sich sodann von der leeren Samenschale zu befreien und als zierlicher assimilierender Wirtel zu erscheinen, so bei den Kiefern usw. Eigenartige Keimungserscheinungen bieten Gewächse, welche zu den den Gymnospermen zuzuzählenden Gnetineen gehören: hier treten die Kotyledonen aus dem Samen aus und behufs Entleerung des Nährgewebes wird vom Hypokotyl ein besonderes Gewebe entwickelt, welches jenes durchwuchert und aussaugt. Hier haben wir ein schönes Beispiel für ein



Viviparie.

Fig. 32. Ein Zweig der Mangrovepflanze *Ceriops Roxburghiana* mit Früchten und Keimlingen.

Nach KARSTEN.

„Organ sui generis“ und brauchen uns

glücklicherweise heutigen Tags den Kopf nicht mehr darüber zu zerbrechen, ob das ein Stamm-, Blatt- oder Wurzelgebilde ist.

Was wir bis jetzt über die Keimungserscheinungen gesagt haben, zeigt so viel, daß wir einmal in den verschiedenen großen Abteilungen der Blütenpflanzen verschiedene Typen haben, die also nötigenfalls auch als systematische Merkmale verwertet werden können, daß wir aber außerdem viele Keimungsbilder sehen, die lediglich Anpassungsmerkmale zeigen, also bei Pflanzen, die sehr nahe verwandt sind, ganz verschieden aussehen können. Solche biologische Keimungstypen, die durch die Qualität des Standortes erklärlich sind, gibt es nun noch so zahlreich wie der Sand am Meer. Wir können sie hier nicht im einzelnen verfolgen, wollen es uns aber doch nicht versagen, noch mit wenigen Worten auf einen solchen Fall hinzuweisen, das ist die sogenannte „Viviparie“, die Erscheinung, daß Samen schon keimen, während sie noch am Baume sitzen, eine Erscheinung, die man antrifft bei den so häufig genannten Mangrovepflanzen tropischer Küstengebiete. Schildern wir, G. Karsten folgend, nur einen besonders typischen Fall (Fig. 32): Das Hypokotyl durchbricht die Samenschale, sodann die Wand der noch am Baume hängenden Frucht und kann bis einen Meter Länge erreichen, während die Hauptwurzel zurückgebildet ist; es wird sodann dadurch noch weiter heraus-

geschoben, daß die beiden Kotyledonen, die zu einem sogenannten Kotyledonarkörper, der vorher als Saugorgan diente, verwachsen sind, ebenfalls aus der Frucht heraustreten; sie bilden dann eine Scheide, welche die Keimknospe einschließt. Durch Windstöße wird der Keimling losgelöst, fällt herab und bohrt sich mit dem spitzen Ende des Hypokotyls in den Schlamm ein, um alsbald auszukeimen.

Über der Keimung der Samen wollen wir aber nicht ganz vergessen, daß zu den Pflanzen, für deren Organographie wir uns augenblicklich zu interessieren haben, auch Nichtsamenpflanzen, nämlich die Farne gehören, und deshalb wenigstens ganz kurz darauf hinweisen, daß wir auch hier an den ersten Stadien des Sporophyten eine ähnliche Gliederung beobachten können wie bei Samenpflanzenkeimlingen. Suchen wir nach Gametophyten unserer Farnkräuter, wie wir sie früher kurz geschildert haben und wie wir sie am feuchten Waldesboden, noch bequemer aber in den Warmhäusern botanischer Gärten antreffen werden, so sehen wir nicht selten an ihnen die Jugendstadien eines Farnkrautes ansitzen. Wir würden an ihnen leicht unterscheiden können die Wurzel, sodann, vielleicht allerdings nicht ganz leicht, den Stammscheitel, endlich aber wieder ohne Schwierigkeit ein Blatt, welches wie alle Farnwedel in der Jugend an der Spitze eingerollt ist. Mit einem besonderen Organ, dem sogenannten Fuße — wiederum einem „Organ sui generis“ — sitzt das Farnpflänzchen in dem Gametophyten darin; durch diesen Fuß bezieht es in der ersten Zeit Nahrung. Sehr bald aber wird es selbständig und wächst sodann zu dem allbekannten Farnkraut heran.

Entwicklung
des Farnkrautes
am Prothallium.

Um nun zu zeigen, wie eigenartig manche Formen von ihren Verwandten abweichen, schließen wir die Besprechung dieser Keimungserscheinungen mit einer ganz sonderbaren zu den Dikotylen gehörigen Pflanze, der Gattung *Streptocarpus*, zu welcher am Kap einheimische, in unseren Gewächshäusern nicht selten kultivierte Pflanzen gehören.

Keimung von
Streptocarpus.

Bei *Streptocarpus polyanthus* findet man, daß der Keim nur Hypokotyl und Keimblätter hat, Wurzeln und Knospe fehlen. Bei der Keimung streckt sich das Hypokotyl und bildet Haare, die zunächst die Wurzel ersetzen, wie wir ähnliche Fälle ja oben schon geschildert haben; Laubblätter werden fürderhin nicht entwickelt, vielmehr wächst der eine Kotyledon mächtig heran zu dem einzigen Assimilator der Pflanze, während der andere zugrunde geht. Schon vorher brechen am oberen Ende des Hypokotyls sogenannte Adventivwurzeln hervor, welche die Pflanze verankern und mit Nährsalzen versorgen, und schließlich wächst aus dem Blattstiel auch der Blütenproß heraus. Der eben genannte Ausdruck „Adventivbildung“ wird uns später noch beschäftigen. Als Adventivwurzeln im weitesten Sinne können wir alle solche bezeichnen, die „an ungewohnten Orten“ entstehen, d. h. nicht Keimwurzeln oder deren Nebenwurzeln verschiedener Ordnung sind. Adventivwurzeln im engeren Sinn sind aber unter diesen nur solche, welche an scheinbar beliebigen Stellen, oft infolge gewaltsamer äußerer Eingriffe, bei Stecklingen usw. sich zeigen.

Begriff der Ad-
ventivbildungen.

Wir haben soeben einige Fälle spezieller Gestaltung erörtert, müssen aber nunmehr, um nicht an Einzelheiten haften zu bleiben, unsere weiteren Betrachtungen wieder auf etwas breitere Basis stellen. — Schauen wir einen Keimling, dessen allmähliche Entwicklung wir soeben beobachtet haben, an, so fällt uns sofort auf, daß er in der übergroßen Mehrzahl der Fälle verzweigt ist; nur so kann erreicht werden, daß die assimilierenden Flächen das dem Pflanzenindividuum zufallende Licht möglichst ausnutzen, nur so, daß die Wurzel genügend Nährsalze aus dem Boden aufnimmt. Wir müssen darum zunächst einmal ganz allgemein fragen, welche Verzweigungsweise, die dichotome oder die seitliche Verzweigung an den Achsen der Farne und Samenpflanzen häufiger ist.

Verzweigung
der Wurzeln.

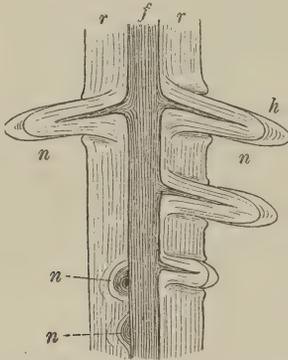


Fig. 33. Längsschnitt durch die Bohnenwurzel. *f* Zentralzylinder, *r* Rinde der Wurzel, *n* endogene Seitenwurzeln mit Haube *h*. Aus WARMING nach PRANTL.

Betrachten wir zuerst die Wurzel etwa eines Bohnenkeimlings, den wir einige Wochen im feuchten Raum haben wachsen lassen, so fällt uns ohne weiteres auf, daß deren Verzweigung eine seitliche, und zwar bei typischer Ausbildung des Wurzelsystems, wie sie hier vorliegt, eine monopodiale ist: Die Hauptwurzel wächst senkrecht nach unten und sendet Nebenwurzeln unter einem bestimmten Winkel schräg nach unten. Gabelige Verzweigung der Hauptwurzel würden wir nur bei bestimmten Farnpflanzen antreffen. Indem wir die Ausgestaltung des Wurzelsystems im einzelnen zu besprechen auf später uns vorbehalten, achten wir bei unserer Bohne zunächst noch auf folgendes:

Einmal würde uns auffallen, daß die Seitenwurzeln nicht in unmittelbarer Nähe der wachsenden Wurzelspitze auftreten, sondern erst in einiger Entfernung von ihr, sodann daß sie akropetal gebildet werden, die kürzesten Nebenwurzeln stehen der Spitze am nächsten, die längsten am weitesten von ihr entfernt. Dies gilt wenigstens für noch nicht zu alte Pflanzen, es zeigt sich nämlich, daß an älteren Pflanzen Nebenwurzeln auch in ganz unregelmäßiger Weise, — adventiv, — zwischen schon vorhandene eingeschoben werden, so daß die streng progressive Ausgliederung verwischt wird.

Anordnung der
Seitenwurzeln
in Orthostichen.

Ferner würde schon eine flüchtige Betrachtung uns zeigen, daß die Nebenwurzeln nicht selten in Längsreihen übereinander stehen, sie bilden dann sogenannte Geradzeilen, „Orthostichen“, und zwar bei den einzelnen Pflanzenarten in ganz verschiedener Zahl. Manchmal sind nur zwei Geradzeilen zu beobachten, die Wurzel mit ihren Nebenwurzeln erster Ordnung bildet dann ein gefiedertes Zweigsystem, häufig sind mehr, drei, fünf oder eine noch größere Zahl von Längsreihen zu beobachten.

Endogene Ent-
stehung der
Seitenwurzeln.

Sehen wir nach, ob wir an der Oberfläche der Wurzeln irgendwelche vorgebildete Stellen beobachten können, an denen die Seitenwurzeln sich bilden, so werden wir zu einem negativen Ergebnis kommen; wohl aber werden wir deutlich erkennen können, daß die Seitenwurzeln stets aus dem

Innern ihrer Mutterachse hervorbrechen, also endogenen Ursprungs sind, um den Ausdruck hier zu wiederholen, den wir bei Besprechung der Lebermoose zuerst anwandten.

Wenden wir uns nun der Verzweigungsweise der oberirdischen Achsen zu, so sehen wir, daß auch bei diesen die gabelige Verzweigung, die bei Algen, Lebermoosen usw. noch so häufig war, im Schwinden begriffen ist. Sie ist u. a. anzutreffen bei der Farnpflanze *Selaginella* (Fig. 34), bei welcher wir gleichzeitig, ähnlich wie beim Blasantang, Sympodienbildung durch Übergipfelung eines Gabelastes durch den andern finden; die seitliche Verzweigung tritt in den Vordergrund — in Übereinstimmung mit den kurz angedeuteten Befunden bei Fossilien. Diese kann sich oft in Form des schönsten regelmäßigsten Monopodiums zeigen; der Tannenbaum ist ein oft genanntes Beispiel dafür; in vielen anderen Fällen aber führt die seitliche Verzweigung zu sehr unregelmäßigen Formen, bedingt durch ungleichmäßiges Wachstum der Seitenäste, ferner dadurch, daß durch diese die Mutterachse aus ihrer Wachstumsrichtung „herausgeworfen“ wird und so nicht mehr geradlinig wächst usw. Sehr häufig führt auch die seitliche Verzweigung zur Sympodienbildung, indem die Hauptachse ihr Wachstum abschließt und fortgesetzt wird durch einen Seitenzweig, der, unmittelbar unter der nicht mehr wachsenden Spitze der Hauptachse entspringend, sich in dessen gerade Verlängerung stellen kann. Nicht nur viele wagerechte Sprosse, Rhizome, Ausläufer u. a. sind solche Sympodien, auch mehr oder minder orthotrop wachsende Äste in Baumkronen stellen häufig Sympodien dar.

Verzweigung
der oberirdischen
Achsen.

Monopodien.



Fig. 34. Sproßstück von *Selaginella*, etwas verkleinert. *s, s', s'', s'''* Sympodium, entstanden aus Gabelungen durch stärkere Entwicklung je eines Gabelastes. *a, a', b, b'* Gabeläste. In der Gabelung *a''* *s* hat sich *s* stärker entwickelt, und setzt darum das Sympodium fort. Nach WIESNER.

Sympodien.

Vielfach kann nur genaue Untersuchung der Verzweigungsverhältnisse, zumal an den Vegetationspunkten, wo die jungen Seitenäste angelegt werden, uns darüber belehren, ob wirklich seitliche Verzweigung vorliegt. In vielen Fällen ist genaue Beobachtung der Ontogenie vonnöten. So wird man bei Betrachtung der Sproßsysteme mancher Bäume, etwa einer Roßkastanie, die Meinung aussprechen, diese seien gabelig verzweigt; gleiches gilt, um einmal ein Beispiel einer ganz anders organisierten Pflanze hier heranzuziehen, von der Mistel, und man könnte bei dieser letzteren sogar auf die Idee verfallen, daß ihr Schmarotzertum es bedinge, daß eine rückschrittliche, bei ihren Ahnen übliche Verzweigung bei ihr wieder zum Vorschein komme; dann würde hier ein sogenannter Atavismus vorliegen. Doch zeigt die genaue Untersuchung, daß hier nur scheinbare Gabelung vorliegt: die Spitze der jeweiligen Mutterachse ist nicht weiter gewachsen und statt ihrer haben zwei seitlich und gegenständig unter ihr sitzende Seitenäste das Verzweigungssystem

fortgesetzt. Bei der Roßkastanie ist solche scheinbare Gabelung dann zu beobachten, wenn die Mutterachse in einen Blütensproß, der nach der Samenreife abfällt, endigt und damit ihr Wachstum abschließt, in anderen Fällen ist sie zunächst nicht zu erklären und als Organisationseigenart hinzunehmen. Bei Weiden, Ulmen usw., deren Blüten nicht an den Enden von Hauptachsen stehen, sondern seitlich an Kurztrieben, sehen wir nichts von solcher „falscher“ Dichotomie.

Exogene
Entstehung der
Seitenzweige.

So sehen wir denn, daß in allen diesen Fällen der Vegetationspunkt einer Hauptachse nicht in zwei neue aufgelöst wird und selbst damit verschwindet, sondern daß er seitlich neue Vegetationspunkte ausgliedert. Wenden wir uns nun der Frage nach der Stellung der Seitenachsen an der Hauptachse zu und der Art und Weise ihrer Entstehung, so sei bezüglich dieser letzteren gleich vorweggenommen, daß sie exogen entstehen, also nicht wie die Wurzeln aus dem Innern der Mutterachse hervorbrechen. Ferner fällt uns bald auf, daß, wiederum im Gegensatz zu den Wurzeln, die Seitenäste nicht an scheinbar beliebigen Stellen angelegt werden, daß sie vielmehr in den Achseln der Blätter stehen. Schon an sehr jungen Blattanlagen in der Nähe der Vegetationspunkte — wir werden das noch genauer betrachten, wenn später von den Blättern die Rede sein wird — sehen wir die Anlagen der Seitensprosse auftreten, während bei den Wurzeln, wie wir uns erinnern, die Spitze der Hauptwurzel typischerweise auf eine ziemlich weite Strecke hin frei von Nebenwurzeln bleibt.

Axilläre
Verzweigung.

Das Gesetz von der axillären Verzweigung wird freilich von Ausnahmen durchbrochen. Scheinbare Ausnahmen liegen dann vor, wenn sich die Seitensprosse erst dann ausbilden, wenn ihr Tragblatt schon abgefallen ist. Doch ist vor allem zu betonen, daß es bei den Farnpflanzen keine Geltung hat. Auch jene, bei den Samenpflanzen so häufigen Sprosse, die an beliebigen Stellen des Pflanzenkörpers, oft infolge von Änderung der Lebensbedingungen entstehen, Sprosse, die wir den oben als Adventivbildungen namhaft gemachten zurechnen müssen, sind nicht an Blattachsen gebunden, es sind sogenannte extraaxilläre Sprosse; das gilt nicht nur von denjenigen Adventivsprossen, welche aus oberirdischen Teilen hervorbrechen, sondern ganz natürlich auch von Adventivsprossen an Wurzeln, denn diese haben ja keine Blätter. Auch darf man besagtes Gesetz nicht etwa umkehren wollen und sagen: Jede Blattachsel stützt einen Seitenzweig oder eine Seitenknospe, denn es gibt Pflanzen genug, bei denen nicht in jeder Achsel eines Laubblattes Seitenzweig angelegt werden. Allgemein gilt das ja von den Blättern der Blütenregion, auf die wir an dieser Stelle nicht weiter einzugehen haben.

So viel ist aber sicher, daß die Seitenzweige der Samenpflanzen, abgesehen von den Adventivbildungen, an die Blätter gekettet sind; wollen wir also unser eben formuliertes Thema: Beschreibung der seitlichen Stellung der Achsen, erledigen, so deckt sich das im wesentlichen mit der Frage nach der Blattstellung der Samenpflanze; so müssen wir denn diese, die sogenannte Lehre von der Phyllotaxis nun in ihren Grundzügen kennen lernen.

Die erste Frage wird lauten, ob denn überhaupt die Blätter in streng Phyllotaxis. gesetzmäßiger, bei den verschiedenen Pflanzen verschiedener Weise angelegt werden, ob sie nicht vielmehr ganz wahllos, je nach Bedarf bald hier bald dort am Stengel, z. B. da, wo eben günstige Beleuchtungsverhältnisse herrschen, gebildet werden. Tatsächlich kann man ja bei Betrachtung mancher beblätterten Pflanzengestalten den Eindruck haben, als ob diese in wahrhaft künstlerischer Unregelmäßigkeit, wie Haberlandt sagt, angelegt wären, derart, daß lediglich günstige Ausnutzung von Raum und Licht das die Blattstellung beherrschende Gesetz sei, eine Unregelmäßigkeit im einzelnen, durch die eben schließlich jenes harmonische Ganze gebildet wird, das wir in einer Baumkrone, etwa in der einer Buche bewundern. Andererseits lehrt aber doch schon in vielen Fällen der Anblick eines kleinen Sprosses mit den seitlich daransitzenden Blättern selbst das ungeübte Auge, daß diese regelmäßig angeordnet sind, und so zeigt sich denn, daß auch jene scheinbare Regellosigkeit, von der wir eben sprachen, doch bestimmten Gesetzmäßigkeiten unterworfen ist, denen es nunmehr nachzuspüren gilt, daß jene Regellosigkeit zurückzuführen ist auf nachträgliche Veränderung ursprünglich streng gesetzmäßiger Gestalten. Vor allem sei hier betont, daß die Blätter, wie sie auch sonst seitlich an der Achse daransitzen mögen, streng akropetal am Vegetationspunkt angelegt werden. Adventive Blätter gibt es nicht.

Nehmen wir nun einen jungen, bei möglichst allseitig gleicher Beleuchtung Wechselständige und gegenständige Blätter. gerade emporgewachsenen Sproß zur Hand und betrachten ihn von der Seite, so finden wir vielfach, wenn es sich um die Hauptsache einer Pflanze handelt, daß die Internodien von unten nach oben zuerst an Länge zu, dann wieder abnehmen, daß auch für tief unten angesetzte Seitenachsen dasselbe gilt, während bei höher ansitzenden die Zunahme der Internodien von unten her mehr und mehr zurücktritt und nur die schließliche Abnahme sich geltend macht. Sodann sehen wir ohne Schwierigkeiten, daß wir wieder jene beiden Fälle der Blattstellung zu unterscheiden haben, die uns schon bei der Betrachtung der Stellungsverhältnisse seitlicher Glieder bei Algen auffielen: entweder steht am Stamm auf derselben Höhe nur ein Blatt oder mehrere, zwei bis viele Blätter. Wir haben somit Wechselständigkeit der Blätter von Quirlständigkeit zu unterscheiden und wollen zuerst den bei höheren Pflanzen häufigeren und wichtigeren Fall, die Wechselständigkeit, etwas genauer ins Auge fassen.

Wichtig für die Lehre von der Blattstellung ist nun zunächst die Orthostichen. Tatsache, die uns gleichfalls der Anblick eines aufrecht vor uns stehenden Sprosses zeigt, daß die Blätter in Geradzeilen stehen, in „Orthostichen“, wie wir sie bei der Betrachtung verzweigter Wurzeln schon beobachtet haben. Es können zwei, drei oder mehr Orthostichen vorhanden sein. Bei bestimmten kriechenden Achsen, z. B. solchen von Wasserfarnen, hat man auch den Fall gefunden, der aber eine große Ausnahme darstellt, daß die Blätter lediglich auf der Rückseite stehen, dort also eine einzige Orthostiche bilden. Doch lassen wir diese Ausnahme beiseite; es gilt nunmehr einen Sproß von

oben oder von unten her zu betrachten. Da fällt uns alsbald auf, daß der Winkel, den zwei in longitudinaler Richtung aufeinanderfolgende Blätter oder, was dasselbe sagt, die in ihren Achseln stehenden Seitenzweige bilden, derselbe ist; sie divergieren gleichmäßig, woher der Ausdruck stammt: Die „Divergenz“ der an einem Sproß aufeinanderfolgenden Blätter ist die gleiche. Was die Größe dieser Divergenz angeht, so können wir aus der oben beobachteten Tatsache, daß die Blätter in Orthostichen stehen, nunmehr ohne weiteres schließen, daß sie einen reellen Teil des Stengelumfangs beträgt und daß wir sie bequem als einen Bruchteil des Umfangs kennzeichnen und ausdrücken können.

Divergenz
der Blätter.

Grundspirale, —
Blattzyklus.

Um nun die Divergenz zu ermitteln, gehen wir ebenso vor, wie früher bei der Betrachtung der Stellung der Seitenglieder bei den Algen: wir nehmen

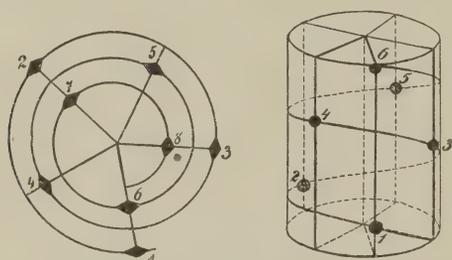


Fig. 35. Blattstellung nach $\frac{2}{5}$, im Grund- und Aufriß schematisch dargestellt. Nach NORDHAUSEN.

in Gedanken einen Bindfaden und verbinden mit ihm die Ansatzstellen der aufeinanderfolgenden Blätter. Der Bindfaden beschreibt dann eine Schraube, die sogenannte Grundspirale, die wechselständige Blattstellung wird danach auch als Spiralstellung bezeichnet, und wir würden weiter finden, daß der Faden dann am gleichen Sproß immer im gleichen Sinn herumläuft, rechts-

oder linksläufig. Führen wir nun den Faden so weit, daß wir zum Ansatz eines Blattes gelangen, welches genau über dem Blatt steht, von dem wir ausgingen, mit anderen Worten zum nächstoberen Blatt derselben Geradenzeile, so haben wir einen sogenannten Zyklus von Blättern des Sprosses verbunden. Solcher Zyklen können natürlich an ein und demselben Sproß viele aufeinander folgen, in anderen Fällen wird die gesamte Beblätterung eines Sprosses nur den Bruchteil eines Zyklus vorstellen. — Teilt man nun die Zahl der Windungen, welche ein in der geschilderten Weise geführter Bindfaden um die Achse bildet, durch die Zahl der von ihm dabei berührten Blätter, wobei man das erste Blatt mit 0 numeriert, so erhält man die Divergenz. Läuft in einem gegebenen Fall der Faden fünfmal um die Achse und berührt er dabei 13 Blätter, so ist die Divergenz $\frac{5}{13}$, d. h. ein Blatt ist von dem ihm folgenden um $\frac{5}{13}$ des Kreisumfanges der Achse entfernt. Die Untersuchung hat nun gezeigt, daß sehr häufig die Divergenz $\frac{1}{2}$ vorkommt, d. h. die Zahl der Geradenzeilen ist zwei, so bei den Süßgräsern, bei manchen unserer Laubbäume wie Linde, Buche. Bei den Sauergräsern haben wir drei Orthostichen, die Divergenz ist $\frac{1}{3}$. Häufig ist sodann die Divergenz $\frac{2}{5}$, wobei wir fünf Orthostichen am Stengel finden, dies u. a. bei dem Eichensproß.

Hauptreihe.

Ordnet man die Divergenzzahlen, die am häufigsten in der Kormophytenwelt realisiert sind, in eine Reihe, so erhält man die sogenannte Hauptreihe $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$ usw. Wie man sieht, ist jedes folgende Glied dieser

Hauptreihe aus den beiden vorhergehenden durch Addition von Nenner zu Nenner und Zähler zu Zähler ohne weiteres abzuleiten. Seltener sind Reihen, die beginnen mit $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$, oder $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{5}$ und zwar, wie wir hören, um so seltener, je kleiner der Anfangsbruch ist.

Die Grundspirale wird auch als genetische Spirale bezeichnet und das hat auch seine Berechtigung in den Fällen, welche wir unserer Betrachtung zugrunde legten und bei welchen die Beobachtung des Vegetationspunktes ergibt, daß die Blattanlagen in derselben Reihenfolge erscheinen, in welcher am erwachsenen Stengel die Grundspirale sie aufeinanderfolgen läßt. Jede neu erscheinende Blattanlage kommt am Vegetationspunkt von der nächstälteren um den Teil des Kreisumfangs entfernt zum Vorschein, den die Divergenz am erwachsenen Stengel anzeigt. Bei der Streckung des Stengels werden dann die am Vegetationspunkt dichtgedrängten Blätter nur in longitudinaler Richtung auseinander geschoben. — Es sei dies kurz erwähnt, weil in anderen Fällen, z. B. an gestauchten Achsen, die dicht mit Blättern besetzt sind und die mit Vorliebe dazu dienen, die Spiralstellung ad oculos zu demonstrieren, ebenfalls eine Grundspirale herausgerechnet werden kann, die aber die zeitliche Entstehungsfolge der Anlagen am Vegetationspunkt nicht widerspiegelt, also keine genetische Spirale ist.

Genetische
Spirale.

Die Spiralstellung der Blätter, die wir eben in ihren Grundzügen zu schildern versucht haben, spielt in der Geschichte der Wissenschaft eine, man wäre fast versucht zu sagen, unverdient große Rolle. Die berühmte Blattstellungstheorie von K. F. Schimper und A. Braun, die in den dreißiger Jahren das Licht der Welt erblickte, nahm an, daß, um die Worte von Sachs zu gebrauchen, „alle Stellungsverhältnisse auf ein einziges Prinzip zurückzuführen“ seien. Dies Prinzip liegt in der Annahme, daß das Wachstum am Stengel in Gestalt einer Schraubenlinie emporsteigt, die Bildung von Blättern sei eine örtliche Steigerung dieses spiraligen Wachstums. Ihr Grundfehler liegt darin, daß „sie die Abstraktionen des Verstands mit dem objektiven Wesen der Dinge verwechselt. Diese Verwechslung aber zeigt sich darin, daß Schimper die vom Verstand bewirkte Verknüpfung der Blätter durch eine Spirallinie für eine in der Pflanze selbst liegende Tendenz hält“. Diese vielbesprochene Theorie gehört ganz und gar der Geschichte an. Auf die späteren Versuche, die sich in direkten Gegensatz zu der idealistischen Schimperschen Auffassung stellten, die Versuche Schwendeners und seiner Schüler, den Ort der Anlage von Blättern am Vegetationspunkt auf mechanische (Druck-)Verhältnisse zurückzuführen, können wir nicht näher eingehen.

Schimpers
Spiraltheorie.

Man wird sich damit begnügen müssen zu konstatieren, daß durch ihre Anordnung die Blätter in vielen Fällen zu einer recht vollkommenen Ausnutzung von Raum und Licht befähigt werden. In diesem Sinne sucht auch Wiesner das so häufige Vorkommen der Divergenzen, die der Hauptreihe angehören, zu erklären, indem er darauf hinweist, daß „bei den durch diese Reihe gegebenen Stellungsverhältnissen schon mit der kleinstmöglichen Zahl

Biologische
Deutung der
Phyllotaxis.

von Blättern eine annähernd gleiche Verteilung derselben und doch auch ein Ausstrahlen der Blätter nach den verschiedensten Richtungen hin ermöglicht wird“. Und in der Tat, fassen wir jene Hauptreihe nochmals ins Auge, so sehen wir, daß die beiden ersten Divergenzen $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$ die Grenzwerte darstellen und daß alle darauf folgenden zwischen diese beiden fallen, abwechselnd dem einen oder dem anderen sich nähernd. Bei der Stellung $\frac{1}{2}$ ist schon nach Ausbildung zweier gleicher Blätter erreicht, daß deren Gewicht genau gleichmäßig verteilt ist, bei den anderen Divergenzen der Hauptreihe fällt wenigstens jedes folgende Blatt auf die andere Seite des Stengels als das vorhergehende, die Belastung wird nach Ausbildung zweier Blätter jedenfalls eine einigermaßen allseitig gleiche; diese Divergenzen stellen sozusagen ein Kompromiß vor zwischen dem Prinzip, die Last ganz gleichmäßig zu verteilen und dem anderen, die Blätter allseitig zu entwickeln und so Licht und Raum vollkommen auszunutzen. — Divergierten die Blätter statt dessen z. B. um $\frac{1}{100}$ des Stengelumfangs, so wäre erst beim hundertsten Blatt gleichmäßige Belastung des Sprosses erzielt, von der stärkeren Hebelwirkung höher gestellter Blätter ganz abgesehen. Biologisch ohne weiteres verständlich ist die von Warming betonte Erscheinung, daß häufig Pflanzen mit schmalen Blättern eine größere Zahl von Orthostichen zeigen als solche mit breiten. Daß ferner die Blätter an Achsen mit kurzen Internodien, z. B. Rosettenblätter, vielfach eine größere Zahl von Geradzeilen bilden, als die an Achsen mit gestreckten Internodien stehenden.

Wirtelstellung.

Wir haben nun noch ein kurzes Wort über die weniger häufige Quirl- oder Wirtelstellung der Blätter zu sagen. Besonders oft sind die Wirtel zweigliedrig, die Blätter dann gegenständig, daneben kommen mehrgliedrige Wirtel vor, es sei an die Wasserpest erinnert mit ihren dreigliedrigen Blattwirteln. Meistens, das haben wir auch bei den Algen schon ebenso gefunden, alternieren die Wirtel. Wenn gegenständige Blätter alternieren, was ganz besonders oft der Fall ist, so spricht man von dekussierter Blattstellung.

Was eben über die Blattstellung gesagt wurde, gilt für Laubblätter; es sei nun kurz daran erinnert, daß quirlige und spiralige Blattstellung auch bei den Blüten und Blütenständen zu beobachten und zu unterscheiden ist. Man denke an den Kiefernzapfen mit seinen spiralig, an den Zypressenzapfen mit seinen quirlig gestellten Fruchtblättern. Im übrigen zeigen sich in den Blüten nicht selten eine sehr große Zahl von Gliedern im Quirl, auch finden wir, daß sehr häufig die Zahl der Glieder in aufeinanderfolgenden Wirteln in der Blüte stark wechselt; es sei an die Rosen erinnert mit ihren fünfgliedrigen Blütenkronenwirteln und ihren vielgliedrigen Staubblattwirteln.

Es sei endlich noch darauf hingewiesen, daß häufig, so bei sehr dichter Stellung der Glieder, es nur bei genauerer Untersuchung zu ermitteln ist, ob quirlige oder spiralige Stellung vorliegt. Der Laie hält den Tannenbaum für eine Hauptachse mit quirlig angesetzten Seitenachsen, der Botaniker weiß, daß diese in Wirklichkeit aber spiralig stehen, durch sehr kurze Internodien

getrennt. Auch können durch Zusammenschieben zweizähliger Wirtel scheinbar mehrzählige entstehen.

Nun ist es bekannt, daß die Art und Weise der Blattstellung nicht nur ökologische Bedeutung für die Pflanze hat, sondern auch für den Systematiker wichtig ist, insofern sie als Organisationsmerkmal von Familien Verwertung bei deren Charakterisierung finden kann. Beispiele dafür haben wir oben schon genannt, es sei auch noch zum Überfluß daran erinnert, daß z.B. die Lippenblütler durch dekussierte Blattstellung ausgezeichnet sind. Um so wichtiger ist es aber danach zu fragen, ob nicht die Blattstellung an ein und derselben Pflanze, sei es, daß man verschiedene Glieder derselben Pflanze, Haupt- und Seitensprosse vergleicht, sei es, daß man dieselben Glieder unter veränderten Bedingungen beobachtet, wechseln kann. Für die Blüten sprosse ist schon einiges kurz gesagt; beschränken wir uns auf die vegetative Region. Da sehen wir alsbald, daß z.B. die Wasserpest unten an ihren Zweigen gegenständige, weiter oben aber zu dreien quirlständige Blätter hat. Auch bei Spiralstellung kann die Divergenz an einem und demselben Sproß wechseln, dafür ist die Eibe ein oft genanntes Beispiel, bei der die Stellung der Nadeln von $\frac{2}{5}$ - in $\frac{3}{8}$ - Stellung übergehen kann. Bei bestimmten Aloëarten geht nach Goebel die $\frac{1}{2}$ Stellung mit dem Alter in spirallige Stellung mit anderer Divergenz über. Bei vielen Bäumen (Buche, Ulme usw.) stehen die Blätter an den Hauptachsen jugendlicher Pflanzen mehrzeilig, nach $\frac{1}{3}$ oder $\frac{2}{5}$, an den Seitenachsen zweizeilig, so daß die Krone eines älteren Exemplares nur zweizeilig beblätterte Zweige hat; bei anderen (Kastanien usw.) ist zu beobachten, daß sie an den aufrechten mehr-, an den wagrecht gerichteten zweizeilig stehen; in diesem Fall kann man begreiflicherweise auch experimentell die zweizeilige in die mehrzeilige Blattstellung überführen. Als Beispiel dafür, daß an einem Gewächs im Lauf der Einzelentwicklung auch die wirtelige in die Spiralstellung übergehen kann, wird der Fieberbaum, *Eucalyptus*, zitiert. Bestimmte Brennesselgewächse, auch Fettpflanzen, zeigen nach Goebel als Keimpflanzen dekussierte, später spirallige Blattstellung. Noch näher liegt es daran zu erinnern, daß stets da, wo eine Keimpflanze gegenständige oder wirtelige Keimblätter hat, später aber Spiralstellung aufweist, also ganz außerordentlich häufig, dieser Fall verwirklicht ist. Besonderer Beachtung wert ist der Hinweis Goebels, daß vielleicht allgemein „bei den Monokotylen die Blattordnung sich ontogenetisch von der $\frac{1}{2}$ Stellung, bei den dikotylen aber von der dekussierten wird ableiten lassen“. Durch asymmetrisches Wachstum oder durch Torsion des Scheitels, durch Auseinanderrücken ursprünglich miteinander gekoppelter Blätter, durch Verkümmern bestimmter Blätter könnte nach Goebel solche Veränderung während der Ontogenese erfolgen.

Mit diesen Fällen wirklicher Änderung der Blattstellung in der Ontogenese darf man nicht verwechseln Fälle scheinbarer phyllotaktischer Änderung. Beobachten wir z. B. ein Gewächs mit dekussierter Blattstellung, das nicht von oben beleuchtet ist, sondern lediglich Seitenlicht empfängt, so kann man nicht selten beobachten, wie die beiden Blätter, die rechts und links stehen,

Systematische
Bedeutung der
Blattstellung.

Änderung der
Blattstellung.

Scheinbare
Änderung der
Blattstellung.

ihren Blattstiel tordieren, um in die Flächenstellung zu gelangen, wie ferner das nach vorn fallende durch Krümmung des Blattstiels seine Spreite senkt, das nach hinten fallende seine Spreite aber hebt. In solchem Fall wird man auch bei flüchtiger Betrachtung erkennen, daß nicht die Blattstellung am Vegetationspunkt geändert wird, sondern nachträgliche Wachstumserscheinungen an der Änderung der Stellung der Blätter im Raum schuld sind. In anderen Fällen, so z. B. bei plagiotropen Sprossen des gleichfalls mit dekussierter Blattstellung versehenen Hollunders und vieler anderer Pflanzen findet eine entsprechende Drehung der Internodien statt, die bewirkt, daß die Blätter endlich nicht mehr vierzeilig stehen, sondern zweizeilig an der rechten und linken Flanke, und nunmehr durch Drehung der Blattstiele Flächenstellung zum Licht erreichen. Flüchtige Beobachtung könnte diese Drehung der Stengelglieder übersehen und glauben machen, daß hier am Vegetationspunkt Änderung der Blattstellung erfolgt sei.

So sehen wir denn soviel, daß die Pflanze auf die vielfältigste Weise die ursprünglich einfache Anordnung ihrer Blätter verändern kann, sei es durch wirkliche, sei es durch scheinbare Änderung der Blattstellung. Es kommt hinzu, daß die Divergenzen nicht immer mathematisch genau zu verstehen sind. Ulmenzweige, so sagt man, sind zweizeilig beblättert; genauere Betrachtung lehrt aber, daß an den plagiotropen Trieben die Blätter aus der streng zweizeiligen Anordnung an der rechten und linken Flanke stark nach unten geschoben werden, so daß die Achselknospen ihrerseits aus der Blattachsel nach oben gerückt erscheinen.

Berücksichtigen wir endlich, daß die Stellung der Seitenzweige, wenngleich an die Blätter gebunden, doch eine viel unregelmäßigere ist als die Blattstellung, indem keineswegs alle Knospen, die in den Blattachsen angelegt sind, auswachsen, andere sich dafür um so kräftiger entwickeln, so wird es uns ohne Schwierigkeit verständlich, und damit knüpfen wir an den Punkt wieder an, mit dem wir die Blattstellungslehre eingeleitet haben, daß trotz der vielfach so einfachen Regeln der Phyllotaxis an den Gewächsen, zumal den höchst entwickelten unter ihnen, den Hölzern, Stellungsverhältnisse zustande kommen, die wir nicht leicht auf einfache Formeln bringen, sehr häufig aber doch biologisch mit Rücksicht auf den Nutzen, den sie der Pflanze bringen, zwar nicht erklären, aber doch uns verständlich machen können.

Nachdem wir uns über Blattstellung und Verzweigungsweise der Achsen höherer Pflanzen in großen Zügen unterrichtet haben, wollen wir uns nunmehr der Betrachtung von Entwicklung und Ausbildung ihrer Organe zuwenden, dabei zuerst die normale, gewöhnliche Ausgestaltung derselben untersuchen, dann uns fragen, inwieweit sie auch als Adventivbildungen auftreten, um endlich gestaltliche Umbildungen, die mit Funktionsänderung verknüpft sind, ins Auge zu fassen. Beginnen wir mit der Wurzel, um die Besprechung des Stammes und des Blattes daran anzuschließen.

Schon in der bisherigen Darstellung war überaus häufig von „Wurzeln“ die Rede, ehe wir ihrer genaueren Betrachtung uns zuwenden konnten; das war auch angängig, weil jedermann über Gestalt und Funktion der Wurzel in großen Zügen unterrichtet ist; fragen wir uns nun aber, was der Botaniker von einem Organ „verlangt“, damit er es als Wurzel bezeichnet.

Definition
der „Wurzel“.

Noch zur Zeit Linnés, d. h. in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts, war der Begriff Wurzel ziemlich identisch mit dem Begriff „unterirdisches Axenorgan“, heutigen Tages aber nennt man nur solche unterirdischen Teile Wurzeln, die keine Blätter tragen, andererseits beschränkt man die Bezeichnung, wie allbekannt, nicht auf unterirdische Teile, da es ja auch Luftwurzeln gibt. Seitliche Ausgliederungen am Wurzelkörper sind also, wenn wir von Wurzelhaaren absehen, nur in Form von Seitenwurzeln nachweisbar, ferner ist daran zu erinnern, daß auch Seitensprosse, sogenannte Wurzel-sprosse, Wurzelbrut, aus Wurzeln hervorbrechen können.

Charakteristisch für die Wurzel ist sodann der Besitz einer Wurzelhaube, eines die Spitze bedeckenden, schützenden Organs, welches der Wurzel ermöglicht, ohne Schädigung ihres Vegetationspunktes im Boden vorzudringen, indem es dabei außen abgenutzt, von innen stets wiederum ersetzt wird. Hinter der von der Haube bedeckten Wurzelspitze folgt die Zone des lebhaftesten Längenwachstums der Wurzel, und an diese schließt sich nach oben an eine Zone, welche durch Ausbildung von Wurzelhaaren sich kennzeichnet; mittels der streng akropetal sich bildenden Wurzelhaare wird die Wurzel im Boden verankert, indem jene mit den Bodenteilchen fest verwachsen; die wurzelhaartragende Zone beteiligt sich selbst am Längenwachstum nicht mehr, ermöglicht es vielmehr den spitzwärts gelegenen Teilen, sich im Boden durch Wachstum vorwärts zu schieben. Die Aufnahme von Nährsalzen aus dem Boden findet einmal durch die Wurzelhaare, sodann aber durch die gesamte Oberfläche der Wurzelspitze statt. Noch weiter rückwärts von der Wurzelhaarzone fungiert die Wurzeloberfläche nicht mehr als nahrungaufnehmendes Organ, die Wurzel dient dort vielmehr wesentlich nur noch zur Leitung der weiter spitzwärts aufgenommenen Stoffe. Was für eine Hauptwurzel eben geschildert wurde, gilt ebenso für den Bau der Seitenwurzeln, die ebenfalls ihre Haube und ihre wurzelhaartragende Zone besitzen.

Wurzelhaube.
Wurzelhaare.

Über die Ausbildung des Wurzelsystems einer Pflanze wäre sodann noch zu sagen, daß diese ganz wesentlich von der Art und Weise und dem Ausmaß der Verzweigung abhängt, worüber oben schon einiges mitgeteilt ist. Während die Hauptwurzel senkrecht nach unten wächst, wachsen die Seitenwurzeln erster Ordnung schräg nach unten, die höherer Ordnung zeigen keine Beziehung zum Erdradius, sondern wachsen derart, daß sie den Boden möglichst vollständig ausnutzen. Im übrigen weiß jedermann, daß die verschiedenen Pflanzen sich dadurch unterscheiden, daß die einen kräftige Hauptwurzeln als sogenannte Pfahlwurzeln ausbilden, die tief in den Boden hinab sich senken. Während hier die monopodiale Verzweigung des Wurzelsystems sich lange Zeit deutlich bemerkbar macht, wachsen umgekehrt

Pfahl- und
Faserwurzeln.

bei anderen Pflanzen die Seitenwurzeln kräftiger aus, um mehr horizontal unter dem Boden dahinzukriechen. Bäume mit tiefgehender Wurzel sind die Eichen, solche mit flachen Wurzeln Pappeln, Kiefern usw. Sodann ist es im höchsten Maße von der Bodenqualität abhängig, wie sich das Wurzelsystem entwickelt; in armem Boden wachsen die Wurzeln oft unter geringer Ausgliederung von Seitenzweigen rasch senkrecht nach unten, in festem Boden bleibt das Wurzelsystem kürzer, verzweigt sich statt dessen kräftiger, und das gleiche ist auch bei Kultur der Pflanzen in nährstoffreichen, bzw. -armen Lösungen zu beobachten. Die Länge des Wurzelsystems ist oft der Mächtigkeit der oberirdischen Teile nicht anzusehen, ganz unscheinbare Pflänzchen unserer Flora können mehr als zwei Meter lange Wurzeln entwickeln, „die sich“, wie E. Hannig ausführt, „fast unverzweigt wie Schnüre von 2–4 mm Durchmesser“ nach unten ins Grundwasser erstrecken, so auch in Böden mit trockenen Oberflächenschichten wohl gedeihend. Auf die enorme Literatur über Ausbildung der Wurzeln unter besonderen Standortsbedingungen, so bei Wüstenpflanzen, die entweder mit tiefgehenden Wurzeln das Grundwasser suchen, oder mit oberflächlich kriechenden Wurzeln das Regenwasser gleich nach dem Fall ausnutzen, sei hier nur hingewiesen. — Bei insektenfressenden Pflanzen, deren Wurzeln durch diese eigenartige Ernährungsweise entlastet sind, findet man oft ein stark reduziertes Wurzelsystem.

Zugwurzeln.

Nachträgliche Formveränderungen, die bei äußerlicher Betrachtung sich zeigen, finden sich an den sogenannten Zugwurzeln, das sind Wurzeln, die sich kontrahieren, wobei ihre Oberfläche sich in ringförmige Falten legen kann. Solche Verkürzung zeigen Haupt- und Nebenwurzeln vieler unserer Stauden; der Löwenzahn wird ganz besonders häufig als bequem zugängliches Demonstrationsmaterial genannt; durch sie wird bewirkt, daß die grundständigen Blattrosetten trotz des Wachstums der sie tragenden Stengelteile vom Boden sich nicht entfernen, sondern jahraus, jahrein demselben fest angelegt bleiben. Es sind auch Wurzelsysteme bekannt, an welchen nur einige Glieder als Zugwurzel ausgebildet werden; — dann liegt also ein Fall von Dimorphismus der Wurzeln an einer Pflanze vor, der auch in anderen Fällen beschrieben wird. Auf Kontraktion der Wurzel sind nach Nordhausen auch Spannungen zurückzuführen, welche die später noch zu behandelnden Luftwurzeln vielfach zeigen.

Anomal gestaltete Wurzeln.

Es wären nun einige Abweichungen vom normalen Bau kurz zu erwähnen. Zunächst kann die Wurzelhaube fehlen oder bald schwinden, immer infolge besonderer Organisations- und Standortsbedingungen. Der amerikanische Wasserfarn *Azolla* besitzt, wie man in jeder Organographie lesen kann, auf der Bauchseite seines Stengels zwei Reihen von Wurzeln, die übrigens in ihrer Funktion dadurch unterstützt werden, daß die eine Hälfte jedes Blattes wie eine Wurzel fungiert. Jene Wurzeln haben nun ein begrenztes Wachstum; sobald dies erloschen ist, wird die Haube abgeworfen, und die an der Spitze befindlichen Zellen wachsen zu Wurzelhaaren aus. Von Landpflanzen wird oft die Roßkastanie als Pflanze genannt, deren Wurzeln als schlecht-

hin haubenlos bezeichnet werden; tatsächlich sind es aber nur bestimmte im Wachstum gehemmte Seitenwurzeln, die keine Haube besitzen; es sind das gleichzeitig solche Wurzeln, die mit Pilzen vergesellschaftet sind, eine sogenannte Mykorrhiza bilden, eine Erscheinung, die zu den allerverbreitetsten im Pflanzenreich gehört, ohne daß man sich Rechenschaft über ihre Bedeutung geben könnte. In anderen Fällen, in welchen gleichfalls die Wurzelhaube fehlt, so bei der Wasserlinse, beim Froschbiß, ist sie ersetzt durch ein anderes Organ, das sich nicht am Vegetationspunkt der Wurzel bildet, sondern von der Tragachse der Wurzel abstammt, eine sogenannte Wurzeltasche, die, ähnlich „wie ein Handschuhfinger“, über die Wurzelspitze gezogen ist und gleiche Funktion wie die Haube hat. Sodann zeigen Schmarotzer derartige Reduktionserscheinungen ihrer Wurzeln: der Klee-seide fehlt die Haube an den Wurzeln der Keimlinge; später, sobald dieser Parasit einen Wirt befallen hat, geht die Wurzel, die in den Jugendstadien nur als „Wasserbehälter“ diente, überhaupt zugrunde. Auch die Wurzelhaare können fehlen; vielfach wiederum bei Wasserpflanzen oder Pflanzen feuchter Standorte, so bei der Schwanenblume, dem Fieberklee, auch beim *Crocus*. Man könnte versucht sein, das damit zu erklären, daß solche Pflanzen, sei es infolge ihres Standortes, sei es infolge ihrer Organisation, die sie mit Wasserbehältern versorgt — letzteres beim *Crocus* — keine Schwierigkeiten in der Wasserversorgung haben, darum auf die durch die Haare bedingte Oberflächenvergrößerung und Erleichterung der Wasserzufuhr verzichten können, doch reicht diese Erklärung nicht aus, da umgekehrt viele Wasserpflanzen besonders schöne und reichliche Wurzelhaare haben. An Mykorrhizawurzeln, d. h. an den Wurzeln unserer Waldbäume, die in natura fast immer mit Pilzen vergesellschaftet sind, fehlen Wurzelhaare gleichfalls und sind durch die Pilzfäden ersetzt. Die Wasserpest, die Teichrose bildet nur dann Wurzelhaare, wenn ihre Wurzeln aus dem Wasser nach unten in den Boden gelangen, also in Kontakt mit festen Teilchen. Für bestimmte Seggenarten wird angegeben, daß sie bei Züchtung in trockenem Boden die fraglichen Organe bilden.

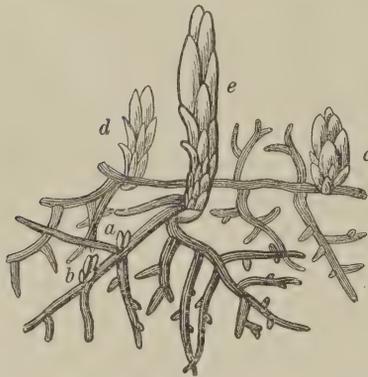
Von diesen Beispielen für Reduktion bestimmter Teile der Wurzeln kommen wir nun ungezwungen zu solchen Pflanzen, welche überhaupt auf die Ausbildung von Wurzeln verzichten. Bei solchen dienen stets andere Teile, vor allem Stengelteile, aber auch Blätter dazu, um die Funktion der Wurzeln zu übernehmen. Der Wasserfarn *Salvinia* besitzt dreigliedrige Blattwirtel; zwei der Blätter jedes Wirtels schwimmen auf der Wasseroberfläche, das dritte ist fein zerteilt und dient als Wurzel. *Wolffia*, eine zu den Wasserlinsen gehörige Pflanze, also wie diese schon in ihrer Gestalt dem Wasserleben aufs deutlichste angepaßt — gehören doch die Wasserlinsen zu den eigenartigen „Kormophyten“, welche statt Stengel und Blätter nur einen thallusartigen Körper bilden, der sozusagen den Bau der Algen imitiert — ist eine wurzellose Pflanze, sie nimmt Wasser und Nährsalze direkt mit ihrem auf dem Wasser schwimmenden „Thallus“ auf. Auch andere Wasserpflanzen

Wurzellose
Pflanzen.

sind wurzellos, so die bekannte Schlauchpflanze *Utricularia*, auf die noch zurückzukommen sein wird. Wieder andere Wasserpflanzen haben nur in der Jugend Wurzeln, später aber fungieren ihre Blätter nicht nur als Assimilatoren, sondern gleichzeitig als nährsalzaufnehmende Organe.

An Landpflanzen sind ferner zu erwähnen bestimmte tropische Epiphyten, die Bromeliacee *Tillandsia usneoides*, die, einer Bartflechte vergleichbar, am Baum hängt, und bei welcher die Blätter die Funktion der fehlenden Wurzeln übernehmen. Sodann aber bestimmte der sogenannten Saprophyten, chlorophyllfreier Pflanzen, die im Humus wohnen und zu jenen oben schon genannten Mykorrhizenpflanzen gehören, ohne daß man über ihren Stoffwechsel mehr aussagen könnte, als daß sie nicht Kohlensäure assimilieren, sondern von organischen Stoffen leben, sei es als Parasiten auf den Pilzen, mit denen sie

vergesellschaftet sind, sei es von den toten Bestandteilen, die sie aus dem Humus aufnehmen, oder die ihnen der Mykorrhizenpilz irgendwie übermittelt; auch bei solchen Saprophyten kann die Wurzel fehlen, ihre unterirdischen Teile sind Rhizome, also umgewandelte Stengelteile, die uns später noch beschäftigen werden. Gleichfalls übernimmt bei bestimmten Farnpflanzen das Rhizom die Funktion der fehlenden Wurzel. Sodann wäre noch zu erwähnen, daß gewisse Hymenophyllaceen, zart gebaute, zierliche Farnkräuter, keine Wurzeln haben. Sind diese vielfach schon durch ihr zartes Laub abweichend



Rhizoiden
statt Wurzeln.

Fig. 36. Wurzel des Fichtenspargels mit 5 verschieden alten Sprossen (a—e). Nat. Gr. Aus WARMING nach KAMIENSKI.

von anderen Farnen gebaut und erinnern sie in dieser Beziehung an einfachere Pflanzen, wie Moose, so ähneln sie solchen auch darin, daß sie statt Wurzeln Rhizoiden ausbilden.

Auf den Schwund oder die Umbildung von Wurzeln bei Schmarotzern kommen wir noch zu sprechen, nachdem von der Kleeseide oben schon die Rede war.

„Freilebende“
Wurzeln.

Das entgegengesetzte Extrem zu diesen wurzellosen Pflanzen bilden solche, bei welchen die Wurzel zur Erhaltung der Pflanze ganz besonders wichtig ist. Wir können hier wiederum auf Saprophyten hinweisen, so den Fichtenspargel unserer Wälder. Hier ist die Wurzel der ausdauernde Teil der Pflanze, an dem sich jährlich die nach oben wachsende Sprosse, als Wurzelsprosse endogen bilden, um nach der Blüte abzusterben. Hier dienen also die Wurzeln, sogenannte „freilebende Wurzeln“ als Überwinterungs- und außerdem auch als Verbreitungsorgane der Pflanze, indem sie im Boden, wie es sonst Rhizome tun, dahinwachsen, „wandern“ (Fig. 36). Ähnliches gilt von Verwandten der genannten Pflanze. Andere ihrer Verwandten aber bilden biologisch gleich funktionierende, echte Rhizome. Auf die merkwürdigen Podostemaceen, deren Behandlung sich hier anschließen könnte, kommen wir nachher noch zu sprechen.

Wir kommen jetzt zur Behandlung der Adventivwurzeln. Indem wir wegen der Definition auf die früheren Ausführungen zurückverweisen (S. 257), erinnern wir nur noch daran, daß man als Adventivwurzeln vielfach schon die außer der Reihe gebildeten Nebenwurzeln, die deren akropetale Reihenfolge stören, bezeichnet (S. 258); hier aber wollen wir nur Beispiele für solche adventive Wurzeln und deren etwa vorhandene Seitenwurzeln nennen, welche an Blatt- oder Stengelorganen zum Durchbruch kommen, seien es im übrigen ober- oder unterirdische Organe. Ebenso wie die Seitenwurzeln werden auch die Adventivwurzeln endogen angelegt, müssen also die äußeren Partien der Tragachsen durchbrechen. Einige Ausnahmen bestätigen diese Regel, wir brauchen sie aber nicht ausdrücklich anzuführen.

Aus Adventivwurzeln wird zunächst das Wurzelsystem der Monokotylen gebildet, z. B. der Gräser, Palmen usw., bei welchen die Eigentümlichkeit zu beobachten ist, daß die Keimwurzel über kurz oder lang zu wachsen und zu funktionieren aufhört, um durch jene ersetzt zu werden (Fig. 37). Dies ist dann oft schon ohne weiteres deutlich zu erkennen, wenn eine Pflanze nicht sehr tief im Boden sitzt und die aus den basalen



Fig. 37. Unterer Teil einer Gerstenkeimpflanze mit Keim- und Adventivwurzeln. Nach WARMING.

Stengelknoten hervorbrechenden Wurzeln schon sichtbar sind, ohne daß man die Pflanze ausgräbt. Was den Entstehungsort der Adventivwurzeln angeht, so brechen sie mit Vorliebe aus den Stengelknoten hervor, entweder allseitig, oder bei Pflanzen mit kriechendem oder aufsteigendem Stengel, an denen sie besonders häufig in die Erscheinung treten, erdwärts. Entweder stehen sie in Beziehung zur Insertion der Blätter, können z. B. aus der Blattachsel entstehen oder unterhalb des Blattes; häufig alternieren sie auch mit den Blättern. Doch gibt es Fälle, in welchen sie in keinerlei Beziehung zum Blattansatz an beliebigen Stellen des Stengels hervortreten, das wären dann „adventive Bildungen im engeren Sinn“, wie wir oben schon gehört haben. Ganz außerordentlich häufig sieht man an unterirdisch dahinkriechenden Achsen, Rhizomen, sich Adventivwurzeln bilden. Hier trifft man sie auch nicht selten in Form jener oben schon erwähnten Zugwurzeln ausgebildet. Die Rhizompflanzen haben eine spezifisch verschiedene Tiefenlage, und wenn man sieht, daß der auskeimende Samen unmittelbar unter der Bodenoberfläche liegt,

das Rhizom aber später in größerer Tiefe dahinkriecht, beim Spargel z. B. schließlich in einer Tiefe von fast einem halben Meter, so muß es durch bestimmte Wachstumsprozesse dahin gelangt sein. Einmal geschieht das nun derart, daß die fortwachsende Rhizomspitze schräg nach unten wächst, sodann aber durch die Tätigkeit solcher Zugwurzeln. — Zu den Adventivwurzeln müssen wir, um noch ein ganz besonders bekanntes Beispiel zu nennen auch diejenigen rechnen, welche die aus einer Knolle erwachsende Kartoffelpflanze im Boden befestigen, indem an der Basis der Triebe, die sich aus den Augen entwickeln, Adventivwurzeln entstehen. Ganz gleich verhält sich eine Sauerkleeart, *Oxalis crassicaulis*, unter normalen Bedingungen, d. h. wenn ihre Knollen unterirdisch keimen. Legt man aber die Knollen künstlich so aus, daß nur ihr unterer Teil von Erde bedeckt ist, so treibt nach Vöchting die Knolle selbst nunmehr Adventivwurzeln an ihrem unterirdischen Teil, während die oberirdische Sprosse ohne Adventivwurzeln sich entwickelt. So haben wir hier wieder ein Beispiel dafür, daß der Experimentator künstlich den „morphologischen Ort“ von Organen bestimmen kann.

Luftwurzeln.
Haftwurzeln.

Ganz besonders bekannt, daher an dieser Stelle nur kurz zu erwähnen sind diejenigen Adventivwurzeln, die in größerer Entfernung vom Erdboden entspringend als Luftwurzeln bezeichnet werden. So die Haftwurzeln, die am Efeustamm auf der dem Substrat zugewandten dunkeln Seite entsprossen. Man kann sagen, daß bei solchen oder ähnlichen Haftwurzeln eine schon der gewöhnlichen Bodenwurzel inwohnende Reizbarkeit, die Kontaktreizbarkeit, in gesteigertem Maße ausgebildet ist; besonders typische Haftwurzeln hat man wohl auch als Rankenwurzeln bezeichnet. Fast zu oft beschrieben sind ferner die Luftwurzeln der Tropenpflanzen, die mehr oder minder vollständig zum epiphytischen Leben übergegangen sind und bei denen wir häufig Dimorphismus, damit auch verschiedene Funktionen der Wurzeln an ein und derselben Pflanze antreffen. Viele Aroideen, die am Boden keimen, klettern mit Luftwurzeln an anderen Baumstämmen hinauf; indem ihre Stämme dann unterwärts absterben, werden sie vermittels dieser Haftwurzeln, die oft horizontal den Tragast umschlingen, festgehalten und hängen dann an diesem, als ob „sie von Menschenhand mit Schnur“ angebunden wären. Sie senden dann Wurzeln senkrecht nach unten, die sich im Erdreich verzweigen, diesem Nährstoffe entnehmend. Hier liegen der Anlage nach gleiche Wurzeln vor, die sich je nach dem Ort, an dem sie hervorbrechen, zu Haft- oder zu Nährwurzeln ausbilden können. Auch künstliche Beeinflussung kann bewirken, daß die Entwicklung sich nach dieser oder jener Funktion vollzieht. Manche Epiphyten der Tropen besitzen nur Haftwurzeln, die Wasseraufnahme besorgen dann die Blätter, so bestimmte Bromeliaceen; ja die Wurzeln können ganz fehlen (vgl. S. 270 oben), dann dienen die Blätter nicht nur zur Ernährung, sondern auch als Haftorgane. Solche Luftwurzeln zeigen in ihrem Bau auch häufig, daß sie die Funktion haben, tropfbar flüssiges Wasser aus der Atmosphäre aufzunehmen und der Pflanze zuzuführen. Zu diesem Behufe sind sie entweder mit einem dichten

Wurzelhaarfilz überzogen, oder aber sie besitzen ein sogenanntes Velamen, eine äußere Gewebeschicht toter Zellen, die im trockenen Zustande mit Luft erfüllt sind und die Wurzeln zu leuchtend weißen Gebilden machen, im feuchten aber mit Wasser. Sehr anschaulich schildert Haberlandt „den mächtigen lichten Wurzelkranz“, den eine javanische epiphytische Orchidee an dem Stamm ihres Tragbaumes bildet, und der aus massenhaft weißen, kammförmig verzweigten Wurzeln besteht, die mit ihren spitzen Enden Laub und andere Pflanzenteile aufspießen, welche dann durch Regengüsse tiefer in das Wurzelgeflecht hineingeschwemmt werden, wo sie allmählich zu Humus werden, in welchen nun die Orchidee Wurzeln anderer Art, Nährwurzeln hineinsendet. Da sie außerdem mit kräftigen Haftwurzeln an ihrem Tragstamm befestigt ist, erblicken wir hier Wurzeln dreierlei Art: Haftwurzeln, humussammelnde und Nährwurzeln — alle aus identischen Anlagen hervorgegangen und zweifellos, sobald sie noch nicht allzuweit differenziert sind, ineinander überführbar.

Bekannt sind die als Baumwürger bezeichneten Feigenbäume. Ihre Samen keimen an der Rinde des Baumes, der sie trägt und ihr später zum Opfer fällt, der Keimling schiebt Wurzeln senkrecht nach unten in den Boden, die erstarken und so zu Stütz- oder Säulenwurzeln werden; aus diesen wachsen Seitenwurzeln aus, desgleichen aus den Stengelteilen des Epiphyten und umgeben den Tragbaum mit einer gegitterten Röhre, welche jenen schließlich erdrosselt, der Würger steht nun allein auf jener Wurzelröhre und kann außerdem aus seiner Baumkrone weitere Säulenwurzeln nach unten senden. Bekannt ist, daß ein einziges Exemplar des bengalischen Feigenbaums, des Banyans, das aus einem epiphytisch auskeimenden Samen hervorgeht, mit seinen zahlreichen Säulenwurzeln endlich den Eindruck eines ganzen Hains hervorrufen kann.

Stützwurzeln.

Sehr häufig in der neueren Zeit beschrieben worden sind endlich jene als Stelzwurzeln zu bezeichnenden Adventivwurzeln, die, dem Stamm entspringend, sich in steilem oder flachem Bogen, häufig verzweigt, dem Boden zuwenden und so für den Baum oder Strauch, der sie bildet, ein stützendes Gestell abgeben. Zumal die Hölzer der Mangroveformation der tropischen Küsten, die im Schlamm wurzeln müssen, sind oft mit solchen Wurzelgestellen versehen. In allen diesen Fällen kann die Stammbasis selbst absterben und die Luftwurzeln können dann deren Funktion, sowie die des ursprünglichen Wurzelsystems ganz an sich reißen.

Stelzwurzeln.

Die Betrachtung der Adventivwurzelbildung, der Adventivbildungen überhaupt offenbart uns so recht die große Plastizität der Pflanze, ihr Akkommodationsvermögen an die Außenwelt; denn von dieser hängt es oft ab, ob Adventivwurzeln sich ausbilden oder nicht. Ein Stengelknoten bewurzelt sich dann, wenn seine Umgebung feucht ist, sonst unterbleibt die Bewurzelung. Zumal auch nach Eingriffen von außen, nach Verwundungen bewirkt es die Befähigung zur Adventivbildung, daß aus einem Teil die ganze Pflanze regeneriert wird: Wie allbekannt, läßt ein abgeschnittener Weidenzweig an

Einfluß äußerer Bedingungen auf Bildung von Adventivwurzeln.

seinem basalen Ende Adventivwurzeln aus sonst ruhenden Anlagen sich ausbilden, am apikalen Pol wachsen die Knospen aus und die Pflanze ist wieder hergestellt. Daß auch an abgeschnittenen Blättern sich Adventivwurzeln bilden können, hat jeder Gärtner schon an abgetrennten Begonienblättern gesehen. Wir haben das schon erwähnt (S. 193) und kommen noch wieder darauf zurück.

Umgebildete
Wurzeln.

Blicken wir zurück, so können wir sagen, daß alle die eben behandelten Wurzeln zwar mehr oder minder in ihrer Gestalt von der Gestalt der Bodenwurzeln gewöhnlicher Durchschnittspflanzen abweichen. Doch haben sie mit diesen die Funktion gemein. Denn wenn wir als Funktionen der gewöhnlichen Wurzeln Festigung und Nahrungsaufnahme bezeichnen, so können wir sagen, daß diese Funktionen auch den eben abgehandelten Adventivwurzeln zukommen; allerdings ist oft die eine Funktion so in den Vordergrund geschoben, daß die andere fast verschwindet, es sei an den Dimorphismus mancher Epiphytenwurzeln erinnert. Nun kommen wir zur Behandlung einiger anderer Wurzeltypen, die dadurch von den schon besprochenen sich unterscheiden, daß sie Funktionen übernehmen, welche die anderen überhaupt nicht besitzen oder doch höchstens andeutungsweise, nicht als wesentlichste Funktion; wir wollen sie als umgebildete Wurzeln bezeichnen, um damit anzudeuten, daß mit der veränderten Funktion sich auch die Gestalt in oft sehr weitgehendem Maße an die neue Funktion angepaßt hat, unter Abweichung von der normalen Wurzelgestalt. Übrigens sind die „umgebildeten“ Wurzeln teilweise adventiver Natur, teilweise nicht. Hierher sind zunächst zu rechnen die Fälle, in denen die Hauptfunktion der Wurzel die Speicherung von Reservestoffen ist. Andeutungsweise ist diese Funktion schon bei sehr vielen Wurzeln vorhanden, in ziemlich ausgeprägtem Maße dürfte sie z. B. den oben behandelten Säulenwurzeln zukommen, jedenfalls ist anzunehmen, daß das bei solchen im selben Maß der Fall ist wie bei Baumstämmen, die notorische Reservestoffspeicher sind. Als Hauptfunktion ist sie aber bei den Wurzeln vorhanden, die jedermann als Rüben kennt, die Zuckerrübe, die Georgine und viele andere wären hier zu nennen. Dabei ist zu beachten, daß sehr häufig nicht nur die Wurzel, sondern auch der basale Teil des Stengels sich an der Speicherbildung beteiligt. Zu Reservespeichern gehören ferner auch die Knollen der Erd-Orchideen, welche bestehen aus mehreren fest miteinander verwachsenen Wurzeln und einer kleinen darauf sitzenden Knospe, also eigentlich ganze Pflänzchen darstellen, an deren Aufbau die Wurzel einen ungehörlich großen Anteil hat. Auch die Knöllchen des Scharbockkrautes und vieler anderer wären hier zu nennen.

Speicher-
wurzeln.

Dornwurzeln.

Weniger verbreitet, aber ebenso interessant ist die Erscheinung, daß Wurzeln zu schützenden Dornen umgebildet sind. Es sind das Adventivwurzeln, welche z. B. bei Palmen höheren und tieferen Stammartien entspringen können. G. Karsten erwähnt, daß bei einer Ölpalme *Oenocarpus utilis* der Stamm bis über Mannshöhe mit bodenwärts schauenden, 20 cm langen Wurzeldornen, die ihrerseits wieder verdornete Seitenwurzeln tragen,

besetzt sein kann. Eine andere Palmengattung hat ihren Namen *Acanthorrhiza* von ihren Dornwurzeln. Auch die oben schon genannte Ameisenpflanze *Myrmecodia* trägt an ihren Knollen verdornete Wurzeln. Unterirdische derartige Wurzeln kommen bei Vertretern der Yampfpflanzenfamilie vor.

Berühmte Umwandlungen der Wurzeln sind die Umbildungen zu Atemwurzeln oder Pneumatophoren, welche wir antreffen bei Pflanzen sumpfiger Gegenden. Es sind Seitenwurzeln, welche entgegengesetzt der Richtung der Schwerkraft in die Höhe wachsen und mit großen Luftgängen durchzogenes Rindengewebe aufweisen, durch welches den tieferen Teilen des Wurzelsystems Luft zugeleitet werden kann. Wir finden sie unter anderen bei der Sumpfyzypresse Amerikas, ferner bei den Mangrovepflanzen. Sie können mehrere Dezimeter

bis 1 m hoch über die Oberfläche des schlammigen Grundes ragen, „wie lichte Spargelsprosse erheben sie sich über den schwarzen Schlamm“, so schildert sie Haberlandt bei dem Mangrovebaum *Sonneratia*. Besonders eigenartig ist auch die Erscheinung, daß in anderen Fällen solche Atemwurzeln nicht ihrer ganzen Länge nach senkrecht in die Höhe streben, sondern zunächst im Schlamm horizontal dahinkriechen, dann

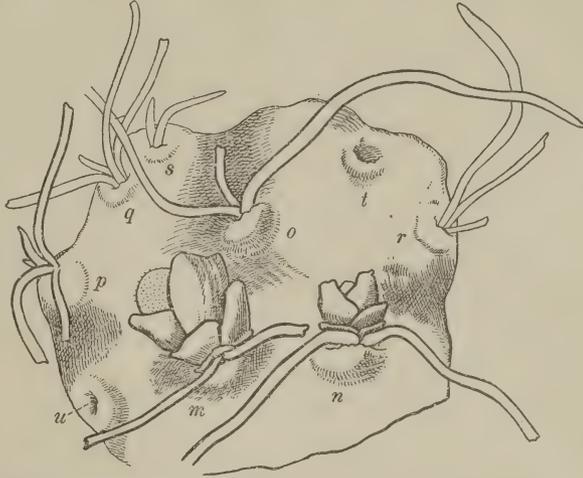


Fig. 38. Stück einer blattartigen Wurzel einer Podostemonacee mit endogenen Sprossen (*m-l*), deren Blätter, mit Ausnahme der unter den Blüten (*m* und *n*) sitzenden, lineal sind. NACH WARMING.

sich über die Schlammoberfläche erheben, um alsbald wieder unter knieförmiger Krümmung nach unten zu wachsen. Die Kniee fungieren als Pneumatophoren; man spricht von Wurzelknien der Mangrovepflanzen. Ein Schulbeispiel für eine Pflanze mit Atemwurzeln ist endlich eine amerikanische Sumpfstaupe, die mit dem Weidenröschen nahe verwandte *Fussieua*. Wir finden hier zweierlei Wurzeln an dem kriechenden Stamm, solche, die im Schlamm wachsen und schwammige, welche an die Oberfläche des Wassers reichen und den unteren Teilen Luft zuführen.

Viele jener oben genannten Luftwurzeln führen im Gegensatz zu den gewöhnlichen Bodenwurzeln Chlorophyll, sie betreiben also die Kohlensäure-assimilation im Nebenamt. Viel besprochen wird aber die Erscheinung, die wir an den indomalaiischen epiphytischen Orchideen *Taeniophyllum* und *Angraecum*, sowie einigen amerikanischen Arten antreffen, daß die Luftwurzeln abgeflacht sind und an die Stelle von Blättern treten, die Blätter selbst sind nur schuppenförmig entwickelt. Daß jene flachen grünen Stränge wirklich umgebildete Wurzeln sind, lehrt ihre genauere Betrachtung, u. a.

Wurzeln als
Assimilatoren.

kann man sich leicht davon überzeugen, daß sie mittels Wurzelhaaren auf der Rinde des Tragbaums festsitzen.

Auch bei der ganz besonders merkwürdigen Familie der Podostemonaceen, die im tropischen Amerika, Afrika und Asien in fließenden Wässern vorkommt und deren Gestalt diesen Standort durch mannigfaltige Anpassungserscheinungen widerspiegelt, kommen thallusähnlich verbreiterte, assimilierende Wurzeln vor, mittels deren die Pflanzen ihrem Substrat aufsitzen. An diesen thallusartigen Wurzeln entstehen die Sprosse, deren Blätter oft stark reduziert erscheinen. — Andere ihrer Wurzeln sind zu Haftorganen, Hapteren, metamorphosiert.

Wurzeln
der Parasiten.

Als letzte Beispiele für umgebildete Wurzeln treten uns die Wurzeln der Parasiten entgegen, über die oben schon einige Angaben gemacht worden sind. Betrachten wir kurz die Entwicklung der Mistel: Keimt deren Samen auf dem Ast einer geeigneten Nährpflanze, so tritt das Hypokotyl aus, wendet sich, da es das Licht meidet, nach der Rinde des Tragastes hin und bildet auf ihr eine Haftscheibe, von welcher aus die Keimwurzel bis zum Holz des Wirts vordringt. Da, wo sie die Rinde durchsetzt, bildet sie Seitenwurzeln, die sogenannten Rindensaugstränge, welche, in der Rinde fortwachsend, Seitenwurzeln höherer Ordnung, die sogenannten Senker, bis aufs Holz des Wirts treiben. Dadurch, daß der Holzkörper des Wirts in die Dicke wächst und die Senker dies Dickenwachstum da, wo sie den Verdickungsring ihres Wirts durchsetzen, mitmachen, gelangen die Spitzen der Senker ins Holz des Wirts. Mikroskopische Betrachtung würde uns zeigen, daß die Wurzelspitze sich pinselförmig auflöst; ferner daß der Wurzel der Mistel die Haube fehlt, wie wir das oben schon für andere Schmarotzer gefunden haben. Es würde viel zu weit führen, die außerordentlich mannigfachen Anschlußeinrichtungen anderer Schmarotzer aus der gleichen Familie zu beschreiben, nur so viel sei noch erwähnt, daß andere Angehörige der Mistelfamilie außen am Tragast ihre Haftwurzeln dahinkriechen und von Zeit zu Zeit Haftscheiben bilden lassen, von denen aus dann Senker zum Holz des Wirts vordringen.

Es sei dann noch in Kürze erwähnt, daß Wurzelparasiten, wie die bei uns einheimischen chlorophyllführenden Augentrost- und Klappertopffarten die chlorophyllfreie Schuppenwurz und andere, an ihren Wurzeln Haustorien bilden, seitliche „Warzen“, die sich wie „der Sattel um den Pferderücken“ um die Wurzel der Nährpflanze herumlegen können; von ihnen gehen dann Saugfortsätze aus, die ins Innere der Wirtswurzel eindringen.

Wurzelträger.

Wir wollen unsere Betrachtung der Wurzeln mit dem Hinweis schließen, daß wir auch auf Gebilde stoßen, die wir nicht mit Sicherheit als Wurzeln auffassen können, aber auch keinem anderen Grundorgan zurechnen dürfen. Von den Haustorien war eben schon als von solchen „Sondergebilden“ die Rede. Ein weiterer sehr bekannter Fall tritt uns bei den zu den Farnpflanzen gehörigen Selaginellen entgegen. Hier entspringen die Wurzeln nicht dem beblätterten Sproß, sondern besonderen Achsen, an deren Enden sie in Ein- oder Mehrzahl endogen gebildet werden, den sogenannten Wurzelträgern,

zylindrischen, blattlosen Sprossen, die ihrerseits exogen an den Gabelungsstellen der beblätterten Sprosse entstehen. Es sind Mitteldinge zwischen Wurzeln und Stengeln, welche uns in biologischer Hinsicht erinnern an jene Lebermoosspore, welche von den Stämmchen mancher Formen tief ins Erdreich gesandt werden und diesem vermittle der Rhizoiden, die an ihnen sitzen, Wasser entnehmen.

Wir wenden uns nun dem beblätterten Sproß zu und behandeln zuerst die gegenseitigen Beziehungen zwischen Achse und Blatt in Ergänzung dessen, was schon bei Gelegenheit der Blattstellung gesagt wurde, sodann die Achsen selbst und endlich die Blätter in ihren verschiedenen Ausgestaltungen. — Die beblätterten Achsen, deren Gestalt ja im allgemeinen als bekannt vorausgesetzt werden kann, wachsen, wie auch die Wurzeln, an der Spitze; das lebhafteste Längenwachstum findet aber auch bei ihnen nicht unmittelbar an der Spitze statt, sondern um eine größere oder geringere Strecke von ihr entfernt. Die Wachstumszone pflegt bei ihnen länger zu sein als bei Wurzeln, das Dauergewebe ist erst in weiterer Entfernung von der Spitze anzutreffen. Das ist aus mechanischen Gründen sehr leicht erklärlich: Für die Wurzel, die durch den Boden hindurchdringen muß, ist es vorteilhaft, wenn ihre wachsende Spitze nur kurz ist und schon knapp hinter dieser die Verankerung durch die nicht mehr wachsenden Teile, deren Oberfläche dort mit Wurzelhaaren besetzt ist, stattfindet. Bei Stengeln fällt diese Notwendigkeit weg. Übrigens auch bei Luftwurzeln, die dementsprechend, wie wir hier noch nachtragen können, ebenfalls eine längere wachsende Region aufweisen als Bodenwurzeln.

Sproß.
Wachstumszone.

Neben dem Spitzenwachstum kann auch interkalares Wachstum bei beblätterten Achsen vorkommen; es ist allbekannt, daß in den Stengelknoten vieler Pflanzen wachstumsfähiges Gewebe erhalten bleibt, welches Wachstumskrümmungen ausführt, wenn die Stengel umgefallen sind und so ihre Spitzen wieder nach oben richtet.

Was die Spitze der beblätterten Achse im Gegensatz zur Wurzelspitze auszeichnet, ist nun der Mangel einer Haube. In biologischer Beziehung wird dieser Mangel dadurch ausgeglichen, daß die dem Vegetationspunkt nahen Blätter, deren Anlagen, wie wir wissen, in streng akropetaler Reihenfolge als seitliche, meist dicht gedrängte Höcker an ihm erscheinen, eine Knospe bilden: Sie neigen sich über dem Vegetationspunkt zusammen und schützen ihn vor Unbilden. So kommt die Endknospe (Terminalknospe) am Stengel zuwege. Diese Schutzfunktion tritt uns schon deutlich entgegen, wenn solch eine Knospe aus jugendlichen, aber sonst nicht weiter veränderten Blättern gebildet wird, viele Wasserpflanzen sind gute Beispiele dafür; schlechterdings nicht übersehen werden kann besagte Funktion aber in den Fällen, in welchen Blätter mit Hinblick auf diese Schutzfunktion umgebildet sind, so bei den Winterknospen der Hölzer, wo sie als Knospenschuppen erscheinen. Auch an den Terminalknospen von im Boden dahinkriechenden, beblätterten

Endknospe.

Achsen ist die fragliche Funktion oft besonders deutlich, indem die Blätter der Endknospe eine scharfe Spitze bilden, die sich durch den Boden bohrt; häufig sehen wir hier allerdings auch ein anderes Mittel zum selben Zwecke, das wir auch schon am Keimling beobachteten, daß die Achse selbst unterhalb des Vegetationspunktes gebogen ist und so der Schutz des Vegetationspunktes erreicht wird. Eine solche Krümmung und damit eine dorsiventrale Ausbildung des Vegetationspunktes, beobachten wir übrigens auch in anderen Fällen, z. B. bei Wasserpflanzen, ebenfalls zum Schutz des Vegetationspunktes, aber nicht gegen mechanische Insulte.

Seitenknospen.

Die erste Anlage der Blätter am Vegetationspunkt in Form dicht gedrängter, streng akropetal erscheinender seitlicher Höcker würden wir allerdings mit bloßem Auge nicht sehen können, wohl aber nach geeigneter Präparation mit Hilfe einer Lupe oder eines Mikroskopes. Beobachten wir sie nun mit Hilfe eines solchen etwas genauer, so sehen wir, daß in ihren Achseln in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt, d. h. nicht bei den allerjüngsten, sich wiederum Höcker vorwölben — das sind die ersten Anlagen der Seitenzweige — und wir sehen so, daß wir deren axilläre Stellung, die wir am erwachsenen Stengel von Blütenpflanzen — für die Farne trifft sie nicht zu — ohne weiteres mit bloßem Auge wahrnehmen, schon oben in der wachsenden Region feststellen können. Indem diese Anlagen von Seitenzweigen ihrerseits wiederum Blattanlagen ausbilden ganz gleich denen am Vegetationspunkt des Hauptsprosses, werden auch sie zu Knospen, die wir als Seitenknospen bezeichnen; diese wachsen sodann über kurz oder lang zum Seitenzweig, zur beblätterten Seitenachse aus, wenn sie nicht als schlafende Augen ruhen bleiben. Das Blatt, in dessen Achsel die Knospe steht, bezeichnen wir als dessen Trag- oder Deckblatt. In bestimmten Fällen kann es schwach entwickelt sein oder auch ganz fehlen. Auch kann die Seitenknospe über ihrem Tragblatt aus der Achse entspringen. Sodann ist der Fall bekannt, daß zuerst die Seitenachse angelegt wird und das Tragblatt an seiner Basis angelegt wird.

Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, daß in manchen Fällen auch mehr als eine Achselknospe in einer Blattachsel stehen kann, sie stehen dann übereinander oder nebeneinander. Umgekehrt kennt man zahlreiche Beispiele dafür, daß Blattachseln keine Seitenknospe stützen. Das gilt für viele Nadeln der Koniferen, und diese sind darum gegen Verstümmelungen empfindlicher als viele andere Bäume, weil nicht so viele ruhende Knospen vorhanden sind, die durch Austreiben den Schaden wieder gut machen können. Betrachtet man einen Sproß der Wasserpest, so sieht man, daß nur in einer Blattachsel jedes achten Wirtels eine Seitenknospe steht.

Auf die eigenartige Erscheinung, daß Seitensprosse, die ursprünglich axillär standen, durch Wachstumsvorgänge an dem Hauptsproß empor- oder am Tragblatt hinaufgeschoben werden und so aus ihrer ursprünglichen Stellung in der Achsel herausgelangen, sei nur kurz hingewiesen.

Der eben geschilderte Fall, in welchem sich seitlich unter dem Vegetationspunkte des Hauptsprosses in den Blattachseln Vegetationspunkte von

Seitenachsen herausgliedern, gilt offenbar nur für den Fall „seitlicher Verzweigung“ einer beblätterten Achse, dieser ist aber, wie wir schon wissen, der bei höheren Pflanzen weitaus wichtigste, weil stark überwiegende. Sollten wir den Vegetationspunkt einer gabelig sich verzweigenden Achse vor uns haben, so würde es sich zeigen, daß hier die Verzweigung, d. h. Teilung des Vegetationspunktes ohne bestimmte Beziehung zu den Blattanlagen erfolgt. Axilläre Verzweigung ist also an seitlichen Verzweigungsmodus gebunden.

Doch kehren wir zum Sproß zurück! Wir wissen, daß die Wissenschaft von heutzutage alle Achsenorgane höherer Pflanzen, soweit sie Blätter tragen, als Stengelorgane oder Stammorgane den Wurzeln gegenüberstellt, gleichgültig, ob sie unterirdisch oder oberirdisch wachsen, und wie sie sonst ausgestaltet sein mögen, während früher die unterirdischen Teile der Pflanze unter dem Begriff der Radix, Wurzel, zusammengeworfen wurden, welche Benennung noch heute in den Bezeichnungen der Mediziner und Apotheker vielfach nachklingt. Freilich können die Blätter in manchen Fällen unscheinbar, klein und hingällig sein. So z. B. bei der Kartoffelknolle, die ein Stengelorgan ist: Hier verschwinden die kleinen Blattschuppen bald und die Augen, d. h. die Seitenknospen scheinen bei oberflächlicher Betrachtung des Tragblattes zu ermangeln.

An einen wichtigen Punkt, den wir früher schon berührt haben, sei hier Adventivsprosse. nochmals kurz erinnert, daß im Gegensatz zu den seitlichen Auszweigungen der Wurzeln die Seitenglieder der Stengel exogen entstehen; dieses gilt von den Blattanlagen sowie von deren Achselsprossen. Es gilt aber nicht immer für diejenigen Ausgliederungen, die wir als Adventivsprosse zu bezeichnen haben, diese entstehen fast immer endogen. Die bekanntesten Fälle von Adventivsproßbildungen an Stämmen sind die sogenannten Stockausschläge an Baumstümpfen. Hier bildet sich aus dem bloßgelegten Verdickungsring des Stammes ein sogenanntes Überwallungsgewebe, ein Kallus, und dieser bildet dann Kallusknospen, die zu Sprossen auswachsen. Kallus.

Aber auch an Blättern sieht man nicht selten Adventivsprosse auftreten, hier pflegen sie exogen zu entstehen. Adventivsprosse treten unter vielen anderen auch an Sonnentaublättern auf. Vielleicht das bekannteste Beispiel ist das Vorkommen von Adventivsprossen auf Blättern bestimmter Farne (*Asplenium viviparum*); an Blättern gewisser Fettpflanzen steht in jeder Einkerbung des Blattrandes ein Adventivsproß. Hier lösen sich diese Sprosse von der Mutterpflanze los, es liegen also in den beiden letztgenannten Fällen Beispiele von vegetativer Vermehrung vor. Sehr bekannt ist auch „reparative“ Adventivsproßbildung auf Blättern: legt man abgeschnittene Begonienblätter — dasselbe gilt für die Blätter einiger anderer Pflanzen — auf feuchten Sand, so bildet erst die Schnittstelle ein undifferenziertes Gewebe, einen Kallus, aus einer Epidermiszelle desselben bildet sich dann der Adventivsproß. Auch ohne Vermittlung eines Kallus kann aus einer Oberhautzelle solch eines Blattes eine neue Pflanze hervorgehen; die genauere Be-

trachtung dieser Dinge würde uns aber zu weit in die Zellenlehre hineinführen; was wir gesagt haben, genügt jedenfalls zum Nachweis der exogenen Entstehung.

Wurzelsprosse.

Wir kommen nun auf die Bildung von Adventivsprossen an Wurzeln zurück, sogenannten Wurzelsprossen, die wir oben bei *Monotropa*, sodann bei den Podostemonaceen schon erwähnt haben. Im Anschluß an die Darstellung bei Warming können wir solche Wurzelsprosse, die übrigens recht häufig sind, einteilen in sogenannte additionelle und reparative; erstere erscheinen normalerweise, letztere nur nach Beschädigung der Wurzel. Die additionellen kommen bei vielen Holzgewächsen und krautigen Pflanzen vor, dienen zur Vermehrung und Erhaltung; wenn die Wurzeln flach dahinkriechen, wird den Pflanzen durch ihre Bildung auch ein gewisses horizontales Verbreitungsvermögen, ein Wandervermögen zugeeignet. Sehr hübsch kann man in vielen Fällen sehen, daß sie reihenförmig über den Erdboden treten, so die Wachstumsrichtung der Wurzel, der sie entsprossen, dem Auge ver ratend. Sie entstehen meistens endogen. Ganz besonders interessant ist es aber, daß sie in einigen wenigen Fällen direkt aus dem Vegetationspunkt der Wurzel unter der Wurzelhaube sich bilden. Hier liegt also eine wirkliche Umwandlung einer Wurzel in einen Stamm vor. Die Nestwurz ist das am häufigsten genannte Beispiel für diese eigenartige Tatsache; man beobachtet sie auch bei bestimmten Farnen. Sonst finden wir im allgemeinen, daß die Wurzelsprosse erst in ziemlicher Entfernung von der Wurzelspitze angelegt werden, doch rücken sie in anderen Fällen bis dicht an den Vegetationspunkt heran. — Reparative Wurzelsprosse sind, wie schon der Name sagt, solche, die an Schnitt- oder Wundflächen auftreten und für Wiederherstellung der Pflanze sorgen.

Radiäre und dorsiventrale Sprosse.

Fragen wir nun, worauf die so große Vielgestaltigkeit beruht, die wir an den Sprossen verschiedener Pflanzen oder auch an dem Sproßsystem ein und derselben Pflanze beobachten, indem wir zunächst von der Gestalt der Blätter, die dafür natürlich ganz besonders verantwortlich zu machen ist, absehen, so beruht sie, wie wir aus früheren Ausführungen und auch aus dem direkten Anblick der Natur ohne weiteres sehen können, abgesehen von der Querschnittsform und der sonstigen Ausbildung der Achse selbst, wesentlich auf der seitlichen Stellung der Blätter; ist und bleibt diese allseitig, so haben wir radiäre, stehen die Blätter zweizeilig, bilateral symmetrische Sprosse, sind die Blätter auf der einen Flanke zusammengeschoben, so sind die Sprosse dorsiventral, und gleiches ist auch dann der Fall, wenn die zwei- oder allseitig angelegten Blätter infolge der einseitigen Angriffsrichtung äußerer Faktoren ihre ursprüngliche Stellung verändern. Beispiele für radiäre, allseitig beblätterte Sprosse zu nennen erübrigt sich hier, viele orthotrope Stengel, z. B. von Kräutern, die senkrecht von oben beleuchtet werden, bieten gute Beispiele. Als Beispiel für dorsiventrale Sprosse sei auf viele horizontal im oder am Boden kriechende Sprosse hingewiesen, so viele Wurzelstöcke. Das Rhizom des als Engelsüß bekannten Farns, bei welchem die Blätter in zwei Zickzackreihen auf der oberen Seite stehen, der

kriechende Sproß des Wasserfarns *Marsilia*, den wir oben schon nannten, sind Beispiele für Sprosse, bei welchen schon durch die ursprüngliche Blattstellung Dorsiventralität zustande kommt. Ursprünglich radiäre, dann dorsiventrale Sprosse, die häufig genannt werden, sind die plagiotropen Triebe der Edeltanne. Die Nadeln werden hier gleichmäßig allseitig angelegt, später sind sie aber wie mittels eines Kammes derart „gescheitelt“, daß sie rechts und links am Sproß stehen und außerdem durch Drehung ihrer Basis die Oberseite nach dem Licht wenden. Die Dorsiventralität solcher Sprosse kann dadurch, daß man die Zweige herumdreht und in der inversen Lage festhält, umgekehrt werden.

Hier wird also die Dorsiventralität durch äußere Faktoren „induziert“. Das gilt aber nicht für die zweizeilig beblätterten, dorsiventralen Zweige einer Buche oder eines anderen gleich gebauten Laubbaumes, wie wir oben schon kurz erwähnt haben; hier ist die Richtung der Dorsiventralität durch die Stellung der Achse zur Mutterachse bestimmt, die nach dieser hin gerichtete Flanke der Seitenachsen wird zur Rückenseite (Oberseite). Solche Bäume zeigen übrigens auch in trefflicher Weise, daß ganze Systeme, die aus lauter dorsiventralen Sprossen aufgebaut sind, wie die Kronen dieser Bäume, schließlich doch eine einigermaßen radiäre Gestalt zur Schau tragen, eben infolge des steten Wechsels der Symmetrieebene an aufeinanderfolgenden Sprossen.

Nicht minder wichtig für den Habitus eines Sprosses als die Frage, nach wievielen und nach welchen Richtungen die Blätter ausstrahlen, ist die andere nach der Länge der Internodien, also dem vertikalen Abstand der Blätter. Es war oben schon die Rede davon, daß an ein und demselben Sproß dieser Abstand von unten nach oben bei Haupt- und Seitenachsen in gesetzmäßiger Weise wechseln kann. Hier sei noch an die Rosettenpflanzen erinnert, bei welchen wegen der Kürze ihrer basalen Internodien die Achse für das Laienauge streckenweise ganz verschwinden kann, deren Aussehen dann noch auffallender wird, wenn alle Internodien, auch diejenigen, welche die Blüte tragen, gestaucht sind, so daß auch die Blüte am Boden entspringt; man spricht dann von stengellosen Pflanzen. Sehr häufig treffen wir sodann den Fall, daß Sprosse an ein und derselben Pflanze sich dadurch unterscheiden, daß die einen mehr oder minder lange, die anderen mehr oder weniger kurze Internodien haben; die ersteren nennt man Lang-, die anderen Kurztriebe und diese Namen erinnern uns daran, daß wir ganz denselben Unterschied zwischen den Sprossen einer Pflanze auch bei den Algen und Moosen schon antrafen und diese Analogie wird dadurch noch größer, daß, wie dort, so auch bei den höchsten Pflanzen die Kurztriebe oft andere Blätter als die Langtriebe tragen, daß sie oft hinfällig sind, daß sie ferner hier wie dort bestimmten Funktionen angepaßt sein können, z. B. in den Dienst der Fortpflanzung treten.

Betrachten wir nun einige beachtenswerte Sonderfälle: Es gibt Pflanzen, deren vegetativer Körper lediglich aus Langtrieben aufgebaut ist, sie sind sozusagen das andere Extrem der eben genannten „stengellosen“ Gewächse. Dazu

Lang- und
Kurztriebe.

gehört u. a. die Tanne, ferner auch Laubbäume, wie etwa die Walnuß, oder andere. Bei solchen Laubbäumen steht oft in Korrelation mit dem Mangel an Kurztrieben die gewaltige Größe der Blätter, die, meistens zerteilt, die verhältnismäßig großen Räume zwischen den langgestreckten Achsen ausfüllen. — Ein Baum, der andererseits immer wieder als Beispiel dafür genannt wird, daß Kurz- und Langtriebe vorhanden und beide scharf voneinander unterscheidbar sind, ist die Kiefer. Bei unserer Kiefer tragen die Langtriebe überhaupt keine Nadeln, sondern nur Schuppen, in deren Achseln die Kurztriebe sitzen; diese haben, abgesehen von Schuppenblättern, nur je zwei Nadeln aufzuweisen. Sind diese Nadeln angelegt, so steht das Wachstum des Kurztriebes still, er fällt nach einigen Jahren ab. Die Sumpfyzypresse, die wir oben schon wegen ihrer Atemwurzeln genannt haben, trägt Kurztriebe, an denen rechts und links je eine Reihe von Nadeln sitzen und die infolgedessen etwa aussehen wie ein gefiedertes Blatt; diese Kurztriebe werden am Ende jeder Vegetationsperiode abgeworfen. Lärche und Zeder haben vielnadelige Kurztriebe, welche mehrjährig sind. Auch bei vielen unserer Laubbäume kann man Lang- und Kurztriebe unterscheiden, wenngleich sie häufig ineinander übergehen können. Die Buche besitzt neben ihren Langtrieben Kurztriebe, welche jährlich nur eine geringe Zahl von Blättern bringen, außerdem die Blüten. Die Kurztriebe der Ulmen tragen keine Blätter, sondern nur Blüten.

Der Sinn davon, daß die Kronen der Laubbäume so oft aus Kurz- und Langtrieben bestehen, ist darin zu suchen, daß auf diese Weise am leichtesten der Raum der Krone mit assimilierenden Flächen ausgefüllt werden kann, indem die an den verschiedenen Achsen stehenden Blätter sich zu einem sogenannten Blattmosaik zusammenfügen; so wird ebenso wie bei jenen anderen Bäumen, die durch Ausbildung großer zerteilter Blätter den ihnen zur Verfügung stehenden Raum zwischen den Langtrieben möglichst ausnutzen, erreicht, daß große Flächen dem Licht dargeboten werden, die aber nicht starr sind, sondern dadurch, daß sie aus vielen Blättern zusammengebaut sind, dem Wind, Hagel oder Regengüssen trotzen können.

Ob ein Trieb sich zum Lang- oder Kurztrieb ausbildet, hängt vielfach von äußeren Faktoren ab. Wenn der Lichtzutritt ins Innere einer Baumkrone aus irgendwelchen Gründen erleichtert wird, so kann das bedingen, daß Knospen zu Langtrieben werden, die andernfalls gar nicht oder zu Kurztrieben ausgewachsen wären. Auch Beschneidung, Entfernung von Langtrieben usw. kann ähnliche Erfolge haben und es ist interessant zu konstatieren, daß derartige Überführungen nicht nur bei solchen Bäumen gelingen, die auch in natura sehr häufig Übergänge zwischen beiden Triebformen zeigen, sondern daß auch bei der Kiefer die experimentelle Überführung von Kurztriebanlagen in Langtriebe möglich ist.

Daß zur Beurteilung eines Sprosses auch die Kenntnis seiner Wachstumsrichtung gehört, leuchtet ein. Die Erscheinung, daß Hauptsprosse senkrecht nach oben wachsen, die Seitensprosse aber schräg, ist eine mit Rücksicht auf die Durchleuchtung des Gewächses durchaus begreifliche Erscheinung.

Ebenfalls als Anpassung an die Lichtrichtung ist das Kriechen vieler Haupt-sprosse begreiflich; es sei das Pfennigkraut genannt. Verschiedene Pflanzen unterscheiden sich auch durch das Maß der Neigung ihrer Seitenäste. Es ist bekannt, daß von dieser, vom sogenannten „Ablaufwinkel“ der Äste der Habitus eines Baumes sehr abhängig ist. Es sei nur an Pyramiden-bäume erinnert. Als einen Baum, der durch großen Ablaufwinkel im Gegen-satz zu den Pyramidenbäumen ausgezeichnet ist, nennt Warming die Vogel-beere. Bei ersteren strebt alles zum Licht auf die Gefahr hin, daß den inneren Ästen durch den allzusehr besenartigen Wuchs Licht entzogen wird, eine Gefahr, der übrigens durch die Erscheinung der Exotrophie, d. h. befördertes Auswachsen der nach außen von der jeweiligen Mutterachse gelegenen Sproßanlagen entgegengearbeitet wird. Letztere sind durch sparrigen Wuchs ausgezeichnet, häufig wird

man bei ihnen beobachten, daß an den plagiotropen Ästen mit Vorliebe die flankenständigen Achselknospen gefördert werden und so Zweigsysteme entstehen, die das volle Oberlicht ausnutzen. Oft ist nachweisbar, daß die Richtung verschiedener Achsen eines Systems

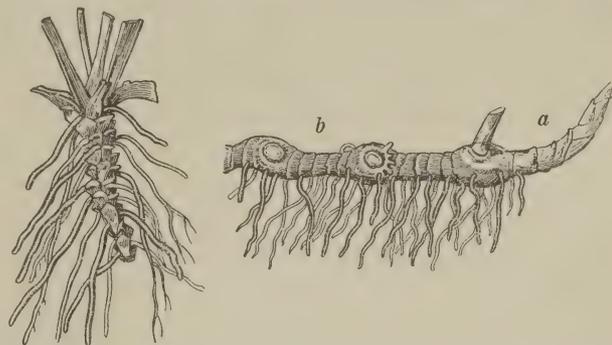


Fig. 39. Vertikaler Wurzelstock der Primel und horizontaler Wurzelstock des Salomonssiegels. Aus WARMING nach WOSSIDLO.

miteinander in Korrelation steht. Fällt die Spitze einer Tanne dem Blitz zum Opfer, so wird der Hauptast durch einen nunmehr orthotrop, statt wie bisher plagiotrop wachsenden Seitenast ersetzt, eine Erscheinung, die man im Gebirge z. B. auch an Lärchen gut beobachten kann, während bei der Araukarie die Wachstumsrichtung den Seitenzweigen „inhärent“ ist und bleibt.

Wenn oberirdische Sprosse durch die verschiedene Wachstumsrichtung charakterisiert werden, so gilt das nicht minder für unterirdische, so die Rhizome (Fig. 39). Solche stehen entweder senkrecht oder wagrecht oder auch schräg, je nach der Staude, die vorliegt. Senkrechte Rhizome, so die der Primel, um nur ein Beispiel zu nennen, pflegen Kurztriebe zu sein, wagrechte können entweder ebenfalls Kurztriebe sein oder auch Langtriebe, im letzteren Fall nähern sie sich den unterirdischen Ausläufern, auf die später noch zurück-zukommen sein wird. Rhizome sterben von hinten her ab, und wenn sie sich verzweigen, werden durch dies Absterben die Zweige isoliert, die Pflanze vermehrt sich auf vegetativem Weg. Dabei zeigen die Pflanzen ein freilich meist beschränktes Wandervermögen; solche mit vertikalem Rhizom ein vertikales Wandervermögen, sie bilden Rasen, die sich auf ihren eigenen Trümmern langsam in die Höhe heben, — bei den rasenbildenden Moosen trafen wir ganz ähnliche Verhältnisse an. Rhizompflanzen mit horizontalem Wandervermögen, d. h. wagrechtem, sich verzweigendem und hinten ab-

Wachstums-
richtung
unterirdischer
Sprosse.

sterbendem Rhizom leben, wie Warming treffend hervorhebt, infolge dieser ihrer Organisation, wenn auch nicht rasenförmig, so doch „gesellig“. Daß jedem Rhizom seine Wachstumsrichtung unter bestimmten Bedingungen inhärent ist, kann man durch den Versuch nachweisen, ein normalerweise horizontales Rhizom vertikal mit der Spitze nach oben oder unten in den Boden zu stecken. Es wird sich an seiner wachsenden Spitze so lange krümmen, bis diese die normale Richtung wieder eingenommen hat. Pflanzte man ein Rhizom, dem eine spezifische Tiefenlage zukommt, höher oder tiefer in den Boden, so wird es ebenfalls so lange schräg nach unten oder nach oben wachsen, bis es wieder in richtiger Tiefe ist, für welche es also einen förmlichen „Instinkt“ hat, ohne daß es gelungen wäre, bis jetzt diejenigen äußeren Faktoren zu ermitteln, welche dem Organ seine Tiefenlage anzeigen. Daß auch kontraktile Wurzeln dabei helfen können, ein solches Rhizom tiefer in den Boden hinabzuziehen, haben wir früher gehört.

Mono- und sympodiale Sprosse.

Nun bestehen in der Mehrzahl der Fälle die Rhizome aus vielen aneinandergesetzten sproßgliedern, und wenn wir eben die Richtung der Rhizome diskutiert haben, so müssen wir nun noch ein Wort über die Wachstumsrichtung ihrer einzelnen Glieder sagen. Da ist nun der Fall besonders häufig, daß jedes Glied zuerst horizontal wächst, dann aber senkrecht nach oben, daß es also während des Wachstums aus inneren Gründen „umgestimmt“ wird, um am Licht grüne Blätter oder Blüten oder beides zu bilden. Unter der Oberfläche wird es dann fortgesetzt durch einen Seitensproß, der sich in die gerade Verlängerung seines unterirdischen Teiles stellt, eine Strecke horizontal wächst, um sich dann wieder aufzubiegen. Dann ist, wie ersichtlich, das Rhizom ein Sympodium. Solch ein Rhizom pflegt an den wagrechten Teilen Schuppenblätter, an den senkrecht wachsenden grüne Blätter zu tragen. Der Salomonssiegel, bei welcher Staude die Stellen, wo die jährlich absterbenden oberirdischen Teile der Sprosse abgegliedert werden, in Form einer siegelähnlichen Narbe an dem sympodialen Rhizom deutlich bleiben, führt daher diesen Namen (Fig. 39). Seltener kommt es vor, daß ein einziger seiner ganzen Länge nach wagrechter sproß das Rhizom bildet und grüne Blätter, außerdem Seitenzweige mit Blüten nach oben sendet. In diesem Fall ist das Rhizom ein Monopodium. — Wenn wir Sprosse, die unterirdisch leben, als geophil, solche, die oberirdisch leben oder nach dem Licht wachsen als photophil bezeichnen, so können wir bei einem sympodialen Rhizom offenbar sagen, daß seine Glieder zuerst geo-, dann photophil sind, während das monopodiale dauernd geophil, seine Seitensprosse aber photophil sind.

Wenngleich nun die Rhizome beliebte Schulbeispiele zur Erörterung des Unterschieds zwischen monopodial und sympodial gebauten Achsen sind, so kann doch die gleiche Fragestellung natürlich auch auf oberirdische Sprosse, z. B. die Zweige der Laubbäume angewendet werden, und da wird es den Laien wundern, zu hören, daß die scheinbar aus einem Monopodium bestehenden Langtriebe bei Weiden, Ulmen und vielen anderen Bäumen tatsächlich Sympodien sind, indem das jeweilige Ende des Jahrestriebes abstirbt

und der Trieb fortgesetzt wird durch eine weit obenstehende Seitenknospe (Fig. 40).

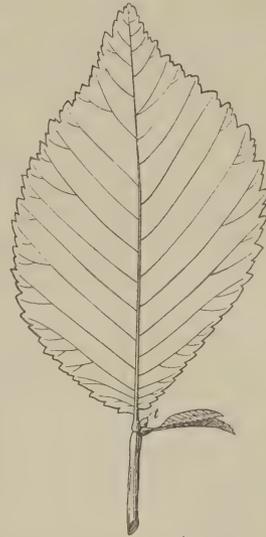
Da von Wachstumsrichtung die Rede war, sei an dieser Stelle noch darauf hingewiesen, daß manche Sprosse nicht die erforderliche Festigkeit haben, um die von ihnen angestrebte senkrechte Richtung beizubehalten. Soweit sie dies dadurch erreichen, daß ihr Sproß sich an Stützen emporwindet oder emporschlingt, nennt man sie bekanntlich Schlingpflanzen. Die Stengelspitze beschreibt Schraubenlinien in der Luft und kann auf diese Weise andere senkrechte oder schwach geneigte Zweige umschlingen, auf diese Weise in die Höhe gelangen, und so die Blätter und Blüten ans Licht bringen. Die nähere Analyse dieses Vorganges ist Sache der Reizphysiologie. Es sei noch erwähnt, daß Schlingpflanzen häufig eine dimorphe Ausbildung ihrer Sprosse zeigen, indem sie vermittels Langtrieben winden und an nicht windenden Kurztrieben ihre Blüten entwickeln. — Die Schlingpflanzen, wie Bohnen, Hopfen u. v. a., sind das erste Beispiel für „Lianen“, das wir angetroffen haben, weitere werden später folgen.

Schling-
pflanzen.

Wir kommen nun zu den umgebildeten Achsen. Wenn wir die normale Funktion von Achsen darin erblicken, daß sie die Blätter, die Ernährungsorgane des Pflanzenkörpers tragen sollen, so würden wir als „umgebildet“ solche Achsen bezeichnen, bei welchen andere Funktionen in den Vordergrund treten, ohne daß die ursprüngliche nun ganz ausgeschaltet zu sein brauchte.

Schon normale Achsen dienen oft zur Speicherung von Reservestoffen, so vor allem die Stämme der Bäume. Auch in Rhizomen haben wir schon Stengelgebilde kennen gelernt, welche der Reservestoffspeicherung neben anderen Funktionen, wie Überwinterung, Ausbreitung der Pflanze, dienen; Sprosse aber, bei welchen die Speicherung der Reservestoffe der eigentliche Lebenszweck ist, sind die Knollen, also dick angeschwollene, meistens unterirdische Stengelgebilde. Sie entstehen häufig aus der Hauptachse z. B. durch Anschwellung des Hypokotyls, so beim Alpenveilchen (*Cyclamen*), beim Rettich, beim Kohlrabi.

Hierher sind auch zu rechnen die Knollen der schon früher erwähnten *Myrmecodia*, die einen halben Meter lang werden können, ferner die des gleichfalls in Java beheimateten und gleichfalls epiphytischen *Hydnophytum*, welche aus den Hypokotylen hervorgegangen, einmal als Wasserspeicher dienen, sodann aber, da sie mit Hohlräumen durchsetzt sind, das Wasser auch von außen auffangen. Endlich beherbergen sie Ameisen, deren Kot die Pflanzen, die nicht wie viele andere Epiphyten Humus sammeln, düngt. —



Umgebildete
Achsen.

Fig. 40. Ein zu sympodialer Weiterentwicklung vorbereitetes, Mitte Juli gesammeltes Sproßende der Ulme. Der verkümmerte Endtrieb, von dem nur das basale Stück am Stamm zurückbleibt, ist nach rechts abgebogen. / Achselknospe des abgebildeten Blattes, welche die Stelle der Endknospe einnimmt, und in der nächsten Vegetationsperiode den Sproß fortsetzen wird. Nach WIESNER.

Knollen.

Als Wasserspeicher fungieren Stengelknollen auch bei anderen Epiphyten, so bei Orchideen, wie man in allen unseren Gewächshäusern sehen kann, ferner bei Xerophyten, unter denen sich Formen finden, deren Knollen lange Zeiten hindurch ohne Wasserzufuhr alljährlich austreiben können. Bei der Kartoffel werden sie, wie allbekannt, am Ende von unterirdischen Ausläufern gebildet.

Knollen können zwar mehrjährig sein, so die des Alpenveilchens, in der Mehrzahl der Fälle aber leben sie nicht einmal ein Jahr, indem sie zu Ende der einen Vegetationsperiode gebildet, zu Beginn der nächsten schon ausgesaugt werden. Für Ersatz wird dann je nach der Organisation der Pflanzen auf die verschiedenste Weise gesorgt. Beim Safran schwillt der Seitentrieb in der Achsel des obersten Laubblattes der Pflanze zur jungen Knolle an; da dieser Trieb nahe an der Knollenspitze steht, sitzt die junge Knolle auf der alten ausgesogenen darauf. Bei der Herbstzeitlose steht die neue Knolle neben der alten, das beruht darauf, daß sie in diesem Fall gebildet wird durch Anschwellung einer Seitenknospe, die seitlich am Grund der alten Knolle sitzt. Manche Knollen bestehen nur aus einem angeschwollenen Internodium, so von den schon erwähnten die des Alpenveilchens, der *Myrmecodia*, des Rettichs. Andere sind „mehrgliedrig“, d. h. aus mehreren Stengelgliedern hervorgehend, darum nicht nur an ihrer Basis oder Spitze sondern auch an den Längsseiten mit Schuppenblättern, wie die Kartoffel, oder Blattnarben, wie der Kohlrabi, besetzt; der Kohlrabi ist gleichzeitig ein Beispiel für eine oberirdische, epigäische Knolle, deren normale Ausbildung, wie Vöchting nachwies, an Lichtzutritt gebunden ist.

Sukkulente
Stämme.

Die wasserspeichernden Knollen, welche wir eben erwähnt haben, führen uns nun ganz unmittelbar über zu den umgewandelten Achsen, wie wir sie bei den Xerophyten, Pflanzen heißer Gegenden, mit fleischigen Stämmen, bei den sogenannten Stammsukkulanten finden. Wir brauchen an die allbekannten Kakteen und Wolfsmilchgewächse, die hierher gehören, nur kurz zu erinnern. Der Querschnitt dieser sukkulenten Stämme ist sehr verschieden, rund, polygonal, oder die fraglichen Gebilde sind abgeflacht wie bei vielen Opuntien; das ist eine Annäherung an die Form der Blätter, die darum wohl verständlich ist, weil bei solchen Gewächsen die Blätter reduziert sind oder ganz fehlen und der Stamm, der dementsprechend ja auch wegen des Chlorophyllgehalts seiner peripheren Gewebeschichten grün dem Auge erscheint, die Assimilation der Kohlensäure allein übernehmen muß. Solche flache Stämme sind phylogenetisch zweifellos von walzenförmigen herzuleiten; Opuntien schlagen im Dunkeln zur Jugendform zurück, indem sie walzenförmige Sprosse bilden. *Phyllocactus* hat in der Jugend vierkantige, späterhin zwei-

Phyllokladien.

kantige Sprosse. Aber auch bei anderen Pflanzen als Stammsukkulanten kommt es vor, daß die Blätter ganz fehlen und durch assimilierende Sprosse ersetzt werden, so beim Spargel, bei welchem gebüschelte, am Querschnitt runde Kurztriebe diese Funktion erfüllen. Solche Kurztriebe können bei anderen Pflanzen auch vollkommen abgeflacht sein und aussehen wie Blätter;

die Tatsache, daß sie ihrerseits an ihrer Fläche oder Kante Blättchen tragen, in deren Achseln die Blütenstrosse stehen, verrät aber, daß es flache Stengel mit begrenztem Wachstum sind. Man nennt sie Phyllokladien. Phyllokladien können mit Blättern und anderen Kurztrieben die Eigenschaft teilen, daß sie kurzlebig sind und abgeworfen werden (Fig. 41).

Im Anschluß hieran ist daran zu erinnern, daß jeder Stengel, soweit er grün ist, neben seiner Hauptfunktion auch assimiliert, und daß man in manchen Fällen beobachten kann, daß Pflanzen mit Blättern, die klein sind, sei es aus Gründen ihrer Organisation, sei es in Anpassung an heißes Klima, in welchem große Blattflächen versengt werden, als Ersatz dafür die Stengel lang, besenartig, auswachsen lassen, um so die assimilierende Fläche zu vergrößern, so der „Besenstrauch“.

Vielfach sind Sprosse in Ranken oder andere Kletterorgane umgebildet; man nennt Pflanzen mit solchen Organen auch „Sproßranker“. Mit H. Schenck können wir die sogenannten „Zweigranker“ als die stammesgeschichtlich jüngsten Sproßranker betrachten. Hier schlingen sich infolge ihrer Kontaktreizbarkeit Seitenzweige, die noch mehr oder minder vollständig beblättert sind, also nach



Sproßranker.

Fig. 41. Sproßende von *Phyllanthus speciosus* in $\frac{2}{3}$ der nat. Gr. *p* Phyllokladien, *n* ihre Tragblätter, *b* Blüten. Aus WIESNER nach SCHNEEVOGT.

unserer Definition noch nicht völlig umgebildet, da sie eben die typische Funktion der Sprosse, Blätter zu entwickeln, noch nicht aufgegeben haben, sondern offenbar erst auf dem Wege dazu sind, um Stützen. Diese Seitenzweige können ihrerseits wieder verzweigt sein; wir finden sie an tropischen Holzgewächsen. Viel genannt sind dann die „Hakenkletterer“, wiederum tropische Lianen mit blattlosen Seitenästen, die sich um Stützen krümmen, und sich sodann durch kräftiges Dickenwachstum in derbe Haken umwandeln. Vielfach sind es reizbar gewordene Blütenstandsstiele, die auch noch Blütenstände tragen können, so bei der bekannten Arzneipflanze *Uncaria Gambir*. — „Uhrfederranken“ nennt man spiralig in einer Ebene eingerollte, blattlose Ranken, die ebenfalls umgebildete Blütenstandsstiele sind. Die „Sproßfadenranken“ treffen wir z. B. bei der Passionsblume, bei welcher es sich um blattlose, unverzweigte, achselständige Seitenzweige handelt, die mit Berührungszreizbarkeit ausgestattet sind. Beim Wein sind sie verzweigt; die Rankenäste stehen in den Achseln kleiner Schuppenblätter, wodurch die Sproßnatur ohne

weiteres bewiesen wird. Hier stehen sie den Blättern gegenüber an denselben Stellen, an denen bei anderen Blättern Blütenstände stehen. Bekannt ist die Tatsache, daß beim wilden Wein u. a. die Ranken nicht schlingen, sondern Haftballen bilden, die sich an dicken Stützen, an Mauern, Felsen usw. festhaften können.

Sproßdornen.

Während Ranken die Pflanzen im Kampf ums Licht unterstützen, dienen die in Dornen umgebildeten Zweige — die „Sproßdornen“ — im Kampf gegen die Tierwelt. Sproßdornen haben also im wesentlichen dieselbe biologische Bedeutung wie die „Sondergebilde“, die jedermann als Stacheln bei der Rose, Brombeere usw. kennt. Sproßdornen trägt die Schlehe, der Weißdorn, Rotdorn, Kreuzdorn, Sanddorn und viele andere mehr. Beim Kreuzdorn stellt der jeweilige Hauptsproß sein Wachstum ein und läßt seine Spitze verdornen, bei der Schlehe ist es ein Seitensproß, dessen Blattachselständigkeits schon auf die Sproßnatur hinweist. Verzweigt sind die Dornen z. B. bei der in unseren Gärten häufig gezogenen Christusakazie. Dornen sind meistens der Assimilation nicht dienstbar und um diesen Ausfall an beblätterten Zweigen zu decken, sehen wir, daß bestimmte bedornete Pflanzen an den Dornen Seitenknospen zu blatttragenden Zweigen auswachsen lassen, so die Schlehe. Sodann kommt es vor, daß in derselben Blattachsel, in der die zum Dorn auswachsende Seitenknospe steht, noch eine andere Knospe angelegt ist, die zu einem beblätterten Zweig wird. Hier liegt also ein Fall vor, in welchem wir den biologischen Nutzen des Vorkommens solcher früher schon erwähneter „Beiknospen“ ohne weiteres einsehen. — Das Maß der Verdornung ist vielfach von den Standortsbedingungen abhängig; sie kann bei Kultur in feuchter Luft ausbleiben. Auch kann man durch experimentelle Eingriffe erzielen, daß Anlagen, die normalerweise verdornete Kurztriebe werden, zu beblätterten Langtrieben auswachsen. — Sehr beachtenswert ist es, daß der Kreuzdorn u. a. im Jugendstadium keine Dornen hat. Auch das zeigt an, daß die Verdornung eine sekundär erworbene Eigenschaft ist. Interessant sind die Vertreter der amerikanischen, mit dem Kreuzdorn verwandten Gattung *Colletia*; hier fallen die Blätter früh ab und die Assimilation muß dann ganz von dem verdorneten Sproßsystem übernommen werden. Bei einigen Arten sind die Dornen rund, bei anderen etwas abgeflacht. Bei *Colletia cruciata* sind sie aber stark abgeplattet, als Phyllokladien entwickelt; hier sind also die Sprosse gleichzeitig nach zwei verschiedenen Richtungen hin umgebildet.

Ausläufer.

Als letzter Typus umgebildeter Sprosse seien noch die Ausläufer genannt, bei welchen der Sproß die Funktion übernommen hat, für das Wandervermögen, gleichzeitig auch für die vegetative Vermehrung zu sorgen, Funktionen, die wir ja schon, wenngleich vielfach nur andeutungsweise, bei vielen Rhizomen antrafen. Es gibt unterirdische Ausläufer z. B. beim Moschus- oder Hexenkraut, bei der Kartoffel, beim Körnersteinbrech, beim Sumpfiest — die drei letztgenannten Pflanzen bieten gleichzeitig Beispiele dafür, daß Ausläufer Speicherknollen hervorbringen können —; oberirdische Aus-

läufer besitzen die Erdbeeren, die Fingerkräuter usw. Je länger ihre Internodien sind, um so größer ist das Wandervermögen der Pflanze. Im übrigen können solche Ausläufer sowohl monopodial als auch sympodial gebaut sein, im ersteren Falle bilden sie Seitenknospen, die sich adventiv bewurzeln und zu neuen Pflänzchen heranwachsen, im letzteren Falle stellt sich die Endknospe des Ausläufers selbst aufrecht und bewurzelt sich und der Ausläufer wird durch einen wagrecht weiterwachsenden Seitensproß fortgesetzt.

Die Ausläufer gehören zu denjenigen Organen der höheren Pflanzen, bei deren Verwendung als Versuchsobjekten die Wachstums- und Entwicklungsphysiologie besonders schöne Ergebnisse gewonnen hat. Unterirdische Ausläufer, z. B. die eben genannten des Hexen- oder Moschuskrautes wachsen, trotzdem sie am Querschnitt runde, radiäre Gebilde sind, nicht orthotrop, sondern stets senkrecht zur Schwerkraftsrichtung, wenn sie im Dunkeln sich befinden, gleichgültig welche Flanke nach oben gekehrt wird; werden sie aber beleuchtet, so wachsen sie orthotrop und zwar senkrecht nach unten in der Richtung der Schwerkraft und gelangen so wieder in ihr natürliches Medium, wie zuerst Stahl für das Moschuskraut nachwies. Die Wachstumsrichtung ist aber nicht nur von Außenbedingungen abhängig, sondern auch vom Entwicklungsstadium: Der Stengel der Keimpflanze der eben genannten Form wächst zunächst orthotrop nach oben, krümmt sich dann, um wie eine Wurzel senkrecht nach unten zu wachsen und schließlich im Boden horizontal zu wachsen. Auch kann man Ausläufer durch Beleuchtung veranlassen, zu senkrecht wachsenden Sprossen, die statt der diesen Ausläufern eigenen Schuppenblätter grüne Laubblätter tragen, sich umzubilden, die bei Verdunkelung wieder plagiotrope Ausläufer werden. Aber nicht nur durch Wechsel der äußeren Bedingungen kann die Gestalt von Ausläufern und ihren seitlichen Organen, sowie ihre Wachstumsrichtung abgeändert werden, auch als Folge von Korrelation können derartige Umbildungen erscheinen: unterirdische Ausläufer an den beiden oben genannten Pflanzen werden dann zu oberirdischen Laubsprossen, wenn die Pflanze ihrer Laubsprosse beraubt wird. Zu erinnern ist sodann auch hier an die früher erwähnten Versuche von Vochting, die die Frage beantworteten, unter welchen Bedingungen Anlagen von Seitensprossen der Kartoffel in Laubsprosse auswachsen, unter welchen sie zu Ausläufern bzw. zu Knollen werden. Diese flüchtigen Hinweise müssen an dieser Stelle genügen.

Wir haben versucht, durch die obigen Ausführungen uns ein Bild zu machen von der Ausgestaltung des Sprosses, soweit er im Dienst des vegetativen Lebens steht. Den Sproß der Blütenpflanzen als Träger der Fortpflanzungsorgane werden wir später noch kennen lernen.

Wenn wir nunmehr zu dem dritten „Grundorgan“, zu dem „Blatt“ übergehen, so wollen wir uns zuerst der verschiedenen an einem gewöhnlichen Laubblatt sichtbaren Teile, ihrer Ausgestaltung und ihrer Funktionen erinnern, dann einen Blick auf die Entwicklung der Blätter am Vegetationspunkt werfen, um endlich umgebildete Blattformen ins Auge zu fassen.

Blatt. —
Grund, Stiel,
Spreite.

Am Laubblatt unterscheiden wir den Blattgrund, den Blattstiel und die Blattspreite.

Blattgrund.

Was zuerst den Blattgrund anlangt, so ist das der Teil, mittels dessen das Blatt am Stengel ansitzt. In vielen Fällen bietet dieser Blattgrund gestaltlich keine Besonderheiten dar, in anderen Fällen kann er eigenartig ausgestaltet sein und bestimmte Funktionen übernehmen. So kennt jedermann den zu sogenannten Blattpolstern (Blattkissen) umgestalteten Blattgrund bei der Bohne, der Sinnpflanze und tausend anderen Pflanzen, bei welchen er ein wichtiges Bewegungsorgan vorstellt, das durch seine Gestaltsveränderungen bewirkt, daß die Blätter dieser Pflanzen dem diffusen Tageslicht ihre Fläche voll darbieten, daß sie sich bei zu starker Besonnung so stellen, daß das Licht nur ihre Kante trifft, daß sie nachts schlafen, d. h. sich nach oben oder unten zusammenlegen; daß die der Sinnpflanze und anderer auch auf Stoßreize hin zusammenklappen.

Blattscheide.

Bekannt ist sodann die Ausbildung des Blattgrundes als Scheide, die bei Gräsern und vielen anderen Monokotylen jedermann schon aufgefallen ist. Aus umeinandergelegten Blattscheiden, nicht aus Stengelorganen besteht das, was der Laie bei den Vertretern der Gattung *Musa*, jener bei uns so häufig als Blattpflanzen kultivierten Gewächse, denen wir die Bananen verdanken, als Stamm, der kundige Botaniker aber als Scheinstamm bezeichnet, — so übernehmen hier also die mächtig entwickelten Scheiden die Funktion von Stengelorganen. Bei den Gräsern dient die Scheide in erster Linie als Schutz für die von ihr umhüllten Halmpartien; damit nicht zwischen Halm und Scheide Wasser, von der Blattspreite herabfließend sich ansammeln und zu Fäulnisprozessen hier Veranlassung geben kann, ist an der Grenze zwischen

Ligula.

Scheide und Spreite ein kleines aufrechtes Häutchen, die sogenannte Ligula angebracht. Auch bei Dikotylen sehen wir die Scheide manchmal kräftig entwickelt, so bei Doldengewächsen, bei denen sie einen aufgeblasenen Sack bilden kann, in dem sich, anders als bei den Gräsern, Regenwasser ansammelt, so daß man bei diesen sowie auch bei anderen Pflanzen, z. B. der Karde, bei welcher der Blattgrund eines Blattes mit dem ihm gegenständigen zu einem Trichter verwachsen ist, die Ansicht ausgesprochen hat, daß dies Wasser und etwaige in ihm gelösten Teilchen wie Kot von Tierchen der Pflanze zugute kommen könnte, eine Ansicht, die sicher zutrifft für jene oft beschriebenen tropischen Epiphyten, deren Blätter in analoger Weise mit ihren verbreiterten Ansatzstellen sich zu einem Trichter zusammenschließen. In diesem Fall liegt also eine erwiesene Funktionsbereicherung des Blattgrundes vor. Sehr häufig ist der Blattgrund zu sogenannten Nebenblättern rechts und links vom Stiel ausgewachsen; diese unterstützen, falls sie am erwachsenen Blatt einigermaßen kräftig ausgebildet sind, die Blätter in ihrer Assimilationsfähigkeit, ja wir sehen sie in einigen Fällen die Assimilationsarbeit fast ausschließlich leisten. In anderen Fällen dienen die Nebenblätter, die sich frühzeitig ausbilden, als Schutzorgan für die noch nicht entwickelte Spreite, die im jugendlich zarten Zustand hauptsächlich des Schutzes gegen Austrocknung

bedarf. Bei den Feigenbäumen hat wohl jedermann die zu „Tuten“ umgebildeten Nebenblätter schon gesehen.

Wir kommen zum Blattstiel und erinnern uns zunächst daran, daß er oft fehlen kann. Dann sitzt die Spreite direkt dem Stengel an, oft mit breitem Grund, oder „stengelumfassend“ oder vom Stengel „durchwachsen“, oder „herablaufend“; auch „verwachsen“ können die Spreiten gegenständiger Blätter sein, Bezeichnungen, die fast jeder ohne weiteres versteht und aus seiner Jugendzeit, da er Herbarien anlegte, noch kennt. In den Fällen aber, in welchen der Stiel ausgebildet ist, dient er als wichtiges Organ, um die Spreite nicht nur am Stengel zu befestigen, sondern auch, in die richtige Lage zu bringen, dadurch daß er länger oder kürzer gestreckt ist, daß er sich krümmt oder dreht. Bei Blattrosetten kann man nicht selten hübsch beobachten, wie die Stiele der unteren Blätter länger sind als die der oberen und dadurch ihre Spreiten aus dem Schatten dieser „herausschieben“. So bei den auf dem Wasserspiegel schwimmenden Rosetten der Wassernuß. Auch die Behandlung der von uns schon genannten Anisophyllie gibt uns Gelegenheit, auf die Bedeutung der Blattstiellänge hinzuweisen. Definieren wir die Anisophyllie zunächst etwas genauer: so haben wir die Erscheinung bezeichnet, daß Blätter, die am Stengel auf gleicher oder annähernd gleicher Höhe stehen, verschieden groß ausgebildet sind. Sie ist entweder für alle Sprosse einer Pflanze kennzeichnend, so für viele Arten der schon gelegentlich anderweitiger organographischer Betrachtungen genannte *Selaginella*, an deren Stengel wir zwei Reihen kleinerer Ober- und größerer Unterblätter finden (Fig. 34), — meist sind aus Beleuchtungsgründen die nach unten stehenden Blätter anisophyller Sprosse größer als die nach oben fallenden. Von lateraler Anisophyllie spricht man dann, wenn nur die plagiotropen Äste sie zeigen, die am besten bekannten Beispiele dafür sind Bäume mit dekussierter Blattstellung. Hier, übrigens auch bei Gewächsen mit spiraliger Blattstellung ist zu beobachten, daß die nach unten stehenden Blätter in jeder Hinsicht größer sind und — darauf eben wollten wir in diesem Zusammenhang hinweisen — auch die Blattstiele länger. So sehen wir hierin eine Anpassung an Beleuchtungsverhältnisse; bedingt wird sie aber bei den genannten Bäumen durch die Schwerkraft, und zwar schon während die Blätter noch in der Knospe eingeschlossen sind. Dreht man eine Knospe eines solchen Baumes um 180 Grad, so wird, wie Nordhausen fand, erst in der nächsten darauffolgenden Vegetationsperiode die volle Umkehrung der Anisophyllie erreicht werden; sie ist zwar schon an den jugendlichen Blattanlagen ausgeprägt, aber nicht inhärent geworden. Doch kehren wir zum Blattstiel zurück, so sehen wir in manchen Fällen, daß seine Anheftung an die Spreite für das Blatt von großer biologischer Bedeutung sein kann; allbekannt sind die schildförmigen Blätter; wenn wir diese Ausbildung, bei welcher also der Stiel nicht am Rand, sondern unter der Fläche der Spreite ansitzt, in manchen Fällen vorläufig als Organisationseigenart hinnehmen müssen, können wir doch in anderen Fällen, so bei Schwimmblättern diese Ausbildung als vorteilhaft verstehen. In einigen Fällen ist bei Schwimm-

Blattstiel als
Schwimmorgan
oder
Wasserspeicher.

Phyllodium.

pflanzen der Stiel dieser Lebensweise derart angepaßt, daß er aus lockerem Gewebe besteht und aufgeblasen ist, so als Schwimmorgan fungiert. Bei bestimmten Epiphyten des tropischen Regenwalds dient er als Wasserspeicher. Endlich ist noch zu erwähnen die Ausbildung des Stiels als „Phyllodium“. Das am häufigsten dafür genannte Beispiel bieten viele, nämlich die sog. „phyllodinen“ Akazien (Fig. 42). Die Keimpflanzen dieser oft genannten Gewächse haben doppeltgefiederte „bipinnate“ Blätter an Stielen, die auf dem Querschnitt annähernd rundlich sind, die erwachsenen Pflanzen zeigen aber Blätter, die größtenteils nur aus Stielen, die in vertikaler Richtung abgeflacht sind,

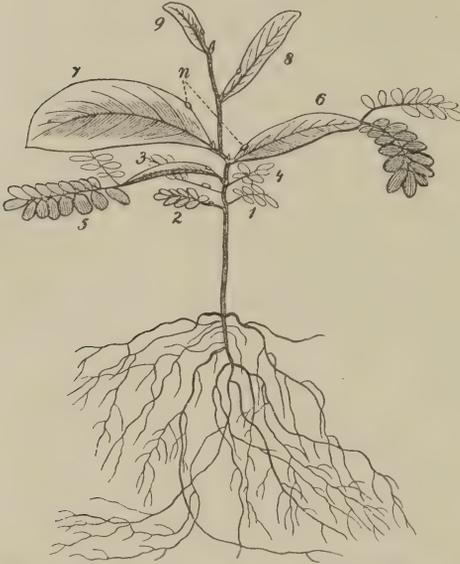


Fig. 42. Keimpflanze einer phyllodinen Akazie. Die Primärblätter 1—4 sind entwickelt wie bei anderen *Acacia*-Arten, 5—6 Übergänge zur Phyllodienbildung, 7—9 Phyllodien. n Nektarien. Nach STRASBURGER.

bestehen; dazwischen findet man alle möglichen Übergangsformen mit mehr oder minder verkümmerten Blattspreiten. Die eigenartige Umbildung, die in der Phyllodienbildung gipfelt, ist eine Akkomodation an heiße Standorte, in denen die Unterdrückung zarter Blattgebilde und gleichzeitig senkrechte Stellung der Assimilatoren biologisch wenigstens begreiflich ist. Zweifellos stammen die phyllodinen Akazien von bipinnaten ab, und so dürfen wir sagen, daß die Ontogenie der ersteren ihre Phylogenie wiederholt. Nach L. Diels ist dieser Schluß allerdings nicht allgemein gültig; denn es können auch umgekehrt phyllodine Akazien wieder zu Stammeltern von bipinnaten werden, dann nämlich, wenn erstere, vielleicht durch klimatische Bedingungen veranlaßt, schon blühreif werden, ehe sie Phyllodien ausbilden, und wenn diese Erscheinung bei ihren Deszendenten erblich fixiert wird. — Daß nicht selten auch bei Pflanzen unserer Heimat der Blattstiel assimilatorische Funktion in beträchtlichem Umfang übernehmen kann, lehrt uns der Anblick geflügelter Blattstiele.

Auch in anderer Hinsicht kann ein wohl entwickelter, langer Blattstiel von Nutzen sein: Er bildet einen „langen Hebelarm“, vermittels dessen die Blätter leichter den Windstößen, Regengüssen und Hagelschauern ausweichen können, um gleich nachher stets wieder in die richtige Lage zurückzuschellen. Oft beschrieben ist die eigenartige, seitliche Abflachung der Espenlaubstiele, welche bewirkt, daß die Blattflächen im Winde „zittern“; so wird die Transpiration gesteigert und damit die Zufuhr von Nährsalzen aus dem Boden erhöht.

Blattspreite.

Wenden wir uns nun der Blattspreite zu, so können wir in die große Formenmannigfaltigkeit, die sich uns hier bietet, ganz unmöglich tief eintauchen mit unserer Darstellung. Zuerst sei daran erinnert, daß in der über-

großen Mehrzahl der Fälle die Spreite — wie ja auch der Stiel — ein dorsiventrales Gebilde ist. In den Fällen, in welchen im Gegensatz zur Regel Ober- und Unterseite der Blätter gleich oder fast gleich gestaltet sind, redet man von isolateralen Blättern. Ganz selten sind Blätter radiär wie die vieler Binsen. Im allgemeinen können wir an der Spreite die Nerven und das grüne Blattgewebe unterscheiden; die ersteren dienen der Festigung der Spreite und sind Leitungsbahnen für die Stoffe, die von der Pflanze her ins Blatt strömen, sodann für diejenigen, welche im grünen, durchleuchteten Blattgewebe gebildet, wieder der Pflanze zugute kommen, und häufig, aber keineswegs immer können wir die Ausgestaltung des Blattes im Zusammenhang mit seiner eben kurz geschilderten Aufgabe im Haushalt der Pflanze verständlich machen.

Auf die verschiedenen Formen der Blattspreite, die Ausgestaltung des Randes und andere Dinge, die beim „Pflanzenbestimmen“ eine so große Rolle spielen, hier einzugehen, würde für uns bedeutungslos sein; auch auf die Tatsache, daß es einfache und geteilte, „verzweigte“ Blattspreiten gibt, sei hier nur kurz hingewiesen. Betreffs der Nervatur wollen wir lediglich soviel bemerken, daß nach Potonié, der sich auf die Entwicklung der Pflanzenwelt stützt, die primitivste Form der Aderung, die wir heute noch bei Farnen und auch der Gymnosperme *Ginkgo* antreffen, die „Fächeraderung“ ist: vom Blattstiel her treten in die Spreite lauter gleich starke Adern ein, um sich unter wiederholter Gabelung und fächerartiger Auseinanderbiegung nach dem Rande zu erstrecken. Es schließt sich an die „Flußsystemaderung“, bei welcher wir Hauptnerven mit seitlichen Nerven verschiedener Ordnung haben, ohne daß aber seitliche Anastomosen zwischen ihnen zu beobachten wären. Höher steht dann die sogenannte „Maschenaderung“, endlich die Doppelmaschenaderung, bei welchen durch seitliche Verbindungen eine möglichst vollkommene „Berieselungs“- und „Entriesselungsanlage“ geschaffen und außerdem auch der mechanische Zweck der Nervatur, die Spreite auszuspannen, recht vollkommen erreicht wird. Auf weitere biologisch verständliche Besonderheiten, starke Ausbildung der Nervenverbindungen längs des Randes, um das Einreißen zu verhüten usw., sei nur hingewiesen; ferner darauf, daß große Blätter, wie das der Banane, umgekehrt derart gebaut sind, daß die Spreite zwischen den Fiedernerven erster Ordnung durch Wind oder Regen leicht zerrissen werden kann, ohne daß das Blatt wesentlichen Schaden nimmt; so erreicht die Pflanze dasselbe, was andere Pflanzen durch Ausbildung verzweigter Spreiten erzielen. Bei Palmen findet das Zerreißen der ursprünglich einheitlichen Blattfläche während der Entwicklung des Blattes aus inneren Gründen statt.

Im übrigen wird die Gestalt der Blattspreite beherrscht von dem Prinzip möglicher Oberflächenvergrößerung, das aber nicht übertrieben wird, da es sonst zu Schädigungen der Pflanze führen könnte. Dies Prinzip ist, wie wir schon am Eingang unserer Betrachtungen gehört haben, deshalb so wichtig, weil nur bei großen Oberflächen die Kohlensäure für die Assimilation in ge-

Nervatur.

Bauprinzipien
der Spreite

nügender Menge dem Blattgewebe zugeführt werden kann. Bei Pflanzen feuchter, nicht zu stark besonnener Standorte kann es ungetrübt in die Erscheinung treten, damit das Blatt genügend Licht auffangen kann, damit es ferner genügend Wasser verdunstet und der dadurch unterhaltene Transpirationsstrom die Pflanze mit zureichenden Mengen von Nährsalzen versorgt. An heißen, trockenen Standorten aber tritt, wie allbekannt, das Prinzip in Konkurrenz mit dem anderen, durch mehr massige Entwicklung der Spreite eine allzu große, schädliche Wasserabgabe zu verhindern. Abgesehen von der Gestalt ist auch die Stellung der Spreite im Raum von Bedeutung: an feuchten, schattigen Orten kehrt die Spreite ihre volle Fläche dem Lichte zu, an sehr trockenen aber können wir häufig Kantenstellung beobachten; so wird zu starke Erwärmung verhindert. Beleuchten wir das nun etwas näher und beginnen wir mit der Abhängigkeit der Blattgestalt und Blattrichtung vom Licht.

Blattspreite und
Beleuchtungs-
bedingungen.

Bei bestimmten Pflanzen hat man den Eindruck, daß weder Gestalt noch Stellung der Blätter in wesentlichem Maße von den Beleuchtungsverhältnissen abhänge; so kann man bei Gräsern, Seggen, Binsen usw., sofern sie an hellen Stellen wachsen, ja wohl sagen, die steile Stellung ihrer Blätter sei eine Anpassung an die Beleuchtungsbedingungen, doch hat man nicht den Eindruck einer Anpassung, sondern höchstens den eines Angepaßtseins, die Stellung der Blätter, möchte man fast sagen, ist „von selbst“ die richtige, d. h. sie ist Folge der Organisation. Gleiches gilt, wenn Pflanzen mit reitenden Blättern, wie Schwertlilien, bei welchen also die Spreite senkrecht statt wagrecht an den Blattgrund angeheftet ist, an sonnigen Plätzen stehen. Das Gegenstück solcher Blätter sind die Rosettenblätter, die, dem Boden flach aufliegend, das volle Oberlicht ausnutzen. Diese Ausnutzung ist in vielen Fällen um so schöner zu beobachten, als Rosettenblätter häufig um so breiter sind, je kleiner die Zahl der Geradzeilen, in denen sie stehen. (Vgl. ob. Phyllotaxis) In Gegensatz zu den eben berührten treten solche Gewächse, welche durch nachträgliche Stellungsveränderungen günstige Lichtlage erzielen; die berühmtesten sind die viel besprochenen, vorhin schon genannten Kompaßpflanzen mit ihren vertikal sich stellenden Spreiten, die nur der Früh- oder Spätsonne ihre Flächen darbieten. Derartige Blätter sind im höchsten Grad photometrisch, wie Wiesner solche nennt, die eine bestimmte „Lichtlage“ einnehmen im Gegensatz zu den aphotometrischen. Als vollkommen aphotometrisch werden u. a. die Kiefernadeln bezeichnet.

Photometrische
und
aphotometrische
Blätter.

Unter den photometrischen Blättern unterscheiden wir mit Wiesner panphotometrische, welche sich derart einstellen, daß sie nicht nur diffuses Licht, sondern auch Sonnenlicht mit ihrer Fläche abfangen, und die euphotometrischen, die ihre Fläche so stellen, daß sie möglichst viel diffuses Licht empfängt; wir erwähnen das hier, um darauf hinzuweisen, daß man eben bei den letzteren, die besonders im Waldesschatten oder anderen, ähnlichen Orten vorkommen, ganz besonders schön manche Eigenarten der Gestalt mit der Tatsache sich erklären kann, daß Flächen geschaffen werden, die möglichst viel

Licht auffangen und ausnützen sollen. Assymetrische Ausgestaltung der Blattfläche, eigenartige, gegenseitige Stellung der Teile eines zerteilten Blattes, kombiniert mit den früher besprochenen Wachstumserscheinungen, Drehungen von Blattstielen und Internodien, Anisophyllie usw. bedingt, daß eine große assimilierende Fläche geschaffen wird, ein Blattmosaik, wie wir es früher nannten, das von Wind und Wetter nicht erst in Scherben geschlagen werden kann, weil es selbst schon aus vielen Teilstückchen besteht. Zu erinnern ist an dieser Stelle daran, daß die Lichtlage vielfach erst in einem gewissen Entwicklungsstadium eingenommen wird. So werden die Blätter der Tropenbäume zunächst, wie man sich im Anschluß an Treub recht bezeichnend auszudrücken pflegt, „ausgeschüttet“, d. h. sie hängen zunächst noch, wenn sie ihre definitive Größe schon erreicht haben, schlaff an schlaffen Stielen herab, erst nach einiger Zeit findet die Ausbildung des Chlorophyllapparates statt, und dann nehmen sie ihre Lichtlage ein, indem Stiel und Spreite ihre Festigungseinrichtungen ausbilden. — Bei den panphotometrischen Blättern, welche auch das direkte Sonnenlicht nicht scheuen, finden wir nicht in gleich ausgeprägtem Maße diese Ausbreitung der Spreite in möglichst ebener Fläche. In Gegensatz zu diesen Blättern mit sogenannter fixer Lichtlage treten die oben schon erwähnten, welche mit Hilfe von Gelenken sich jeweils in die ihnen zusagende Lichtlage bringen.

Daß auch die Ausbildung der Blattoberfläche den Lichtgenuß der Blätter reguliert, zeigt die bekannte Erscheinung, daß Blätter sonniger Standorte vielfach durch ihre glänzende Oberfläche viel von dem auf sie aufstrahlenden Licht zurückwerfen — es sei an die „Glanzlichter“ der Blätter in den Tropen erinnert —, Schattenpflanzen umgekehrt häufig mit matter, „sammetartiger“, viel Licht absorbierender Oberfläche ausgerüstet sind. Auch sei auf die Behaarung, die besonders bei Pflanzen sonniger Orte mächtig entwickelt sein kann, hingewiesen. Vergleicht man Sonnen- und Schattenblätter ein und derselben Pflanze, so zeigt sich ganz im allgemeinen, daß die ersteren derber gebaut, von größerer Dicke sind als die letzteren.

Werfen wir nun einen kurzen vergleichenden Blick auf Blattgestalten trockener und feuchter Standorte, auf sogenannte xerophile und hygrophile Blätter, so ist es ohne weiteres klar, daß sich der Begriff xerophiles Blatt häufig mit dem Begriff Sonnenblatt, der Name hygrophiles Blatt mit Schattenblatt decken wird. So sehen wir denn auch beim hygrophilen Blatt mächtige Flächenentwicklung, dünnen Querschnitt, beim Blatt der Xerophyten umgekehrt Reduktion der Oberfläche verbunden mit anderen zweckentsprechenden Einrichtungen. Diese xerophilen Blätter sind entweder Organisationsmerkmale, so bei den Nadelhölzern, oder aber nachträglich erworbene Anpassungen an trockene Standorte, so bei denjenigen Mono- oder Dikotylen mit solcher Blattform, bei deren Vorfahren wir Blätter mit größerer Flächenentwicklung anzunehmen haben. Daß solche xerophile Blätter von anderen mit größerer Flächenentwicklung abzuleiten sind, kann auch daraus entnommen werden, daß letztere häufig an der Jugendform von Xerophyten

Blattoberfläche.

Sonnen- und Schattenblätter.

Xerophile Blätter.

noch auftreten. Falls dies der Fall ist, kann man durch Kultur im feuchten Raum erzielen, daß auch an den älteren Pflanzen nicht xerophil ausgebildete Blätter wieder auftreten. Von besonderen gestaltlichen Anpassungen dürfen wir bei den xerophilen Blättern auf die nicht seltene Umrollung des Blatt-
 Rollblätter. randes hinweisen, auch auf die Tatsache, daß wir wirkliche Rollblätter kennen, die bei feuchter Witterung flach sind, bei trockener aber eingerollt.

Hygrophile
Blätter.
Träufelspitze.

Als Anpassungserscheinungen hygrophiler Blätter sei auf die so häufig erwähnte „Träufelspitze“ hingewiesen, welche bedingt, daß das Regenwasser schnell abläuft und die Spreite trocken gelegt wird. Zumal im feuchten Tropenwald findet man diese lang ausgezogene Spitze des Blattes häufig, die dann in ihrer Funktion durch die schon erwähnte, sammetartige Ausgestaltung der Oberfläche unterstützt wird. Ombrophil können wir mit Wiesner solche Blätter des Regenwaldes nennen im Gegensatz zu den ombrophoben, denen solch feuchtes Klima nicht zusagt, weil ihnen die eben genannten Einrichtungen abgehen. Mit der Wasserökonomie steht sodann die Ausbildung des Blatt-
 erwähnte „Träufelspitze“ hingewiesen, welche bedingt, daß das Regenwasser schnell abläuft und die Spreite trocken gelegt wird. Zumal im feuchten Tropenwald findet man diese lang ausgezogene Spitze des Blattes häufig, die dann in ihrer Funktion durch die schon erwähnte, sammetartige Ausgestaltung der Oberfläche unterstützt wird. Ombrophil können wir mit Wiesner solche Blätter des Regenwaldes nennen im Gegensatz zu den ombrophoben, denen solch feuchtes Klima nicht zusagt, weil ihnen die eben genannten Einrichtungen abgehen. Mit der Wasserökonomie steht sodann die Ausbildung des Blatt-
 randes im Zusammenhang, da auf dessen Zähnen häufig Wasserdrüsen, Hydathoden, stehen, durch die Wasser ausgepreßt wird. Bestimmte Ausgestaltungen des Blattrandes hat man übrigens auch als Schutzmittel gegen Tierfraß zu deuten versucht.

Hydrophile
Blätter.
Tauchblätter.

Hier schließen sich dann die „hydrophilen“ Blätter an, die Blätter von Wasserpflanzen. Am charakteristischsten dem Medium Wasser angepaßt sind begreiflicherweise die Tauchblätter, die ganz submers wachsen. Solche zeigen vielfach eine sehr große Oberfläche infolge von weitgehender Zerteilung der Fläche, sogenannte Kiemenblätter, in anderen Fällen sind es bandförmige, lange Gestalten oder auch sehr dünne Flächen, die in ihrer äußeren Form mit Salatblättern verglichen werden. Die Ausbildung kann als nützlich betrachtet werden, indem solche Blätter aus dem Wasser Kohlensäure und andere Nährstoffe in großer Menge aufnehmen können.

Gitterblätter.

Besonders interessant sind die Tauchblätter ausgestaltet, nämlich als sogenannte Gitterblätter, bei verschiedenen Arten der mit unseren Laichkräutern entfernt verwandten Gattung *Aponogeton*, z. B. der danach so genannten Art *A. fenestralis*, bei welcher die ganze Blattfläche ein feines Gitterwerk vorstellt. Vielleicht liegt hier ein biologisches Analogon vor zu jenen früher genannten Algen, *Agarum* und anderen Formen, deren flächenförmiger Thallus durchlöchert ist.

Heterophyllie
bei Wasserpflanzen.

Bei Wasserpflanzen können die eben erwähnten, stark zerteilten submersen Blätter vereint vorkommen mit Schwimmblättern oder Luftblättern, manchmal auch mit Schwimm- und Luftblättern zusammen (Fig. 43); auch gibt es andere Wassergewächse, bei welchen nur Schwimm- und Luftblätter sich zeigen. Jedenfalls haben wir hier die schönsten, mannigfachsten Beispiele für Heterophyllie. Man kann mit Goebel die zuerst erscheinenden submersen Blätter auch als Jugendblätter den Folgeblättern entgegenstellen und sagen, daß sie Hemmungsbildungen sind im Vergleich mit den anderen Blättern,

insofern als ihre Anlagen durch das Wasser verhindert werden, sich in der Weise, wie sie es bei Luftzutritt getan haben würden, weiter zu entwickeln, und zwar Hemmungsbildungen, bei denen sich gleichzeitig in der Ausbildung der zerteilten Spreite ein Fortschritt in anderer Richtung, und zwar ein für die Pflanze nützlicher zeigt.

Jugendformen, von denen wir eben ein Beispiel vor uns hatten, sind wir ja früher schon begegnet: Ein Sproß kann sich an einer jugendlichen Pflanze durch andere Blattstellung, durch andere Querschnittsform von dem Sproß der erwachsenen Pflanze unterscheiden; bei den phyllodinen Akazien ist es wie auch bei den soeben behandelten Wasserpflanzen die Heterophyllie, welche den Unterschied der Jugendform gegenüber der Gestalt der älteren Pflanze ausmacht. Doch brauchen wir eigentlich nicht so weit zu suchen, um Beispiele für diese Erscheinung zu finden: jeder Keimling ist infolge der eigenartigen Gestalt der Keimblätter ebenfalls heterophyll; aber auch wenn wir von Keimblättern absehen, können wir feststellen, daß die auf die Keimblätter folgenden Blätter, die sogenannten Primärblätter anders und zwar einfacher aussehen als die Folgeblätter; sie können sogar auf kleine Schuppen reduziert sein. Nordhausen zeigte ganz neuerdings, daß an Laubhölzern die unteren Laubblätter jedes Sprosses „selbst bei heller Beleuchtung mehr oder minder den Stempel des Schattenblattes tragen“ im Vergleich mit den höherstehenden Laubblättern. Bei solchen Pflanzen, die im erwachsenen Stadium durch Reduktion der Blätter ausgezeichnet sind, bei denen z. B. die Blätter verdornen und der Stengel die Assimilation übernimmt, oder in analogen Fällen, kann es vorkommen, daß auf die Keimblätter und die eigentlichen Primärblätter zuerst noch Blätter folgen, welche normal entwickelt sind, und auf diese erst die zu Dornen reduzierten. Wenn man hier die normal entwickelten Blätter mit zu den Jugendblättern zählen will, sind sie vollkommener entwickelt als die der älteren Achsen, in Wirklichkeit sind sie aber eben die „eigentlichen“ Blätter und die der erwachsenen Pflanze rückgebildet.

Einen besonders interessanten Fall von Heterophyllie zeigt der Efeu. Die kletternden Sprosse haben drei- oder fünflippige Blätter; die an diesen stehenden, nicht kletternden Blüten sprosse aber elliptische, nicht gelappte. Betrachtet man Keimpflanzen, so sieht man, daß deren Primärblätter nicht gelappt und elliptisch sind wie die am Blüten sproß. Diese Blattform ist also die phylogenetisch ältere, die gelappte aber nachträglich mit der kletternden Lebensweise erworben. Auch bei Nadelhölzern kann man aus der Ontogenie ein Stück Phylogenie ablesen: Die Jugendformen der mit Schuppenblättern ausgestatteten Lebensbäume haben Nadeln, d. h. die Blattform, die ihren Aszen-

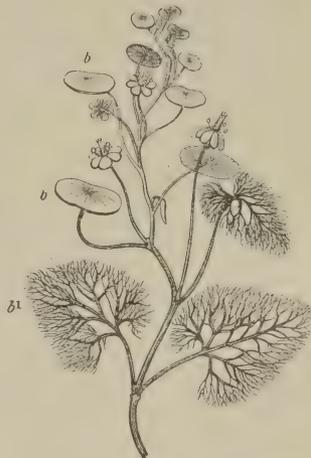


Fig. 43. Ein Zweig des Seerosengewächses Cabomba. δ Luft- bzw. Schwimmblätter, δ^1 Tauchblätter. Aus WIESNER nach BAILLON.

Heterophyllie
beim Efeu.

Heterophyllie bei
Nadelhölzern.
Fixierte
Jugendformen.

dentem zu eigen war. Für den Gartenliebhaber wie für den theoretischen Morphologen gleich interessant ist die Erscheinung, daß Stecklinge der Jugendform dieser Lebensbäume, welche noch Nadelblätter haben, diese dauernd beibehalten, man kann die Jugendform „fixieren“. Für Stecklinge von Blüten sprossen des Efeus gilt dasselbe; sie wachsen zu Efeubäumen heran. — Alle diese Beispiele für Heterophyllie sind offenbar Sonderfälle jener heteroblastischen Entwicklung, welche wir früher u. a. bei den Armleuchteralgen, beim Moosgametophyten, unter den Blütenpflanzen bei den phyllocladinen Akazien schon kennen gelernt haben. Da die verschiedenen Altersstadien solcher Pflanzen durch verschiedene Gestaltung ausgezeichnet sind, schlägt L. Diels vor, diese Heteroblastien unter dem Begriff der „Heteromorphie“ (ἡλικία, Alter) zusammenzufassen.

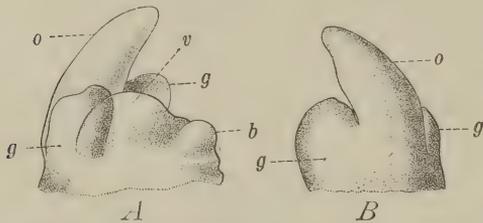


Fig. 44. Blattentwicklung bei der Feldulme. A: v Scheitel des Stammes, b jüngste Blattanlage in Form eines noch ungliederten Höckers. Die Anlage des nächstälteren Blattes gegliedert in Blattgrund (g) und Oberblatt (o). B: Die Anlage des älteren Blattes schräg von außen gesehen. Vergr. 58. Nach STRASBURGER.

Die ganze Ontogenie, die Gestaltung ihrer einzelnen Phasen und ihre Aufeinanderfolge ist aber wandelbar unter dem Einfluß der Lebensbedingungen und wir haben oben bei Besprechung der phyllocladinen Akazien schon gehört, daß nicht alle Phasen der Heterophyllie durchlaufen werden müssen, vielmehr die Ausbildung der Folgeblätter unter Umständen unterbleiben kann, dann z. B., wenn schon die Jugendformen blühreif sind.

Beachtenswert ist der durch Goebel geführte Nachweis, daß die Jugendblätter bestimmter Pflanzen bei schwacher Beleuchtung, die zur Ausbildung der späteren Blätter nicht ausreicht, sich entwickeln können und daß man durch schwache Beleuchtung der erwachsenen Pflanze diese dazu veranlassen kann, wiederum Jugendblätter zu bilden. So sieht man, daß die Reihenfolge: Jugendblätter, Folgeblätter, keine der Pflanze unbedingt inhärente ist, sondern die Blattausbildung unter dem Bann der äußeren Bedingungen steht. In ganz gleicher Weise kann man übrigens auch bei heterophyllen Wasserpflanzen die Blattanlagen, je nachdem man sie in Luft oder in Wasser heranwachsen läßt, zu Luft- oder Wasserblättern werden lassen.

Heterophyllie
epiphytischer
Farne.

Auf einige besonders beachtenswerte Fälle von Heterophyllie, bei Epiphyten des tropischen Regenwaldes, sei schließlich hingewiesen: Bestimmte Farne bilden, mit ihren Sprossen am Stamme eines Stützbaumes emporkletternd, abwechselnd Blätter aus, die als Assimilatoren (und auch zur Bildung der Sporen) dienen, und andere, sogenannte Nischenblätter, hinter denen sich Humus ansammelt. Bei anderen Formen werden statt der Nischenblätter fest an dem Stützbaum anliegende „Mantelblätter“ gebildet, die, sich dicht übereinander legend, vermodern und so selbst zu Humus werden.

Entwicklung
des Blattes.

Nachdem wir uns über die Teile des Blattes, Grund, Stiel, Spreite in großen Zügen unterrichtet haben, wollen wir einen kurzen Blick auf die Ent-

wicklung des Blattes werfen (Fig. 44 u. 45.) Soviel wissen wir schon, daß Blätter am Vegetationspunkt in streng akropetaler Reihenfolge als Höcker angelegt werden. Diese Höcker, wir folgen einer von Warming gegebenen Darstellung, wachsen nun zuerst gleichmäßig oder aber an ihrer Spitze in bevorzugter Weise, hierauf zeigt sich eine Teilung der Anlage in zwei Teile, den Blattgrund und das sogenannte Oberblatt. Nun wächst zuerst der Blattgrund am kräftigsten weiter, hierauf findet die Ausmodellierung der Spreite statt, in einer übrigens sehr verschiedenartigen Weise. Wie Fig. 45 zeigt, werden bei gefiederten Blättern die Abschnitte der Spreite in akropetaler Folge angelegt. Meist „eilt“ die Blattspitze in ihrer Entwicklung der Spreite „voraus“; ganz besonders auffallend bei tropischen Lianen, bei denen man mit Raciborski von einer „Vorläuferspitze“ spricht. — Die Ausbildung des Stiels erfolgt zuletzt, es bleibt also zwischen Grund und junger Spreite eine interkalare Wachstumszone erhalten; dies ist ein Merkmal in der Entwicklung, worin sich die Blätter von den nicht interkalaren, sondern durch Spitzenwachstum sich verlängernden

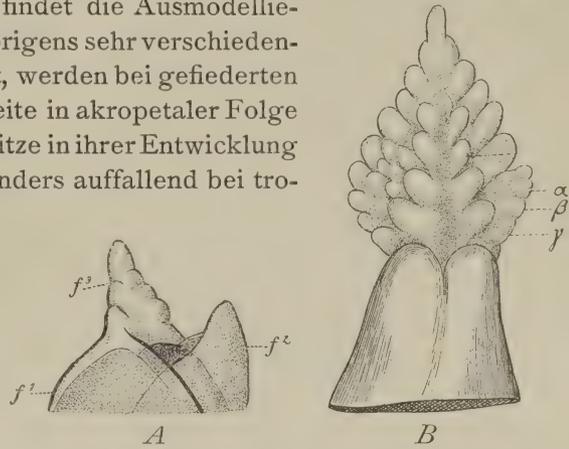


Fig. 45. Fennel. *A* Sproßspitze mit den drei jüngsten Blättern. f^1 noch ungeteilt, durch die Scheide von f^2 hindurch sichtbar. In f^2 ist die Trennung von Blattgrund und Oberblatt erfolgt. In f^3 werden die Seitenteile akropetal angelegt. *B* Das sechst-jüngste Blatt: Scheide etwa ebensogroß als die Spreite. Die Abschnitte der Spreite entstehen akropetal. α ist jünger als β , β jünger als γ . Aus WARMING nach OERSTED.

Interkalarwachstum der Blätter.

Achsenorganen unterscheiden. Da nun der Blattstiel selbst da, wo er mächtig entwickelt ist, nicht unbegrenzt in die Länge wächst, besitzen die Blätter, wie allbekannt, ein begrenztes Wachstum, wiederum im Gegensatz zu den Achsenorganen, die ein theoretisch unbegrenzt Wachstum besitzen. Freilich, Übergänge sind auch hier vorhanden, erinnern wir uns doch, daß auch Achsen, vorwiegend Kurztriebe, „aus inneren Gründen“ auf einer gewissen Entwicklungsstufe stehen bleiben.

Auch in der Lebensdauer erinnern Blätter vielfach an Kurztriebe; wie diese haben sie eine meist nur ziemlich kurze Lebensdauer; für die gewöhnlichen Blätter ist es unnötig, darauf noch besonders hinzuweisen, aber auch die sogenannten immergrünen Blätter dauern im allgemeinen nicht so lange aus als die Achsen, die sie tragen; die Fichtennadeln, die etwas über zehn Jahre alt werden können, sind wohl die am längsten lebenden immergrünen Blattorgane. Warming weist darauf hin, daß eine Pflanze, deren Blätter ebenso alt werden als die Pflanze selbst, die eigenartige südwestafrikanische Wüstpflanze *Welwitschia mirabilis* ist. Hier trägt der aus dem Hypokotyl hervorgehende, rübenartig geformte Stamm an seinem oberen Rand nur zwei gegenständige Blätter, die mittels einer basalen Wachstumszone dauernd in die Länge wachsen, während die Blattspitzen allmählich absterben. Bei dem oben (S. 257) erwähnten *Streptocarpus* wird das Blatt gleichfalls so alt, wie die ganze Pflanze.

Lebensdauer der Blätter

Blätter
mit Spitzen-
wachstum.

Einen sehr eigenartigen Ausnahmefall von der Regel, daß die Blätter interkalar wachsen, bilden, abgesehen von vereinzelt Samenpflanzenblättern, die Farnwedel, bei welchen die spiralig eingerollte Spitze wächst. Die seitlichen Ausgliederungen werden streng akropetal angelegt. Das Spitzenwachstum kann mehrere Jahre dauern, die Wedel können bei bestimmten Formen außerordentlich lang werden; auch können ganz wie bei Achsen Perioden des Wachstums und solche der Ruhe miteinander abwechseln. Es deutet das darauf hin, daß die Farne ein phylogenetisch alter Typus sind, bei welchem der Unterschied zwischen Blatt und Achse noch nicht so durchgreifend ist wie bei den Samenpflanzen; es zeigt also, daß der Unterschied zwischen Blatt und Achse sich erst allmählich herausgebildet hat, und daß es falsch ist, von einer vollkommenen Wesensverschiedenheit beider zu sprechen, zwischen denen es keine Übergänge geben könne.

Farnwedel
als Ausläufer.

Es sei in diesem Zusammenhange auf die ganz eigentümliche Tatsache hingewiesen, daß bei bestimmten Farnen der Vegetationspunkt der Wedel direkt in den eines Sprosses übergehen kann. Es handelt sich um Farnblätter, die sich ausläuferartig umgestalten und an der Spitze ein junges Farnpflänzchen bilden. — Indem sich an einem Wedel dieses letzteren der gleiche Vorgang wiederholt, können lange, sympodial gebaute Ausläufer entstehen.

Umgebildete
Blätter.

Wir haben nun noch einige Worte über umgebildete Blätter zu sagen und kommen zuerst zu denjenigen Blattgebilden, welche ganz oder teilweise in Ranken umgebildet sind. Pflanzen, die solche tragen, würden wir als Blattranker den oben abgehandelten Sproßrankern gegenüberzustellen haben. Zunächst haben wir hinzuweisen auf Formen, bei welchen die Blätter, obwohl gestaltlich kaum verändert, zum Ranken befähigt sind. Hierher gehören als häufig genannte Arten die Vertreter der als Erdrauch bekannten Gattung, bei der einige Arten mit ihrer durch Berührung reizbaren Blattspreite, andere — in etwas vollkommenerer Weise — mit ihren Blattstielen, welche die gleiche Reizbarkeit besitzen, Stützen umschlingen. Ein Blattstielranker ist ferner die Waldrebe, *Clematis*. Auch gibt es Blattspitzenranker, so einige Liliengewächse (Fig. 46), deren lang ausgezogene Blattspitze auf der Unterseite, ferner die mit den Binsen verwandte tropische Gattung *Flagellaria*, deren Blattspitzen auf der Oberseite für Berührungsreize empfänglich sind. Die wichtigsten Blattranker sind aber Blattfadenranker. Hier ist zunächst die Gattung *Smilax* (Sassaparill) zu nennen, welche an ihren Blattstielen zwei fadenförmige Auswüchse zeigt, die als Ranken fungieren. Diese sind eine Crux der Morphologen gewesen, da sie keiner Kategorie von Grundorganen zugerechnet werden können; wir haben wieder einen Fall des Vorkommens von Sondergebilden, Emergenzen oder wie man sie sonst nennen will. Bei den rankenden Schmetterlingsblütlern werden in den meisten Fällen die endständigen und die oberen seitenständigen Fiederblättchen in Ranken verwandelt, die unteren Fiederblättchen sind Assimilatoren. Doch ist auch eine Form bekannt, bei welcher alle Blattfiedern Ranken vorstellen und die Assimilation den Nebenblättern übertragen ist. Bei noch anderen Familien sind es im wesentlichen

Blattranker.

die Stiele von Fiederblättern, deren Spreite nicht ausgebildet ist, welche ranken. Sehr bemerkenswert ist es, daß von F. Czapek ein Fall beschrieben wird, in welchem die Spreite nur dann, wenn der Stiel keine Gelegenheit gehabt hat, eine Stütze zu fassen, als Assimilator ausgebildet wird. — Während in allen den eben berührten Fällen die Fadenranken Teile zusammengesetzter Blätter sind, die außerdem auch noch assimilierende Blattflächen ausbilden, treffen wir bei den Kürbisgewächsen neben den der Assimilation dienenden Blättern solche, welche ausschließliche Rankenfunktion übernommen haben. Die genaue Besprechung ihrer Morphologie würde zu weit führen.

Während wir alle Pflanzen, welche entweder mit ihren Achsen schlingen oder irgendwelche Organe zu reizbaren Ranken umbilden, als Lianen bezeichnen, können wir mit Warming von Halblianen dann reden, wenn durch nicht reizbare, sparrig abstehende Blätter und Seitenzweige oder durch Ausbildung von Stacheln, Haaren oder dergleichen Sondergebilden Pflanzen in den Stand gesetzt werden, sich zwischen ihresgleichen festzuhalten, also durch Mittel, die wir viel-

Lianen und
Halblianen.



Fig. 46. Sproßspitze des Liliengewächses *Gloriosa superba*. Laubblattspitzen in Ranken umgebildet. Verkleinert. Nach WIESNER.

fach nebenbei auch bei echten Lianen antreffen, so beim Hopfen. Das bekannteste Beispiel für solche Formen in unseren Wäldern ist vielleicht das danach so benannte Klebkraut in den Tropenwäldern bilden sie gefürchtete Dickichte. Zu den beachtenswertesten unter diesen Halblianen zählen bestimmte tropische Kletterpalmen, bei denen die Mittelrippe der gefiederten Blätter zu langen biegsamen „Flagellen“ ausgewachsen ist, an welchen in rückwärts gerichtete Dornen verwandelte Fiedern, sodann auch Stacheln sitzen, und welche für Mensch und Tier, die sich in die von solchen gebildeten Dickichte wagen, sehr gefährlich werden können.

Solche Kletterpalmen und ähnliche Gewächse führen uns über zu denjenigen Pflanzen, welche ihre Blätter verdornen lassen und auf diese Weise gegenüber den Angriffen von Tieren geschützt sind. Vielleicht das am häufigsten genannte Beispiel dafür ist der Sauerdorn, an dessen Langtrieben die Blätter in einfache oder zusammengesetzte Dornen verwandelt werden, in deren Achseln Kurztriebe mit normalen Blättern stehen. Übergangsformen zwischen Blättern und Dornen fehlen übrigens an den Langtrieben nicht und lassen auch ohne genauere Betrachtung leicht die Natur der Dornen erkennen (Fig. 47). Während hier das gesamte Blatt verdornt, sind es bei den Robinien und Verwandten die Nebenblätter, welche zwei rechts und links von dem Blattkissen der Blattspindel stehende, diese schützende Dorne bilden. Bei mexikanischen Akazien sind solche Dornen hohl und von Ameisen bewohnt, sie spielen darum in den Diskussionen über „Ameisenpflanzen“ eine Rolle.

Blattdornen.

Bei den Traganth liefernden Schmetterlingsblütlern sind es die Blattspindeln, welche nach dem Abfallen der Fiederblättchen als Dornen erhalten bleiben und die basalen Teile der Pflanze, da wo die Assimilatoren längst verschwunden sind, mit einem dichten Mantel verzweigter Wehrgane umgeben: eine Konvergenzerscheinung zu jenen Palmen, deren Wurzeldornen oben erwähnt wurden. — Allbekannt ist es von dem Anblick der Kakteen her, daß Gewächse, welche wir den Stammsukkulenten zurechnen, nicht selten verdornete Blätter tragen. Auch finden wir, daß in manchen Fällen in deren Achseln Dornbüschel stehen, d. h. umgebildete Blätter an gestauchten Achselsprossen. Oben war schon die Rede davon, daß die Jugendstadien von Pflanzen mit derart umgebildeten Blättern nicht selten noch die normalen, flächen-

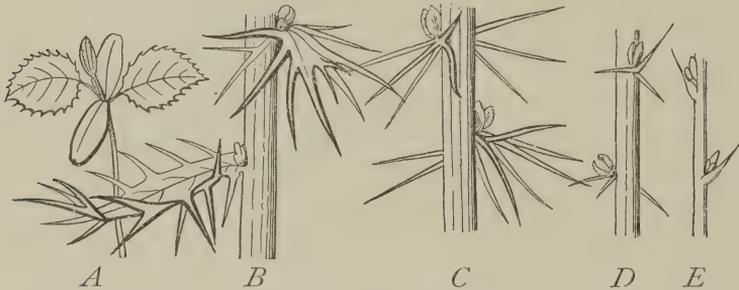


Fig. 47. Berberitze. A Keimpflanze. B—E Stücke eines Sprosses mit Dornen.
Aus WARMING nach DE CANDOLLE.

förmig ausgebildeten Blätter tragen; auch durch Kultur unter geeigneten Bedingungen kann man Rückschlag zu der Blattform der Ahnen erzwingen.

Blätter
als Tierfallen.

Tentakel.

Ganz besonders auffallend und darum häufig von berufener und unberufener Seite beschrieben sind diejenigen Blattumwandlungen, welche zur Bildung von Tierfallen führen. Bei der Kannenpflanze wird der Blattgrund als Assimilator, der Stiel als Ranke und die Spreite als Kanne mit ihren verschiedenen Einrichtungen zum Anlocken, Fangen, Ersäufen und Verdauen von Tierchen ausgebildet. Bei der Gattung *Utricularia*, welche auch bei uns einheimische Vertreter hat, werden kleine, mit Klappen verschlossene Blasen ausgebildet, in welche Wassertierchen eindringen, um zugrunde zu gehen. Auf die mannigfachen anderen Ausbildungsweisen der Insektivorenblätter, auf die Klappfallen, in welche sich die Blätter der Venusfliegenfalle umgewandelt zeigen, auf die Blätter des Sonnentaus mit ihren Emergenzen, den sogenannten Tentakeln, auf die gleichfalls mit Tentakeln besetzten Blätter der in Spanien, Portugal und Marokko heimischen Gattung *Drosophyllum*, welche mit den Farnwedeln die Eigenschaft teilen, ein ausgesprochenes Spitzenwachstum zu besitzen, kann hier nur hingewiesen werden. Doch darf wohl erwähnt werden, daß eine der eben genannten Pflanzen für den Morphologen noch aus einem anderen Grunde von ganz besonderem Interesse ist. Betrachten wir die im Wasser flutenden Sprosse der *Utricularia vulgaris*, so sehen wir, daß sie dorsiventral sind: die Spitze ist spiralg eingerollt, auf beiden Flanken stehen fiederig geteilte Gebilde, die man für zerteilte Blätter, ähnlich den Tauchblättern anderer Wasserpflanzen, halten würde und vielfach auch hält, und an denen

jene tierfangenden Blasen sitzen. Auf der Oberseite entstehen die Knospen, welche zu Blüten sprossen oder Ausläufern auswachsen. Dies ganze Gebilde, welches man bei unbefangener Betrachtung für einen flutenden, zweizeilig beblätterten Sproß halten würde, ist aber nach Goebel einem freilebenden Blatt homolog, nur sind wegen des Spitzenwachstums dieses Gebildes, wegen der Erscheinung, daß Blüten und Ausläufer an ihm gebildet werden, die Eigenschaften, die sonst Blättern eignen, hier so weitgehend verwischt, daß man diese Gebilde, wie sie heute aussehen, weder in die Kategorie der Sprosse, noch in die der Blätter einzwängen kann.

Fahren wir in der Besprechung der Umbildungen von Blättern fort, so gelangen wir zu den Fällen, in welchen die Blätter zu Reservestoffspeichern werden; die assimilatorische Funktion kann dabei erhalten bleiben oder verloren gehen. Das erstere ist der Fall bei den Blattsukkulenten, welche in erster Linie als Wasserspeicher dienen, und für welche wir in den Blättern der Fetthennen, Eiskräuter, Hauswurzen, Agaven und Aloëarten und vielen anderen mehr Beispiele haben, Blätter, die in der Mehrzahl der Fälle ungestielt oder kurzgestielt, auch häufig in Rosetten angeordnet sind, indem die Internodien solcher Pflanzen gestaucht zu sein pflegen.

Blätter als
Reservestoff-
speicher.

Ihre assimilatorische Funktion eingebüßt haben diejenigen, zu Reserve-
stoffspeichern umgebildeten Blätter oder Blattbasen, welche als Zwiebel-
schuppen Wasser und andere Stoffe speichern und an einer gestauchten
Achse, dem sogenannten Zwiebelkuchen, inseriert, mit diesem vereint jenes,
einer großen Knospe vergleichbare Gebilde aufbauen, das man allgemein
als Zwiebel kennt. Zwiebelpflanzen kommen ganz ebenso wie Knollenpflanzen
vorwiegend in Wüsten und Steppen oder ähnlichen Gegenden vor, in welchen
sie nur eine kurze Zeit des Jahres wachsen können und darum darauf an-
gewiesen sind, möglichst bald, nachdem die Jahreszeit es ihnen erlaubt, zu
treiben, zur Blüte zu kommen. — Zwiebeln können sehr verschieden aussehen
und ausgebildet sein. Wir haben die sogenannten tunikaten Zwiebeln, bei
welchen die Schuppen den ganzen Sproß umfassen; bei den Schuppenzwiebeln
umfassen sie nur einen Teil des Sprosses. Der Zwiebelkuchen läuft entweder
direkt in den Blütenstand aus, dann wird die nächstjährige Zwiebel von einer
Seitenknospe, die in der Achsel einer Zwiebelschale sitzt, gebildet; oder
aber das Wachstum der Hauptachse der Zwiebel ist unbegrenzt, dann stehen
die Blütenstände nicht endständig am Kuchen, sondern ihrerseits in der
Achsel einer Zwiebelschale. Wir können sodann einjährige Zwiebeln unter-
scheiden, bei welchen in einer Vegetationsperiode alle Zwiebelschalen ent-
leert werden, von mehrjährigen, bei welchen dies Los nur die jeweilig äußersten
trifft. Es sei noch daran erinnert, daß eine Zwiebel auch Vermehrungszwiebeln
oder Brutzwiebeln in der Achsel ihrer Zwiebelschuppen bilden kann, sodann
daran, daß solche Brutzwiebeln auch oberirdisch in den Laubblattachsen
mancher Pflanzen erscheinen können. Während bei den Zwiebeln die Haupt-
masse der Reservestoffe in den Schuppen gespeichert wird, der Kuchen
wesentlich Tragfunktion hat, gilt, wie wir früher hörten, das Umgekehrte

Zwiebelpflanzen.

für die Sproßknollen; doch wollen wir noch darauf hinweisen, daß es mannigfache Übergangsgebilde zwischen diesen Organkategorien gibt.

Knospen-
schuppen

Endlich ist hinzuweisen auf diejenigen Blattgebilde, welche zu Knospen-
schuppen ausgebildet bei unseren Hölzern vorkommen und deren Funktion darin besteht, daß sie die in ihnen eingeschlossenen, jugendlichen Blätter schützen. Entfernt man die Schuppen, so sieht man jene in ihnen derart ruhen, daß sie wenig Platz einnehmen, aber doch so weit schon ausgebildet,

daß sie sich zur gegebenen Zeit möglichst schnell zu entfalten vermögen. Man unterscheidet zwischen der Knospenlage der Laubblätter, welche besagt, wie jede einzelne Spreite in der Knospe liegt, ob sie gefaltet, gerollt usw. ist, und zwischen der Knospendeckung, welche ausdrückt, wie die Blätter innerhalb der Knospen-
schuppen gegenseitig angeordnet sind; wir können auf diese Dinge nicht weiter eingehen. Solche Knospen-
schuppen haben wir schon früher als Hemmungsbildungen erkannt im Vergleich mit Laubblättern, aus denen sie jedenfalls phylogenetisch hervorgegangen sind: Man nimmt an, daß ursprünglich alle Pflanzen offene Knospen, wie heute von Hölzern z. B. noch der Schneeball, ferner krautige Gewächse sie zeigen, besessen haben, daß die Bildung von Knospen-
schuppen also eine sekundäre Anpassung ist. Die Knospen-
schuppen entsprechen entweder dem ganzen Laubblatt, oder aber sie bestehen nur aus dem Blattgrund und

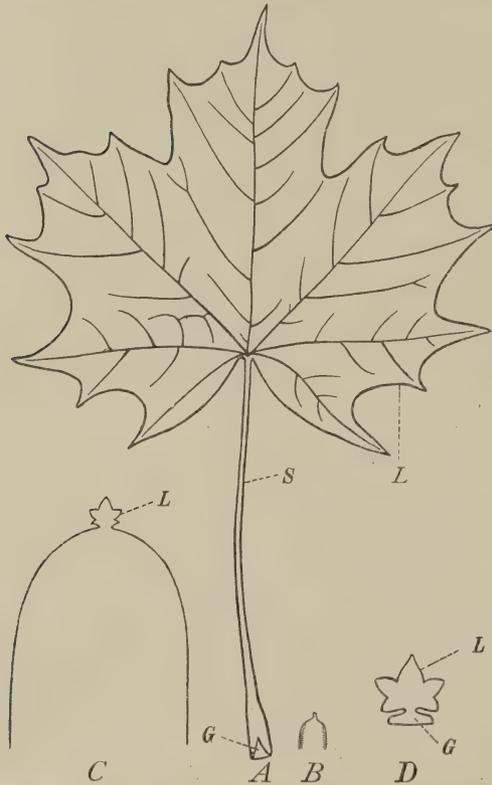


Fig. 48. Spitz-Ahorn. *A* Laubblatt (verkl.). *G* Blattgrund, *S* Blattstiel, *L* Blattspreite. *B* Knospen-
schuppe. *C* Junge Knospen-
schuppe, vergr. *L* Später verkümmerte Spreiten-
anlage. *D* Laubblattanlage, vergr. und schematisiert.

Nach GOEBEL.

die in der Ontogenese noch sichtbare Spreite verkümmert (Fig. 48). Durch experimentelle Eingriffe, so hörten wir früher, kann man bewirken, daß Anlagen, die ohne sie zu Knospen-
schuppen geworden wären, zu Laubblättern auswachsen. Lehrreich ist es auch, daß bei solchen Schuppen, die dem Blattgrund entsprechen, oft sehr hübsche Übergangsformen beim Austreiben der Knospen in die Erscheinung treten, indem der Blattgrund mehr und mehr reduziert wird, die Spreite sich im selben Maß kräftiger ausbildet.

Nackte Knospen.
Winterknospen.

Um nochmals auf nackte Knospen zurückzukommen, so können wir solche in ganz besonders mächtiger Ausbildung im Herbst an den Enden der Sprosse submerser Wasserpflanzen als grüne, kugelige oder mehr keulige

Gebilde beobachten. Das sind die sogenannten Hibernakeln oder Winterknospen, die Überwinterungsorgane der genannten Pflanzen, welche man auch jederzeit künstlich durch Übertragen dieser Gewächse in ungünstige Bedingungen hervorrufen kann.

Werfen wir endlich noch einen Blick auf Pflanzen, denen die Blätter fast vollständig oder auch ganz und gar verloren gegangen sind, so haben wir früher schon Stammsukkulente als Beispiele dafür erwähnt. Desgleichen unterirdische Rhizome oder Ausläufer, an denen die Blätter zu funktionslosen Schuppen zurückgebildet sind. Ebenso auffallend aber ist die Reduktion oder der Schwund von Blättern bei den parasitischen Blütenpflanzen, für welche die Kleeseide ein altbekanntes Beispiel abgibt mit ihren zu kleinen, für die Pflanze bedeutungslosen Schuppen umgebildeten Blättern. Diese Reduktion treffen wir begreiflicherweise nur bei den sog. Ganzparasiten, nicht aber bei Halbparasiten wie Mistel oder Klappertopf, die ihren Wirten im wesentlichen nur Nährsalze entnehmen und die Blätter zur Assimilation der Kohlensäure und Bildung organischer Nährstoffe noch nötig haben. Wenn die Blätter unserer Mistel derb und fleischig sind, so hängt das nicht mit dem Parasitismus, sondern damit zusammen, daß die Mistel wintergrün ist und ihre Blätter den Unbilden der Witterung trotzen müssen.

Rückbildung
der Blätter.

Die auffallendste Rückbildung nicht nur der Blätter, sondern des ganzen Körpers, soweit er vegetativen Funktionen dient, finden wir dann aber bei jenen so häufig genannten parasitischen Blütenpflanzen wärmerer Gegenden, die in den extremsten Fällen, bei den Rafflesiaceen, ihren ganzen vegetativen Körper auflösen in Zellfäden, die an Pilzmyzelien erinnern. Diese Fäden durchwuchern den Körper der vom Parasiten befallenen Wirtspflanze, und die Bildung von Gewebekörpern, wie sie bei den anderen Blütenpflanzen üblich ist, findet nur da statt, wo der Parasit sich anschickt, Blüten sprosse zu bilden. In manchen Fällen ist von dem Parasiten äußerlich nichts zu sehen als die Blüte, und die Erscheinung derselben wird dadurch nur um so auffallender, daß wir bei ihnen in der Gattung *Rafflesia* die größten Blüten antreffen, die es gibt. — In der den Pilzen analogen Ausgestaltung des Körpers liegt eine der auffallendsten Konvergenzerscheinungen, bedingt durch gleichartige Nahrungsaufnahme, vor, welche wir im ganzen Pflanzenreich kennen. Der Anblick des vegetativen Körpers bietet beinahe keine Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage, welche systematische Stellung dem Parasiten zukommt; lediglich aus dem Studium der Blüten und Früchte kann diese erschlossen werden.

Wollen wir nun zum Schluß nochmals einen Blick auf die Gesamtheit der Blätter höherer Pflanzen werfen und auf ihre sukzessive Stellung an der Achse achten, so können wir bei den Blütenpflanzen die am weitesten unten stehenden Blätter, soweit sie in ihrer Gestalt von den eigentlichen Laubblättern abweichen, als „Niederblätter“ bezeichnen; hierher wären also zu rechnen die Keimblätter, die diesen folgenden Primärblätter, bei Zwiebelpflanzen die Zwiebelschuppen, auch die Knospenschuppen der Holzgewächse, insofern diese zu unterstandenen Jahrestrieben stehn. Auf diese folgen dann die Laubblätter

Nieder-, Laub-,
Hochblätter.

und nach oben von den Laubblättern werden Blätter entwickelt, welche wir bislang noch nicht erwähnt haben; man faßt sie als „Hochblätter“ zusammen; es sind Blätter, die in der Blütenregion der Pflanze stehend meist Hemmungsbildungen der Laubblätter darstellen, d. h. kleiner, mit einfacherer Spreite ausgestattet sind als jene. Auf diese endlich folgen die Blätter, welche die Blüte selbst zusammensetzen, die Blütenhüllblätter, Staub- und Fruchtblätter. So führt uns denn die vergleichende Betrachtung der Blätter ganz von selbst in die Blütenregion und damit vor unsere letzte Aufgabe: Beschreibung des Blütenprozesses.

Sporophyllstände
homo-
und heterosporer
Farnpflanzen.

Ehe wir uns aber den Blüten der am höchsten organisierten Gewächse, der Phanerogamen, zuwenden, müssen wir noch untersuchen, durch welche Übergangsformen sie verbunden sind mit jenen Organen, die wir als Vorläufer echter Blüten bei bestimmten Farnpflanzen, den Schachtelhalmen und dem Bärlapp, kennen gelernt haben (Fig. 29 a. S. 246). Wir erinnern uns, daß wir dort jene ährenförmigen Sprosse mit begrenztem Wachstum antrafen, deren Blätter in den Dienst der Fortpflanzung treten, indem sie Sporangien tragen und darum im Gegensatz zu den Laubblättern oder Trophophyllen als Sporenblätter oder Sporophylle bezeichnet werden. Solchen Sporophyllständen, wie wir sie nennen, fehlt aber noch etwas am Charakter echter Blüten, denn diese sind durch den Besitz von geschlechtlich differenzierten Blättern ausgezeichnet, von Staubblättern (Staubgefäßen), welche Pollen bilden, und von Fruchtblättern, welche Samen tragen. Eine solche Differenzierung der Sporenblätter vermissen wir noch beim Bärlapp, tritt bei dieser Pflanze Geschlechtlichkeit doch erst an dem Produkt der Spore, dem Prothallium (Gametophyten) mit seinen Archegonien und Antheridien zutage. Wenden wir uns nun aber einigen weiteren Farnformen zu, die wir bislang noch nicht mit Rücksicht auf ihre Fortpflanzung betrachtet, sondern erst zur Diskussion einiger Eigenheiten ihrer vegetativen Gestaltung herangezogen haben, den Wasserfarne und Selaginellen, so finden wir bei diesen nicht einerlei Sporen, Sporangien und Sporophylle, sondern zweierlei Sporen; größere, die in geringer Zahl ausgebildet werden, die sog. Makrosporen, und kleinere, die in großer Zahl in ihren Sporangien entstehen, die Mikrosporen, und somit auch zweierlei Sporangien und vielfach auch zweierlei Sporophylle, die Makro- und die Mikrosporangien bzw. -Sporophylle.

Diese Farnkräuter sind „heterospor“. Bei dem Wasserfarn *Marsilia* sitzen Makro- und Mikrosporangien in einer hier nicht näher zu schildernden Weise in sogenannten Sporokarprien eingeschlossen, am Grund der Blätter, deren nicht sporenbildender Teil einem vierblättrigen Kleeblatt ähnlich ist. Bei *Salvinia* sitzen sie am Grund der Wasserblätter, die also einmal als Wurzeln funktionieren, sodann als Träger der Fortpflanzungsorgane (Fig. 49, links). Auch bei dem Brachsenkraut, *Isoetes*, treffen wir Makro- und Mikrosporangien und zwar hier innen am Grund der Blätter; etwas genauer wollen wir uns die fraglichen Gebilde bei *Selaginella* betrachten. Bei diesen in ihrer Tracht

dem Bärlapp ähnlichen Farnpflanzen (Fig. 34 a. S. 259) finden wir in einem Sporophyllstande oben Mikrosporophylle mit je einem Mikrosporangium über der Achsel der Sporophylle, unten aber Makrosporophylle mit je einem Makrosporangium. Die Geschlechtlichkeit, welche sich beim Bärlapp, wie eben gesagt, erst an dem der Spore entkeimten Prothallium zeigt, tritt hier also schon an der Spore, somit auch an den Sporangien und Sporophyllständen in die Erscheinung, sie „greift“, wie wir auch sagen dürfen, „vom Gametophyten auf den Sporophyten über“, und hiermit haben wir denn bei *Selaginella* eine typische, zwittrige Blüte. Denn setzen wir statt Mikrosporophylle: Staubgefäße, statt Makrosporophylle: Fruchtblätter, so unterscheidet sich die Selaginellenblüte von der Blüte der meisten Phanerogamen im wesentlichen nur durch den Mangel einer Blütenhülle, deren Ausbildung wir ja aber auch bei vielen dieser Gewächse vermissen.

Blüte
der Selaginella.

Wenden wir uns noch mit wenigen Worten den Gametophyten (Prothallien) der Selaginellen zu, so sehen wir, daß sie stark reduziert sind und im Sporophyten mehr oder minder verborgen sich entwickeln: sie bleiben dauernd von den Sporen eingeschlossen. Die in großer Zahl in jedem Mikrosporangium gebildeten Mikrosporen lassen kein Prothallium austreten, entlassen vielmehr nur die Zellen, aus denen sich die Spermatozoiden bilden. Die in der Vierzahl in jedem Makrosporangium gebildeten Sporen öffnen sich, wenn sie die Makrosporangien verlassen haben und am Erdboden liegen, an ihrem Scheitel; es wird dann das in ihnen sitzende Prothallium mit Archegonien sichtbar und diese werden durch die heranschwärmenden Spermatozoiden befruchtet. Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich dann wieder der Sporophyt, die Selaginelle mit ihren Stengeln und Blättern, Wurzeln und Wurzelträgern, um endlich Sporophyllstände zu bilden. — Besonders beachtenswert ist es, daß bei gewissen Selaginellen die Archegonien nicht, wie eben geschildert, erst dann befruchtet werden, wenn die Makrosporen aus ihren Sporangien freigeworden sind, daß vielmehr die Befruchtung erfolgt, wenn jene noch in den Sporangien auf der Mutterpflanze sitzen, also an demselben Ort, an welchem sie auch bei den Blütenpflanzen stattfindet.

Gametophyt
der Selaginella.

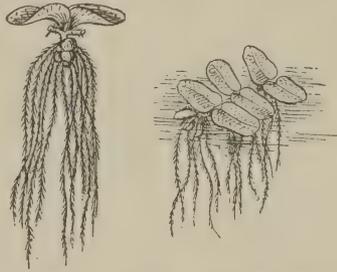


Fig. 49. Der Wasserfarn *Salvinia natans*, von der Seite und von oben. Verkleinert. Aus SCHENCK nach BISCHOFF.

Ableitung der
Phanerogamen-
blüte von der
Selaginellenblüte.

Nun ist es uns ein leichtes, den Anschluß an die Blütenpflanzen zu finden: Nannten wir die Mikrosporophylle bereits Staubblätter, so bezeichnen wir die Mikrosporangien als Pollensäcke, die Mikrosporen als Pollenkörner. Die Makrosporophylle bezeichnen wir als Fruchtblätter, die Makrosporangien nennen wir Kerne der Samenanlage, und die Makrospore, die bei den Blütenpflanzen nur in Einzahl in jedem Makrosporangium ausgebildet werden, den Embryosack. Darin, daß dieser mit dem Makrosporangium innerlich verwächst und zu einem äußerlich einheitlichen Gebilde, der Samenanlage, d. h. dem späteren Samen wird, liegt ein wesentliches Charakteristi-

kum der Blütenpflanzen, die wir danach auch treffend als Samenpflanzen bezeichnen. Die Samenanlagen besitzen ein oder zwei Hüllen, Integumente, die an einem Pol eine kleine Öffnung, das Fensterchen, die Mikropyle frei lassen (Fig. 54 a. S. 316). Im Innern der Makrospore (des Embryosacks) wird nun in einer, je höher wir im Pflanzenreiche steigen, um so unvollkommeneren Weise der Gametophyt, das Prothallium ausgebildet und an diesem mehr oder minder reduzierte Archegonien. Die Eizelle wird befruchtet, so zur Keimzelle und wächst dann zum Embryo heran, der dann in der zum Samen herangereiften Samenanlage von der Mutterpflanze frei wird; nach längerer oder kürzerer Ruhezeit keimt der Samen und der Embryo wächst zur neuen Pflanze heran.

— Den Befruchtungsakt wollen wir nachher bei den beiden großen Abteilungen der Blütenpflanzen, den nacktsamigen und den bedecktsamigen gesondert darstellen. —

Betrachten wir nun zuerst die Blüten der nacktsamigen oder gymnospermen Pflanzen an zwei willkürlich gewählten Beispielen. An dem sogenannten Palmfarn, *Cycas*, den wir als erstes wählen, fällt uns zunächst auf, daß er wie fast alle anderen Gymnospermen eingeschlechtige Blüten hat, die hier außerdem zweihäusige Verteilung zeigen, anders als bei *Selaginella*, wo wir zwittrige Sporophyllstände antrafen — wie denn überhaupt die Gymnospermenblüten nicht etwa direkt auf die von *Selaginella* oder andere heute noch lebenden



Fig. 50. Links: Mikrosporophyll von *Cycas circinalis* aus KARSTEN nach RICHARD. Rechts: Makrosporophyll von *Cycas revoluta* aus KARSTEN nach SACHS. (Verkleinert.)

heterosporen Farnen zurückzuführen sind, vielmehr auf Blüten anderer heterosporer Farnformen, die ähnlich gewesen sein mögen denen der heute nur fossil bekannten, oben (S. 250) schon dem Namen nach erwähnten Pteridospermen. Die männlichen Blüten der *Cycas* sind nun zapfenähnliche Sporophyllstände, jedes Mikrosporophyll (Fig. 50, links) trägt auf der Unterseite zahlreiche Pollensäcke, aus denen der Wind den Pollen, wenn er reif ist, verweht. Was die Fruchtblätter von *Cycas* angeht, so sind sie gefiedert wie die Trophophylle, aber kleiner als diese, nicht grün, sondern braun behaart und erweisen sich als Makrosporophylle dadurch, daß sie frei am Rand eine Anzahl Makrosporangien oder Samenanlagen tragen (Fig. 50, rechts). Eine Eigenart der weiblichen Cycaspflanzen besteht nun darin, daß ihr Stamm mit der Bildung der Makrosporophylle sein Wachstum nicht abschließt, vielmehr, wenn er eine Anzahl Sporophylle gebildet hat, wieder zur Ausbildung von grünen Blättern schreitet und daß dieser Wechsel von Tropho- und Sporophyllen sich wiederholt, solange die Pflanze lebt. Man kann sagen, die weibliche Blüte wird immer wieder „durchwachsen“, kann aber auch der weiblichen Cycaspflanze eine eigentliche Blüte absprechen. Hierin liegt ein Anklang an ihre Vorfahren, die ebengenannten Pteridospermen, da bei diesen ebenfalls

Blütensproß der
Gymnospermen.
Cycas.

keine Sporophyllstände zu beobachten sind, die Sporophylle sich vielmehr in ihrer Gestalt von den anderen Wedeln kaum unterscheiden. — Andere Cycadeen besitzen eine echte weibliche Blüte.

Es gelangen nun bei *Cycas* die Pollenkörner durch den Wind, wie bei fast allen anderen Gymnospermen, auf die Spitze der Samenanlage, wo sich die Mikropyle findet, von da in die sog. Pollenkammer, eine mit Flüssigkeit gefüllte kleine Höhlung in der Spitze des Nucellus, hier verankern sich die Pollenkörner durch Schläuche, die sie ins Gewebe der Samenanlage treiben, schließlich werden in der Nähe der Archegonien die Spermatozoiden aus den Schläuchen gemeinsam mit einem Flüssigkeitstropfen entlassen und in diesen schwärmen jene bis zum Hals der Archegonien; die Befruchtung und dadurch bedingte Entwicklung der Eizelle eines Archegoniums zum Embryo, und die Ausbildung der Samenanlage zum Samen ist der Enderfolg. So sehen wir denn bei *Cycas* und den anderen Cycadeen bewegliche Spermatozoiden, die durch Vermittlung einer wässrigen Flüssigkeit zum Archegonium hin schwärmen, ebenso wie bei den Altvordern dieser Pflanzen, bei welchen aber nicht selbst ausgeschiedene Flüssigkeit, sondern Regen- oder Tautropfen das Medium sind, durch welches die männlichen Geschlechtszellen ihren Weg zum Archegonium finden.

Auch bei unseren Nadelhölzern, um uns diesen Gymnospermen in Kürze zuzuwenden, finden wir, daß die Blüten eingeschlechtig, aber hier einhäusig verteilt sind (Fig. 51). Die männlichen Blüten sind, z. B. bei der Tanne, kleine zapfenförmige Sporophyllstände, deren Sporophylle hier nur je zwei Pollensäcke an ihrer Unterseite führen. Unschwer sieht man unterhalb des Sporophyllstands eine Anzahl steriler Schuppenblätter, die eine einfache Blütenhülle vorstellen. Die weiblichen Blüten stehen hier zu Blütenständen, den jugendlichen Tannenzapfen vereinigt. Jede Zapfenschuppe stellt eine weibliche Blüte vor, die auf ihrer Oberseite zwischen den Schuppen je zwei Samenanlagen trägt. An deren nach unten schauender Spitze findet sich die Mikropyle, in ihrem Innern der Nucellus, in dem sich innerhalb des Embryosacks das Prothallium mit seinen Archegonien entwickelt. Auf die Mikropyle gelangen die Pollenkörner durch den Wind und keimen aus. Doch leisten hier die Pollenschläuche mehr als bei *Cycas*, insofern sie die männlichen Geschlechtskerne bis unmittelbar zur Eizelle hinbefördern. Frei in Flüssigkeitstropfen bewegliche Geschlechtszellen, Spermatozoiden, wie wir sie noch bei Cycadeen trafen und auch bei einigen anderen primitiven Gymnospermen, so der allbekannten *Ginkgo biloba* treffen würden, fehlen den Tannen und ihren näheren Verwandten, und kommen von nun an auf den höheren Stufen

Befruchtung
bei *Cycas*.

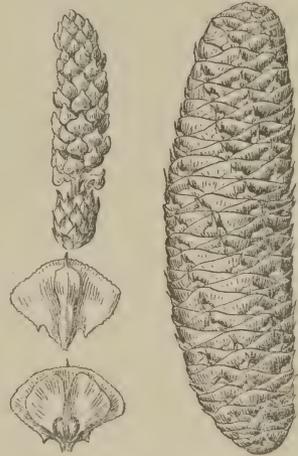


Fig. 51. Tanne, *Abies pectinata*. Männliche Blüte (links oben, $\frac{2}{3}$ der nat. Gr.), weiblicher Zapfen (rechts, ca. $\frac{1}{2}$ der nat. Gr.) und zwei Zapfenschuppen (links unten, $\frac{2}{3}$ der nat. Gr.), die eine von außen, die andere von innen; auf letzterer die beiden geflügelten Samen sichtbar. Aus KARSTEN nach BERG und SCHMIDT.

Blüten
der Koniferen.

des Pflanzenreichs überhaupt nicht mehr vor. Hiermit sind bei diesen die letzten Anklänge an das Wasserleben ihrer Ahnen verschwunden.

Wenn nach der Befruchtung die Samenanlagen zu den Samen herangewachsen sind, so sehen wir deren Wand mit Flügeln versehen, die der Verbreitung der Samen durch den Wind förderlich sind. Aber nicht nur die Samenanlagen, auch andere Teile der Blüte werden nach der Befruchtung in mannigfacher Weise verändert, wie uns vor allem die Verholzung des Tannenzapfens zeigt, Veränderungen, die in irgendwelcher Weise mit der Reifung und Verbreitung der Samen in Beziehung stehen und die uns später bei der Fruchtbildung der Fruchtknotenpflanzen wieder begegnen werden. Öffnen wir einen reifen Tannensamen, so sehen wir in seiner Schale, die aus den Integumenten der Samenanlage hervorgegangen ist, den Keimling mit seinem schon früher besprochenen Quirl von Keimblättern eingebettet in das Nährgewebe, das ihn bei der Keimung des Samens ernähren soll und das in diesem Fall nichts weiter ist als das Prothallium, der Gametophyt des Tannenbaums.

Um den wesentlichsten Punkt, den uns die Betrachtung der Cycadeen und der Nadelhölzer gelehrt hat, nochmals zu betonen, so ist es der, daß die Fruchtblätter oder Makrosporophylle hier nicht zu einem Fruchtknoten um die Samenanlagen zusammenschließen, sondern diese frei auf jenen sitzen, bei *Cycas* ganz offen, bei den Nadelhölzern zwar durch die Zapfenschuppen einigermaßen geschützt aber doch insofern „nackt“, als die Pollenkörner zwischen den Schuppen direkt bis auf die Spitze der Samenanlage gelangen können.

Blütensproß der
Angiospermen.

Wir kommen jetzt zur Behandlung des Blütensprosses der Angiospermen oder Fruchtknotenpflanzen, und da wir hier an Allbekanntes anknüpfen können, wollen wir ihn nicht an einigen wenigen Beispielen schildern, sondern einen allgemeinen Überblick über seinen Aufbau unter Verweisung auf zahlreiche Einzelbeispiele zu geben suchen.

Die Angiospermenblüte besteht aus einem Sproß mit begrenztem Wachstum, an dessen Ende, durch meistens sehr kurze Internodien getrennt, die Blütenblätter seitlich daran sitzen. Es sind das einmal die Staub- und Fruchtblätter, sodann die Blätter, welche die Blütenhülle, das Perianth, bilden. Das Ende der Blütenachse heißt der Blütenboden.

Nicht alle die genannten Blätter kommen jeder Blüte zu. So kann das Perianth fehlen, die Blüte nackt sein; ein Beispiel bietet die Pfefferblüte, die Blüte vieler Wolfsmilchgewächse u. a. m. Nackte Blüten sind entweder Zeugen einer primitiven Stellung der Pflanze unter den Angiospermen, in anderen Fällen sind sie stammesgeschichtlich von Blüten mit Hülle abzuleiten. Ersteres trifft wahrscheinlich zu für die nackte Blüte der Wolfsmilcharten, letzteres u. a. für die nackte Blüte bestimmter angiospermer Schmarotzer.

Die Mehrzahl der Angiospermenblüten ist zwittrig, doch ist auch eingeschlechtigkeit weit verbreitet und die Blüten sind dann entweder einhäusig, wie bei der Birke, oder zweihäusig, wie bei der Weide.

Man nimmt an, daß die Zwitterblüte phylogenetisch stets auf eine eingeschlechtige Blüte zurückzuführen ist, andererseits können aber eingeschlechtige Blüten auch in rückschreitender Entwicklung aus Zwitterblüten hervorgegangen sein. Letzteres, um nur eines der in unendlicher Zahl sich bietenden Beispiele zu nennen, ist der Fall bei den eingeschlechtigen Blüten, die wir in den Blütenständen vieler Korbblütler antreffen.

Was die Stellung der Blütenblätter angeht, so finden wir dieselben Fälle wie bei der Stellung der Laubblätter: Sie stehen entweder quirlig oder schraubig. Manchmal stehen sie innerhalb einer Blüte teilweise quirlig, teilweise schraubig. Quirlstellung kann man z. B. sehr hübsch an den Staub- und Fruchtblättern der Rosengewächse studieren, Schraubenstellung u. a. an den Fruchtblättern der Hahnenfußarten. Gehen wir auf Blüten mit Wirtelstellung, welche die wichtigere ist, ein, so haben wir auf die Zahl der Wirtel zu achten und finden, daß diese bei verschiedenen Blüten stark schwankt. Sehr häufig sind fünf Wirtel zu finden, die Blüte heißt dann pentazyklisch; zwei Wirtel bilden in diesem Fall das Perianth, in zwei weiteren stehen die Staubblätter, den fünften Wirtel bilden die Fruchtblätter. Wechselnd ist auch die Zahl der Glieder eines Wirtels. Bei einer Tulpe wird man sich leicht von der Dreizahl, Trimerie, überzeugen, bei Dikotylen findet sich nicht selten die Fünfzahl, Pentamerie. Die Zahl der Glieder in den verschiedenen Wirteln einer Blüte kann verschieden oder gleich sein; gleich ist sie u. a. bei der Primel, wo alle Wirtel aus fünf Gliedern bestehen, verschieden bei Lippenblütlern, bei welchen wir Kelch und Krone aus fünf, den Staubblattwirtel meist aus vier und den Fruchtblattwirtel nur aus zwei Gliedern aufgebaut finden.

Stellungs-
verhältnis der
Blütenblätter.

Betrachten wir eine Blüte als Ganzes, so sehen wir, daß sie entweder radiär (aktinomorph) gebaut ist, z. B. die Rose, oder aber bilateral symmetrisch oder, wie man meistens sagt, zygomorph, wie die Salbeiblüte, unter Umständen können Blüten auch ganz asymmetrisch sein, ein oft genanntes Beispiel dafür ist die Baldrianblüte. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle können die Symmetrieverhältnisse als Anpassungen an den Insektenbesuch gedeutet werden.

Wenden wir uns nun den einzelnen Teilen der Blüte zu, und zwar zuerst dem Perianth, so sind dessen Blätter entweder alle gleich ausgebildet, man nennt dann das Perianth ein Perigon, oder aber es ist in Kelch und Krone gesondert. Das Perigon kann einen oder zwei Wirtel bilden, kann ferner entweder unscheinbar, kelchartig oder auffallend, kronartig erscheinen, ersteres bei den Binsen, letzteres bei den Tulpen. Im letzteren Fall haben Farbe oder Form Bedeutung für den Insektenbesuch; die Orchideenblüte führt ein gesporntes Perigonblatt, das Nektar abscheidet und in seinem Innern aufbewahrt.

Perianth der
Angiospermen-
blüte.

Der Kelch dient in erster Linie als Schutzorgan für die Knospe und kann sehr bald abfallen, dies z. B. beim Mohn, in anderen Fällen bleibt er lange erhalten und kann dann während der Blüte mit als Schauapparat dienen, um Insekten anzulocken, dies z. B. auch in solchen Fällen, in denen

die Krone fehlt, oder unscheinbar ist; nicht selten sammelt sich in ihm der Nektar an; er kann auch länger als die Krone erhalten bleiben und dann unter Funktionswechsel in irgendwelche Beziehung zur Verbreitung der Samen oder Früchte treten: Bei der Judenkirsche macht er als häutig aufgeblasener gelber Sack die rote Beere noch auffallender. Er kann aber auch stark rückgebildet sein, ohne dadurch stets funktionslos zu werden. Jedermann kennt den als Haarkranz ausgebildeten Kelch des Löwenzahns, des Baldrians, wo er als Flugapparat oder als Fallschirm für die Früchte dient. In anderen Fällen kann er ganz fehlen.

Auf die außerordentlich mannigfaltige Ausbildung der Blumenkrone können wir hier nur hinweisen. Die Blumenkronblätter sind, wie übrigens auch die Kelch- oder Perigonblätter, bald frei, bald miteinander verwachsen. Im letzteren Fall bilden sie eine mehr oder minder lange Röhre, welche oben den Saum trägt, — man denke etwa an eine Stechapfelblüte; im letzteren Fall haben sie, wie eine Nelke uns zeigt, einen Nagel als basalen Teil, der nach oben zur Platte sich verbreitert. Da, wo Nagel und Platte zusammenstoßen, finden sich gelegentlich, wie wiederum viele Nelkengewächse zeigen, Anhängsel, die in ihrer Gesamtheit eine sogenannte Nebenkrone bilden können. Die Krone ist als Schauapparat wirksam, sodann kann sie auch als Schutzorgan für die Geschlechtsorgane dienen, etwa den Pollen gegen Regen schützen; bestimmte Ausgestaltungen derselben dienen dazu, den Anflug der die Blüte besuchenden Insekten zu erleichtern, den Rüssel derselben derart zum Honig zu leiten, daß er in einer für die Fremdbestäubung bedeutungsvollen Weise zuerst mit der Narbe, sodann mit den Staubbeuteln in Berührung kommt. Auch steht die Krone im Dienst der Beschaffung von Nektar, wie jene an der Basis der Blumenkronblätter der Hahnenfußarten vorkommenden Drüsen uns zeigen; sodann können Kronblätter, ganz in der Funktion der Honigbereitung aufgehend, Nektarien werden, so z. B. die sog. Pferdchen in der Blüte des Sturmhuts, dessen kronähnliche blaue Blütenhülle den Kelch darstellt. Gespornte Blumenkronblätter, wie sie der Veilchenblüte eigen, dienen gleichfalls der Aufbewahrung des Nektars. Meist fällt die Krone bald nach der Bestäubung von selbst ab, durch mannigfache Außenbedingungen sowie durch künstliche Eingriffe kann der Zeitpunkt dieses Abfalls verschoben werden. Beim Klee u. a. fällt die Krone nicht ab, sondern bleibt noch an der Frucht in vertrocknetem Zustand erhalten.

Blüten ohne Krone heißen apetal, oder, wenn sie abgeleitet werden von Blüten mit Krone, apopetal. In letzterem Fall kann, wie wir schon hörten, ein bunter Kelch als Ersatz für die Krone dienen und heißt dann petaloid ausgebildet.

Die Gesamtheit der Staubblätter (Mikrosporophylle) einer Blüte, die entweder auf dem Blütenboden aufsitzen oder aber der Krone ein Stück weit angewachsen sein können, heißt das Androeceum. Es kann aus einem bis sehr vielen Staubblättern bestehen, ersteres bei der Wolfsmilch, letzteres bei den Rosen. Jedes Staubblatt, das typisch ausgebildet ist, besteht aus dem

Staubfaden, Filament, und dem Staubbeutel oder der Anthere. Meistens besteht jeder Beutel aus zwei Antherenhälften, Theken, und in jeder Theka finden sich zwei Pollensäcke (Mikrosporangien). Abweichungen sind sehr häufig; so ist oft nur die eine Beutelhälfte vorhanden, phylogenetisch pflegt solch ein Staubblatt der Hälfte eines normalen zu entsprechen, aus diesem, wie man sagt, durch Spaltung hervorgegangen zu sein. Umgekehrt kommen auch häufig Verwachsungen der Staubblätter zu sogenannten Brüderschaften vor, unter Umständen zu einer einzigen Brüderschaft in einer Blüte. Es können auch die Staubfäden unten mehr oder minder hoch miteinander verwachsen sein, dabei kann oben Spaltung eintreten, so daß die Beutel nur eine Theka haben, so bei den Malven. Sodann können die Staubfäden frei, die Beutel zu einer Röhre, innerhalb deren der Griffel liegt, verklebt sein, dies bei Glockenblumen oder Korbblütlern. Beim *Ricinus* begegnen wir zierlich verzweigten Staubfäden. In anderen Blüten fehlen die Staubfäden und die Antheren sitzen. Auf die oft auffallende Farbe der Antheren sei nur nebenher hingewiesen. Nicht immer sind alle Staubblätter einer Blüte gleich groß. Die verschiedene Länge der Staubfäden bei Lippenblütlern oder Kreuzblütlern muß schon jeder Sextaner lernen.

Blüten ohne Staubblätter heißen weibliche Blüten und wir wissen schon, daß solche Eingeschlechtigkeit ein ursprüngliches Verhalten oder aber Folge einer Reduktion des Androeceums sein kann. Nicht selten sind im letzteren Fall die Staubgefäße noch als Rudimente vorhanden und heißen dann Staminodien. Ein altberühmtes Beispiel liefert die Familie der Skrofelkräuter, innerhalb deren man Reihen konstruieren kann, welche führen von Blüten, welche ein vollständiges Androeceum besitzen, zu solchen mit stark reduziertem. In anderen Fällen ist ein Funktionswechsel eingetreten. In den Cassiablüten stehen neben normalen Staubblättern solche mit „Futterantheren“; oder die Staubblätter sorgen für die Versorgung der Blüte mit Nektar. Solche Funktion kann neben der eigentlichen vorhanden sein; so sieht man an Lorbeerstaubfäden mit normalen Antheren Honigdrüsen daransitzen, zwei Staubblätter des Veilchens führen schwanzförmige Anhängsel, welche Honig ausscheiden und in den Sporn der Blumenkrone hineinragen. — Petaloide Ausbildung der Staubblätter ist häufig, so in gefüllten Blüten, wie bei den Centifolien. Sodann in den Blüten der Ingwergewächse, deren Farbenpracht zum großen Teil auf kronähnlicher Ausbildung der Mehrzahl der Staubblätter ihrer Blüte beruht, und in vielen anderen Fällen.

Die Art und Weise der Anheftung der Beutel an dem Faden ist recht verschieden. Bei Windblütlern sind sie aus leicht ersichtlichen Gründen beweglich angeheftet, so daß sie im Wind schaukeln. Ist der Pollen reif, so öffnen sich die Antherenhälften in verschiedener Weise; oft durch einen entweder an der inneren oder äußeren Seite entstehenden Längsriß. In anderen Fällen durch Poren, die man z. B. bei der Kartoffelblüte gut sehen kann, oder beim Lorbeer, wo auch die über den Löchern angehefteten Deckel, durch deren Zurückklappen die Öffnung erfolgt, sichtbar sind. Den Pollen

selbst zu untersuchen ist Sache des Mikroskopikers. Die Pollenkörner (Mikrosporen) stellen entweder ein Pulver dar, oder sie bleiben zu „Massen“ miteinander vereinigt. Bei Windblütlern sind sie trocken und zerstäuben leicht, Insektenblütler sorgen durch rauhe Oberfläche oder durch klebrige Beschaffenheit dafür, daß der Pollen am Insektenleib haften bleibt. Bei den wenigen Blütenpflanzen, die im Gegensatz zu allen andern Phanerogamen unter Wasser blühen und bei denen auch die Befruchtung unter Wasser stattfindet, ist der Pollen wurmförmig gestaltet, so beim Seegras.

Gynaeceum der
Angiospermen-
blüte.

Haben die Staubblätter die Funktion, den Pollen zu bilden, so ist es Aufgabe der Fruchtblätter (Makrosporophylle, auch Karpelle genannt) oder des Gynaeceums einer Blüte, die Samenanlagen oder Makrosporangien zu erzeugen und mit einer schützenden Hülle, dem Fruchtknoten, zu umgeben. Sitzt in einer Blüte nur ein Fruchtblatt, wie bei den Schmetterlingsblütlern, so führt die Blüte auch nur einen Fruchtknoten. Bildet die Blüte mehrere Fruchtblätter, so treten diese entweder gleichfalls zu einem einzigen Fruchtknoten zusammen, oder jedes Fruchtblatt bildet für sich einen Fruchtknoten, deren dann mehrere in einer Blüte sitzen. Letzteres kann man bei Hahnenfußgewächsen, Rosen u. a. m. leicht beobachten. Der oder die Fruchtknoten werden von einem meistens fadenförmigen Griffel gekrönt, Fruchtknoten und Griffel werden zusammen als Stempel (Pistill) bezeichnet. In bestimmten Fällen kann der Griffel der Basis des Fruchtknotens entspringen (Fig. 52B). Auch können auf einem Fruchtknoten, falls er aus mehreren Fruchtblättern gebildet ist, mehrere Griffel sitzen. Jeder Griffel trägt die Narbe, die in außerordentlich verschiedener Weise ausgebildet ist, um den Pollen aufzufangen und festzuhalten. Beim Rhabarber sieht man drei „kopfförmige“ Narben, hier, wie bei anderen Insektenblütlern, klebrig. Bei Windblütlern wie den Gräsern erscheinen die langen, dem Auffangen der Pollenkörner dienenden Narbenpapillen deutlich schon dem bloßen Auge, und die Narben werden je nach der Stellung der Papillen als „federförmig“, „sprengwedelförmig“ usw. bezeichnet. Bei den Schwertlilien sind die Narben petaloid und erhöhen dadurch die Pracht der Blüten. Häufig fallen sie durch intensive Färbung auf; man erinnere sich der roten Narben der Haselnuß. Fehlt der Griffel, so heißt die Narbe sitzend.

Anhangsweise sei erwähnt, daß der Stempel, abgesehen von seiner Hauptfunktion, die Samenanlagen zu tragen und zu schützen und Bestäubungsapparate auszubilden, noch nebenher in anderer Weise in den Dienst der Fortpflanzung treten kann. In der Hyazinthenblüte ist er das Nektar abscheidende Organ.

Stellung des
Fruchtknotens
in der Blüte.

Ehe wir uns den Fruchtknoten von innen betrachten, müssen wir nach seiner Stellung in der Blüte fragen, und sehen alsbald, daß diese abhängig ist von der Ausbildung des Blütenbodens (Fig. 52). Ist dieser kuppenförmig, so krönt der Fruchtknoten, oder falls deren mehrere vorhanden sind, die Fruchtknoten seinen Scheitel. Man spricht dann von oberständigen Fruchtknoten, oder unterständigen Blüten. Ist der Blütenboden becherförmig ausgehöhlt,

und steht er frei am Grund des Bechers, so heißt er mittelständig, die Blüte umständig. In der Pflaumenblüte, beim Frauenmantel (Fig. 52 B) sieht man einen mittelständigen Fruchtknoten. Die Rosen geben ein bekanntes Beispiel für mehrere mittelständige Fruchtknoten in einer Blüte. Ist endlich der Blütenboden becherförmig und der Fruchtknoten derart in den Becher eingesenkt, daß er allseitig mit ihm verwachsen ist, so heißt er unterständig, die Blüte selbst oberständig. Die Apfel- oder Birnenblüte hat einen unterständigen Fruchtknoten. Zu beachten ist noch, daß der Blütenboden im übrigen in sehr verschiedenartiger Weise ausgebildet sein kann, oft bildet er außerhalb oder innerhalb des Androeceums einen Ringwall, der Nektar absondert, einen sogenannten Diskus, den man etwa in der Rhabarberblüte sehen kann, oder er trägt kleine runde Nektarien, am Grund der Staubblätter in verschiedenartigster Weise angeordnet, dies bei den Kreuzblütlern.

Schneiden wir nun einen aus einem Fruchtblatt bestehenden Fruchtknoten, etwa den

einer Bohne, quer durch, so sehen wir, daß er einfächerig ist. Die Naht, welche von den verwachsenen Rändern des Fruchtblattes gebildet wird, nennt man die Bauchnaht des Fruchtknotens, der Mittelnerv bildet die sogenannte Rückennaht. Handelt es sich um einen aus mehreren Fruchtblättern gebildeten Fruchtknoten, so kann dieser gleichfalls einfächerig sein; das könnten wir an einer Orchidee, an einem Enzian beobachten. Mehrfächerig wird aber der Fruchtknoten dann, wenn die Fruchtblätter mit ihren Rändern eingeschlagen sind, derart, daß sie im Zentrum des Fruchtknotens miteinander verwachsen, wie bei der Tulpe, bei den Nachtschattengewächsen u. a. m. Sind die Ränder der Fruchtblätter nicht ganz bis zur Mitte eingeschlagen, so wird der Fruchtknoten gekammert, das ist beim Mohn der Fall. Im Innern des Fruchtknotens zeigen sich die Samenanlagen, und zwar in Ein- oder Mehrzahl, oft in sehr großer Zahl in jedem Fruchtknoten. Die Stellen, denen sie angeheftet sind, werden als die Placenten bezeichnet. Meist sind diese an den Rändern der Fruchtblätter gelegen, die Placentation ist „marginal“, dann sitzen die Samenanlagen bei einfächerigem Fruchtknoten innen an dessen Wand, sie sind „wandständig“, bei Mehrfächerigkeit des Fruchtknotens aber in dessen Mitte, die Samenanlagen sind „zentralwinkelständig“. — In selteneren Fällen sitzen die Samenanlagen auf der Fläche der Fruchtblätter, „laminal“, und dann immer wandständig, so bei dem eben genannten Mohnfruchtknoten oder beim Veilchen, oder aber sie sitzen unabhängig von den Fruchtblättern am Grund des Fruchtknotens, die

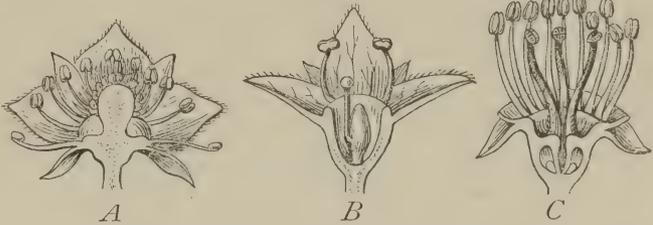


Fig. 52. A Längsschnitt durch die Blüte des Sumpffingerkrautes; oberständige Fruchtknoten. B Längsschnitt durch die Blüte des Alpenfrauenmantels; mittelständiger Fruchtknoten. C Längsschnitt durch die Blüte des Apfelbaums; unterständiger Fruchtknoten. Alle Fig. etwas vergr.

Aus KARSTEN nach FOCKE.

Ein- und
mehrfächerige
Fruchtknoten.

Placentation heißt dann „axil“ oder „zentral“; so bei der Nelke, der Primel (vgl. Fig. 53).

Bau der
Samenanlage.

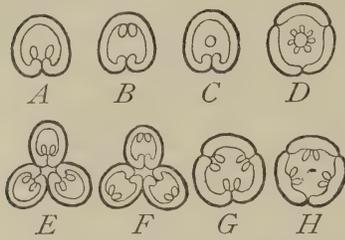


Fig. 53. Fruchtknotenquerschnitte. Von links oben nach rechts unten: *A* einblättriger, einfächeriger Fruchtknoten mit parietaler, marginaler Placentation, *B* ebensolcher mit parietaler, laminaler Placentation, *C* ebensolcher mit zentraler (axiler) Placentation, *D* dreiblättriger, einfächeriger Fruchtknoten mit zentraler Placentation, *E* dreiblättriger, dreifächeriger Fruchtknoten mit zentralwinkelständiger Placentation, *F* ebensolcher mit laminaler Placentation, *G* dreiblättriger, einfächeriger Fruchtknoten mit parietaler, marginaler Placentation, *H* ebensolcher mit parietaler, laminaler Placentation. Nach WETTSTEIN.

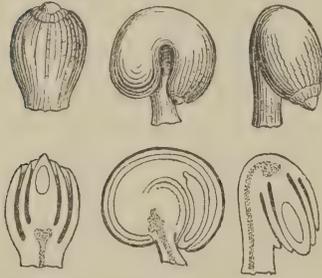
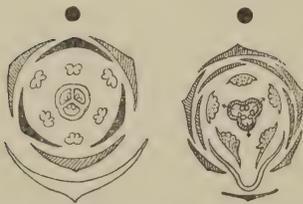


Fig. 54. Gerade (orthotrope), gekrümmte (campylotrope) und umgewendete (anatropo) Samenanlage von außen, darunter die Längsschnitte. Auf den letzteren sieht man den Embryosack in dem Nucellus; dieser ist umgeben von zwei Integumenten. Die Mikropyle ist in der ersten Fig. nach oben, in den zwei anderen nach unten gerichtet, die Samenanlagen sind also „aufrecht“ gezeichnet. Stark vergr.

Aus WETTSTEIN nach BAILLON.



Ontogenie der
Angiospermen
blüte.

Fig. 55. Zwei Blütendiagramme. Links das Diagramm einer pentazyklischen, trimeren Blüte eines monokotylen Gewächses. Rechts das Diagramm der tetrazyklischen, pentameren Blüte des Veilchens. Die erstere Blüte ist aktinomorph, die letztere zygomorph. Nach KARSTEN.

Sehen wir uns die Samenanlagen selbst an (Fig. 54), so erscheinen sie uns als kleine, etwa eiförmige Gebilde, danach früher als Ovula bezeichnet, welche mit einem Stielchen, dem sogenannten Nabelstrang, an der Placenta befestigt sind. Sie sind entweder aufrecht oder hängend, oder aber wagrecht und die Art ihrer Orientierung im Raum ist oft ein charakteristisches Familienmerkmal. Die Längsachse der Samenanlage fällt entweder in die gerade Verlängerung des Stiels, oder aber die Samenanlage ist an diesem herumgeschlagen und längs einer Seitenkante mit ihm verwachsen, oder aber die Samenanlage selbst ist gekrümmt. Wir reden danach von geraden, umgewendeten oder gekrümmten Samenanlagen. Sie besitzen ein oder zwei Hüllen, Integumente, die auch hier an einem Pol, wie bei den Gymnospermen, ein kleines Loch, die Mikropyle, offen lassen, und welches auf die Spitze des Kerns der Samenanlage des sogenannten Nucellus oder Makrosporangiums führt. Bei gerader Samenanlage ist die Mikropyle der Ansatzstelle des Stielchens opponiert, bei umgewendeter liegt sie hart neben dieser Ansatzstelle, bei gekrümmter ihr genähert.

Im Innern des Kerns der Samenanlage treffen wir dann eine Makrospore, den Embryosack; auf dessen Ausbildung gehen wir hier nicht ein und beschränken uns auf die Bemerkung, daß an seinem der Mikropyle zugewandten Pol die Eizelle der Befruchtung harrt.

Will man die Stellungsverhältnisse der Blütenteile in übersichtlicher Weise zur Anschauung bringen, so entwirft man Grundrisse, sog. Diagramme der Blüte. Es sei auf Fig. 55 verwiesen.

Werfen wir nun einen ganz flüchtigen Blick auf die Ontogenie der Angiospermenblüte, so sehen wir Bilder (Fig. 56), die uns erinnern an die Ontogenie des vegetativen Sprosses: In der Mitte des sich entwickelnden Blüten-

sprosses zeigt sich uns der Sproßscheidung, mehr oder minder abgeflacht und um denselben herum erheben sich als dicht gedrängte, und in üblicher Weise in akropetaler Folge entstehende Höcker, die jugendlichen Blütenblattanlagen. Zuerst erscheinen also die Kelchblätter, zuletzt die Fruchtblätter. Mannigfache Ausnahmen sind zu beobachten, so kann die akropetale Entstehungsfolge gestört werden, dies bei zygomorphen Blüten und auch in anderen Fällen. Mit der uns bekannten Begrenztheit des Wachstums des Blüten sprosses ist es zu erklären, daß nach Anlage der Fruchtblätter der Vegetationsscheitel nicht weiterwächst, sondern in Gemeinschaft mit den Fruchtblättern den Fruchtknoten herausmodelliert. Auf irgendwelche Einzelheiten einzugehen ist hier nicht der Ort.

Blicken wir zurück auf die Angiospermenblüte, soweit sie bis jetzt besprochen ist, so sehen wir, daß sie sich von der Gymnospermenblüte, ab- Phylogenie der
Angiospermen-
blüte.



Fig. 56. Entwicklungsstadien der Blüte einer Johanniskrautart. Vergl. Aus WETTSTEIN nach PAYER.

gesehen vom Besitz des Fruchtknotens, wesentlich in zwei Punkten unterscheidet: einmal durch die reichere Ausbildung der Blütenhülle, die als Folge der Erwerbung der Insektenblütigkeit leicht verständlich ist, sodann durch die häufig zu beobachtende Zwitterigkeit. Aus letzterer Tatsache erwächst offenbar eine Schwierigkeit für den Versuch, die Angiospermen- von der Gymnospermenblüte phylogenetisch abzuleiten.

Wettstein sucht diese Schwierigkeit zu überwinden mit der Annahme, daß die als Vorstufe der angiospermen Zwitterblüte zu betrachtende eingeschlechtige Angiospermenblüte abzuleiten sei von einem eingeschlechtigen Blütenstand, der allmählich den Charakter einer Einzelblüte angenommen habe, und daß dann die Zwitterblüte entstanden sei aus einem blütenähnlich gewordenen weiblichen Blütenstand mit einem Kranz ebensolcher männlicher Blütenstände, die um jenen herumstehen. Gibt es doch heutigen Tages, so bei der Wolfsmilch, noch Blütenstände, die bestehen aus einer zentralen weiblichen, und mehreren im Kreis um dieselbe angeordneten männlichen Blüten und die dem Unbefangenen ganz den Eindruck von Einzelblüten machen. Nach dieser Anschauung soll das ursprüngliche Perianth jener zu einer Blüte herabgesunkenen männlichen Blütenstände, in deren Mitte der weibliche hineinverlegt wurde, zum Kelch der Angiospermenblüte geworden sein, während die Blumenkrone aus umgebildeten Staubblättern hervorgegangen sein soll; sehen wir doch auch sonst, daß Blumenblätter umgewandelte Staubblätter sind, so bei den oben schon genannten Centifolien.

Während die eben skizzierte Hypothese auch derart umschrieben werden kann, daß man sagt, sie betrachte die heutige Angiospermenblüte nicht als ursprünglich einachsiges, sondern als ursprünglich vielachsiges Gebilde,

halten andere Forscher dieselbe für einen ab origine einachsigen Sproß. Auf das Für und Wider können wir hier nicht eingehen. Wohl aber erinnern uns diese Diskussionen daran, daß auch die Angiospermenblüte von heute, ebenso, wie wir es schon bei den Gymnospermen, so beim Tannenzapfen fanden, vielfach zu Blütenständen oder Infloreszenzen zusammentreten, welchen wir nun ein paar Worte widmen wollen.

Traubige und
trugdoldige
Blütenstände.

Wir haben zweierlei Arten von Blütenständen zu unterscheiden, je nachdem die Hauptachse des Blütenstands theoretisch unbegrenzt weiter wächst oder mit einer Blüte ihr Wachstum abschließt. Liegt der erstere Fall vor, so nennen wir den Blütenstand traubig (racemös), im zweiten Fall aber trugdoldig (cymös).

Bei dem Prototyp der erstgenannten Blütenstände, der Traube, haben wir eine gestreckte, durchlaufende Hauptachse, an welcher seitlich, mehr oder minder langgestreckt, die mit Blüten endenden Seitenachsen daransitzen. Die Seitenachsen erscheinen in akropetaler Folge, dementsprechend ist auch die Aufblühfolge akropetal, oder, wie man auch sagt, zentripetal. Die Bezeichnung letzterer Bezeichnungsweise leuchtet zumal dann ein, wenn die Traube nicht allzulang gestreckt, sondern mehr schirmförmig gestaltet ist. Als Beispiele für die Traube mag der Blütenstand des Sturmhuts oder der Aloe dienen.

Sind die Blüten nicht gestielt, sondern sitzend, so wird aus der Traube die Ähre, die wir bei unseren Orchideen finden. Die Ähre wird Kätzchen genannt, wenn nach der Blüte nicht die Einzelblüten, sondern der Blütenstand als Ganzes abfällt, wie bei den Weiden. Zum Kolben wird die Ähre, wenn die Hauptachse sich verdickt und fleischig wird, wie wir es beim Aronsstab bewundern. Stauchen sich nicht die Seitenachsen, sondern die Hauptachse einer Traube, so erhalten wir die Dolden, die wir von der Strentze her kennen. Stauchen sich aber Haupt- und Seitenachsen der Traube, so wird aus ihr das Köpfchen, etwa einer Karde oder der Sonnenblume.

Die trugdoldigen (cymösen) Blütenstände, bei welchen also die jeweiligen Hauptachsen des Standes mit einer Blüte abschließen, unterscheidet man nach der Zahl der Seitenachsen gleicher Ordnung. Beim Dichasium, welches man u. a. bei den Nelkengewächsen antrifft, sind zwei Seitenachsen vorhanden, die an ihrer Mutterachse gegenständig stehen, im typischen Fall beide gleichstark entwickelt. Oft zeigt sich die eine vor der anderen gefördert, und verschwindet diese ganz, so resultiert das Monochasium. Fallen sämtliche Achsen des Monochasiums in eine Ebene, was der Fall ist, wenn sie median zu ihrer jeweiligen Mutterachse stehen, so erhalten wir die Sichel, falls die Seitenachsen bei seitlicher Ansicht immer auf dieselbe Seite ihrer Abstammungsachse fallen — manche Binsen bieten Beispiele dafür —, oder wir erhalten den sogenannten Fächer, wenn die Seitenachsen bei seitlicher Betrachtung der Inflorescenz abwechselnd rechts und links von der Hauptachse stehen. Schöne Fächer zeigen uns die Schwertlilien. Stehen aber die Seitenachsen nicht alle in einer Ebene, fallen vielmehr die Seitenachsen quer zu ihrer jeweiligen

Mutterachse, d. h. stehen sie transversal, so erhält man die Schraubel, wenn sie immer auf dieselbe Seite, den Wickel, wenn sie abwechselnd auf verschiedene Seiten der Abstammungsachse fallen. Schraubelförmige Blütenstände hat das Johanniskraut, wickelförmige der Sonnentau. Bei dem *Pleiochadium* stehen mehr als zwei Seitenachsen in einem Wirtel an der Abstammungsachse, die Blütenstände der Wolfsmilcharten sind dafür oft genannte Beispiele.

Sehr häufig treffen wir Kombinationen von Blütenständen. Die Rispe des Weinstocks ist eine Doppeltraube. Die Mehrzahl der Doldengewächse ist durch den Besitz von Doppeldolden ausgezeichnet. Zusammengesetzte Ähren haben die Ährengräser, wie Weizen, Roggen oder Lolch. Bei dem Wollkraut finden wir traubige Blütenstände, welche seitlich Dichasien tragen, also eine Kombination von traubigem und trugdoldigem Blütenstand. Die „Scheinquirle“ der Lippenblütler bestehen aus zwei gegenständigen Blüten, an deren Stielen je zwei gegenständige Wickel sitzen.

Die Blütenstände, deren wichtigste Typen wir, ohne Vollständigkeit anzustreben, hier aufgeführt haben, geben uns Gelegenheit, noch ein Wort über die Hochblätter zu sagen; mit diesem Namen, so wissen wir schon, belegt man die vegetativen Blätter innerhalb der Blütenregion, die meistens im Vergleich mit den anderen Laubblättern Hemmungsbildungen darstellen. Die Hochblätter, in deren Achseln Blüten oder Inflorescenzen stehen, nennt man deren Deckblätter oder Tragblätter. An den Blütenstielen selbst sitzen die Vorblätter, die ihrerseits wieder Deckblätter von Blüten höherer Ordnung werden können. Die Monokotylen zeigen meist ein Vorblatt, das median nach der Mutterachse zu gestellt ist, die Dikotylen, zwei rechts und links stehende Vorblätter (Fig. 57). Häufig fehlen Hochblätter und haben auch vielfach für die Pflanze offenbar keine weitere Bedeutung; es sind Relikte aus jener Zeit, in welcher vegetative und fruktifikative Region noch nicht scharf geschieden war und rückgebildet im gleichen Maß, als die obere Region der Pflanze mehr und mehr in den ausschließlichen Dienst der Fortpflanzung trat. In vielen anderen Fällen aber handelt es sich um metamorphe Blätter, die für die Pflanze von Bedeutung sind. Jedermann kennt das als *Spatha* bezeichnete Deckblatt des Araceenkolbens, das nicht nur als Schutz für den jugendlichen Blütenstand dient, sondern vielfach auch durch seine bunte Färbung Insekten anlockt. Lebhaft gefärbte Hochblätter trifft man außerdem noch bei Wolfsmilchgewächsen, in den Blütenständen der Ingwerpflanzen usw. an.

Die Betrachtung der Blütenstände erinnert uns ferner daran, daß sich in einem Stand oft Blüten vereint finden, die nicht die gleiche Ausbildung zeigen. Oft sind die geschlechtlichen Verhältnisse der Blüten einer In-



Deck-
und Vorblätter.

Fig. 57. Blüte der Glockenblume. *a* Deckblatt der abgebildeten, *d* der nächsthöheren Blüte, *v* Vorblätter. $\frac{2}{3}$ der nat. Gr. Nach KARSTEN.

Verschiedene
Ausbildung der
Blüten einer
Pflanze.

florescenz verschieden; im unteren Teil können zwittrige, im oberen männliche Blüten stehen, wie beim Germer. Beim *Ricinus* finden wir unten männliche, durch ihre zierlichen verzweigten gelben Staubfäden gekennzeichnet, im oberen weibliche, die durch die leuchtend rote Farbe ihrer Narben auffallen. In den Köpfchen der *Calendula* sind die randständigen Blüten weiblich, die Scheibenblüten zwittrig. In noch anderen Fällen dienen die randständigen lediglich als Schauapparat und sind ungeschlechtlich, das kann man leicht an der Kornblume beobachten. Ein berühmtes Beispiel für Verschiedenblütigkeit innerhalb eines Blütenstandes ist eine Kleeart, deren Blütenstand sich nach der Blüte in den Boden krümmt und in diesem durch die zuletzt am Vegetationspunkt gebildeten, mit ankerartigen Kelchzipfeln ausgerüsteten sterilen Blüten befestigt wird.

Chasmogamie
und Kleistogamie.

Auf weitere biologische Besonderheiten der Blüten können wir hier nicht eingehen, wollen aber noch darauf hinweisen, daß neben Blüten, die sich in normaler Weise öffnen, sogenannten „chasmogamen“ Blüten, auch „kleistogame“ Blüten vorkommen, die dauernd geschlossen bleiben, aber durch Selbstbestäubung Samen ansetzen. Das wohlriechende Veilchen, der Sauerklee sind bekannte Beispiele für Gewächse, welche im Frühjahr chasmogame, später aber kleistogame Blätter entwickeln. Andere Pflanzen bringen lediglich kleistogame Blüten und der stengelumfassende Bienensaug ist ein Beispiel für eine Art, welche neben Rassen mit normalen Blüten auch solche mit kleistogamen produziert. In bestimmten Fällen gelingt es dem Experimentator, durch schlechte Beleuchtung und Ernährung oder durch ungünstige Temperatur Kleistogamie willkürlich auszulösen.

Befruchtung bei
den Angiospermen.

Die Befruchtung der angiospermen Blüte findet derart statt, daß Pollenkörner auf die eine oder die andere Weise auf die Narbe gelangen, um dort zu keimen und den Pollenschlauch durch den Griffelkanal oder das Griffelleitgewebe in den Fruchtknoten hinabzutreiben. Hier wächst er, entweder stets an das Fruchtblattgewebe sich anschließend, oder auch streckenweise frei durch die Fruchtknothöhhlung nach den Samenanlagen, und dringt entweder durch die Mikropyle oder durch andere Stellen ins Innere, gelangt endlich in den Embryosack und es erfolgt die Befruchtung der Eizelle, die dadurch zur Weiterentwicklung angeregt wird. Ebenfalls unter der anregenden Wirkung der Befruchtung, wie hier nicht weiter auseinandergesetzt werden kann, entsteht im Embryosack ein Nährgewebe, das entweder im reifen Samen noch sichtbar ist und dann bei der Keimung des Samens verbraucht wird, oder aber schon während der Samenreife von dem wachsenden Keim aufgezehrt wird. Aber nicht nur die Samenanlagen werden dergestalt infolge der Befruchtung zu reifen Samen, vielmehr erfahren auch die Fruchtblätter, ja häufig auch andere Teile der Blüte Veränderungen, während die Blüte zur Frucht wird, und diesen Veränderungen gilt es nun noch nachzuspüren.

Fragen wir zuerst: Was bezeichnen wir als Frucht der Angiospermen?

Früchte und
Fruchtstände der
Angiospermen.

Mit Arthur Meyer nennen wir Frucht „das Gebilde, welches zur Zeit der Samenreife aus einem Stempel hervorgegangen ist“, unter Um-

bildung der Fruchtknotenwand in die Fruchtwand (Perikarp). Der Griffel kann abfallen oder an der Frucht erhalten bleiben und Teile des Perianths oder auch der Blütenstiel können sich zu „Fruchthängseln“ umbilden. Nach obiger Definition geht aus einer Blüte, die nur einen Fruchtknoten besitzt, auch nur eine Frucht hervor, die allerdings unter Umständen später in mehrere Teilfrüchte zerfallen kann, so die Malvenfrüchte; besitzt eine Blüte aber mehrere Fruchtknoten, so bilden diese später einen einachsigen Fruchtstand, beispielsweise der Hahnenfuß. Als „Fruchtstandsanhängsel“ kann der Blütenboden mit dem Fruchtstand vereint bleiben.

Nennen wir nun einige besonders wichtige Fruchtformen unter Verweisung auf allgemein bekannte Beispiele:

Öffnet sich die Fruchtwand bei der Reife, um in dieser oder jener Weise die Samen zu entlassen, so heißt die Frucht eine Kapsel. Die Kapsel Frucht einer Tulpe, des Stechapfels und viele andere zeigen uns, daß den Kapseln meistens trockene Perikarprien eigen. Öffnen sich die Kapseln durch Längsspalten, so heißen wir sie Klappenkapseln. Hierzu gehören u. a. die Hülsen der Leguminosen, die aus einem Fruchtblatt gebildet sind, welche sich an der Rücken- und Bauchnaht öffnen; Hülsen sind also zweiklappige Kapseln. Auch die Schoten gehören hierher, das sind die Früchte der Kreuzblütler; diese bestehen aus zwei bei der Reife sich längs der Bauchnähte trennenden Fruchtblättern, zwischen denen sich während der Fruchtreife eine Scheidewand ausgespannt hatte, die auch nach Öffnung der Schote stehen bleibt und die Samen an ihren Rändern trägt. Einklappige, nur längs der Bauchnaht aufspringende Früchte, wie wir sie im Fruchtstand der Sumpfdotterblume, des Eisenhuts usw. finden, heißen Balgkapseln. Deckelkapseln oder Büchsen werfen einen Deckel ab, so die Frucht des Gauchheils oder des Bilsenkrautes. Porenkapseln öffnen sich durch Löcher und wirken wie Streubüchsen, so die Mohnkapsel. Ein bekanntes Beispiel für Kapseln mit fleischigem Perikarp bieten die Springfrüchte des nach ihnen so benannten Springkrautes (*Impatiens*), bei welchen in der Fruchtwand vorhandene Spannungen durch Berühren plötzlich ausgelöst werden, die Fruchtklappen sich elastisch aufrollen und die Samen wegschleudern.

In Gegensatz zu den Kapseln treten die Schließfrüchte, die sich nicht öffnen, wie ihr Name besagt. Eine Nuß ist eine hartschalige Schließfrucht, die einen Samen enthält. Dieser kann mit der Fruchtwand vollkommen verwachsen sein, so bei den Grasnüssen, den sogenannten Karyopsen. Auch die Achaene der Körbchenblütler ist eine Nußfrucht, doch ist hier der Samen mit der Fruchtwand nicht verwachsen.

Ist die Fruchtwand einer Schließfrucht derart gebaut, daß sie außen eine Hüllschicht hat, auf welche eine fleischige Schicht folgt, während die innersten Schichten hart sind, so haben wir eine Steinfrucht vor uns. Die Pflaume ist eine Steinfrucht mit einem Stein, desgleichen die Walnuß, andere Steinfrüchte, so die des Faulbaums, haben mehrere Steine. Eine Beere endlich liegt dann vor, wenn die Fruchtwand, abgesehen von der äußeren Hüllschicht, durch und durch fleischig ist, wie etwa die Tollkirsche.

Kapseln.
Nüsse.
Beeren.
Steinfrüchte.

Betrachten wir nun noch einige Fruchtstände, so bietet sich uns beispielsweise die Himbeere dar. Hier ist der Fruchtstand gebildet aus vielen kleinen Steinfrüchten. Die Erdbeere ist ein Fruchtstand, der besteht aus einer Unzahl kleiner trockener Nüßchen, die auf dem fleischig gewordenen Blütenboden sitzen. In Gegensatz zu diesen aus einer einzigen Blüte hervorgegangenen, darum einachsigen Fruchtständen treten mehrachsige, die aus Blütenständen hervorgegangen sind, so die Maulbeere, die Feige, die Brotfrucht, Fruchtstände, an deren Bildung sich nicht nur die Blütenachse, sondern wesentlich auch die Blütenstandsachse beteiligt; diese ist bei der Brotfrucht oder Maulbeere gewölbt, bei der Feige krugförmig eingesenkt.

Bei den Schließfrüchten sind am Perikarp die mannigfachsten, der Verbreitung dienenden Einrichtungen zu beobachten. So das eßbare Fleisch der Beeren und Steinfrüchte, welche außerdem häufig durch leuchtende Farben die Tiere, die ihnen nachstellen, anlocken, ferner Widerhaken bei den Achaenen der Klette oder den Nußfrüchten des Klebkrautes, Flügelbildungen bei der Esche, Ausbildung von Geweben der Fruchtwand, die Schwimmfähigkeit bedingen, wie bei der Kokosnuß oder anderen Pflanzen der Seestrandflora, von Fruchtanhängseln, wie Kelchen, die als Flugorgane oder Fallschirme ausgebildet sind, ganz zu schweigen. Liegen aber Kapsel Früchte vor, so sind es die Samen selbst, die mit derartigen Verbreitungseinrichtungen versehen sind.

Samen der
Angiospermen

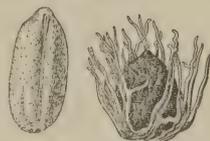
Betrachten wir nun die Samen, so fällt uns zu äußerst die aus den Integumenten hervorgegangene Samenschale auf, die übrigens ganz außerordentlich mannigfach ausgebildet sein kann, bald glatt, bald rauh, bald bei Benetzung quellend und so die Samen bei der Keimung am Substrat befestigend, oft auch in bunten Farben leuchtend, und häufig mit Flughaaren Grannen oder anderen Verbreitungsorganen versehen.

Die Stelle, an welcher der Samen mittels des Stiels an der Placenta festsaß, ist meistens noch als sogenannter Samennabel sichtbar. Eine Linie, welche längs einer Kante des Samens verläuft, falls der Samen aus einer umgewendeten Anlage hervorgegangen ist, wird als Samennaht bezeichnet, längs derselben war die Samenanlage mit dem Stiel verwachsen. Auch die Mikropyle ist häufig noch sichtbar, unmittelbar neben dem Nabel, wenn die Samenanlage umgewendet war, bei geraden Samenanlagen an dem dem Nabel entgegengesetzten Pol. Bei der Bohne liegt sie, wie bei anderen gekrümmten Samen, in einiger Entfernung vom Nabel, sie sieht aus, wie ein feines, mit einer Nadel in die Samenschale gestochenes Loch, und dient hier als Organ für die Luftzufuhr unmittelbar vor und während der Keimung. An der Mikropyle tritt später bei der Keimung das Würzelchen aus, entweder wird dabei die Samenschale zerrissen, oder aber in der Schale ist an dieser Stelle ein sogenannter Samendeckel präformiert, der vom Würzelchen herausgeschoben wird. Beim Rizinussamen sieht man in der Nähe der Mikropyle eine kleine, fleischige Wucherung, die sogenannte Caruncula, welche beim Ablösen des Samens von der Placenta wirksam war und später bei der Keimung wohl auch dem Würzelchen Schutz gewährt. Besonders auffallend

sind solche Samen, welche außer der Samenschale noch als äußere Hülle einen sogenannten Samenmantel besitzen. Wohl das bekannteste Beispiel sind die Samen der Muskatnuß mit ihrem leuchtend roten, zerschlitzten Samenmantel, der den Tieren, welche den Früchten dieses Baumes nachstellen, in die Augen sticht. — Oft sind Samen, wie jedermann weiß, recht stattliche Gebilde, in anderen Fällen aber sind sie fabelhaft klein, das letztere z. B. bei parasitischen Pflanzen, wie der Sommerwurz, deren Samen nur an der Wurzel einer Wirtspflanze keimen und darum keine Reservestoffe benötigen, oder bei den Orchideen, die ebenfalls von mitgegebenen Reservestoffen unabhängig sind, weil sie nur bei Gegenwart von Pilzen, mit denen sie in ernährungsphysiologische Gemeinschaft treten, auszukeimen vermögen.

Öffnen wir nun endlich einen Samen, so haben wir das Bild wieder vor uns, welches wir oben (S. 253) schon beschrieben haben. In Ergänzung zu dem dort Ausgeführten wollen wir jetzt, nachdem wir den Bau der Samenanlage inzwischen kennen gelernt haben, nur das Eine noch hinzufügen: Wir sollten erwarten, daß wir innerhalb der Samenschale ein aus dem Kern der Samenanlage, dem Nucellus, hervorgegangenes Gewebe antreffen würden. Tatsächlich aber wird während der Samenreife der Nucellus, bei der Mehrzahl der Pflanzen, mehr oder minder bis auf wenig

kenntliche Reste zerdrückt und spielt im reifen Samen keine Rolle mehr. Nur bei einer gewissen Anzahl von Fällen ist er im reifen Samen noch erhalten und dient dann als Nährgewebe, welches man als Perisperm bezeichnet, im Gegensatz zu dem als Endosperm benannten, aus dem Embryosack hervorgegangenen Nährgewebe. In der Pfefferfrucht oder in den Kardamomensamen würden wir ein solches Perisperm neben dem Endosperm antreffen. — Daß ein Endosperm im übrigen im reifen Samen entweder erhalten sein kann, wie beim Rizinus, oder auch verschwunden ist, wie bei der Bohne, indem die Reservestoffe in den Keim übergegangen sind, wissen wir schon. Auch der Bau und die Lage des Keimes im Samen ist oben schon geschildert worden, und so hätten wir denn hiermit das Ende unserer Darstellung der Organographie der höheren Pflanzen wieder an den Anfang angeknüpft.



Nährgewebe.
Endo- und
Perisperm.

Fig. 58. Samen von *Myristica fragrans* mit Samenmantel, rechts, von *Myristica argentea*, ohne Samenmantel, links. Am letzteren die Samennaht deutlich sichtbar. $\frac{1}{8}$ der nat. Gr.
Aus KARSTEN nach
WARBURG.

Nachdem wir nun die Gesamtheit der Blätter, seien es Laub- oder Blütenblätter, kennen gelernt haben, wollen wir noch die Achsen einer kormophylischen Pflanze mit Rücksicht auf die daransitzenden Blätter betrachten. Wir sehen, daß bei einigen Pflanzen alle Blätter von den Keimblättern bis hinauf zu den Blütenblättern an einer Achse sitzen können; es ist, damit die Pflanze ihren ganzen Entwicklungsgang zu Ende führen kann, nur die Ausbildung einer einzigen Achse erforderlich; solche Pflanzen heißen einachsige, als Beispiel diene die Tulpe, der Mohn, die schwarze Nieswurz. Während hier die Hauptachse ihr Wachstum mit der Blüte abschließt, besitzen die zweiachsigen Pflanzen eine Hauptachse, die theoretisch unbegrenzt

weiter wächst, Nieder-, Laub- und allenfalls Hochblätter trägt, während die Blütenbildung den Achsen zweiter Ordnung vorbehalten ist. Zweiachsige Pflanzen sind das Hirtentäschel, die Primeln. Dreiachsige sind solche Pflanzen, bei welchen die Achsen zweiter Ordnung Hochblätter tragen und erst die der dritten Ordnung die Blüten; das Maiglöckchen, der große Wegerich sind Beispiele für solche. Vierachsige ist u. a. die Bohne. Diese Aufeinanderfolge von verschiedenen, durch die Art der Blätter, die sie tragen, unterscheidbaren Achsen bezeichnet man als „Sproßfolge“; durch die Bezeichnung wird ausgedrückt, wieviel Achsensorten normalerweise am Sproß einer Pflanze vorhanden sein müssen, damit sie zum Blühen gelangt und ihren Lebenszyklus vollendet.

Diejenigen Achsen, welche an einem Pflanzenkörper zu den bei typischer Ausbildung notwendigen noch hinzutreten, und von denen ganz wesentlich der Habitus eines Individuums abhängt, bezeichnet man als „unwesentliche“ oder Bereicherungssprosse. Ob und in welcher Menge sie auftreten, hängt ganz von den Lebensbedingungen ab; auf fettem Boden werden mehr, auf magerem weniger oder gar keine gebildet. Die Zahl der wesentlichen Achsen ist dagegen in den meisten Fällen ein Organisationsmerkmal, das auch der Systematiker vielfach benutzt; doch soll nicht der falschen Meinung Vorschub geleistet werden, als ob nicht die Zahl auch der „wesentlichen“ Achsen einer Pflanze unter extremen Bedingungen oder im physiologischen Versuch ein veränderliches Merkmal sein könnte.

Lebensdauer
der Farne und
Blütenpflanzen.

Verschaffen wir uns nun noch eine übersichtliche Einteilung der Farn- und Blütenpflanzen, indem wir die Konsistenz ihrer Achsen und die damit im innigen Zusammenhang stehende Lebensdauer und Lebensführung in Abhängigkeit vom Wechsel der Jahreszeiten oder, allgemeiner gesagt, der äußeren Lebensbedingungen zugrunde legen.

Wie jeder Laie, unterscheidet auch die Wissenschaft zunächst Kräuter und Holzgewächse.

Mono- und
polykarpische
Pflanzen.

Die Kräuter kann man weiter danach einteilen, ob sie nur einmal blühen und fruchten um dann abzusterben, oder ob sie mehrmals blühen und fruchten. Die ersteren nennt man hapaxanthische oder monokarpische, die letzteren polykarpische Kräuter.

Einjährige
Pflanzen.

Zu den monokarpischen gehören zuerst die einjährigen annuellen oder monozyklischen Kräuter, welche im selben Jahr, in dem sie den Samen entkeimen, auch blühen und Samen tragen. Sie sind häufig charakterisiert durch gestreckte Internodien und meistens verzweigte Achsen; wir können an ihnen Achsen dritter oder sogar vierter Ordnung beobachten. Die Streckung der Internodien ist biologisch u. a. dadurch verständlich, daß der Samen, das einzige Verbreitungs- und Fortpflanzungsmittel der Annuellen, nicht unmittelbar am Boden reifen soll, was für die Verbreitung durch den Wind und andere Faktoren von Bedeutung ist. — Es ist kaum nötig hinzuzufügen, daß die Knospen der Annuellen keine Knospenschuppen haben, sondern nackt sind. Die Wurzel zeigt, wenn es sich um ein dikotyles Gewächs handelt, die bei diesen übliche Bildung einer Pfahlwurzel, Monokotyle sind mit Faserwurzeln

im Boden befestigt. — Zu den Annuellen gehören neben vielen andern unter den Dikotylen Flachs und Hanf usw., unter den Monokotylen z. B. Hafer und Gerste.

An die einjährigen schließen sich an die sogenannten überwinternd einjährigen Pflanzen. Hier keimt der Samen im Herbst, die Wurzeln nebst Blättern überwintern und die Blütezeit fällt ins Frühjahr. Hierher gehört unter anderen das Pflänzchen, welches den charakteristischen Namen Hungerblümchen führt.

Überwinternde
einjährige
Pflanzen.

Die dritte Gruppe monokarpischer Kräuter sind die zweijährigen dizyklischen. Sie bilden oft, wenigstens wenn es sich um Dikotyle handelt, im ersten Jahr an oberirdischen Teilen nur einen Stengel mit gestauchten Internodien und Rosettenblättern aus, der mit offener Knospe überwintert; im zweiten Jahr werden die mit gestreckten Internodien ausgerüsteten Blüten-sprosse gebildet. Nach der Samenreife stirbt auch bei ihnen alles ab bis auf die Samen. Hierher gehören Winterroggen und Winterweizen, ferner der Fingerhut, die Zuckerrübe u. a. m. Die zweijährigen Gewächse sind, wie wir bei Warming lesen können, Kinder eines rauhen Klimas und fehlen in wärmeren Regionen. Übrigens können sie in warmen Jahren auch zu einjährigen werden.

Zweijährige
Pflanzen.

An die zweijährigen schließen sich an die pleiozyklischen Kräuter, welche erst nach mehr als zwei Jahren zur Blüte gelangen, um dann mit Ausnahme der Samen ganz abzusterben; hierher gehören unter anderen manche Doldengewächse, z. B. solche der asiatischen Steppen. Dizyklische Gewächse können infolge Ungunst der Witterung im zweiten Jahr zu pleiozyklischen werden, umgekehrt kommt es unter günstigen Witterungsverhältnissen vor, daß pleiozyklische schon im zweiten Jahr blühen.

Mehrjährige
Pflanzen.

Es folgen die polykarpischen Kräuter; hier haben wir Stauden mit Rhizom, Knollen- oder Zwiebelgewächse, bei welchen im Gegensatz zu den obengenannten monokarpischen nicht nur der Samen überwintert, sondern auch das Rhizom bzw. andere entsprechende Teile. In der großen Mehrzahl der Fälle sind es geophile Pflanzen, welche unterirdisch ausdauernde Teile besitzen, von denen einjährige, photophile Sprosse, die meist unter dem Boden angelegt werden, sich erheben.

Ausdauernde
Kräuter.

Vor den Kräutern sind die Holzgewächse dadurch ausgezeichnet, daß die oberirdischen, photophilen Sprosse verholzen, auf solche Weise leistungsfähiger werden, was Tragkraft und Stoffleitung angeht und auch — in unseren Breiten — den Unbilden der winterlichen Witterung besser trotzen können. Teilweise sind die Holzgewächse monokarpisch; es gibt Palmen, die gleich nach der oft erst im späten Alter des Baumes erfolgenden Blüte absterben, ohne daß andere Teile als die Samen lebend bleiben; die große Mehrzahl der Holzgewächse blüht und fruchtet aber mehrfach. Unter den Holzgewächsen unterscheidet man Bäume und Sträucher; auf deren Unterscheidungsmerkmale hinzuweisen ist wohl überflüssig. Nur das sei betont, weil darüber manchmal falsche Ansichten herrschen, daß es kleine Bäume wie den Seidelbast und andererseits auch große Sträucher wie die Hasel gibt.

Bäume
und Sträucher.

Kennzeichnend für die Holzgewächse ist es, daß sie regelmäßig nur die Blätter unter Bildung von Narben abwerfen, während bei Kräutern der

Stengel und die an ihn angehefteten Blätter vielfach gemeinsam zugrunde gehn. Die „Reinigung“ der Baumkronen durch Abwurf von Kurztrieben, auf welche wir oben hingewiesen haben, darf dabei allerdings nicht vergessen werden.

Bei den Bäumen treffen wir zuerst den „Palmentypus“: Der mit gestauchten Internodien versehene Stamm einer Palme, Sagopalme usw. wächst, ohne sich zu verdicken, in die Länge, dementsprechend vergrößert sich auch die aus den bekannten großen Blättern bestehende Krone nicht jahraus, jahrein, vielmehr sterben unten stets etwa ebensoviele Blätter ab, als oben neue hinzukommen. Die Endknospe des Stammes ist nackt. — Im Gegensatz dazu wachsen Laub- und Nadelbaumstämme in die Dicke und die Krone nimmt jahrelang an Mächtigkeit zu, bis endlich ein stationärer Zustand erreicht ist. Die Internodien ihrer Keimpflanzen sind gestreckt. Der Zuwachs der Krone findet derart statt, daß jährlich nur ein „Schub“ unverzweigter Jahrestriebe gebildet wird, abgesehen von den Fällen, in welchen ein zweiter Trieb um Johanni erfolgt oder in welchen ein Baum derart wächst, daß blattlose Langtriebe und daransitzende beblätterte Kurztriebe gebildet werden, wofür wir früher Beispiele kennen gelernt haben (Kiefer usw.). Geophile Sprosse treten bei den Holzgewächsen an Bedeutung zurück hinter den photophilen. Der monokotyle Baum ist mit Adventivwurzeln im Boden befestigt, bei den anderen Bäumen sind Adventivwurzeln seltener.

Die eben gegebene Übersicht über den Lebenszyklus der Pflanzen, bei deren Aufstellung wir im wesentlichen Warming folgten, bezieht sich in erster Linie auf die Pflanzen, welche die Winterszeit zur Ruhe zwingt oder veranlaßt, nach Beendigung der Vegetation bis auf die Samen oder unterirdischen Teile abzusterben. — Bezüglich der tropischen Pflanzenwelt sei mit Haberlandt hier nur das eine bemerkt, daß im indomalaiischen Archipel die Zahl der Holzgewächse im Vergleich zu den krautigen weit größer ist als bei uns; die Gunst des dortigen Klimas ermöglicht es, kann man sagen, den Pflanzengestalten, zu tunlichst vollkommenen, d. h. leistungsfähigen Formen, wie sie in den Holzgewächsen uns entgegentreten, sich auszuwachsen, während bei uns nur solche Hölzer, die sich in weitgehender Weise gegen die Schäden der winterlichen Abkühlung und der schwierigen Wasserversorgung aus dem kalten Boden schützen, durch Ausbildung derber Blätter, falls diese wintergrün sind, durch Blattfall, und durch Knospenschuppenbildung, wenn sie zarte Laubblätter haben, es möglich machen, sich im Winter ungestraft weit in die klare, kalte Luft zu erheben.

Stamm-
sukkulente
Gewächse.

Man wäre versucht, zu glauben, daß man die gesamten Vertreter der kormophytischen Pflanzenwelt in Kräuter einerseits, Hölzer andererseits einteilen könne, Warming macht aber treffend darauf aufmerksam, daß es noch eine dritte Kategorie von Gewächsen gibt, das sind die Stammsukkulente, denen wir in unserer Darstellung mehrfach begegnet sind. Darin, daß ihre saftigen Sprosse nicht verholzen, schließen sie sich an die Kräuter an, darin aber, daß sie derb und ausdauernd sind, nähern sie sich den Holzgewächsen.

Literatur.

Das Hauptwerk über die pflanzliche Gestaltungslehre ist das Buch von K. E. GOEBEL, *Organographie der Pflanzen*, Jena, 1898 bis 1901. Wie der Titel besagt, berücksichtigt es besonders die Beziehungen zwischen Bau und Funktion der Teile. Eine formale Morphologie bietet das ältere Werk von F. PAX, *Allgemeine Morphologie der Pflanzen*, Stuttgart 1890. — Zu nennen sind ferner: J. VELENOVSKY, *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*, Prag 1905 bis 1910, sodann F. O. BOWER, *Origin of Land Flora*, London 1908. — H. POTONIÉ behandelt die Grundlinien der Morphologie im Lichte der Palaeontologie, Jena 1912.

Es ist sodann hinzuweisen auf die Darstellungen der Morphologie und Entwicklungsgeschichte in den bekannten Lehrbüchern der allgemeinen Botanik: Es seien genannt: STRASBURGER, JOST, SCHENCK, KARSTEN, *Lehrbuch der Botanik*, 11. Aufl. Jena 1911. Die Morphologie ist von ED. STRASBURGER bearbeitet. Die systematischen Teile des Buches, die aus der Feder von H. SCHENCK und G. KARSTEN stammen, geben einen guten Überblick über die heutigen Anschauungen von der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Pflanzenreichs. — J. v. WIESNER, *Organographie der Pflanzen*, 2. Bd. der *Elemente der wissenschaftlichen Botanik*, Wien 1890. — E. WARMING und W. JOHANNSEN, *Lehrbuch der allgemeinen Botanik*, deutsche Übersetzung, Berlin 1909; auf die treffliche, lebensvolle Darstellung der Organographie in diesem Buch, der wir viele Beispiele für die obige Darstellung entnommen haben, sei besonders aufmerksam gemacht. — ARTHUR MEYER, *Wissenschaftliche Drogenkunde*, Berlin 1891—92. — Auch die systematischen Handbücher der Botanik bringen eine Fülle morphologischer Materials. Es seien genannt A. ENGLER und K. PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Leipzig 1889 ff. A. ENGLER, *Das Pflanzenreich*, Leipzig 1900 ff., sowie R. v. WETTSTEIN, *Handbuch der systematischen Botanik*, 2. Aufl. Leipzig und Wien 1911.

Die in unsere Darstellung eingeflochtenen geschichtlichen Daten wurden entnommen dem Werk von J. v. SACHS, *Geschichte der Botanik*, München 1875, der Darstellung von K. GOEBEL, *Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane*, in Schenks *Handbuch der Botanik*, Bd. 3, Breslau 1884, der Abhandlung H. VOECHTINGS: *Zu T. A. Knights Versuchen über Knollenbildung*, Bot. Ztg. 1895, endlich dem oben genannten Werk H. POTONIÉS.

Über entwicklungsphysiologische Fragen vergleiche man die Darstellung in W. PFEFFERS *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. 2, Leipzig 1904 Kap. 6 bis 9, in L. JOSTS *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, 2. Aufl., Jena 1908, 2. Teil, *Formwechsel*, sowie in W. PALLADINS, *Pflanzenphysiologie*, Berlin 1911, Kap. 6. Außerdem seien noch folgende Werke genannt: H. VOECHTING, *Über Organbildung im Pflanzenreich*, Bonn 1874 und 1884, sowie desselben Autors *Untersuchungen zur Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers*, Tübingen 1908. G. KLEBS, *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei Algen und Pilzen*, Jena 1896, desselben Forschers *Willkürliche Entwicklungsänderungen*, Jena 1903, und *Künstliche Metamorphosen*, Halle 1906; K. GOEBEL, *Einleitung in die experimentelle Morphologie*, Leipzig und Berlin 1908; J. REINKE, *Einleitung in die theoretische Biologie*, 2. Aufl., Berlin 1911.

Morphologisch-biologische Darstellungen, zum guten Teil der Tropenwelt entnommen, finden sich bei A. F. W. SCHIMPER, *Botanische Mitteilungen aus den Tropen*, Jena 1888 bis 1891, bei K. GOEBEL, *Pflanzenbiologische Schilderungen*, Marburg 1889 bis 1891, bei G. HABERLANDT, *Eine botanische Tropenreise*, 2. Aufl., Leipzig 1910, und bei G. KARSTEN im *Lehrbuch der Biologie für Hochschulen*, Leipzig 1911. Die obige Behandlung der Algenbiologie gründet sich auf F. OLTMANNS, *Morphologie und Biologie der Algen*, 2. Bd., Jena 1905.

Es ist sodann noch hinzuweisen auf die organographischen Beiträge zu dem *Handlexikon der Naturwissenschaften*, Jena 1911 ff. Für die obige Darstellung wurden verwertet die Artikel von F. OLTMANNS über *Moose*, von H. SCHENCK über *Lianen* und von R. v. WETTSTEIN über die *Blüte*. — Schließlich sei aufmerksam gemacht auf die knappe und klare Darstellung, welche M. NORDHAUSEN in seinem Werkchen über die *Morphologie und Organographie der Pflanzen*, Leipzig 1911, gibt.