

- Digitalisierte Fassung im Format PDF -

# Untersuchungen über die Orientierungstorsien der Blätter und Blüthen

---

Simon Schwendener  
Gustav Heinrich Krabbe

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib ([www.BioLib.de](http://www.BioLib.de)).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie ([ViFaBio](http://ViFaBio)) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](#) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.

986/1943.

UNTERSUCHUNGEN  
ÜBER  
DIE ORIENTIRUNGSTORSIONEN  
DER  
BLÄTTER UND BLÜTHEN.

VON  
S. SCHWENDENER UND G. KRABBE.

AUS DEN ABHANDLUNGEN DER KÖNIGL. PREUSS. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN  
ZU BERLIN VOM JAHRE 1892.

MIT 3 TAFELN.

---

BERLIN 1892.

VERLAG DER KÖNIGL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

IN COMMISSION BEI GEORG REIMER.



UNTERSUCHUNGEN  
ÜBER  
DIE ORIENTIRUNGSTORSIONEN  
DER  
BLÄTTER UND BLÜTHEN.

VON  
S. SCHWENDENER UND G. KRABBE.

AUS DEN ABHANDLUNGEN DER KÖNIGL. PREUSS. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN  
ZU BERLIN VOM JAHRE 1892.

MIT 3 TAFELN.

---

BERLIN 1892.

VERLAG DER KÖNIGL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN.

---

IN COMMISSION BEI GEORG REIMER.

Bit  
Kaiser-  
für Zü  
Erwir  
Ma  
9d  
Phy

## Einleitung.

Wie schon die Überschrift vorliegender Abhandlung deutlich erkennen läßt, handelt es sich in derselben nur um eine Untersuchung derjenigen Orientierungsbewegungen von Blättern und Blüthen, an deren Zustandekommen aufser Krümmungen auch noch bestimmte Torsionen betheiligt sind. Wir können hierbei wohl darauf verzichten, zunächst auf die allgemeine Verbreitung dieser Torsionsbewegungen hinzuweisen, die in der Natur von den meisten dorsiventralen Blättern und Blüthen zur Erreichung einer bestimmten Orientirung zur Tragaxe, zum Erdradius oder zur Beleuchtungsrichtung ausgeführt werden, vorausgesetzt, daß die betreffenden Organe nicht schon von Hause aus, z. B. gleich bei ihrer Entfaltung, sich in dieser Lage befinden. Auch dem äußeren Charakter nach können die hier in Frage stehenden Bewegungen, wenigstens für eine Reihe von Pflanzen, im Allgemeinen als bekannt vorausgesetzt werden, da sie nach dieser Richtung wiederholt beschrieben wurden, theils in besonderen Abhandlungen, theils mehr gelegentlich in der systematischen und morphologischen Litteratur.

Was aber die physiologische Behandlung des vorliegenden Gegenstandes betrifft, so fehlt es noch immer an einer umfassenden Untersuchung desselben, vor allem an einer streng kritischen Prüfung der Frage, ob und in wie weit die im Dienste der Zweckmäßigkeit stehenden Blatt- und Blüthenstieldrehungen einer mechanischen Erklärung fähig sind. Anläufe zur Lösung dieses Problems sind zwar wiederholt gemacht worden, allein dieselben müssen sämmtlich in mechani-



scher Hinsicht, wie später gezeigt werden soll, als verfehlt betrachtet werden.

Um vorerst einen deutlichen Überblick über die hier zu lösenden Fragen zu gewinnen, wird es sich empfehlen, in aller Kürze an diejenigen Torsionen anzuknüpfen, deren Mechanik durch die Untersuchungen Schwendener's<sup>1)</sup>, Zimmermann's<sup>2)</sup>, Eichholz's<sup>3)</sup>, Steinbrinck's<sup>4)</sup> u. A. gegenwärtig ziemlich klar gelegt ist. Es sind dies Drehungen, die an ausgewachsenen Pflanzentheilen, wie Gramineengrannen, Erodiumschnäbeln und einer Reihe anderer Objecte zur Beobachtung gelangen. Viele dieser Bewegungen stimmen mit denjenigen der Blätter und Blüthen insofern überein, als sie ebenfalls im Dienste der Zweckmäßigkeit stehen; in anderer Hinsicht zeigen dieselben jedoch wesentliche Abweichungen, deren Hervorhebung für die richtige Beurtheilung der Blatt- und Blüthenstieldrehungen nicht ohne Bedeutung ist.

Wie wir wissen, liegen bei ausgewachsenen, hygroskopischen Pflanzentheilen die Torsionsursachen stets in bestimmten Structurverhältnissen der Zellmembranen. Durch die Untersuchungen oben genannter Autoren kann hier wenigstens die wichtige Thatsache als sicher gestellt gelten, daß die Drehungen in allen Fällen mit einem ungleichen Imbibitionsvermögen, resp. mit einer ungleichen Aufnahme oder Abgabe von Wasser nach verschiedenen Richtungen der Wandsubstanz zusammenhängen. Dabei handelt es sich gewöhnlich um eine auch mikroskopisch sichtbare spiralförmige Streifung der Wände, deren Quellung in der Richtung der Streifung eine andere ist als senkrecht zu dieser. Ob die Spiralstreifung mikroskopisch nachweisbar ist oder nicht, ist freilich an und für sich ohne Belang, wie es überhaupt für die mechanische Behandlung der Torsionsvorgänge unnöthig ist zu wissen, welche speciellen Structurverhältnisse dem ungleichen Quellungsvermögen der Zellwände nach den angegebenen Rich-

---

<sup>1)</sup> S. Schwendener, Über Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen (Sitzungsber. der K. Preuß. Akademie d. Wissensch. zu Berlin, 1887).

<sup>2)</sup> A. Zimmermann, Über mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte (Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, 1881).

<sup>3)</sup> Eichholz, Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen (Pringsheim's Jahrb. 1886, Bd. XVII).

<sup>4)</sup> C. Steinbrinck, Zur Theorie der hygroskopischen Flächenquellung und -schrumpfung vegetabilischer Membranen (aus den Verhandl. des naturhist. Vereins der pr. Rheinlande etc., Jahrg. 47, 1891).



tungen zu Grunde liegen; es genügt zu diesem Zwecke vollständig, die Quellungsverhältnisse empirisch festgestellt zu haben.

Aus der hervorgehobenen Thatsache läßt sich auch ohne näheres Eingehen auf die Mechanik der Torsion zunächst für die Richtung derselben eine wichtige Folgerung ziehen: die Torsionsrichtung ist bei hygroskopischen Pflanzentheilen eine von Hause aus gegebene; dieselbe ist darum keiner Änderung fähig, so lange die mit der Structur gegebenen Bedingungen ungleicher Quellung nach verschiedenen Richtungen erhalten bleiben.

Wesentlich anders liegen nun die Verhältnisse bezüglich aller Orientirungstorsionen der Blätter und Blüthen. Da diese nur so lange, als Wachsthum stattfindet, möglich sind, so folgt daraus zunächst, daß die Torsionsursachen nicht, wie bei den oben erwähnten ausgewachsenen Pflanzentheilen, in Structurverhältnissen der Zellwände, vielmehr in bestimmten Vorgängen innerhalb des Protoplasma's gesucht werden müssen. Zwar entstehen, wie wir später sehen werden, auch an wachsenden Organen die Drehungen mechanisch erst in Folge eines bestimmten Verhaltens der Zellwände, allein die dieses Verhalten bedingenden Factoren sind ganz andere als bei hygroskopischen Pflanzentheilen.

Die Imbibition der Zellwände kann für das Zustandekommen der Drehungen wachsender Organe überhaupt nicht in Frage kommen, denn da sich alle Wände hier fortdauernd im wasserdurchtränkten Zustand befinden, so fehlen eben die Bedingungen zu einer ungleichen, mit einem sichtbaren Effect verbundenen Quellung nach verschiedenen Richtungen. Wenn daher die Zellmembranen einmal für das mechanische Zustandekommen und dann für die Richtung der Orientirungstorsionen von Bedeutung sein sollen, so kann dies immer nur indirect durch Vermittelung des Protoplasma's der Fall sein, indem dasselbe das Wachsthum der Zellwände in bestimmter Weise beeinflusst.

Zu diesem principiellen Unterschied zwischen den Torsionsursachen ausgewachsener und denen noch wachsender Pflanzentheile kommt weiter der beachtenswerthe Umstand, daß bei letzteren die Torsionsrichtung keine unabänderliche ist. Wenn auch die Bewegungen der Blätter und Blüthen stets so erfolgen, daß eine bestimmte Lage auf kürzestem Wege erreicht wird, so sind wir doch jeden Augenblick im stande, durch Änderung der Lage des Organs auch die anfängliche Richtung seiner Bewegung zu än-



dern. Ein Blattstiel, der sich z. B. in einer linksläufigen Drehung befindet, kann sofort zu der entgegengesetzten Bewegung veranlaßt werden; und mit Rücksicht hierauf kann die Richtung der Orientierungstorsionen als eine nicht von Hause aus gegebene bezeichnet werden.

Wie wir später sehen werden, folgt aus der Abänderungsfähigkeit der Torsionsrichtung in Verbindung mit anderen Erscheinungen ganz allgemein die für eine richtige Beurtheilung der Torsionsursachen wichtige Thatsache, daß in der inneren Organisation der hierher gehörigen Pflanzen keinerlei Factoren, weder in Structurverhältnissen der Zellwände noch in irgend welchen anderen Momenten, gegeben sein können, die eine Torsion bedingen. Es müssen vielmehr nicht nur die Ursachen der Torsion, sondern auch die Bedingungen, welche die Richtung derselben bestimmen, jedesmal unter dem Einfluß äußerer Kräfte neu geschaffen werden.

Wie schon diese wenigen Bemerkungen deutlich erkennen lassen, ist die Torsionsmechanik wachsender Organe viel complicirter Natur und daher nicht in so einfacher Weise klar zu legen, wie die analogen Bewegungen hygroskopischer Pflanzentheile. Darum bedarf es auch kaum einer besonderen Hervorhebung, daß es von vornherein nicht in unserer Absicht liegen konnte, die Orientierungsbewegungen der dorsiventralen Blätter und Blüthen, sofern daran Torsionen betheiligt sind, nach allen Seiten zu erklären.

Um zunächst für die mechanische Beurtheilung des vorliegenden Gegenstandes eine möglichst sichere Grundlage zu gewinnen, kam es uns in erster Linie auf eine genaue Feststellung der Verhältnisse an, von welchen das Auftreten der Torsionen, unbekümmert um ihr mechanisches Zustandekommen, abhängig ist. Es fragt sich hierbei, in wie weit die Orientierungstorsionen in inneren Organisationsverhältnissen der Blätter und Blüthen begründet liegen, sowie ferner, ob und in welcher Weise an ihrem Eintreten außerhalb der Pflanze gelegene Factoren, wie Licht und Schwerkraft, betheiligt sind.

Da die dorsiventralen Blätter und zygomorphen Blüthen zur Erreichung ihrer normalen Orientierung in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle außer Axendrehungen auch Krümmungen ausführen müssen, so ist es vor allen Dingen wichtig zu entscheiden, in welcher Beziehung diese beiden Arten von Bewegungen zu einander stehen; es fragt sich z. B., ob sich die Torsionen, wie man dies bereits versucht hat, aus der Combination



von Krümmungen erklären lassen. Hierher gehören auch die von Ambronn<sup>1)</sup> entwickelten Anschauungen, nach welchen unter gewissen Bedingungen durch die einseitige Wirkung der Schwerkraft und des Lichtes auf bogenförmig gekrümmte Organe Torsionen herbeigeführt werden können<sup>2)</sup>.

Mit der Klarlegung dieses Gegenstandes wird in Verbindung mit anderweitigen Thatsachen auch die Entscheidung über einen andern wichtigen Punkt gegeben sein, über die Frage nämlich, ob in Wirklichkeit geotropische und heliotropische Torsionen existiren, d. h. Drehungen, die in analoger Weise wie die geotropischen und heliotropischen Krümmungen ganz allein von der Schwerkraft oder dem Licht, ohne Mitwirkung irgend welcher anderer Kräfte, verursacht werden. In der Litteratur finden sich zwar hier und da solche Torsionen erwähnt, allein es ist dabei selten deutlich zu erkennen, wie man die fraglichen Verhältnisse auffaßt, ob das Licht oder die Schwere allein maßgebend sein soll oder ob nebenher auch noch andere Factoren im Spiele sind und die ersteren nur den Ausschlag geben. Die Frage, in welcher Weise die Torsionen unter dem Einfluß einer einzelnen äusseren Kraft mechanisch zu stande kommen, findet sich überhaupt nirgends erörtert, denn die von Frank<sup>3)</sup> angenommene Polarität der Zellhäute kann ernstlich nicht hierher gerechnet werden.

Fast alle Autoren, die sich nicht bloß mit dem äußeren Charakter der Orientirungsbewegungen, sondern auch mit der Frage nach dem mechanischen Zustandekommen derselben mehr oder weniger eingehend befassen, gehen hierbei von der theils als selbstverständlich betrachteten, theils ausdrücklich hervorgehobenen Voraussetzung aus, daß das Licht oder die Schwere für sich allein — in Übereinstimmung mit jeder andern einseitig angreifenden Kraft — wohl Krümmungen in einer Ebene, niemals aber direct Torsionen verursachen könne. Wo daher in der Natur an Blättern und Blüthen Drehungen zur Beobachtung gelangen, da sollen dieselben nicht aus einer unmittelbaren Einwirkung einer einzelnen

---

<sup>1)</sup> H. Ambronn, Über heliotropische und geotropische Torsionen (Ber. der deutsch. botan. Gesellsch. Bd. II p. 183ff.).

<sup>2)</sup> H. Ambronn, Zur Mechanik des Windens (Separat-Abdruck aus den Berichten der math.-physik. Classe der Kgl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. 1884).

<sup>3)</sup> A. B. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig, 1870.



äußeren Kraft hervorgehen, sondern ausschließlich oder doch zum großen Theil in ganz anderen Verhältnissen begründet liegen.

Sehen wir von gelegentlichen Bemerkungen ab, so giebt es gegenwärtig zwei Erklärungsversuche der hierher gehörigen Orientierungstorsionen. Nach H. de Vries<sup>1)</sup>, Wiesner<sup>2)</sup> und Osc. Schmidt<sup>3)</sup> beruhen bekanntlich die Blattstieltorsionen auf einem passiven Wachsthum, welches durch die drehende Wirkung des Blattgewichtes verursacht werden soll. Diese Anschauung, auf die wir später noch kurz zurückkommen, bedarf hier keiner weiteren Erörterung, nachdem durch die Untersuchungen Noll's<sup>4)</sup>, Vöchting's<sup>5)</sup> und Krabbe's<sup>6)</sup> gezeigt ist, daß die Orientierungsbewegungen in den meisten Fällen auch ohne Mitwirkung, ja selbst bei entgegengesetzter Wirkung der durch die Belastungsverhältnisse gegebenen Torsionsmomente zur Ausführung gelangen. Übrigens würde mit dieser Vorstellung nur ein Theil des ganzen Problems erklärt sein, denn wie schon Osc. Schmidt hervorgehoben, gelangt die Bewegung in vielen Fällen gerade dann zum Stillstand, wenn sich nach der Stellung des Blattes das Eigengewicht der Spreite im Maximum seiner Wirkung befindet.

Eine ganz andere Anschauung über das mechanische Zustandekommen der Orientierungstorsionen ist von Noll für die zygomorphen Blüten zu begründen versucht worden. Wenn wir hier auf diese Untersuchungen etwas näher eingehen, so geschieht dies hauptsächlich aus zwei Gründen, einmal, weil dieselben bis jetzt die einzigen sind, die sich mit dem äußeren Charakter und dem mechanischen Zustandekommen der Blütenstieldrehungen eingehender beschäftigen, und sodann, weil der Verfasser wiederholt mit besonderem Nachdruck behauptet, die Mechanik der fraglichen Bewegungen nach allen Seiten vollständig klar gelegt zu haben.

<sup>1)</sup> H. de Vries, Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile (Arb. des botan. Inst. in Würzburg, Bd. I p. 223 ff.).

<sup>2)</sup> J. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich, II. (Denkschriften der k. k. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse, Bd. 43).

<sup>3)</sup> Osc. Schmidt, Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion. Inaugural-Dissertation. Berlin, 1883.

<sup>4)</sup> Fritz Noll, Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben (Arb. des botan. Inst. in Würzburg, Bd. III).

<sup>5)</sup> H. Vöchting, Über die Lichtstellung der Laubblätter (Botan. Zeit. 1888 p. 501 ff.).

<sup>6)</sup> G. Krabbe, Zur Kenntniß der fixen Lichtlage der Laubblätter (Pringsheim's Jahrb. für wissenschaft. Botanik, Bd. 22).



Noll beschäftigt sich in zwei besonderen Abhandlungen<sup>1)</sup> mit der bekannten Erscheinung, daß die zygomorphen Blüthen nicht nur eine bestimmte Lage zum Erdradius einnehmen, sondern außerdem noch in bestimmter Weise gegen ihre Tragaxe orientirt sind. Entfernt man sie aus dieser Stellung, so suchen sie dieselbe, so lange noch Wachsthum stattfindet, durch zweckentsprechende Krümmungen und Drehungen wieder zu erreichen. So sind bekanntlich, um ein paar Beispiele anzuführen, in der Familie der Leguminosen die Blüthen so an der Hauptspindel inserirt, daß die Fahne nach oben und die Öffnung der Blüthe nach außen, von der Spindel hinweg gerichtet ist. Dasselbe gilt von den Blüthen der Gattungen *Delphinium*, *Aconitum* und zahlreichen anderen. Bei aufrechter Stellung der Tragaxe besitzen die hier in Frage stehenden Blüthen gewöhnlich gleich bei der Entfaltung die normale Orientirung; jedenfalls sind, von den Orchideen und einigen anderen Familien abgesehen, irgendwelche nennenswerthe Bewegungen zur Erreichung derselben nicht erforderlich. Nur wo die Entwicklung der Blüthen an abwärts gerichteter Spindel, wie bei *Cytisus*, *Wistaria* u. s. w. stattfindet, müssen die einzelnen Blüthen zur Erreichung der Normalstellung außer einer geotropischen Aufwärtskrümmung eine Drehung um  $180^\circ$  ausführen — die letztere, damit die Öffnung resp. die Vorderseite der Blüthe nach außen sieht. Dieselben Bewegungen lassen sich auch künstlich herbeiführen, wenn man die von Natur aufrecht wachsenden Blüthenspindeln in inverse Lage bringt und sie in dieser festhält.

Noll sucht nun sämtliche Orientirungstorsionen zygomorpher Blüthen auf zwei Krümmungen zurückzuführen, die er als Median- und Lateralkrümmung von einander unterscheidet; die erstere erfolgt in der durch Bauch- und Rückenseite der Blüthe gelegten Ebene, während die letztere, die Lateralkrümmung, auf einer Verlängerung der rechten oder linken Seite des Blüthenstieles beruht. Daß diese Lateralbewegung unabhängig von der Wirkung äußerer Factoren ihre Entstehung einer »den Pflanzen innewohnenden Richtkraft« verdanken soll, mag hier nur nebenbei bemerkt sein, da wir auf diesen Punkt bei späterer Gelegenheit noch zurückkommen. Aus der Combination dieser beiden Krümmungen, der Median- und Lateralkrümmung, soll nun nach der Vorstellung unseres Autors in jedem

---

<sup>1)</sup> Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, Bd. III.  
*Phys. Abh.* 1892. I.



Einzelfälle diejenige Bewegung resultiren, die zur Normalstellung der Blüten nothwendig ist. Sind z. B. die Blüten von *Aconitum* an natürlich oder künstlich invers gerichteter Spindel aufzublühen gezwungen, so bewirkt nach der Noll'schen Anschauung die Mediankrümmung die normale Orientirung der Blüthe zum Horizont, während darauf durch Hinzutritt der Lateralkrümmung eine Drehung um  $180^\circ$  entsteht, durch welche die Blüthe mit ihrer Vorderseite wiederum nach aussen gerichtet wird. Es soll also nach Noll aus einer bestimmten Combination zweier Krümmungen Torsion erfolgen müssen, eine Vorstellung, deren Unrichtigkeit im folgenden Capitel sowohl empirisch als auch theoretisch ausführlich dargelegt werden soll. Trotzdem aber scheint es uns nicht überflüssig zu sein, hier ausserdem noch in Kürze zu zeigen, daß Noll an keiner Stelle seiner Arbeit den Beweis zu liefern versucht, daß auf Grund seiner Prämissen mit mechanischer Nothwendigkeit Torsionen entstehen müssen. Nachdem er seine beiden Krümmungen als Median- und Lateralkrümmung definirt hat, beschränkt er sich im Folgenden nur noch auf eine Beschreibung des äusseren Charakters der Blütenbewegungen, um daran jedesmal die Bemerkung zu knüpfen, daß es die Median- und Lateralkrümmung seien, aus deren Zusammenwirken die zu beobachtende Bewegung resultire. So beschreibt er z. B. in den Versuchen mit invers gehaltenen Blüthenspindeln von *Aconitum* zunächst die mediane geotropische Aufwärtskrümmung der einzelnen Blüten, um sodann die Bewegung, die zur normalen Orientirung der Blüthe gegen die Spindel führt, folgendermassen zu schildern<sup>1)</sup>: »Wir haben es hier also mit dem Anfangsergebniss derjenigen Bewegung zu thun, die als Lateralbewegung bezeichnet wurde; dieselbe nimmt von da an einige Tage lang bis zu einem gewissen Maximum zu, um dann langsam abnehmend zu dem Endergebniss zu führen, daß die Blütenöffnung wieder wie anfänglich von der Spindel weggewandt und gerade nach aussen gerichtet ist. Man sieht, daß damit derselbe Effect erreicht ist, als ob die Blüthe auf ihrem Platz geblieben wäre, ihr Stiel sich aber um  $180^\circ$  tordirt hätte.« — Es bedarf wohl keiner besonderen Auseinandersetzung, um einzusehen, daß mit einer derartigen Beschreibung des äusseren Charakters der Blütenstielbewegung keine Einsicht in die Mechanik derselben gewonnen ist. Wenn Noll trotzdem den Anspruch erhebt, die Blü-

<sup>1)</sup> l. c. p. 208.



thenstieltorsionen nach allen Seiten mechanisch völlig befriedigend erklärt zu haben, so folgt daraus nur, daß er Vorstellung und Beweisführung mit einander verwechselt resp. identificirt. Nachdem er die Annahme, daß aus der Combination zweier Krümmungen Torsion resultiren müsse, gemacht hat, sieht er sie auch schon als bewiesen an. Es ist darum nicht zu verwundern, wenn sich Noll im Laufe seiner Untersuchungen von der ursprünglichen Definition der Lateralkrümmung immer weiter entfernt, d. h. den Begriff und die Leistung derselben successive weiterfaßt, als nach der anfänglichen Definition zulässig ist. Während er im Beginn der Arbeit ausdrücklich von einer Verlängerung einer Seitenkante und dem entsprechend von einer Krümmung spricht, bezeichnet er diese Lateralkrümmung weiterhin als Lateralbewegung, dann als exotropische Lateralbewegung und schließlich kurzweg als Exotropie. Da durch diese Exotropie die geotropisch aufwärts gerichtete Blüthe die in jedem Einzelfall erforderliche Torsion erhalten soll, so ist die ursprünglich als Krümmung bezeichnete Bewegung in seiner Vorstellung nunmehr zur Torsion geworden.

Überdies wird es an verschiedenen Stellen der Arbeit mehr als fraglich, ob die ursprüngliche Definition der Median- und Lateralkrümmung überhaupt aufrecht erhalten ist, auch wenn man an der Vorstellung Noll's über das Zustandekommen der Torsionen festhält. Wenn man z. B., wie dies Noll gethan hat, eine Blüthenspinde! von *Aconitum* in horizontale Lage bringt und sie in dieser befestigt, so sind die rechts und links an der Spindel inserirten Blüten mit der einen Flanke nach unten gerichtet; die Mediane!ebene dieser Blüten liegt mit anderen Worten horizontal. Es ist klar, daß die geotropische Aufwärtskrümmung dieser Blüten nur durch stärkere Verlängerung der nach unten gerichteten Flanke zustande kommen kann. Die so aufgerichtete Blüthe erfährt dann eine Stieltorsion von  $90^\circ$ , wodurch sie mit ihrer Vorderseite von der Spindel hinweg nach außen gerichtet wird. — Führt man nun in diesem Falle die Lateralbewegung nach der ursprünglichen Definition derselben auf eine Verlängerung der rechten oder linken Seite zygomorpher Blüten zurück, dann muß natürlich die Ebene der Lateralkrümmung mit derjenigen der geotropischen Aufwärtskrümmung zusammenfallen; eine Torsion ist unter diesen Umständen auch nach der Anschauung Noll's ausgeschlossen. Läßt man aber die Lateralbewegung durch stärkeres Wachs-



thum der Rücken- oder Bauchseite der Blüthe zu stande kommen, dann stimmt eben die ursprüngliche Definition nicht mehr. Noll geht über diese Fälle sehr kurz mit folgenden Worten hinweg (p. 212): »Auch hier gilt für die Lateralbewegung, welche immer so auftritt, daß die Blüthe auf dem kürzesten Wege nach außen gerichtet wird, sonst das Gleiche, was oben bezüglich ihres Charakters gesagt wurde.«

Wie aus dem vorstehend citirten Satze und vielen anderen Stellen der Arbeit hervorgeht, ist Noll nicht nur der Ansicht, das bloße Zustandekommen einer Torsion mechanisch erklärt zu haben; er glaubt außerdem auch noch die Erreichung der Normalstellung auf kürzestem Wege und damit die Richtung und den Grad der Torsion mechanisch vollständig klar gelegt zu haben. Die Torsion erreicht bekanntlich je nach den Einzelfällen bald 90, bald 180, bald 360 Grad oder einen anderen Werth; die Bewegung gelangt mit anderen Worten jedesmal sofort zum Stillstand, wenn die Blüthe in die normale Stellung auf kürzestem Wege eingerückt ist. Mit diesen und anderen Erscheinungen beschäftigt sich Noll allerdings nicht weiter als daß er sagt, die Lateralbewegung sei es, die in Gemeinschaft mit der Mediankrümmung Alles mache.

Am Schlusse der ersten Abhandlung sucht Noll die in der Natur zu beobachtenden Blüthenbewegungen noch an einem künstlichen Modell für bestimmte Fälle zu veranschaulichen. Eine aus Papier gefertigte zygomorphe Blüthe, die mit der Tragaxe in inverse Lage gebracht ist, wird mit der Hand zunächst aufwärts gekrümmt, um damit die Mediankrümmung zu demonstrieren, und hierauf zur Herbeiführung der Außenstellung um 180 Grad tordirt, — ebenfalls mit der Hand. Aus diesem Experiment zieht Noll sodann folgende Schlussfolgerung (p. 247): »An diesem Objecte wird der Charakter der Torsion, das rein mechanische Zustandekommen derselben aus zwei verschiedenen Componenten, der geotropischen und einer Lateralbewegung, besonders klar.« Im Gegentheil, der Versuch zeigt nichts anderes, als daß man einen Papierstreifen mit der Hand beliebig krümmen und tordiren und damit die Blüthenbewegungen in ihrem äußeren Charakter nachahmen kann; das mechanische Zustandekommen dieser Bewegungen in der Natur wird dadurch nicht im Geringsten aufgehellt.

Aus der zweiten Abhandlung Noll's (l. c. p. 315) mag hier nur noch in Kürze auf die für einen bestimmten Fall gegebene Berechnung des Tor-



sionswinkels hingewiesen werden. Diese Berechnung stützt sich nicht etwa, wie man auf den ersten Blick glauben könnte, auf mechanische Erwägungen, sondern auf rein geometrische Beziehungen, welche thatsächlich bestehen, wenn man die angenommene Median- und Lateralbewegung durch die Seiten  $\alpha$  und  $\beta$  eines sphärischen Dreiecks und die gegebene Torsion  $\tau$  durch die diesen Seiten opponirten Winkel zum Ausdruck bringt. Mit der Frage, wie die Torsion mechanisch zu stande kommt, steht daher diese Berechnung in keinem Zusammenhang.

Müssen nun auch die von Noll entwickelten Anschauungen über die Mechanik der Orientierungstorsionen zygomorpher Blüten nach allen Seiten als verfehlt bezeichnet werden, so ist es doch immerhin als Verdienst anzuerkennen, auf den Zweck und die große Verbreitung dieser Blütenbewegungen hingewiesen und für eine Reihe von Fällen eine übersichtliche Darstellung von denselben gegeben zu haben. Zudem sind einige experimentelle Ergebnisse, auf die wir nachher noch zurückkommen, nicht ohne Interesse, wenn wir auch die daraus gezogenen Folgerungen größtentheils für unrichtig halten. Was speciell die Lateralbewegung betrifft, so ist Noll hier nicht nur in der Verwerthung derselben zur Erklärung der Torsionsmechanik, sondern auch nach der experimentellen Seite vollständig auf Irrwege gerathen, denn dieselbe ist, wie gezeigt werden soll, in Wirklichkeit gar nicht vorhanden.

Schon oben bei der Skizzirung einiger Fragen, die unter Anderem den Gegenstand unserer Untersuchungen bilden werden, ist auf die bekannte Thatsache hingewiesen worden, daß die dorsiventralen Blätter und Blüten zur Erreichung ihrer normalen Orientirung fast in allen Fällen außer Drehungen auch Krümmungen ausführen. So lange man nun dem Licht und der Schwere nur eine krümmende Wirkung zuschreibt, liegt es nahe, diese beiden Arten von Bewegungen in einen causalen Zusammenhang mit einander zu bringen, indem man es versucht, die in der Natur auftretenden Torsionen aus einer bestimmten Combination krümmend wirkender Kräfte abzuleiten. Bevor wir daher zur Besprechung der direct an Blättern und Blüten ausgeführten Untersuchungen übergehen, soll zunächst ganz allgemein die Frage behandelt werden, ob überhaupt auf dem angedeuteten Wege Torsionen entstehen können.

---



## I.

Zur Theorie der Torsion. Kann durch Combination zweier oder mehrerer Kräfte, von denen jede für sich nur krümmend in einer bestimmten Ebene wirkt, eine Torsion entstehen?

Wir knüpfen die nachfolgenden Auseinandersetzungen an eine Mittheilung Ambronn's<sup>1)</sup> an, in welcher die Ansicht zu begründen versucht wird, daß unter Umständen durch die alleinige Wirkung des Lichtes oder der Schwerkraft an wachsenden Pflanzentheilen Torsion hervorgerufen werden könne. Dies sei nämlich dann der Fall, wenn es sich um monosymmetrische resp. dorsiventrale Organe handle, bei denen sehr oft die widerstandsfähigen Elemente, wie Bast- und Collenchymrippen, an der Bauch- und Rückenseite ungleichmäÙig vertheilt seien. Kommt an solchen Organen das Licht oder die Schwerkraft in einer anderen als der Symmetrieebene zur Wirkung, so soll nach der Ambronn'schen Anschauung statt der einfachen geotropischen oder heliotropischen Krümmung eine Torsion entstehen können. Wie man nun leicht einsieht, handelt es sich in diesem Beispiel um nichts anderes als um eine Combination zweier Kraftwirkungen, von denen jede, wenn sie allein zur Geltung gelangte, das Organ nur in einer Ebene krümmen würde. Aus den ungleichen Widerständen an der Ober- und Unterseite resultirt eine Wirkung, die das Organ in einer anderen Ebene als derjenigen der Licht- oder Schwerkraftwirkung zu krümmen sucht. Dasselbe gilt von dem Modell Ambronn's, welches aus drei ungleich gespannten und in diesem Zustand mit einander verbundenen Kautschukschläuchen besteht. Denn auch bei diesem Modell sind mit den Spannungen der Schläuche zwei Kraftsummen gegeben, von denen jede für sich allein nur krümmend in einer bestimmten Ebene wirken würde. Daß beim Loslassen zweier in ungleichem Spannungszustand mit einander verbundener Kautschukschläuche nur ein einfach gekrümmter Körper entstehen kann, ist ohne Weiteres einleuchtend. Zieht

<sup>1)</sup> H. Ambronn, Über heliotropische und geotropische Torsionen (Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, Bd. II, p. 183).



man nun diesen Körper wiederum gerade, und verbindet damit seitlich einen dritten Kautschukschlauch, so ist hiermit eine zweite Kraftquelle gegeben, die den Körper in einer anderen als der früheren Ebene zu krümmen sucht.

Wie verhält sich nun thatsächlich der Körper, welcher entsteht, wenn man in der Ambronn'schen Weise drei ungleich gespannte Kautschukschläuche mit einander verbindet und sie dann losläßt, damit die Spannungen der einzelnen Schläuche in sichtbarer Weise zur Wirkung gelangen können? Ambronn will in solchen Fällen nicht mehr einen einfach gekrümmten, sondern einen schraubenlinig gewundenen Körper erhalten haben, ein Ergebniss, das, wie Ambronn anzunehmen scheint, auch theoretisch nicht anders zu erwarten sei.

Wir haben zunächst die Ambronn'schen Versuche wiederholt, allein mit einem anderen Ergebniss. Statt einer Schraubenlinie entstand der Regel nach ein Körper, der sich in mehr oder weniger ausgesprochener Weise nur in einer Ebene gekrümmt zeigte. Zuweilen traten allerdings Andeutungen einer Schraubenlinie hervor, ohne daß sich genau angeben liefs, worin dies abweichende Resultat begründet lag. Jedenfalls ist der Kautschuk wegen seiner Inhomogenität zu den hier in Frage stehenden Experimenten wenig geeignet, wozu noch kommt, daß die Befestigung der ungleich gespannten Schläuche genau in der Querrichtung nicht so einfach ist; mit jeder schiefen Befestigung sind aber Factoren gegeben, die das Resultat in fehlerhafter Weise beeinflussen müssen.

Um daher zu einem klaren und unzweideutigen Ergebniss zu gelangen, wurde der Kautschuk verlassen und unter Anderem in folgender Weise experimentirt. Eine gröfsere Anzahl isolirter Eisen- oder Messingringe wurde successive über einander in bestimmten Abständen an drei Messingdrähten befestigt, in der Weise, wie es Fig. 13 Taf. I veranschaulicht. Die Gröfse der Abstände auf dem einzelnen Draht entsprach der angenommenen Wachsthumsintensität in der betreffenden Längslinie des Organs. Bevor man die Befestigung ausführt, werden auf den Drähten durch Einfeilen oder in anderer Weise Punkte markirt, deren Abstände bei jedem Draht gleich grofs, bei den dreien unter sich aber ungleich grofs sein müssen. Im Übrigen kann man die Gröfse dieser Abstände ziemlich nach Belieben bestimmen; betragen sie bei dem einen Draht  $10^{\text{mm}}$ , so kann man sie bei dem zweiten Draht zu  $15^{\text{mm}}$  und bei dem



dritten etwa zu  $20^{\text{mm}}$  wählen. — Wie auf den Drähten, so müssen natürlich auch an der Peripherie der einzelnen Ringe Punkte markirt werden, die nicht nothwendig gleich weit von einander abzustehen brauchen. Bedingung ist aber, daß alle Ringe dieselbe Eintheilung besitzen und daß bei ihrer Verbindung mit den Drähten die gleich grofsen Abstände genau übereinander zu liegen kommen. Um jeder Sorge nach dieser Richtung überhoben zu sein, empfiehlt es sich, sämmtliche Ringe in drei gleich grofse Theile zu theilen. Sucht man nun die in der angegebenen Weise eingetheilten Ringe und Drähte mit einander zu verbinden, so werden natürlich die drei Punkte des ersten Ringes in den Nullpunkten der Drähte befestigt, während von den drei Punkten des zweiten Ringes der eine an dem ersten Draht  $10^{\text{mm}}$ , der zweite an dem zweiten Draht  $15^{\text{mm}}$ , und der dritte an dem dritten Draht  $20^{\text{mm}}$  über dem Nullpunkte zu liegen kommt. Dasselbe wiederholt sich natürlich beim dritten und allen folgenden Ringen. Die Befestigung geschieht am besten durch Anlöthen der Drähte an der Peripherie der Ringe.

Es bedarf wohl keines besonderen Hinweises darauf, daß mit dem so erhaltenen Körper dieselben Verhältnisse, nur in präciserer Weise, zur Anschauung gebracht werden, wie durch drei ungleich gespannte Kautschukschläuche. Daß hier ungleiche Verkürzungen, durch die Drähte dagegen ungleiches Längenwachsthum veranschaulicht wird, ist ohne Belang. Auch in dem vorliegenden Falle handelt es sich also um die Combinationwirkung zweier Kräfte, von denen jede allein nur eine Krümmung in der Ebene liefern würde. Befestigt man an den Ringen nur zwei Drähte, von denen der eine in Abstände von  $10^{\text{mm}}$ , der andere in solche von  $15^{\text{mm}}$  eingetheilt ist, so erhält man selbstverständlich nur einen einfach gekrümmten Körper. Bringt man nun zwischen diesen beiden Drähten einen dritten mit  $20^{\text{mm}}$  weiten Abständen mit den Ringen in Verbindung, so ist damit wie mit dem dritten Kautschukschlauch eine Kraft eingeschaltet, die den Körper in einer anderen Ebene zu krümmen sucht.

Experimentirt man nun in dieser Weise, so erhält man Körper, die nicht schraubenlinig gewunden sind, vielmehr stets nur eine einfache Krümmung zeigen. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, daß aus der Combination zweier krümmender Kräfte wiederum nur eine Krümmung, niemals aber eine Torsion resultirt.



Die isolirten Ringe sind selbstverständlich nur gewählt, um irreführende Fehlerquellen so viel wie möglich auszuschließen. Man erhält dasselbe Resultat, wenn man in anderer Weise experimentirt, so z. B., wenn man an der Peripherie einer aus möglichst gleich weiten Windungen bestehenden Drahtspirale drei Drähte in analoger Weise befestigt, wie an den Ringen. Dasselbe ergibt sich, wenn man kurze dreiseitige Prismen aus Papier oder Holz mit ungleich langen Kanten so aneinander fügt, daß immer die gleich langen Kanten übereinander zu stehen kommen, wie dies z. B. Fig. 9 Taf. I veranschaulicht. Je zwei der so aneinander gefügten Prismen bilden miteinander einen bestimmten Winkel, der von der Längendifferenz der Kanten eines Prismas abhängig ist; sämtliche Prismen liegen jedoch genau in einer Ebene, wiederum ein Beweis, daß ein Körper, an dem drei Längszonen mit ungleichem Ausdehnungs-, resp. Contractionsbestreben gegeben sind, keine Schraubenlinie, sondern nur eine ebene Curve bildet.

Diese Thatsache folgt im Grunde genommen schon aus der vorhin citirten Mittheilung Ambronn's. Im ersten Theile derselben legt dieser nämlich dar, wie ein kreisförmig gekrümmter Bogen durch eine zweite Krümmung, deren Ebene zu der ersten senkrecht steht, nur eine Verstärkung der Krümmung erfährt und zugleich in eine andere Ebene zu liegen kommt. Entsteht aber in diesem Falle keine Schraubenlinie, so ist dies offenbar auch bei den drei ungleich gespannten Kautschukschläuchen nicht möglich, weil es sich auch bei diesen; wie schon hervorgehoben, um nichts anderes als um eine bestimmte Combination zweier Schaaren krümmender Kräfte handelt. Durch die beim Experimentiren mit Kautschuk nicht zu vermeidenden Unregelmäßigkeiten in der gegenseitigen Befestigung der Schläuche und durch die hieraus entspringenden Fehler hat sich Ambronn offenbar irre führen lassen.

Die Richtigkeit der Thatsache, daß ein Organ, welches der Einwirkung krümmender Kräfte, die durch ein ungleiches Ausdehnungsbestreben bestimmter Längszonen repräsentirt werden, ausgesetzt ist, immer nur eine einfache Krümmung erfährt, läßt sich nicht bloß experimentell, sondern auch in ganz allgemeingültiger Weise mathematisch beweisen. Zu diesem Zwecke denke man sich einen cylindrischen Körper, der in drei verschiedenen Längszonen sich ungleich verlängert oder verkürzt. Der Querschnitt dieses Körpers sei ein Kreis von etwa 22<sup>mm</sup> Durchmesser und die zuletzt



erreichte Länge betrage in den mit 10, 12 und 18 bezeichneten Punkten (Fig. 3 Taf. I) ebensoviele halbe Centimeter, als diese Ziffern angeben. Dann hat man nur nöthig, die Seite 10, 18 des in den Kreis eingeschriebenen Dreieckes in vier gleiche Theile zu theilen (da der Unterschied zwischen 12 und 18 das Dreifache des Unterschiedes zwischen 10 und 12 beträgt), sodann von 12 aus eine Linie durch den ersten Theilpunkt  $p$  zu ziehen und hierzu Parallelen durch die übrigen Theilpunkte zu führen, um sofort einzusehen, daß eine Krümmung in der Ebene  $MN$ , welche die genannten Parallelen rechtwinklig schneidet, allen Bedingungen für die Herstellung der bezeichneten Längen 10, 12 und 18 Genüge leistet. Der in Rede stehende Körper erscheint nämlich jetzt aus mehreren Lamellen zusammengesetzt, deren Berührungsflächen im Querschnitt durch die gezogenen Parallelen angedeutet sind, und wenn die letzteren der Reihe nach den Längen 10, 12, 14, 16, 18 entsprechen (Fig. 2 Taf. I), so sind hiermit nicht bloß die gewünschten Längenunterschiede verwirklicht, sondern überdies auch die erforderlichen Anhaltspunkte gegeben, um die resultirende Krümmung zu construiren, wie es in Fig. 1 geschehen ist. Es ergeben sich nämlich folgende Zahlenverhältnisse. Da die Dicke der einzelnen Lamellen in sämtlichen Figuren  $0,5^{\text{cm}}$ , für die vier Lamellen zusammen folglich  $2^{\text{cm}}$  beträgt, so ist der Radius des Bogens 10, 10, den wir mit  $r$  bezeichnen wollen, um  $2^{\text{cm}}$  kürzer als derjenige des Bogens 18, 18. Man hat folglich  $r : (r + 2) = 10 : 18$ , woraus  $r = 2,5^{\text{cm}}$ .

In gleicher Weise läßt sich auch die Krümmungsebene eines dorsiventralen Organs, z. B. eines Blattstiels, bestimmen, wenn die eine Flanke  $D$  (Fig. 4 Taf. I Querschnittsansicht) in horizontaler Lage dem Boden zugewandt ist und somit durch die Schwerkraft im Wachsthum gefördert wird, während gleichzeitig die morphologische Oberseite  $B$  in Folge der Epinastie ein ähnliches Übergewicht über die Unterseite  $A$  erhält.

Käme hier der Geotropismus allein zur Geltung, so läge die Krümmungsebene offenbar lothrecht; wäre dagegen die Epinastie allein wirksam, so müßte jene Ebene sich horizontal stellen. Durch die Combination beider Wirkungen kommt eine mehr oder weniger geneigte Zwischenlage zu stande, aber die Krümmung bleibt eine ebene Curve.

Um dies zu veranschaulichen, theilen wir den Querschnitt unseres Organs durch die Symmetrale  $AB$  (Fig. 4) in zwei Hälften und diese durch die Linie  $CD$  abermals in zwei Theile. Wenn wir jetzt den vier



Quadranten des Querschnitts in den mit 1, 2, 3, 4 bezeichneten Punkten diesen Ziffern proportionale Längen zuschreiben, so erhält die durch Geotropismus und Epinastie bewirkte Ungleichheit des Längenwachstums einen bestimmten arithmetischen Ausdruck. Ziehen wir endlich Parallele durch die genannten Punkte und zwar so, daß dieselben successive den Längen 1, 2, 3, 4 entsprechen, so ist damit der angenommenen Wachstumsabstufung vollkommen Genüge geleistet, und die zu den Parallelen rechtwinklige Gerade *MN* deutet, wie vorhin, die Krümmungsebene an.

Kommt zur geotropischen Aufwärtskrümmung und zur Epinastie noch ein weiteres Moment, etwa die unsymmetrische Vertheilung der Collenchymrippen in Bezug auf die Wirkung der Schwerkraft, wie sie Ambronn voraussetzte, hinzu, so wird dadurch die Lage der Krümmungsebene zwar mitbestimmt, allein der Charakter der Krümmung bleibt unverändert.

Übrigens läßt sich nicht blos in vorstehender Weise an der Hand künstlicher Modelle und auf mathematischem Wege, sondern auch durch directe Versuche an pflanzlichen Objecten der sichere Nachweis führen, daß ein Organ, an dem mehrere Längszonen mit ungleichem Ausdehnungs- resp. Wachstumsbestreben gegeben sind, keine Drehung, vielmehr immer nur eine einfache Krümmung erfährt. Theilt man beispielsweise die Sprossenden junger, kräftig wachsender Pflanzen von *Helianthus*, *Inula* u. s. w. vermittelt eines vom Scheitel aus geführten Medianschnittes in einer Länge von 6 bis 12 <sup>cm</sup> in zwei Hälften, so nehmen diese in Folge des stärkeren Ausdehnungsbestrebens des Markes eine gekrümmte Form an, die durch das noch fortdauernde Wachstum des jungen Markgewebes eine allmähliche Steigerung erfährt. Biegt man nun die Basaltheile der so behandelten Pflanzen an ihren natürlichen Standorten vorsichtig soweit abwärts, daß die Sprosshälften mit ihrer Krümmungsebene horizontal zu liegen kommen, und hält sie in dieser Lage durch Befestigung unterhalb des Schnittes fest, so gelangt nunmehr die Schwerkraft senkrecht zur Krümmungsebene jeder Sprosshälfte zur Wirkung. Dieselben stehen unter dem Einfluß zweier Kräfte, von denen die eine, gegeben in dem stärkeren Wachstumsbestreben des Markgewebes, jede Sprosshälfte in horizontaler, die andere, die Schwerkraft, dagegen in verticaler Ebene zu krümmen sucht. Bei dieser Versuchsanstellung gelangten immer nur Krümmungen, niemals Torsionen zur Beobachtung. Um ein Austrocknen des durch den Medianschnitt theilweise frei gelegten Markgewebes ohne besondere Vor-



kehrungen zu verhindern, empfiehlt es sich, die fraglichen Versuche an regnerischen Tagen auszuführen. Diese und andere Experimente wurden indessen als gegenstandslos bald abgebrochen, weil inzwischen die unmittelbar an Blättern und Blüten angestellten Beobachtungen und Versuche die Thatsache ergaben, daß die Orientierungstorsionen mit den vorher oder gleichzeitig auftretenden Blatt- und Blütenstielkrümmungen in keinerlei Beziehung zu bringen sind, wie dies im folgenden Capitel näher dargelegt werden soll.

---

## II.

### Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen der Orientierungstorsionen zu den gleichzeitig auftretenden Krümmungen.

Indem wir nunmehr zur Besprechung der direct an Blüten und Blättern ausgeführten Experimente übergehen, soll zunächst für bestimmte Fälle der äußere Charakter der Orientierungsbewegungen genauer, als es von den bisherigen Beobachtern geschehen ist, festgestellt werden. Dies ist eine nothwendige Vorbedingung zur sicheren Entscheidung der Frage, ob und welche Beziehungen in mechanischer Hinsicht zwischen den einzelnen Bewegungsformen bestehen, von denen die dorsiventralen Blätter und Blüten zur Erreichung ihrer normalen Orientierung Gebrauch machen. Die zu diesem Zwecke ausgeführten Versuche der Reihe nach oder auch nur auszugsweise zu schildern, ist dabei nach Lage der Dinge überflüssig; wir beschränken uns vorwiegend auf die Hervorhebung derjenigen Momente, die zur Klarstellung principieller Punkte von Bedeutung sind. Die gewonnenen Resultate stützen sich jedoch überall, auch wo dies nicht betont ist, auf zahlreiche Versuche.

Um vorerst über den äußeren Charakter der Bewegungen zygomorpher Blüten einen orientirenden Überblick zu gewinnen, liefern insbesondere die auch von Noll studirten Gattungen *Delphinium*, *Aconitum*, *Scro-*



*phularia* u. s. w. ausgezeichnetes Untersuchungsmaterial. Die Untersuchungen wurden darum zunächst an verschiedenen Vertretern dieser Gattungen ausgeführt, und zwar sämmtlich unmittelbar an den Standorten der Pflanzen im Garten. Die oft über 1 bis 1,5<sup>m</sup> langen Hauptsprosse wurden über Holzgestelle im flachen Bogen abwärts gekrümmt, so daß der obere, mit Blüthen besetzte Theil der Spindel in senkrecht abwärts gerichtete Lage kam. Um die Blüthenspinde in dieser Lage festzuhalten, wurde ihre Spitze mit Bleigewichten oder in anderer Weise belastet.

Bei der skizzirten Versuchsanstellung führen zunächst sämmtliche Blüthen mit noch wachsthumsfähigen Stielen eine geotropische Aufwärtskrümmung aus, die der Regel nach innerhalb 24 Stunden nach Inversion der Hauptspinde vollendet ist. Der äußere Charakter dieser Blüthenstielkrümmung zeigt je nach dem Entwicklungsstadium der einzelnen Blüthen nicht unerhebliche Differenzen. Während sich die geotropische Krümmung bei jüngeren, noch unentfalteten Blüthen gewöhnlich über die ganze Länge des Stieles erstreckt, ist dieselbe bei bereits entfaltenen Blüthen fast stets auf eine bestimmte Region desselben beschränkt, auf welche nach vorn ein an der Krümmung vollständig unbetheiligt gebliebener Theil des Stieles folgt (Fig. 9 und 10 Taf. II). Je älter und länger die Blüthenstiele werden, desto mehr rückt die geotropische Krümmung nach dem Vorderende derselben. In Fig. 10 Taf. II ist beispielsweise die Krümmung auf die basale Region des Stieles (*ab*) beschränkt, während der vordere, in die Blüthe übergehende Theil des Stieles an der fraglichen Krümmung vollständig unbetheiligt geblieben ist. Bei dem in Fig. 9 dargestellten Beispiel liegt die geotropische Krümmung so ziemlich in der Mitte des Stieles zwischen *b* und *c*, die basale Region *ab* hat dagegen genau die Gestalt und Richtung behalten, die sie bei der Inversion der Tragaxe besaß. Der vordere Theil des Blüthenstieles von *c* bis *e* ist zwar in Folge der Krümmung in der Region *bc* senkrecht aufwärts gerichtet worden, allein die ursprüngliche, ziemlich gerade Form desselben ist davon gänzlich unbeeinflusst geblieben. In Fig. 8, einem schon älteren, bald ausgewachsenen Blüthenstiel von *Aconitum Lycoctonum* liegt die geotropische Krümmung noch mehr nach vorn als in Fig. 9.

Die geotropische Aufwärtskrümmung der einzelnen Blüthen repräsentirt selbstverständlich nur einen Theil der ganzen Orientirungsbewegung. Durch die fragliche Krümmung gelangen die Blüthen nur in ihre frühere



Lage zum Erdradius, allein sie sind nunmehr sämmtlich mit ihrer Vorderseite der Tragaxe zugewandt; um auch die ursprüngliche Orientirung zur Spindel wieder zu gewinnen, müssen die Blüthen noch eine Bewegung vollziehen, die dahin führt, daß ihre Vorderseite wiederum nach außen gerichtet ist. Um in Bezug auf das mechanische Zustandekommen dieser Bewegung nichts zu präjudiciren, mag dieselbe einstweilen als Auswärtsbewegung bezeichnet werden.

Wie sich für *Aconitum*, *Delphinium* und in zahlreichen anderen Fällen leicht zeigen läßt, beginnt diese Auswärtsbewegung niemals vor oder während der geotropischen Aufrichtung der Blüthen. Der Zeitpunkt ihres Eintritts nach der geotropischen Aufwärtskrümmung, sowie die Geschwindigkeit, mit der sie zur Ausführung gelangt, sind wiederum in hohem Grade von dem Entwicklungsstadium der einzelnen Blüthen abhängig. Während die geotropische Krümmung schon wenige Stunden nach Inversion der Hauptspindel bemerkbar wird, pflegt die Auswärtsbewegung erst viel später in die Erscheinung zu treten. Hierbei läßt sich die interessante, nicht nur für *Aconitum* und *Delphinium*, sondern für fast alle zygomorphen Blüthen geltende Regel constatiren, daß die Orientirungsbewegung gegen die Tragaxe überhaupt immer erst in einem ziemlich vorgerückten Entwicklungsstadium der Blüthen beginnt, das sich im Allgemeinen als die Zeit der Blüthenentfaltung charakterisiren läßt. Blüthen, die sich noch im Knospenstadium befinden, krümmen sich an inverser Spindel zwar ziemlich schnell geotropisch aufwärts, allein sie verharren so lange unbeweglich in dieser Lage, bis sie dem Zeitpunkt ihrer Entfaltung nahe kommen. Erst dann beginnt die Auswärtsbewegung, um in verhältnißmäßig kurzer Zeit zum Abschluß zu gelangen. Wie sich z. B. an *Aconitum Lycoctonum* wiederholt beobachten liefs, nahm bei gerade entfalteten Blüthen die Auswärtsbewegung nicht mehr als 24 bis 36 Stunden in Anspruch. Werden die Blüthen älter, so verringert sich auch die Geschwindigkeit der Auswärtsbewegung; daß sie an zu alten Blüthen gar nicht mehr auftritt, ist selbstverständlich, da es sich um durch Wachsthum vermittelte Bewegungen handelt, die darum auch nur so lange möglich sind, als noch Wachsthum stattfindet.

In welcher Weise kommt nun die hier in Frage stehende Auswärtsbewegung zu stande und in welcher Beziehung steht dieselbe zu der geotropischen Aufwärtskrümmung? Daß beide Bewegungen, die geotropische



Aufrichtung und die Orientirung gegen die Tragaxe, bei *Aconitum* und *Delphinium* zeitlich nicht zusammenfallen, ist soeben bereits hervorgehoben worden. Zwischen beiden Bewegungen bestehen aber auch in sehr vielen Fällen keinerlei räumliche Beziehungen, insofern als die geotropische Aufwärtskrümmung in einer ganz anderen Blüthenstielregion erfolgt als die Auswärtsbewegung. Dies pflegt besonders klar hervorzutreten bei allen Blüthen mit längeren Stielen, bei welchen, wie wir sahen, die geotropisch gekrümmte Region nach vorn in einen kürzeren oder längeren geraden Theil des Stieles übergeht, wie dies beispielsweise die schon citirten Figuren 9 und 10 Taf. II veranschaulichen. Versieht man in solchen Fällen die Stiele vor oder nach der geotropischen Aufwärtskrümmung mit einer longitudinalen Tuschlinie, so behält dieselbe während der Ausführung der Auswärtsbewegung ausnahmslos von der Basis des Stieles bis über die Region der geotropischen Krümmung hinaus ihren geraden Verlauf. Erst oberhalb der geotropisch gekrümmten Zone erfährt die fragliche Tuschlinie eine seitliche Ablenkung, die mit dem Grade der Auswärtsbewegung zunimmt, um schließlich, wenn die Blüthe in die normale Lage gegen die Spindel einrückt,  $180^\circ$  zu betragen. Wie z. B. an den Figuren 8, 9 und 10 Taf. II direct zu sehen ist, geht die seitliche Ablenkung der durch eine Punktreihe angedeuteten Tuschlinie basalwärts nicht über die Region der geotropischen Krümmung hinaus. Damit ist constatirt, daß die Wachsthumsvorgänge, durch welche die anfänglich mit der Vorderseite der Tragaxe zugewandte Blüthe wiederum in die auswärts gerichtete Stellung gebracht wird, ausschließlicly auf den oberen Theil des Blüthenstiels beschränkt bleiben, auf eine Stielregion, die sich an der geotropischen Krümmung in den hier in Frage stehenden Fällen nicht betheiligt. Diese Thatsache liefert den sicheren Beweis, daß auch in mechanischer Hinsicht zwischen den Wachsthumsvorgängen, welche die geotropische Krümmung bedingen, und den Wachsthumsvorgängen, aus denen die Orientirungsbewegung der Blüthe gegen ihre Tragaxe resultirt, keinerlei Beziehung besteht. Überall, wo die Verhältnisse so liegen, scheidet die geotropische Krümmung aus der Frage nach der Entstehungsweise der Auswärtsbewegung von vornherein vollständig aus.

Nachdem dies festgestellt, fragt es sich weiter, welche mechanischen Mittel die Blüthen anwenden, um nach stattgefundener geotropischer Auf-



wärtskrümmung zu ihrer normalen Orientirung gegen die Spindel zu gelangen. Zu diesem Zwecke mögen zunächst wiederum nur die Fälle Berücksichtigung finden, in welchen die geotropische Krümmung auf eine bestimmte Region des Stieles beschränkt und der vordere, in die Blüthe übergehende Theil des Stieles ziemlich gerade bleibt. Die Blüthen selber nehmen, wie hier nebenbei bemerkt sein mag, an den Orientirungsbewegungen keinerlei directen Antheil, sie werden vielmehr rein passiv in die Aufsenstellung übergeführt durch Wachstumsprocesse, die sich nach den bereits mitgetheilten Versuchen in dem oberen, geraden Theil des Blütenstieles abspielen.

Für die hier in Frage stehenden Fälle ist schon eine oberflächliche Verfolgung der Auswärtsbewegung hinreichend, um sich zu überzeugen, daß an ihrem Zustandekommen Krümmungen irgend welcher Art nicht betheiligt sind; denn während die Blüthe allmählich ihre Vorderseite nach aufsen bewegt, behält der obere Theil des Stieles (*bc* Fig. 10, *ce* Fig. 9) seine gerade Form. Die Blüthe wird durch den gerade bleibenden oberen Stieltheil an Ort und Stelle mit der Vorderseite nach aufsen gewandt, und dies ist selbstverständlich unter den vorliegenden Verhältnissen nur durch eine unmittelbare Stieltorsion möglich. Will man sich von der Richtigkeit dieser Thatsache noch genauer überzeugen, ist es am einfachsten, die Blütenstiele vor dem Eintritt der Auswärtsbewegung mit einer möglichst genau longitudinal verlaufenden Tuschlinie zu versehen. Man beobachtet dann ausnahmslos, wie diese Tuschlinie im Beginn der Auswärtsbewegung, zunächst unmittelbar unter der Ansatzstelle der Kelchblätter, eine deutliche Schiefstellung erfährt, die genau der Größe der stattfindenden Herumbewegung der Blüthe entspricht. Dies ist wiederum ein sicherer Beweis, daß es sich beim Zustandekommen der Auswärtsbewegung um eine directe Blütenstieltorsion handelt; denn wären Krümmungen im Spiele, so müßte die fragliche Tuschlinie wenigstens im Beginn der Bewegung ihren anfänglichen Längsverlauf beibehalten, ganz abgesehen davon, daß etwaige Krümmungen auch äußerlich in die Erscheinung treten müßten.

Wie demnach aus den mitgetheilten Versuchen und Beobachtungen mit Sicherheit hervorgeht, sind an der Bewegung der *Aconitum*- und *Delphinium*-Blüthen zur Erreichung der normalen Orientirung gegen die Spindel in sehr vielen Fällen Krümmungen irgend welcher Art nicht be-



theiligt. Die constatirte Stieltorsion kann darum auch weder zur geotropischen noch zu irgend einer anderen Krümmung in ursächlicher Beziehung stehen, wie ja schon aus der Thatsache hervorgeht, daß die Wachsthumsvorgänge, aus welchen die geotropische Krümmung und die Auswärtsbewegung resultiren, auf ganz verschiedene Regionen des Blüthenstieles vertheilt sind. Die besprochenen Beispiele zeigen ferner, daß die von Noll angenommene Lateralkrümmung in Wirklichkeit nicht existirt; denn wäre eine solche vorhanden, dann könnten die Blüthen nicht an Ort und Stelle, ohne ihre Lage im Raum zu ändern, in die normale Stellung übergeführt werden. Zudem würde, wie kaum hervorgehoben zu werden braucht, das stärkere Wachsthum einer Flanke des Stiels unter den hier obwaltenden Umständen für das Zustandekommen der Außenstellung der Blüthen ohne jede Bedeutung sein, denn aus dem fraglichen Wachsthum würde nur eine Blüthenbewegung in einer zur geotropischen Krümmung senkrecht stehenden Ebene hervorgehen, wodurch die anfängliche Richtung der Vorderseite der Blüthe nicht geändert wird. Wir werden nachher sehen, wie Noll zu der irrigen Annahme einer Lateralbewegung gekommen ist.

Dasselbe, was hier für zahlreiche Blüthen verschiedener *Aconitum*- und *Delphinium*-Arten gezeigt ist, gilt auch für eine Reihe anderer Pflanzen. Überall, wo sich nachweisen läßt, daß irgend eine Orientierungsbewegung an geraden und während der Bewegung gerade bleibenden Organen zur Ausführung gelangt, ist der sichere Beweis erbracht, daß das Zustandekommen der Bewegung auf einer unmittelbaren Torsion beruht. Im Hinblick auf die hervorragende Bedeutung dieser Thatsache für die hier zu lösenden Fragen wird es nicht überflüssig sein, im Anschluß an die vorstehenden Auseinandersetzungen in Kürze noch auf einige andere hierher gehörige Fälle hinzuweisen.

So enthält beispielsweise die Familie der Lobeliaceen eine Anzahl Arten, bei welchen die Resupination der Blüthen an ziemlich geraden Trägern zur Ausführung gelangt; besonders deutlich kann man dies sehr oft an den Blüthen von *Lobelia Erinus*, sowie bei verschiedenen Arten der Gattung *Clintonia* beobachten. Sind die Pflanzen einseitiger Beleuchtung ausgesetzt, dann bekommen allerdings die Blüthenstiele mehr oder weniger ausgesprochene heliotropische Krümmungen; die Auswärtsbewegung resp. Resupination muß unter diesen Umständen natürlich an gekrümmten Trägern



erfolgen, wodurch, wie wir nachher sehen werden, der äußere Charakter der Orientirungsbewegung in hervorragender Weise beeinflusst wird. Sorgt man aber für eine allseitig gleichmäßige Beleuchtung der Objecte oder bringt man sie in den Dunkelraum, so bleiben die Blütenstiele und die stielförmig verlängerten Fruchtknoten während der ganzen Dauer der Resupinationsbewegung wenigstens in vielen Fällen gerade.

Gleiches gilt von den Fruchtknoten mancher Orchideen; der Regel nach sind zwar in dieser Familie die jugendlichen Fruchtknoten vor ihrer Torsion nach der Tragaxe gekrümmt, allein diese Krümmung ist durchweg eine so geringe, daß sie schon aus diesem Grunde für den Eintritt und die Art des Verlaufs der Resupinationsbewegung nicht in Betracht kommen kann. Bei einer Musterung der im hiesigen botanischen Garten cultivirten ausländischen Orchideen konnte an mehreren Arten beobachtet werden, daß die Resupination der Blüthe an fast völlig geraden Fruchtknoten erfolgte.

Sehr instructive Beispiele liefern nach dieser Richtung auch manche Arten der Gattung *Viola*, zumal *V. tricolor* und *altaica*. Bei den meisten *Viola*-Arten sitzen bekanntlich die zygomorphen Blüten in vorgerückteren Entwicklungsstadien an ziemlich langen Stielen, die im oberen Theile unterhalb der Blüthe nach abwärts gekrümmt sind. (Fig. 10, 11 Taf. III). Wie schon Vöchting<sup>1)</sup> hervorgehoben, besitzt diese Krümmung stets eine bestimmte Beziehung zur Sprossaxe; bei allseitig gleichmäßiger Beleuchtung erfolgt dieselbe nämlich in der Weise, daß die Blüthe mit ihrer Vorderseite von der Sprossaxe hinweg nach außen gerichtet wird. Nun aber sind die Blüten der meisten *Viola*-Arten einseitiger Beleuchtung gegenüber in hohem Grade empfindlich; sie suchen unter solchen Verhältnissen durch bestimmte Bewegungen in analoger Weise, wie die meisten dorsiventralen Blätter, eine fixe Lichtlage anzunehmen. Hierbei ist mit Rücksicht auf den vorliegenden Gegenstand die Thatsache von Bedeutung, daß die Blüten diese Lichtlage nicht durch heliotropische Krümmungen, sondern stets durch bestimmte Drehungen des Stiels erreichen; diese Drehungen gelangen zum Stillstand, sobald die Blüten mit der Vorderseite dem Licht zugewandt sind (Fig. 10 Taf. III). Kommt das Licht beispielsweise von Süden, so müssen alle an der Nordseite der

---

<sup>1)</sup> H. Vöchting, Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882, p. 137.



Tragaxe inserirten Blüthen zur Erreichung ihrer Lichtlage Torsionen von  $180^\circ$  ausführen. Wie sich nun für *Viola tricolor* und *altaica* ziemlich leicht constatiren läßt, erfolgt diese Torsion ausnahmslos in dem unteren, geraden Theil des Blüthenstiels (*a c* Fig. 11 Taf. III), der auch während des Verlaufs der Torsion gerade bleibt. Wir haben demnach auch hier eine auf directer Torsion beruhende Orientirungsbewegung, zu deren Erklärung Krümmungen nicht herangezogen werden können, weil solche nicht vorhanden sind.

Unter den zahlreichen hierher gehörigen Fällen erinnern wir nur noch an alle jene Blätter, an deren Orientirung gegenüber dem Erdradius oder der einseitigen Beleuchtung auch bestimmte Torsionen von Sproßinternodien betheiligt sind. Die anfänglich decussirt stehenden Blätter vieler Pflanzen (z. B. *Philadelphus*, *Deutzia*, *Lonicera*, *Hypericum humifusum*, *Androsaemum officinale*, die liegenden Sprosse von *Lysimachia* u. s. w.) werden durch Drehungen der Internodien in eine gemeinsame Ebene gebracht. Daß die hierzu erforderlichen Drehungen in den auf einander folgenden Internodien entgegengesetzte Richtung besitzen, ist hier von nebensächlicher Bedeutung; wichtig ist nur die Thatsache, daß die fraglichen Torsionen an Organen auftreten, die vor und während der Orientirungsbewegung keinerlei Krümmung zeigen.

Das Ergebniss der besprochenen Beobachtungen und Versuche ist wichtig genug, um es nochmals kurz zusammenzufassen: In sehr vielen Fällen wird die normale Orientirung zygomorpher Blüthen gegen die Tragaxe, sowie die Orientirung der Blätter (und mancher Blüthen) dem Erdradius oder einseitiger Beleuchtung gegenüber durch Wachsthumsvorgänge vermittelt, die sich in geraden Organen resp. Theilen solcher abspielen. Unter solchen Verhältnissen beruhen die Orientirungsbewegungen der Blätter und Blüthen auf einer unmittelbaren Stieltorsion, an deren Zustandekommen Krümmungen nicht betheiligt sein können. Geht daher der fraglichen Orientirungsbewegung eine geotropische Krümmung voraus, so steht dieselbe in mechanischer Hinsicht zu der auftretenden Torsion in keinerlei Beziehung.

Den soeben erörterten Erscheinungen gegenüber entsteht nun die Frage, wie die Verhältnisse bezüglich des Zustandekommens der Auswärtsbewegung aufzufassen sind, wenn die Blätter und Blüthen diese Bewegung nicht an geraden, sondern an bogenförmig gekrümmten Stielen ausführen.



Dies ist ja eine so häufige Erscheinung, daß die Anführung besonderer Beispiele fast überflüssig erscheint. An invers gehaltenen Blüthenspindeln von *Aconitum* und *Delphinium* finden sich besonders in jüngeren Entwicklungsstadien stets eine Anzahl Blüthen, bei denen sich die geotropische Krümmung über die ganze Länge des Stieles erstreckt. Hier, wie in vielen anderen Fällen, muß daher die Orientierungsbewegung gegen die Tragaxe an mehr oder weniger ausgesprochen bogenförmig gekrümmten Organen ausgeführt werden. In derselben Lage befinden sich sehr oft die Blätter; kommen dieselben beispielsweise an senkrecht abwärts gerichteten Ästen, wie bei der Traueresche, zur Entfaltung, so erhalten sie durch den negativen Geotropismus eine bogenförmige Aufwärtskrümmung, und dann erst tritt die Auswärtsbewegung ein, wodurch die morphologische Oberseite der Blätter nach oben resp. nach außen gebracht wird. In allen solchen Fällen ist nun der äußere Charakter der Auswärtsbewegung ein anderer als dort, wo diese Bewegung an geraden Organen erfolgt. Denn an diesen werden die zygomorphen Blüthen und dorsiventralen Blattflächen, wie gezeigt wurde, an Ort und Stelle gedreht, während sie an gekrümmten Trägern zunächst aus der geotropischen Krümmungsebene je nach der Richtung der Torsion nach rechts oder links herausrücken und im Laufe der Orientierungsbewegung ihre Lage im Raum stetig ändern. Faßt man die ersten Stadien der Auswärtsbewegung ins Auge, so bekommt man äußerlich den Eindruck, als ob die Blüthen und Blattflächen zunächst durch die Verlängerung der rechten oder linken Flanke ihres Trägers aus der geotropischen Krümmungsebene seitlich verschoben würden. Dies Herausrücken aus der »Medianebene« ist es offenbar gewesen, durch welches sich Noll zu der irrigen Annahme seiner Lateralkrümmung hat verleiten lassen.

In Wirklichkeit kommt auch an gekrümmten Organen, wie sich leicht zeigen läßt, die Auswärtsbewegung durch eine unmittelbare Torsion zu stande; die bereits vorhandenen und während dieser Torsion auftretenden Krümmungen beeinflussen wohl den äußeren Charakter der Auswärtsbewegung, sind jedoch für das mechanische Zustandekommen derselben ohne Bedeutung.

Wie ohne Weiteres einleuchtet, können die Blüthen und Blattflächen ihre normale Orientierung zur Sprossaxe, sowie zur einseitigen Wirkung des Lichtes und der Schwerkraft, auf dem Wege der Torsion ohne Lagenänderung im Raum nur dann erreichen, wenn sie mit geraden Trägern ver-



sehen sind; dies wird unmöglich, sobald die Orientierungsbewegung an gekrümmten Organen zur Ausführung gelangen muß. Denn wenn diese sich zu tordiren beginnen, muß gleichzeitig aus rein mechanischen Gründen die ebene Curve zu einer Curve im Raum werden; neben resp. in Folge der Torsion sind die Blüthen- und Blattstiele gezwungen, eine mit der Torsionsrichtung gleichsinnig verlaufende Spiralwindung zu beschreiben. Um sich hiervon in der einfachsten Weise zu überzeugen, braucht man nur einen in senkrechter Ebene gekrümmten Kautschukschlauch an dem unteren Ende festzuhalten (wie dies ja auch bei Blüthen und Blattstielen in Folge ihrer Anheftung an der Sprossaxe geschieht), und darauf die Torsion eintreten zu lassen. Läßt man dieselbe bis  $180^\circ$  fortschreiten, dann ist gleichzeitig eine halbe Spiralwindung entstanden. Das Herausrücken der Blüthe aus der geotropischen Krümmungsebene ist demnach nicht, wie Noll meint, die Ursache, sondern gerade umgekehrt die nothwendige Folge der Torsion. Die bereits vorhandene geotropische Krümmung und die darauf eintretende Torsion repräsentiren somit auch hier zwei für sich bestehende, gesonderte Erscheinungen, die in mechanischer Hinsicht nicht in einen ursächlichen Zusammenhang mit einander gebracht werden können.

Da wir im folgenden Capitel auf den äußeren Charakter der Orientierungsbewegungen, speciell auf den eigenthümlichen Verlauf der Torsion noch eingehender zurückkommen, so können wir uns an dieser Stelle auf das Mitgetheilte beschränken und demnach von der Erörterung einzelner Beispiele Abstand nehmen. Hier sollte nur in Kürze gezeigt werden, daß die in der Natur zur Beobachtung gelangenden Torsionen zu den gleichzeitig auftretenden Krümmungen in keinerlei Beziehung stehen und daher auch nicht aus einer Combination derselben erklärt werden können.

Um jeden Zweifel an der Richtigkeit dieser Thatsache auszuschließen, haben wir noch an *Aconitum Lycoctonum* eine Reihe von Versuchen ausgeführt, die zeigen, daß die Torsionen auch dann eintreten, wenn man durch geeignete Vorkehrungen die gleichzeitige Ausführung von Krümmungen unmöglich macht. Zur Erreichung dieses Zieles halten wir folgendes Verfahren für das zweckmäßigste. Hat man an einer Spindel eine Anzahl Blüthen von möglichst günstigen Entwicklungsstadien ausgesucht, so schneidet man für jede Blüthe in der Länge ihres Stieles eine Spule aus dem Kiele einer Hühner- oder Gänsefeder zurecht. Diese Federspulen



werden mit einem scharfen Messer an einer Seite der Länge nach aufgeschlitzt; dann sucht man mit den Nägeln der beiden Daumen diesen Schlitz soweit zu erweitern, daß sich der für die Spule vorher bestimmte Blütenstiel bequem hindurchführen läßt. Da sich der Spalt beim Loslassen der Federspule wiederum vollständig schließt, so ist nunmehr der Blütenstiel seiner ganzen Länge nach in einer festen Hülse locker eingeschlossen (Fig. 11 Taf. II).

Bringt man nun die Hauptspindel in inverse Lage, so sind die in vorstehender Weise behandelten Blüten gezwungen, in ihrer schräg abwärts gerichteten Stellung zu verharren, da die geotropische sowie jede andere Krümmung durch die starren Federhülsen verhindert ist. Nur Torsionen sind durch die vorgenommenen Manipulationen nicht unmöglich gemacht. Diese gelangten denn auch in fast allen Versuchen ebenso vollständig und schnell zur Ausführung wie an Blüten, deren Stiele sich gleichzeitig auch geotropisch aufwärts krümmen konnten. Bei einer öfteren Wiederholung der Versuche ergab sich stets dasselbe Resultat.

Um zu einem brauchbaren Ergebniss zu gelangen, sind natürlich bei der Ausführung der fraglichen Experimente gewisse Vorsichtsmaßregeln zu beobachten. Zunächst liefern nur solche Blüten brauchbare Objecte, welche die Auswärtsbewegung in 24 bis 36 Stunden ausführen; und nach dieser Richtung hat sich *Aconitum Lycoctonum* als ein sehr günstiges Untersuchungsobject erwiesen. Ein schneller Verlauf der Torsion ist deshalb erforderlich, weil sonst das Längenwachsthum insofern störend auftritt, als dadurch die Stiele — gewöhnlich mit ihrem vorderen Ende — aus der Federspule herausgeschoben werden. Der von der Hülse befreite Theil des Stieles führt dann sofort die geotropische Aufwärtskrümmung aus (Fig. 12 Taf. II). Will man diesen störenden Factor eliminiren, so bleibt nur übrig, die Blütenstiele ihrer Zuwachsgröße entsprechend in successiv längere Manschetten zu bringen.

Die hier gewonnenen Resultate stehen, wie man sieht, mit den früher besprochenen Beobachtungen und Versuchen in vollkommenem Einklang. Denn wie diese, so zeigen auch die Experimente mit den Federhülsen auf das Deutlichste, daß die Auswärtsbewegung der Blüten auf einer unmittelbaren Stieltorsion beruht, an deren Zustandekommen irgendwelche Krümmungen nicht betheiligt sind.



Die letzteren Experimente ergeben ferner die uns später noch beschäftigende, wichtige Thatsache, daß das Auftreten der Torsion von der Richtung der Blüthenstiele zum Erdradius unabhängig ist. Wo die geotropische Krümmung ungehindert zur Ausführung gelangen kann, erfolgt die Torsion bei zygomorphen Blüthen fast ausnahmslos an senkrecht stehenden Organen. Die Drehung tritt indessen auch ein, und zwar ebenso vollständig und schnell, wenn man die Blüthenstiele in horizontaler oder abwärts gerichteter Lage festhält.

### III.

#### Über den äußeren Verlauf der Torsion.

Nachdem durch directe Beobachtungen und Versuche an Blüthen und Blättern gezeigt ist, daß eine große Reihe von Orientirungsbewegungen auf einer Torsion beruht, die zu den gleichzeitig auftretenden Krümmungen in mechanischer Hinsicht keinerlei Beziehungen hat, sollen im Folgenden an verschiedenen Beispielen die Blatt- und Blüthenstieldrehungen in Bezug auf die Art und Weise ihres äußeren Verlaufes genauer verfolgt werden. Die hierbei zu constatirenden Erscheinungen sind so eigenthümlicher und auffallender Natur, daß man sich wundern muß, wie dieselben bisher gänzlich unbeachtet bleiben konnten.

Um wiederum von *Aconitum*- und *Delphinium*-Blüthen auszugehen, mag zunächst an die schon besprochene Thatsache erinnert sein, daß der äußere Charakter der geotropischen Aufwärtskrümmung in hohem Maasse von dem Entwicklungsstadium abhängig ist, in welchem sich die Blüthen bei der Inversion ihrer Tragaxe befinden. Während in jungen Stadien die Krümmung ziemlich gleichmäßig über die ganze Stiellänge vertheilt ist, beschränkt sich dieselbe späterhin in der Regel auf eine bestimmte Region, die bald an der Basis, bald in der Mitte, bald mehr im vorderen Theil des Stieles gelegen ist. Dem gegenüber erfolgt nun die Torsion unabhängig vom Entwicklungsstadium der einzelnen Blü-



then ausnahmslos im oberen Theil des Stieles. Da an den Blütenstielen von *Aconitum* und *Delphinium* brauchbare natürliche Marken fehlen, so kann man sich über den Ort, an dem die Torsion beginnt, sowie über die Art und Weise ihres Verlaufes nur Klarheit verschaffen, wenn man die Stiele vor Beginn der Auswärtsbewegung mit einer möglichst genau longitudinal verlaufenden Reihe von Tuschpunkten versieht. Es läßt sich dann leicht feststellen, daß gleichzeitig mit dem Auftreten der Auswärtsbewegung die seitliche Verschiebung der Tuschpunkte dicht unterhalb der Ansatzstelle der Kelchblätter beginnt, um von hier aus basipetal fortzuschreiten. In dem Augenblicke, wo die Blüthe in die normale Stellung zur Tragaxe einrückt, mit ihrer Vorderseite also wiederum nach außen sieht, zeigt sich der Regel nach nur der obere Theil der Blütenstiele in einer Länge von 6 bis 15<sup>mm</sup> tordirt. Die Strecke liegt beispielsweise in Fig. 10 Taf. II zwischen *b* und *c*, und in Fig. 9 zwischen *d* und *e*.

Da nun die Stieltorsion, wie sie auch immer zu stande kommen mag, zweifellos die Ursache der Auswärtsbewegung ist, so sollte man meinen, daß sie zum Stillstand gelangen würde, sobald die Blüthe ihre normale Orientirung gegen die Tragaxe erreicht hat. Wo die Bewegung an verhältnißmäßig kurzen Organen, wie z. B. an den Fruchtknoten der Orchideen und den kurzen Stielen vieler Blätter, zur Ausführung gelangt, ist dies der Regel nach auch der Fall. Zwar beginnt auch hier die Torsion am oberen Ende der die Bewegung ausführenden Organe und schreitet nach der Basis hin allmählich fort, allein sie pflegt hierbei selten den Werth zu überschreiten, der zur normalen Orientirung der Blattspreiten und Blüten erforderlich ist. Über dieses Maß geht aber die Torsion basalwärts in mehr oder weniger erheblicher Weise fast bei allen Pflanzen hinaus, deren Blätter und Blüten mit längeren Stielen versehen sind. Als z. B. an dem in Fig. 9 Taf. II dargestellten Blütenstiel von *Aconitum Napellus* die Torsion bis zum Punkte *d* vorgerückt war, sah die Blüthe mit ihrer Vorderseite wiederum nach außen; der Stiel zeigte dementsprechend in der Region *ed* eine Torsion von 180°. Wie aber der Verlauf der Tuschlinie in der citirten Figur zeigt, ist die Torsion nicht in *d* stehen geblieben, sondern basalwärts bis zum Punkte *c* weiter fortgeschritten. Nimmt man in ziemlicher Übereinstimmung mit der Wirklichkeit an, daß auch die Region *cd* in derselben Weise wie *ed* eine Torsion von 180° erfahren hat, so handelt es sich in Summa um



eine Drehung von  $360^\circ$ . Wenn nicht besondere Bedingungen erfüllt wären, müßte unter diesen Umständen die Blüthe, sobald die Torsion in *c* anlangt, mit ihrer Vorderseite wiederum der Spindel zugekehrt sein. So etwas läßt sich aber in Wirklichkeit fast niemals beobachten; vielmehr pflegen die Blüthen und Blattspreiten die einmal erreichte normale Stellung auch in den Fällen nicht zu verlassen, in welchen nachweisbar die Torsion nach Erreichung der fraglichen Lage basalwärts noch weiter fortschreitet.

Diese eigenthümliche Thatsache findet sofort ihre Erklärung, wenn man während des basipetalen Vorrückens der Torsion das Verhalten der im oberen Theil der Organe gelegenen Tuschpunkte näher in's Auge faßt. Dabei ergibt sich, daß diese Tuschpunkte, sobald die Torsion basalwärts über  $180^\circ$  hinausgeht, in der Region, in welcher sie ihren Anfang nahm, sich wiederum in eine gerade Linie stellen; die Drehung wird mit anderen Worten im oberen Theil der Blatt- und Blüthenstiele um soviel wiederum beseitigt, als sie basalwärts ein bestimmtes Maafs überschreitet. Darum zeigen die hier in Frage kommenden Organe immer nur diejenige Torsionsgröße, die zur Herbeiführung ihrer normalen Orientirung erforderlich ist; und dies ist der Grund, warum die Blüthen und Blattspreiten aus dieser Lage auch beim weiteren Fortschreiten der Torsion nicht wieder herausrücken.

Wo die Torsion in basipetaler Richtung vorrückt und hierbei nach Erreichung eines bestimmten Grades am oberen Ende wiederum aufgelöst wird, da kann dieselbe, wie ohne Weiteres einleuchtet, nicht in einer bestimmten Region des sich tordirenden Organes stehen bleiben; die Drehung läuft, äußerlich betrachtet, am Stiel herunter, muß also auf immer tiefere Regionen desselben übergehen. Beim Einrücken der in Fig. 9 Taf. II dargestellten Blüthe in ihre normale Stellung lag die Torsion um  $180^\circ$  in der Region *de*; während nun die Drehung bis zum Punkte *c* weiter vorrückte, wurde dieselbe in der Region *de* wiederum rückgängig gemacht. Die anfänglich in *ed* gelegene Torsion ist damit auf die tiefere Region *cd* übergegangen.

Wie weit nun die Torsion an *Aconitum*- und *Delphinium*-Blüthenstielen basalwärts fortschreitet, läßt sich nach unsern Erfahrungen nicht in allgemeingültiger Weise beantworten; die besprochene Erscheinung ist, wie man leicht einsieht, in hohem Mafse von dem Entwicklungsstadium ab-



hängig, in welchem sich die Blüten während der Ausführung ihrer Orientirungsbewegungen befinden. So viel scheint festzustehen, daß die Torsion bei Blüten mit längeren Stielen niemals bis zur Basis derselben fortschreitet; wo die geotropische Krümmung auf eine bestimmte Stielregion localisirt ist, geht die Torsion sogar selten über diese hinaus (*b c*, Fig. 9). Für das Studium der Art und Weise des Torsionsverlaufes liefern *Aconitum* und *Delphinium* weniger günstige Objecte als solche Pflanzen, bei welchen die Torsion diejenigen Organe, welche die Orientirungsbewegung der Blüten und Blattspreiten vermitteln, in ihrer ganzen Länge durchläuft. Da dies beispielsweise fast bei allen Blattstielen, vor allem bei der Mittelrippe gefiederter Blätter der Fall ist, so mögen hier die diesbezüglichen Verhältnisse an einigen Beispielen kurz dargestellt werden.

Wie die zygomorphen Blüten an inverser Tragaxe, so führen auch die in gleicher Lage befindlichen Blätter außer der geotropischen Aufwärtskrümmung der Regel nach Torsionen von  $180^\circ$  aus. In Übereinstimmung mit den Blüten der hängenden Trauben von *Cytisus Laburnum*, *Wistaria*, *Robinia Pseudacacia* u. s. w. befinden sich bei manchen Pflanzen auch die Blätter von Hause aus in der angegebenen Lage. So führen z. B. die Blätter an den senkrecht abwärts gerichteten Zweigen der Traueresche zur Erreichung ihrer normalen Orientirung Drehungen um  $180^\circ$  aus, sofern nicht eine einseitige Beleuchtung theilweise andere Bewegungen bedingt. An ausgewachsenen Blättern, deren Bewegungen abgeschlossen sind, ist die Torsion fast stets auf die Basis des Blattstieles in einer Länge von 1 bis 2<sup>cm</sup> beschränkt (*x* Fig. 2 u. 3 Taf. II), während der ganze übrige, bei gefiederten Blättern oft mehr als 20<sup>cm</sup> lange Blattstiel frei von jeder Drehung ist. An dem in Fig. 2 Taf. II dargestellten Blatt von *Wistaria*, das in dieser Hinsicht als Beispiel für fast alle gefiederten Blätter gelten kann, nahm die Torsion in der Region *a* ihren Anfang, lief dann in basipetaler Richtung der Mittelrippe entlang, um schließlich in der mit *x* bezeichneten basalen Region stehen zu bleiben. In früheren Entwicklungsstadien hat natürlich jede Region der Mittelrippe von der Länge *x* dieselbe Torsion erfahren, wie sie jetzt noch an der Stielbasis vorhanden ist. Da nun die Mittelrippe etwa viermal so lang als *x* ist, so handelt es sich in Wirklichkeit um eine Torsion von  $720^\circ$ , von denen  $540^\circ$  successive wiederum aufgelöst wurden, und zwar von dem Augenblicke an, wo die Torsion den Werth von  $180^\circ$  erreicht hatte.



Wie hier eingeschaltet werden mag, verhalten sich die Fiederblättchen während der fraglichen Torsion im Großen und Ganzen rein passiv; gehen sie rechtwinklig von der Mittelrippe ab, so werden sie durch die Drehung derselben im Kreise herum bewegt. Die Fiederblättchen nehmen nur dann an den Orientierungsbewegungen activen Antheil, wenn die Torsion nicht bis zur Basis der Mittelrippe fortschreitet, was bei älteren Blättern der Fall ist, die nach der Inversion nicht mehr so viel wachsen, daß die Torsion die Mittelrippe in der ganzen Länge durchlaufen kann. Unter diesen Umständen suchen die Fiederblättchen in der untordirten Region der Mittelrippe durch eigene Bewegungen die normale Orientierung zu erreichen. Diese Erscheinung tritt jedoch nur unter künstlich herbeigeführten Bedingungen ein, wobei auch Blätter in vorgerückten Entwicklungsstadien in inverse Lage gebracht werden; wo dagegen, wie bei der Traueresche, die Blätter an abwärts gerichteten Sprossen zur Entfaltung kommen, kann die Torsion zeitig genug beginnen, um während des Blattwachstums bis zur Basis des Stieles fortzuschreiten.

Zur Information über die Anfangsstadien der Torsion wird eine kurze Erläuterung von Fig. 5 Taf. II, die ein noch jugendliches Blatt der Traueresche darstellt, genügen. Wie man sieht, zeigt sich hier erst die apicale Region der Mittelrippe, von der Basis des Endblättchens *a* bis zum Punkte 2 tordirt. Das Endblättchen *a*, sowie die beiden letzten Fiederblättchen *b* und *c*, sind bereits durch die hier  $180^\circ$  betragende Torsion der Mittelrippe in ihre normale Lage eingeführt worden. Da die Drehung des Blattstieles in der Region der Fiederblättchen *d e* erst  $90^\circ$  erreicht hat, so zeigen dieselben dementsprechend gegen die Blättchen *a, b* und *c* eine Verschiebung um  $90^\circ$ ; in gleicher Weise gegen die Blättchen *f g*, die sich in einer noch untordirten Region der Mittelrippe befinden. Während *a, b* und *c* mit ihren Seiten bereits normal orientirt sind, befinden sich demnach die Fiederblättchen *f g* noch in der ursprünglichen Lage, in welcher die morphologische Oberseite nach unten oder, falls die geotropische Aufwärtskrümmung noch nicht beendet, schräg abwärts der Sprossaxe zugewandt ist. Indem nun die Torsion basipetal weiter vorrückt, werden zunächst die Blättchen *d e* in die Lage von *a, b* und *c* gebracht, und in gleicher Weise späterhin auch die Blättchen *f g*. So läuft die Torsion an der Mittelrippe herunter, bis sie schließlich in der Region *x* zum Stillstand kommt. Ist das Blatt ausgewachsen, zeigt sich nur noch diese basale Region des Blattstieles tordirt.



Im Hinblick auf die Auseinandersetzungen bei Untersuchung der *Aconitum*- und *Delphinium*-Blüthen braucht für das soeben besprochene Beispiel kaum noch darauf hingewiesen zu werden, daß die Blättchen *a*, *b* und *c* ihre normale Orientirung wiederum verlassen müßten, wenn dem nicht durch eine theilweise Wiederauflösung der Torsion entgegengewirkt würde. Da die Mittelrippe des in Fig. 5 dargestellten Blattes etwa dreimal so lang ist als die um  $180^\circ$  gedrehte Region zwischen 1 und 2, so können wir annehmen, daß das Blatt bei ungestörter Entwicklung eine Drehung von  $540^\circ$  erfahren haben würde. Blicke diese bestehen, so würden die Blättchen *a*, *b* und *c*  $1\frac{1}{2}$  mal im Kreise herumgeführt werden. Um derartige zwecklose Bewegungen zu verhindern, wird die Torsion auch bei den Blättern in analoger Weise, wie bei zygomorphen Blüthen, in der oberen Region der sich tordirenden Stiele wieder um soviel rückgängig gemacht, als sie basalwärts über das zur normalen Orientirung der Blattspreiten erforderliche Maafs hinausgeht.

Wie aus den geschilderten Verhältnissen ohne Weiteres einleuchtet, müssen die bei der Entfaltung in einer Ebene gelegenen Fiederblättchen durch die in der Mittelrippe sich fortbewegende Torsion gegen einander verschoben werden. Sie kommen erst wieder in eine Ebene zu liegen — und zwar mit anderer Orientirung ihrer Seiten, — wenn die Torsion über die Insertionsstelle des letzten Paares von Fiederblättchen (z. B. *fg*, Fig. 5) hinaus und auf die basale Region der Mittelrippe übergegangen ist.

Daß die vorausgehenden Darlegungen nicht in mathematisch strengem Sinne zu verstehen sind, ist für den Physiologen selbstverständlich. Das gilt vor allem von dem Zeitpunkt, in welchem die theilweise Wiederauflösung der Torsion zu beginnen pflegt. Dieser Proceß macht sich nicht nur bei gefiederten, sondern auch bei allen einfachen Blättern mit längerem Stiel oft erst bemerkbar, wenn die Torsion den zur normalen Blattorientirung erforderlichen Werth erheblich überschritten hat. Stehen die Blätter dabei, wie bei der Traueresche, an senkrecht abwärts gerichteten Sprossen, so werden die Blättchen natürlich um soviel über ihre normale Lage hinaus bewegt, als die Torsion  $180^\circ$  vor Beginn ihrer Wiederauflösung überschritten hat. Auf die schließliche Lage der Blattspreiten sind indessen diese Verhältnisse der Regel nach ohne Einfluß, denn wenn auch die Wiederauflösung der Torsion erst später beginnt, so pflegt sie doch stets so weit zu gehen, daß nur der die normale Blattorientirung bedin-



gende Werth bestehen bleibt; die über das Ziel hinausgerathenen Blattflächen werden somit wieder zurückbewegt.

Obgleich die Torsion bei den Blättern unter normalen Umständen stets bis zur Basis des Stieles fortschreitet, ist doch der zuletzt erreichte Werth derselben nicht einmal bei den Blättern derselben Pflanze überall gleich. Da indessen dieser Punkt für den vorliegenden Gegenstand von nebensächlicher Bedeutung ist, brauchen wir nicht weiter darauf einzugehen. Erwähnt sei nur, daß sich an dem zu unseren Versuchen benutzten Exemplar der Traueresche im Universitätsgarten eine verhältnißmäßig große Zahl von Blättern beobachten liefs, an welchen die Torsion nur zum geringen Theil oder überhaupt nicht rückgängig gemacht wurde. Diese Fälle sind insofern sehr instructiv, als die Gröfse der Torsion ohne genaue Verfolgung ihres Verlaufs an dem ausgewachsenen Blatt direct abgelesen werden kann. Blätter mit einer Torsion von 540 bis 600 Grad gelangten hierbei wiederholt zur Beobachtung. An einzelnen Blättern zeigte die Torsion in den verschiedenen Regionen der Mittelrippe entgegengesetzten Verlauf, indem die links- oder rechtsläufige Drehung in die antidrome überging. Nach unseren Beobachtungen scheint die Wiederauflösung der Torsion nur dann zu unterbleiben, wenn die Zweige sehr dicht stehen, so daß ihre Blätter sich in ihren freien Bewegungen hindern. Das beweisen vor allem die Exemplare, an welchen die Torsion in den verschiedenen Regionen der Mittelrippe entgegengesetzten Verlauf zeigt.

Die besprochenen Verhältnisse repräsentiren eine Erscheinung von ziemlich allgemeiner Verbreitung. Wir haben den eigenthümlichen Verlauf der Torsion nicht bloß an den soeben erläuterten Beispielen, an den Blüthen von *Aconitum* und *Delphinium* und an den Blättern der Traueresche, sondern außerdem noch an einer Anzahl anderer Pflanzen genauer verfolgt und dabei im Großen und Ganzen überall die mitgetheilten Thatfachen bestätigt gefunden. Von den untersuchten Pflanzen seien hier zur Orientirung nur genannt: *Wistaria*, *Glycyrrhiza*, *Cassia marylandica*, *Galega officinalis*, *Ginkgo biloba*, *Sambucus nigra*, *Robinia Pseudacacia* u. s. w. Bei diesen, wie bei zahlreichen anderen Pflanzen, beginnt die Torsion stets an der Spitze des Blattstiels oder, wenn das Blatt gefiedert ist, in der oberen Region der Mittelrippe, um bis zur Basis derselben fortzuschreiten, vorausgesetzt natürlich, daß während der hierzu erforderlichen Zeit noch Wachsthum stattfindet.



Unter den namhaft gemachten Pflanzen sind besonders die Blätter von *Robinia Pseudacacia* günstige Versuchsobjecte, weil hier die fragliche Torsion die Mittelrippe in ihrer ganzen Länge nicht selten innerhalb 24 bis 36 Stunden durchwandert, während dazu bei verschiedenen anderen Pflanzen oft mehrere Tage erforderlich sind. Wie übrigens auf der Hand liegt, ist die Geschwindigkeit der Torsion und der hierdurch bedingten Orientirungsbewegung in derselben Weise, wie bei zygomorphen Blüthen, in hohem Grade vom Alter der Blätter abhängig. An invers gerichteten Sprossen führen die jungen, soeben entfalteten Blätter zunächst nur eine mehr oder weniger ausgesprochene geotropische Aufwärtskrümmung aus; die Auswärtsbewegung beginnt erst, wenn die Blätter ein gewisses Alter erreicht haben. Das für die Ausführung der Torsion günstigste Entwicklungsstadium läßt sich indessen für die Blätter nicht mit der Genauigkeit angeben, wie für die zygomorphen Blüthen, wo dasselbe bekanntlich mit der Periode der Entfaltung der Blumenkrone zusammenfällt.

Wir haben uns im Vorstehenden absichtlich auf die Erörterung des Torsionsverlaufes beschränkt, ohne die Bewegungen zu schildern, welche die Blätter und Blüthen während der Ausführung dieser Torsion im Raume beschreiben. Nun aber sind, wie schon im vorausgehenden Capitel kurz gezeigt wurde, die Orientirungsbewegungen der Blüthen und Blattspreiten ohne Ortsveränderung im Raum nur möglich, wenn ihre Bewegungen durch die Torsion gerader Stiele zu stande kommen. Da aber die Blätter in der Mehrzahl der Fälle bereits vor Eintritt der Torsion mehr oder weniger ausgesprochene Krümmungen zeigen, so ist damit ein Factor gegeben, der den äußeren Charakter der von den Torsionen bedingten Bewegungen in hohem Maße beeinflusst, wenn derselbe auch für die Drehung als solche, sowie für die Art und Weise ihres Verlaufes ohne Bedeutung ist. Während bei zygomorphen Blüthen die in Frage stehenden Krümmungen geotropischer und in einigen Fällen heliotropischer Natur sind, spielt in dieser Richtung bei Blättern auch die Epinastie eine nicht unwesentliche Rolle. Sobald nun die Torsion an geotropisch, heliotropisch oder epinastisch gekrümmten Organen erfolgt, müssen diese mit mechanischer Nothwendigkeit eine schraubenlinige Form annehmen, die um so mehr in die Augen springt, je ausgesprochener die vorhandene Krümmung ist und einen je höheren Grad die Torsion erreicht.

Es kann nun nicht in unserer Absicht liegen, die verschiedenen Formverhältnisse der sich tordirenden Organe in den einzelnen Phasen der



Orientirungsbewegung genauer darzulegen, um so weniger, als dies ohne Zuhülfenahme direct ad oculos zu demonstrierender Modelle kaum möglich sein würde. Zudem würden diese Einzelheiten kaum noch in den Rahmen dieser Arbeit gehören, da sie für die Frage nach dem mechanischen Zustandekommen der Torsion keinerlei neue Momente enthalten.

Die schraubenlinigen Windungen, welche die Torsion gekrümmter Organe bedingt und die besonders deutlich an fast allen gefiederten Blättern zur Beobachtung gelangen, bleiben in vielen Fällen auch nach Erreichung der normalen Orientirung in mehr oder weniger ausgesprochener Weise erhalten, so z. B. bei den Fruchtknoten vieler Orchideen sowie den meisten kurz gestielten Blättern. Sehr oft aber ist von der schraubenlinigen Form der Stiele, wenn die Blüthen und Blattspreiten in die normale Lage eingerückt sind, nichts mehr wahrzunehmen. Die Mittelrippe gefiederter Blätter zeigt sich, wie wir jetzt wissen, am Schluß der Orientirungsbewegung der Regel nach nur in der basalen Region tordirt, während der ganze übrige Theil des Stieles gerade ist. Diese Erscheinung findet zum großen Theil ihre natürliche Erklärung in der ausführlich besprochenen Thatsache, daß die Torsion während ihres basipetalen Vorrückens am oberen Ende wiederum aufgelöst wird; in demselben Mafse, als dies geschieht, muß selbstverständlich auch die schraubenlinige Form verschwinden. Dazu kommt noch, daß bei lang gestielten Blättern die basale Region, auf die schließlich die Torsion übergeht, selten in nennenswerther Weise gekrümmt ist.

---

#### IV.

#### Über die Ursachen der Orientirungstorsionen.

Wenn wir nunmehr die Frage nach den Ursachen der Orientirungstorsionen zu beantworten versuchen, so kann das einstweilen nicht in der Absicht geschehen, diejenigen Momente genau festzustellen, die aus rein mechanischen Gründen eine Torsion bedingen. Bevor an ein Eingehen auf



diese Verhältnisse zu denken ist, müssen die Kräfte bekannt sein, deren Wirkung zur Erzielung von Torsionen nothwendig ist, gleichgültig, wie diese dabei mechanisch zu stande kommen.

Die Orientirungstorsionen können nun entweder in bestimmten inneren Organisationsverhältnissen der Pflanzen begründet liegen, oder sie entstehen erst unter dem Einfluß äußerer Factoren auf das Wachsthum der hier in Frage stehenden Organe. Vergegenwärtigt man sich den Zweck resp. das Ziel der Orientirungsbewegungen, so ist damit die Richtung, in der die Torsionsursachen zu suchen sind, schon ziemlich genau vorgezeichnet. Wie wir wissen, führen die zygomorphen Blüthen und dorsiventralen Blätter Bewegungen aus, um eine bestimmte Orientirung zur Tragaxe, zum Erdradius oder zum Lichteinfall zu gewinnen. Überall nun, wo es sich um die Einnahme einer bestimmten Erd- oder Lichtlage handelt, darf von vornherein mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden, daß das Licht und die Schwerkraft für das Zustandekommen der Torsionen von maafsgebender Bedeutung sind. Innere Wachstumsursachen können als theilweise oder allein ausschlaggebend a priori nur dort in Frage kommen, wo es sich um eine Orientirung seitlicher Organe gegenüber ihrer Tragaxe handelt, wie wir sie z. B. bei Besprechung der *Aconitum*- und *Delphinium*-Blüthen näher kennen gelernt haben. In der That ist von Noll die Ansicht zu begründen versucht worden, daß die Orientirungsbewegungen zygomorpher Blüthen in wesentlichen Punkten in directer Abhängigkeit von inneren Organisationsverhältnissen der Pflanze stehen; denn wenn diese durch operative Eingriffe eine Änderung erfahren, bleiben unter gewissen Verhältnissen die sonst auftretenden Torsionen aus. Daß diese und andere Erscheinungen indessen nicht zu den Noll'schen Schlußfolgerungen zwingen, sondern eine ganz andere Erklärung verlangen, soll erst am Schluß des nächsten Capitels kurz gezeigt werden. Hier interessiren uns einstweilen nur diejenigen Bewegungserscheinungen, die an Blüthen und Blättern unverstümelter Pflanzen zur Beobachtung gelangen.

Sind die hier auftretenden Orientirungstorsionen das Resultat von Wachsthumsvorgängen, die unabhängig von äußeren Richtkräften in der inneren Organisation der Pflanze begründet liegen, so ist klar, daß sie auch dann in die Erscheinung treten müssen, wenn man die Pflanzen der einseitigen Wirkung äußerer Factoren entzieht. Unsere in dieser Richtung ausgeführten Versuche haben jedoch in Übereinstimmung mit den bereits



früher von Krabbe angestellten zu dem Ergebniss geführt, daß bei Ausschluss einseitiger Licht- und Schwerkraftwirkung auf dem Klinostaten wohl Krümmungen, niemals aber Torsionen zu beobachten sind, ein Beweis, daß die letzteren mit inneren Wachstumsverhältnissen in keinerlei Beziehung stehen. Da wir auf diese und andere Klinostatenversuche später noch ausführlicher zurückkommen, so mag hier die kurze Hervorhebung des Versuchsergebnisses genügen. Torsionen, die aus inneren Organisationsverhältnissen entspringen, scheinen nach den bisherigen Erfahrungen an wachsenden Organen sehr selten vorzukommen; wir kennen sie eigentlich nur für die Sprosse windender Pflanzen, die sich nach den Untersuchungen Schwendener's<sup>1)</sup> auch bei Ausschluss der Schwerkraftwirkung auf dem Klinostaten tordiren. Wenn man will, kann man beispielsweise auch die Drehungen des Thallus von *Usnea* und die neuerdings von H. de Vries<sup>2)</sup> eingehend studirten Zwangsdrehungen hierher rechnen. Es sind dies Alles Drehungen, die nicht im Dienste einer bestimmten Orientirung der Organe stehen.

Die Ursachen der an Blättern und Blüthen zu beobachtenden Torsionen liegen dagegen außerhalb der Pflanze; erst durch die Einwirkung bestimmter äußerer Factoren werden die hierher gehörigen Organe zu denjenigen Wachstumsvorgängen angeregt, die dann aus rein mechanischen Gründen Torsionen bedingen. Es läßt sich auch nicht etwa die Ansicht begründen, daß die äußeren Factoren zur Erzielung von Torsionen mit inneren Wachstumsursachen in Combination treten; denn wie die soeben erwähnten Klinostatenversuche lehren, entspringen aus inneren Organisationsverhältnissen immer nur Krümmungen. Diese sind aber, wie ausführlich gezeigt wurde, zur Erklärung von Torsionen nicht nur unzureichend, sondern stehen außerdem auch mit den in der Natur vorkommenden Blatt- und Blüthenstieldrehungen factisch in keinerlei Beziehung. Nach alledem bleibt also die wichtige Thatsache bestehen, daß die zur Torsion führenden Wachstumsvorgänge nicht von Hause aus in der inneren Organisation der Pflanze gegeben sind, vielmehr in allen Fällen erst unter der Einwirkung äußerer Factoren eintreten.

---

<sup>1)</sup> S. Schwendener, Über das Winden der Pflanzen (Monatsber. der Kgl. Akademie der Wissensch. zu Berlin, December 1881).

<sup>2)</sup> H. de Vries, Monographie der Zwangsdrehungen (Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 23).



Nachdem dies festgestellt, ergibt sich zunächst die Frage, ob die Torsion bedingenden Wachstumsprocesse activer oder passiver Natur sind. Würde es sich um passive Wachsthumsvorgänge handeln, dann müßten in den Stellungsverhältnissen der Blätter und Blüthen, in der asymmetrischen Entwicklung derselben u. s. w. Momente gegeben sein, durch welche die Stiele in derselben Weise wie durch künstlich angebrachte Gewichte, in Folge der aus den Formverhältnissen resultirenden Belastung gedreht werden. Man hat zwar von verschiedenen Seiten die Orientirungstorsionen aus derartigen Verhältnissen zu erklären versucht, allein schon durch Beobachtungen in der freien Natur kann man sich überzeugen, daß diese Torsionen nicht immer in der Richtung erfolgen, wie es nach den bestehenden Belastungsverhältnissen der Fall sein müßte. Unter Hinweis auf die diesbezüglichen Bemerkungen in der Einleitung sei hier nur noch hervorgehoben, daß die Orientirungsbewegungen auch dann zur Ausführung gelangen, wenn man die Belastungsverhältnisse künstlich derart gestaltet, daß sie die entgegengesetzte Drehung von der factisch auftretenden bedingen müßten. Mag auch das Eigengewicht der Blüthen und Blattspreiten in einzelnen Fällen nicht ohne Bedeutung sein, so kann doch durch die bisherigen Versuche als sicher gestellt gelten, daß die Wachsthumsvorgänge, welche die Torsionen bedingen, activer Natur sind, weil sie Widerstände überwinden können und daher mit einer gewissen Kraftentfaltung vor sich gehen.

Was nun die äußeren Factoren betrifft, von denen dies active Wachsthum angeregt wird, so können hier selbstverständlich nur das Licht und die Schwerkraft in Frage kommen. Temperatur, Feuchtigkeit, sowie andere Momente, sind jedenfalls, so lange sie ein normales Wachsthum ermöglichen, für den vorliegenden Gegenstand von so untergeordneter Bedeutung, daß sie keiner weiteren Berücksichtigung bedürfen.

Damit sind wir nun bei einem wichtigen Ergebniss unserer Untersuchungen angelangt. Um dies einzusehen, sei nochmals an die im vorletzten Capitel festgestellte Thatsache erinnert, daß die Orientirungstorsionen eine Erscheinung *sui generis* repräsentiren, die nicht erst secundär aus der Combinationswirkung verschiedener Factoren zu erklären ist. Die Torsionen entstehen vielmehr in analoger Weise, wie die geotropischen und heliotropischen Krümmungen, direct unter der Einwirkung des Lichtes und der Schwerkraft. Nach alledem ist die bisher von der Mehrzahl der Forscher vertretene Anschauung, wonach das



Licht oder die Schwerkraft, wie jede andere einseitig angreifende Kraft, nur krümmend in einer Ebene, nicht aber unmittelbar tordirend wirken soll, definitiv fallen zu lassen. Neben derjenigen Licht- und Schwerkraftwirkung, die in sichtbarer Weise in den bekannten geotropischen und heliotropischen Krümmungen zum Ausdruck gelangt, giebt es eine andere, aus welcher die Orientirungstorsionen hervorgehen. Beide Erscheinungen, Krümmungen sowohl wie Drehungen, beruhen zwar in übereinstimmender Weise auf einem activen Wachsthum, allein sie stehen dabei in keinerlei ursächlichem Zusammenhang miteinander, wie schon aus der früher besprochenen Thatsache hervorgeht, daß man die Krümmungen verhindern kann, ohne dadurch die Torsionen aufzuheben. Es existiren also in Wirklichkeit heliotropische und geotropische Torsionen, die in jeder Hinsicht von den durch das Licht oder die Schwerkraft bedingten Krümmungen zu trennen sind.

Mit diesen Folgerungen haben wir freilich den logischen Gang der Untersuchung insoweit unterbrochen, als die Nothwendigkeit zur Annahme geotropischer und heliotropischer Torsionen erst mit dem Nachweis gegeben ist, daß sowohl das Licht als auch die Schwerkraft für sich allein auf die hier in Frage stehenden Organe tordirend zu wirken im stande ist. Da wohl in der Mehrzahl der Fälle die Blätter und Blüthen während der Ausführung ihrer Orientirungsbewegungen in der freien Natur unter dem gleichzeitigen Einfluß einseitiger Licht- und Schwerkraftwirkung stehen, so ist ohne Anstellung besonderer Versuche, zumal für die Blätter, schwer zu entscheiden, was von einer auftretenden Drehung auf die einseitige Lichtwirkung kommt und in wie weit dieselbe ihre Entstehung dem Einfluß der Schwerkraft verdankt. Für viele Fälle ist es a priori sogar nicht undenkbar, daß weder das Licht noch die Schwerkraft allein Torsionen zu verursachen befähigt ist, daß es hierzu vielmehr einer bestimmten Combinationswirkung beider Kräfte bedarf. Jedenfalls aber ist eine richtige Beurtheilung der diesbezüglichen Verhältnisse erst möglich, nachdem auf experimentellem Wege die Bewegungen genauer festgestellt sind, die eintreten, wenn jede Kraft für sich allein zur Wirkung gelangt.



## V.

## Die Bedeutung der Schwerkraft für das Zustandekommen der Orientierungstorsionen.

Auf Grund unserer bisherigen Versuchsergebnisse muß jede an Blättern und Blüthen zu beobachtende Torsion der alleinigen Wirkung der Schwerkraft zugeschrieben werden, sobald die folgenden zwei Bedingungen erfüllt sind: 1) Die fraglichen Drehungen müssen auch bei Ausschluß der einseitigen Lichtwirkung im Dunkeln resp. unter allseitig gleichmäßiger Beleuchtung zu stande kommen; 2) sie dürfen dagegen nicht eintreten auf dem Klinostaten unter Elimination der einseitigen Schwerkraftwirkung. Zwar werden auf dem Klinostaten auch die durch das Eigengewicht gegebenen Torsionsmomente, sowie die geotropischen Krümmungen aufgehoben, allein wir wissen jetzt, daß diese und andere Factoren für das Zustandekommen der Orientierungstorsionen ohne Bedeutung sind. Sind demnach die beiden hervorgehobenen Bedingungen erfüllt, so ist damit der sichere Beweis erbracht, daß die in der freien Natur auftretenden Orientierungstorsionen durch Wachsthumsvorgänge vermittelt werden, die von der unmittelbaren Einwirkung der Schwerkraft herrühren.

Es scheint uns nun mit Rücksicht auf die Ergebnisse der vorausgehenden Capitel überflüssig zu sein, auf die unter den angegebenen Bedingungen ausgeführten Experimente ausführlich einzugehen und die bei allseitig gleichmäßiger Beleuchtung oder im Dunkeln auftretenden Orientierungstorsionen für eine Reihe von Fällen zu schildern. Handelt es sich um Blätter, die an senkrecht stehenden Sprossen zur Entfaltung gelangen und zwar so, daß die morphologische Oberseite resp. die bei einseitiger Beleuchtung dem Licht zugewandte Seite nach oben gerichtet ist, so machen sich im Dunkeln keinerlei nennenswerthe Bewegungen, vor allem keine Drehungen, bemerkbar. Denn wie die meisten zygomorphen Blüthen an aufrechter Spindel, so besitzen auch die Blätter unter solchen Verhältnissen gleich bei der Entfaltung ihre normale Orientierung gegenüber der Tragaxe und dem Erdradius. In jeder anderen Lage dagegen, mag dieselbe nun künstlich herbeigeführt oder von Hause aus gegeben sein, führen die Blätter im Dunkeln so lange Bewegungen aus, bis ihre morphologische



Oberseite wiederum nach oben gerichtet ist. Die Gröfse der hierbei auftretenden Torsionen ist selbstverständlich ganz von der Lage des Sprosses abhängig, vorausgesetzt natürlich, daß die ursprüngliche Orientirung der Blätter gegen den letzteren durch einseitige Beleuchtung noch keine Änderung erfahren hat. Bringt man unter diesen Bedingungen einen beblätterten Sprofs in senkrecht abwärts gerichtete Lage, so tritt bei der Mehrzahl der Pflanzen an sämtlichen noch wachsthumsfähigen Blättern aufer einer geotropischen Aufwärtskrümmung eine Drehung von  $180^\circ$  ein. Bei horizontaler Lage des Sprosses bleiben die an seiner Unterseite inserirten Blätter untordirt, weil ihre morphologische Oberseite schon nach oben sieht oder diese Orientirung durch geringe Krümmung erreicht werden kann; die an der Sprofs oberseite stehenden Blätter führen dagegen, wie bei inverser Lage des Sprosses, Torsionen von  $180^\circ$  aus, wenn sie nicht, was auch vorkommt, durch intensive Zurückkrümmungen ihre Oberseite nach oben bringen. Stehen die Blätter an den Flanken des Sprosses, z. B. von den eben besprochenen um  $90^\circ$  entfernt, so müssen dieselben natürlich Drehungen um  $90^\circ$  ausführen; kurz, es werden, wie dies zuerst von Frank<sup>1)</sup> näher dargelegt wurde, in jedem Einzelfalle diejenigen Bewegungen ausgeführt, durch welche das Organ auf kürzestem Wege seine normale Erdlage erreicht. Von Frank ist gleichfalls (l. c.) für verschiedene Pflanzen bereits gezeigt worden, daß diese Orientirungen auch im Dunkeln zur Ausführung gelangen.

Daß nun sämtliche bei allseitig gleichmäßiger Beleuchtung oder im Dunkeln auftretende Orientierungstorsionen ganz allein von der Schwerkraft, ohne Mitwirkung irgend welcher anderer Richtkräfte, bedingt werden, ergiebt sich mit Sicherheit aus unseren Klinostatenversuchen. Da derartige Versuche in jedem Einzelfall gewöhnlich mehrere Tage in Anspruch nehmen, so empfiehlt es sich nicht, dieselben im Dunkelraum auszuführen, weil hier bald allerlei pathologische Erscheinungen eintreten, die eine zuverlässige Beurtheilung der Beobachtungen sehr erschweren. Was nun das Verhalten der Pflanzen betrifft, wenn sie auf dem Klinostaten der einseitigen Licht- und Schwerkraftwirkung entzogen sind, so halten wir eine eingehende Schilderung desselben an diesem Orte gleichfalls für überflüssig; hier

---

<sup>1)</sup> A. B. Frank, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen u. s. w., Leipz. 1870.



interessirt uns nur die Thatsache, daß an Pflanzen, die unter den angegebenen Bedingungen wachsen, niemals Torsionen eintreten.

Wenn vorhin hervorgehoben wurde, daß die Blätter an aufrechten Sprossen gleich bei der Entfaltung ihre normale Orientirung besitzen und darum unter gleichmäßiger Beleuchtung oder beim Lichteinfall von oben weder Torsionen noch nennenswerthe Krümmungen ausführen, so sollte damit nur eine allgemeine Regel constatirt werden, die aber bekanntlich nicht ohne Ausnahme ist. So beobachtet man beispielsweise an den Blättern der Alstroemerien und mancher anderer Pflanzen auch an aufrechtstehenden Sprossen Torsionen von  $180^\circ$ . Man kann jedoch diese Ausnahme eine scheinbare nennen, denn die Blätter der Alstroemerien befinden sich an aufrechter Tragaxe insofern in inverser Lage, als die im ungedrehten Zustand derselben nach unten gerichtete Seite in ihrer anatomischen Beschaffenheit mit der Oberseite derjenigen Blätter übereinstimmt, die in dieser Lage bei gleichmäßiger Beleuchtung keinerlei Bewegungen ausführen. Um daher die gleiche Orientirung wie diese zu erreichen, sind die Alstroemerien-Blätter auch an aufrechten Sprossen zur Ausführung bestimmter Drehungen gezwungen. Daß diese bei Ausschluß einseitiger Beleuchtung ausschließlich von der Schwerkraft bedingt werden, folgt schon aus der Thatsache, daß sie ausbleiben oder wiederum rückgängig gemacht werden, wenn man Sprosse in inverser Lage festhält.

Die Orientierungstorsionen der Blüthen lassen die Bedeutung der Schwerkraft noch viel klarer hervortreten als diejenigen der Blätter. Wie man sich schon durch unmittelbare Beobachtung in der freien Natur überzeugen kann, führen die dorsiventralen Blüthen im Gegensatz zu den gleich gebauten Blättern in sehr vielen Fällen ihre Orientirungsbewegung gegen die Tragaxe aus, ohne hierbei durch einseitige Beleuchtung in augenfälliger Weise beeinflusst zu werden. Es giebt, wie wir später sehen werden, nur sehr wenige Pflanzen, deren zygomorphe Blüthen unter einseitiger Beleuchtung in analoger Weise, wie die Blätter, eine fixe Lichtlage einzunehmen suchen. Die Blüthen von *Aconitum*, *Delphinium* u. s. w. richten ihre Vorderseite stets ziemlich genau von der Spindel hinweg, unbekümmert um die Beleuchtungsrichtung. Für eine große Zahl zygomorpher Blüthen sind darum kaum noch besondere Versuche erforderlich, um sich Gewißheit darüber zu verschaffen, daß die Torsionen auch im Dunkeln eintreten.



Jedenfalls genügt es hier, auf die diesbezüglichen Versuche Noll's hinzuweisen, die wir nur bestätigen können.

Auch die Klinostatenversuche mit zygomorphen Blüthen haben zu demselben Ergebniss geführt, das soeben für die dorsiventralen Blätter constatirt wurde. Unter Ausschluss einseitiger Licht- und Schwerkraftwirkung gelangen auch an zygomorphen Blüthen niemals Torsionen zur Beobachtung. Zu dem gleichen Resultat ist bereits früher Noll gekommen, ohne daraus, wie wir nachher sehen werden, in Bezug auf die Bedeutung der Schwerkraft für das Zustandekommen der Torsionen die richtigen Folgerungen zu ziehen.

Vereinigen wir die hier kurz skizzirten Versuchsergebnisse mit den Resultaten der vorausgehenden Capitel, so gelangen wir zu der sicheren Thatsache, dass die unter Ausschluss einseitiger Beleuchtung auftretenden Blatt- und Blüthenstieldrehungen echte geotropische Torsionen repräsentiren. Da uns demnach in den geotropischen Krümmungen und Torsionen zwei ganz verschiedene Wirkungserscheinungen ein und derselben Kraft entgegentreten, so empfiehlt es sich, dieselben auch in der Bezeichnungsweise auseinander zu halten. Soll dies nach dem sichtbaren Effect der Schwerkraft geschehen, so sind dazu die Ausdrücke »geotropische Krümmungen« und »geotropische Torsionen« hinreichend. Will man aber auch die verschiedenartige Reactionsfähigkeit der Organe gegenüber der Schwerkraft kurz zum Ausdruck bringen, so scheint uns die Bezeichnung Geotropismus ungenügend und irreführend, denn nach der vorhandenen Litteratur versteht man unter Geotropismus durchweg nur die Fähigkeit der Organe, unter der Einwirkung der Schwerkraft Krümmungen auszuführen. Die Eigenschaft der Organe, sich unter dem Einfluss der Schwerkraft zu tordiren, bedarf daher einer anderen Bezeichnung; wir schlagen zu diesem Zwecke das Wort »Geotortismus« vor, obgleich dasselbe schon wegen seiner hybriden Natur in Übereinstimmung mit manchen anderen botanischen Terminis vom philologischen Standpunkte aus nicht ganz einwurfsfrei ist.

Um etwaigen Einwänden zu begegnen und irrigen Auffassungen vorzubeugen, müssen wir bei dem gewonnenen Ergebniss noch etwas stehen bleiben. Wenn man blofs das Ziel der Orientierungsbewegungen in's Auge faßt, ohne das mechanische Zustandekommen derselben zu berücksichtigen, könnte es auf den ersten Blick den Anschein gewinnen, als ob die soeben als Geotortismus bezeichnete Eigenschaft der Organe nichts anderes als eine Theilerscheinung



des von Frank begründeten Transversalgeotropismus repräsentire, worunter man bekanntlich die Fähigkeit der Organe versteht, sich rechtwinklich zur Wirkungsrichtung der Schwerkraft zu stellen. Während radiäre Organe diese Lage durch einfache Krümmungen erreichen, führen dorsiventral gebaute in bestimmten Fällen außer Krümmungen auch noch Torsionen aus, die letzteren, damit Bauch- und Rückenseite in bestimmter Weise dem Erdradius gegenüber orientirt werden. Frank hat nun bei der Begründung des Transversalgeotropismus nur die schließliche Lage der Organe im Auge gehabt, unbekümmert um die Mittel, durch welche diese Lage erreicht wird. Gerade diese Mittel repräsentiren aber ein sehr wichtiges Moment in der ganzen Erscheinung, denn aus der Verschiedenheit derselben folgt nach unseren Untersuchungen eine verschiedene Reactionsfähigkeit der Organe gegenüber der Schwerkraft. Wenn daher die Blätter und Blüthen bald Krümmungen, bald Torsionen ausführen, so bleiben dies, unabhängig von der schließlichen Lage, streng auseinander zu haltende Erscheinungen, sobald festgestellt ist, daß die Drehungen in Übereinstimmung mit den Krümmungen aus der directen Einwirkung der Schwerkraft hervorgehen. Denn die zur Torsion führenden Wachsthumsvorgänge sind ganz anderer Natur als diejenigen, die nur Krümmungen bedingen. Man könnte diese Erscheinungen nur dann mit einander vereinigen, wenn sich zeigen liefse, daß die Torsionen durch das Eigengewicht der Blüthen und Blattspreiten herbeigeführt werden oder aus der Combination von Krümmungen hervorgehen.

So lange die transversale Lage durch Krümmungen erreicht wird, haben wir es in Bezug auf das mechanische Zustandekommen der Bewegungen genau mit denselben Factoren zu thun, wie bei den Krümmungen des longitudinalen Geotropismus. Es entspricht daher nicht den thatsächlichen Verhältnissen, wenn Frank l. c. p. 72 behauptet, dass die zur Erreichung der transversalen Lage auszuführenden Bewegungen wesentlich andere seien als diejenigen, »die an anderen Pflanzengliedern durch den gewöhnlichen Heliotropismus und Geotropismus erzielt werden«. In beiden Arten von Geotropismus, dem transversalen sowohl wie longitudinalen, sind die Bewegungen, soweit sie auf Krümmungen beruhen, genau dieselben; sie unterscheiden sich nur durch das mechanisch nebensächliche Moment, daß sie in verschiedenen Lagen der Organe zum Stillstand kommen.

Mit dem Auftreten von Torsionen beginnt dagegen nicht nur in mechanischer Hinsicht, sondern auch in Bezug auf die Reactionsfähigkeit



der Organe der Schwerkraft gegenüber ein ganz neues Gebiet von Erscheinungen, das auch in der Bezeichnung von den krümmenden Schwerkraftwirkungen zu trennen ist.

Frank hat in den Transversalgeotropismus ein Moment hineingezogen, was strenge genommen nicht dahin gehört. Es ist dies die bestimmte Orientirung der verschiedenen Seiten dorsiventraler Organe, die, wenn sie nicht schon von Hause aus gegeben ist, der Regel nach durch Axendrehungen herbeigeführt wird. Allein durch diese Drehungen wird die transversale Lage als solche in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle weder erreicht, noch dort, wo sie schon gegeben ist, in erheblicher Weise geändert. Be findet sich z. B. ein Blatt in horizontaler Lage, so ist dasselbe transversal zum Erdradius gerichtet; eine Torsion tritt unter diesen Umständen nur ein, wenn die morphologische Oberseite nach unten gekehrt ist. Durch diese Bewegung werden jedoch nur die Seiten anders orientirt, die transversale Lage bleibt dagegen unbeeinflusst. Stehen die Blätter an invers gehaltenen Sprossen, so machen sich die Torsionen sehr oft schon bemerkbar, bevor die horizontale Lage erreicht ist. Es liegt auf der Hand, dass eine solche Orientirung in diesem Falle durch die fraglichen Torsionen auch gar nicht herbeigeführt werden kann; dazu sind bestimmte Krümmungen erforderlich, also Bewegungen, die einem ganz anderen Gebiet von Wirkungserscheinungen der Schwerkraft angehören. Bei manchen Pflanzen, so z. B. bei *Wistaria* (Fig. 4, 6 Taf. II), werden die Blätter an inversen Sprossen zunächst durch eine intensive geotropische Krümmung fast senkrecht aufwärts gerichtet, und darauf tritt erst die Torsion ein. Auch in diesen Fällen steht dieselbe mit der transversalen Richtung der Blätter in keinerlei Beziehung.

Noch klarer gelangt jedoch diese Thatsache in den Orientirungsbewegungen zygomorpher Blüthen zum Ausdruck, denn hier werden die Torsionen fast ausnahmslos von ziemlich senkrecht stehenden Organen resp. Theilen solcher ausgeführt. Diese Drehungen werden aber in derselben Weise von der Schwerkraft verursacht wie die Drehungen der Blätter. Wie außerdem noch speciell für *Aconitum* *Lycocotnum* gezeigt wurde, treten die Torsionen in jeder Lage der Blüthe zum Horizont ein, in aufrechter, horizontaler oder schräg abwärts gerichteter Lage. Diese Bemerkungen werden genügen, um zu zeigen, dass die Orientirungstorsionen im Allgemeinen von der Richtung der Organe zum Erdradius unabhängig sind und darum schon aus diesem Grunde nicht als



eine Theilerscheinung des transversalen oder longitudinalen Geotropismus aufgefasst werden können.

Noch ein anderer Gegenstand mag an diesem Orte kurz berührt werden, da derselbe sonst gleichfalls zu irrigen Auffassungen Veranlassung geben könnte. Es ist dies die bereits früher aufgeworfene Frage, ob und inwieweit innere Wachstumsursachen an dem Zustandekommen der Orientierungstorsionen betheiligt sind. Nach unseren Versuchsergebnissen liegen in der inneren Organisation der hierher gehörigen Pflanzen keinerlei Factoren, die für sich allein oder in Combination mit äußeren Richtkräften Torsionen bedingen; vielmehr müssen die tordirend wirkenden Wachsthumsvorgänge in jedem Falle erst von Seiten der Schwerkraft ausgelöst werden. Das folgt unter Anderem besonders aus der Thatsache, daß sich die Torsionsrichtung in jedem Augenblick abändern läßt, und außerdem aus unseren Klinostatenversuchen. Inneren Organisationsverhältnissen entspringende Wachsthumsvorgänge, wie sie beispielsweise in der Epinastie, in der Curvipetalität und in den homodromen Torsionen windender Sprosse zum Ausdruck gelangen, treten ausnahmslos auch bei Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung auf dem Klinostaten ein, und zwar hier in viel ausgeprägterer Form als in der freien Natur, wo sie durch die gleichzeitig stattfindende Wirkung anderer Kräfte nicht selten verdeckt werden.

Obgleich nun auch Noll in seinen Klinostatenversuchen mit zygomorphen Blüten niemals Torsionen beobachten konnte, gelangt er doch auf Grund anderer Experimente zu der Ansicht, daß die Orientierungstorsionen der Blüten in wesentlichen Punkten ohne Mithülfe äußerer Factoren durch »innere Wachstumsursachen« veranlaßt werden. Es soll wenigstens die Lateralbewegung, ohne welche nach der Noll'schen Auffassung Torsionen unmöglich sind, durch eine »den Pflanzen innewohnende Richtkraft« zu stande kommen. Dies wird aus der Beobachtung gefolgert, wonach die Drehungen ausbleiben, wenn man bestimmte Operationen an den Pflanzen vornimmt. Schneidet man z. B. von einer Orchideen-Spindel mit noch untordirten Blüten das obere Ende fort, so führen die Fruchtknoten der in unmittelbarer Nähe der Schnittfläche inserirten Blüten keine Drehungen aus, während tiefer stehende Blüten durch die fragliche Operation in ihrer normalen Resupinationsbewegung nicht beeinflusst werden. »Diesem Versuch«, sagt Noll p. 337, »lege ich eine besondere Bedeutung bei, weil er deutlich darauf hinweist, daß die geotropische Mediankrümmung



den Cardinalpunkt der ganzen Orientirungsbewegung darstellt. Es unterbleibt hier eben nur die Lateralbewegung, welche sich sonst mit ihr combinirt und durch Hervorrufen einer Torsion den Charakter jener ersteren etwas verwischt, aber nicht wesentlich alterirt. Die Annahme, daß die Gravitation direct auf eine Torsion hinwirke, ist, wenn man für diese künstlich endständig gemachten Blüthen nicht total andere Voraussetzungen als für die Schwesterblüthen machen will — was aber durch nichts gerechtfertigt ist — durch diesen Versuch vollständig ausgeschlossen. Weiterhin, und das ist ein nicht minder wichtiger Punkt, geht aus diesem Versuche hervor, daß die Lateralbewegung von den hier entfernten Theilen gewissermaßen inducirt wird.« Mit diesem Citat sollte nur gezeigt werden, von welchen Verhältnissen Noll das Zustandekommen der Orientirungsbewegung zygomorpher Blüthen gegen die Tragaxe abhängig macht; die irrigen Schlussfolgerungen im Einzelnen zu widerlegen ist unnöthig, da sie sämmtlich in sich zusammenfallen durch den Nachweis, daß die Prämissen, von denen unser Autor ausgeht, sowohl theoretisch als auch empirisch unhaltbar sind. Am Schluß seiner Arbeit kommt Noll auf die soeben skizzirten Versuche nochmals zurück, um an der Hand derselben seine Ansicht über die Ursachen der »Exotropie« p. 368 folgendermaßen zu formuliren: »Wir haben darnach die Lateralbewegung so aufzufassen, daß sie aus inneren Wachstumsursachen, inneren Reizen und zwar vermittelt des correlativen Zusammenhangs der Organe eines Sprosses inducirt wird.« Noch bestimmter und klarer heißt es in dieser Hinsicht einige Seiten weiter (p. 370): »Letztere (nämlich die Lateralbewegung) veranlaßt die Aufsenstellung des Organs zu seiner Mutteraxe, also seine Orientirung gegenüber der Stammpflanze. Äußere Richtkräfte sind dazu nicht direct befähigt, der Einfluß auf diese Orientirung geht von der Mutterpflanze selbst aus.«

Schon in einem der früheren Capitel ist gezeigt worden, daß die von Noll angenommene Exotropie in Wirklichkeit nicht existirt. Die vorstehend entwickelten Anschauungen über die Ursachen der Lateralbewegung geben uns nun ein Mittel an die Hand, die Richtigkeit unserer Behauptung noch von einer ganz anderen Seite zu beweisen. Ist nämlich die Noll'sche Vorstellung richtig, entspringt die Lateralbewegung »inneren Wachstumsursachen ohne Mitwirkung äußerer Richtkräfte«, so muß dieselbe natürlich auch auf dem Klinostaten bei Ausschuß der einseitigen Schwerkraft-



wirkung auftreten. Das hat Noll auch ganz folgerichtig erwartet; als aber die »Exotropie« in keinem seiner Versuche eintrat, blieb er vor einem unlösbaren Räthsel stehen mit den Worten (p. 370): »Es wäre zu wünschen, daß bald mehr Licht in dieses noch etwas unverständliche Verhalten käme; es sind möglicher Weise Dinge, welche für unsere physiologischen Vorstellungen von Bedeutung sind, welche sich da herausstellen, möglicher Weise löst sich aber das Räthsel ungeahnt einfach.« Die Lösung des Räthsels ist allerdings in Bezug auf die Bedeutung der Schwerkraft für die Orientierungstorsionen eine ziemlich einfache; wenn Noll diese Lösung nicht finden konnte, so rührt dies daher, daß er bezüglich des mechanischen Zustandekommens der Drehungen, sowie in der Beurtheilung seiner an den Pflanzen ausgeführten Operationsversuche in irrigen Vorstellungen befangen war. Auch die Parallelen, die derselbe zwischen seinen Versuchsergebnissen und denjenigen Osc. Schmidt's zieht, sind genau genommen nicht zutreffend. Osc. Schmidt hat zwar auch auf dem Klinostaten keine Drehungen beobachtet; da derselbe jedoch in Übereinstimmung mit H. de Vries die Torsionen von dem Eigengewicht der Blätter verursacht sein läßt, so konnte er wenigstens mit einigem Recht die Klinostatenversuche als Beweis seiner Annahme betrachten; denn auf dem Klinostaten wird natürlich auch die Wirkung des Eigengewichts aufgehoben. Mit den Noll'schen Prämissen stehen dagegen die Ergebnisse der Klinostatenversuche in vollkommenem Widerspruch.

Da die Bedeutung der Klinostatenversuche bereits hinreichend gewürdigt ist, so bleibt nur noch die Frage zu beantworten, warum auch unter der Einwirkung der Schwerkraft die Orientierungstorsionen ausbleiben, wenn man an den hierher gehörigen Pflanzen bestimmte Operationen vornimmt, wenn man z. B. von den Blättern die Spreite, von den Blüthenstielen die Blüthe oder einen Theil der Blüthenspindel wegschneidet. Man könnte aus dieser Erscheinung zunächst schließen, daß durch die vorgenommene Verwundung das Protoplasma bis auf einen größeren oder geringeren Abstand von der Wundstelle so verändert wird, daß es nicht mehr in der Weise auf die Schwerkraft reagirt, wie am intacten Organismus. Will man andererseits die Ansicht geltend machen, daß die Torsion an der intacten Pflanze durch die Theile inducirt werde, die man bei der Operation entfernt, so ist dagegen insofern nichts einzuwenden, als die Bedeutung der Klinostatenversuche davon gar nicht berührt wird.



Denn nach wie vor bleibt die Thatsache bestehen, daß die Torsionen durch die Schwerkraft verursacht werden, mag dieselbe hierbei nun unmittelbar auf das Wachstum der sich tordirenden Organe einwirken oder erst durch Vermittelung benachbarter Organtheile. Wenn man die Wurzelspitze in einer bestimmten Länge wegschneidet, unterbleiben bekanntlich auch die geotropischen Krümmungen. Daraus aber folgt nicht, daß die letzteren aus inneren Wachstumsursachen entspringen, sondern nur, daß die Wurzelspitze den von der Schwerkraft ausgeübten Reiz aufnimmt und ihn auf weiter rückwärts gelegene Zellcomplexe überträgt.

Wie nun die Verhältnisse in dieser Hinsicht bezüglich der geotropischen Torsionen liegen, läßt sich erst auf Grund umfangreicher und kritisch durchgeführter Versuche entscheiden. An den Blättern hat bekanntlich H. de Vries<sup>1)</sup> die verschiedenartigsten Operationen ausgeführt und aus den nachher eintretenden Erscheinungen zu beweisen versucht, daß das Eigengewicht der Blätter für das Zustandekommen der Torsionen nothwendig sei. Wenn man nun auch einerseits von einem Blattstiel, den man nach dem H. de Vries'schen Beispiel der Spreite beraubt und außerdem noch von der Pflanze trennt, billiger Weise keine Drehungen mehr verlangen kann, so können doch andererseits manche nach gewissen Verwundungen zu beobachtende Erscheinungen nicht einfach als pathologische bezeichnet werden. Ohne damit in mechanischer Hinsicht irgend etwas erklären zu wollen, sei hier doch in Kürze auf ein Moment hingewiesen, das in allen Operationsversuchen ziemlich klar zum Ausdruck gelangt. Es ist dies das zweckmäßige Verhalten der Pflanzen. Der Zweck der Orientierungsbewegungen zygomorpher Blüten und dorsiventraler Blätter ist durchweg ein so klar in die Augen springender, daß es nicht zu verwundern ist, wenn wir diese Thatsache fast bei allen, die sich mit dem vorliegenden Gegenstand beschäftigt, mit besonderer Betonung hervorgehoben finden. Indem die Blätter ihre Oberseite dem Licht zuwenden, nehmen sie eine Lage an, die der Regel nach für ihre Assimilationsthätigkeit die günstigste ist; und wenn die zygomorphen Blüten ihre Vorderseite von der Tragaxe hinwegwenden, so steht diese Bewegung offenbar im Dienste der Fremdbestäubung. Dieselbe würde, — mag sie nun durch Insecten oder durch andere Mittel erzielt werden —, ohne Zweifel erschwert, bei dichtem Stande der

---

<sup>1)</sup> Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. I, l. c.



Blüthen vielleicht ganz unmöglich gemacht sein, wenn sämtliche Blüthen mit ihrer Vorderseite nach der Spindel gerichtet wären.

Nun sehen wir die hierher gehörigen Organe im Allgemeinen die von Frank gefundene Regel befolgen, ihre günstigste Lage auf kürzestem Wege zu erreichen; sie machen von einer Torsion gewöhnlich nur dann Gebrauch, wenn ihnen einfachere Mittel zur Erreichung ihres Zieles nicht zu Gebote stehen. — Wir können dem nun die weitere Regel hinzufügen, daß durch das Wegschneiden benachbarter Organe oder durch andere Operationen an dem gewöhnlichen Verhalten der Blüthen und Blätter nichts geändert wird, wenn dieselben zur Erreichung ihrer normalen Lage nach der Verwundung dieselben Bewegungen ausführen müssen, wie an der unverletzten Pflanze. Dagegen sind die Verwundungen von weitgehendem Einfluß, wenn dadurch Verhältnisse geschaffen werden, unter welchen die seitlichen Organe ihre zweckmäßige Lage in viel einfacherer Weise als an der intacten Pflanze erreichen können. Entfernt man von einer Orchideen-Spindel den oberen Theil, so ist es für die in unmittelbarer Nähe der Schnittfläche stehenden Blüthen zwecklos geworden, eine Torsion auszuführen, denn es ist für sie eigentlich keine Spindel mehr vorhanden, von der sie sich hinwegzuwenden hätten. Wenn nur die Blüthen mit ihrer Vorderseite über die Schnittfläche hinwegsehen, so sind sie ebenso zweckmäßig orientirt, wie die tieferstehenden Blüthen, die auch nach der fraglichen Operation durch Torsion von  $180^\circ$  ihre Vorderseite nach außen richten.

Noch klarer treten diese Verhältnisse in einem schon von H. de Vries (l. c. p. 273) ausgeführten Versuch hervor, der hier als Beispiel für viele andere Platz finden mag. Bei manchen Pflanzen werden bekanntlich die decussirt stehenden Blätter durch Drehungen der Sproßinternodien um  $90^\circ$  in eine Ebene gebracht, deren Lage zum Horizont, wie wir später sehen werden, nicht bloß von der Schwerkraft, sondern in noch höherem Maße von der Beleuchtungsrichtung bedingt wird. Kommt das Licht von oben, dann werden sämtliche Blattpaare mit ihrer Insertionsebene durch die fraglichen Internodialdrehungen in die horizontale Lage gebracht, in welcher dann weiterhin die einzelnen Blätter, um ihre Oberseite nach oben zu bringen, Drehungen von  $90^\circ$  ausführen. An dem noch untordirten Internodium, welches zunächst auf die schon gedrehten folgt, sind die beiden Blätter natürlich an der Unter- und Oberseite inserirt; die jungen Blatt-



spreiten liegen dabei in horizontaler Ebene übereinander, sich mit der morphologischen Oberseite gegenseitig berührend. Schneidet man nun von diesen beiden Blättern das untere fort, so wird dadurch an der normalen Orientierungsbewegung keinerlei Änderung hervorgerufen; sowohl das Internodium wie auch das stehengebliebene Blatt führen, wie an der unverletzten Pflanze, eine Drehung von  $90^\circ$  aus.

Ganz anders ist dagegen der Effect, wenn man statt des unteren das obere Blatt wegschneidet, obgleich damit der Pflanze keine tiefergehende Verwundung zugefügt wird als im ersten Falle. Nunmehr zeigt weder das Internodium noch das stehengebliebene Blatt eine Spur von Torsion. Eine solche würde auch im höchsten Grade unzweckmässig sein, denn das an der Unterseite des Internodiums inserirte Blatt ist durch Wegnahme des oberen direct in die günstigste Lichtlage gekommen; es sind zur Erreichung derselben keinerlei Bewegungen mehr erforderlich.

Durch die Wegnahme des oberen Blattes werden indessen nicht nur die Bewegungen des Internodiums, an dem dieses Blatt inserirt war, sondern auch noch die Bewegungen des nächst jüngeren Internodiums beeinflusst. An diesem steht die Insertionsebene der beiden opponirten Blätter, da das vorausgehende Internodium in Folge der fraglichen Operation keinerlei Bewegungen ausführt, natürlich horizontal. In dieser Lage ist zur Erreichung der günstigen Lichtlage nur eine Drehung der Blätter erforderlich; eine Torsion des Internodiums ist überflüssig und tritt auch in Wirklichkeit nicht ein.

Es ist zuzugeben, daß die Belastungsverhältnisse eines Internodiums ganz verschiedene sind, je nachdem man das untere oder obere Blatt wegnimmt. Mögen diese Factoren auf die Bewegungen des Internodiums auch nicht ohne Einfluß sein, so reichen sie doch zur Erklärung der Erscheinung nicht aus; denn das von der Schwerkraft ausgelöste active Wachsthum ist stark genug, um das entgegengesetzt wirkende Gewicht des unteren Blattes zu überwinden, sofern dies zur Orientirung der Blattfläche nothwendig wäre.

Um nun wieder auf unsere früheren Untersuchungen zurückzukommen, so geben uns dieselben ein hinreichendes Material zur Beantwortung der wichtigen Frage, ob und in wie weit die Orientierungstorsionen zur Zeit einer mechanischen Erklärung fähig sind. Bevor wir jedoch in die Erörterung dieses Gegenstandes eintreten, wird es sich empfehlen, die Haupt-



ergebnisse unserer bisherigen Untersuchungen nochmals kurz übersichtlich zusammenzufassen.

1. Aus der Combination zweier oder mehrerer Kräfte, von denen jede für sich allein nur krümmend in einer Ebene wirkt, entsteht wiederum nur eine einfache Krümmung, niemals aber eine Torsion.

2. Die bisher gegebenen mechanischen Erklärungen der Orientirungstorsionen sind unrichtig. — Die von Noll angenommene Lateralbewegung ist außerdem in Wirklichkeit nicht vorhanden.

3. Die Zurückführung der in der Natur auftretenden Blatt- und Blütenstioldrehungen auf Krümmungen ist schon deshalb unmöglich, weil

a) die Torsionen in sehr vielen Fällen an geraden Organen oder Theilen solcher erfolgen, die auch im Laufe der Orientirungsbewegungen keinerlei nennenswerthe Krümmungen zeigen, und weil

b) die Torsionen auch dann auftreten, wenn man durch geeignete Vorkehrungen die Ausführung von Krümmungen unmöglich macht.

4. Geotropische, heliotropische, epinastische sowie andere Krümmungen sind wohl im stande, den äußeren Charakter der Orientirungsbewegungen in bestimmter Weise zu beeinflussen, stehen jedoch in mechanischer Hinsicht zu den gleichzeitig oder nachträglich auftretenden Torsionen in keinerlei Beziehung.

5. Die Torsion beginnt bei Blüten der Regel nach direct unter der Ansatzstelle der Kelch- und Blumenblätter und bei gestielten Blättern in der apicalen Region des Stieles (oder der Mittelrippe), um von hier aus basipetal fortzuschreiten.

6. An längeren Organen pflegt die Torsion den zur normalen Orientirung der Blattspreiten und Blüten erforderlichen Grad in basipetaler Richtung erheblich zu überschreiten; in dem Maße, als dies geschieht, wird jedoch die Torsion in der oberen Region der sich tordirenden Organe wiederum aufgelöst.

7. Die Orientirungstorsionen dorsiventraler Blüten und Blätter gehen direct aus einer bestimmten Einwirkung der



Schwerkraft auf das Wachsthum der sich tordirenden Organe hervor. Neben geotropischen Krümmungen existiren darum auch geotropische Torsionen.

8. Das Auftreten der geotropischen Torsionen ist von der Lage der Organe zum Horizont unabhängig.

---

## VI.

### Bemerkungen zur Mechanik der Orientirungstorsionen.

Für eine Erörterung der Art und Weise, wie man sich das Zustandekommen der Orientirungstorsionen in mechanischer Hinsicht vorzustellen hat, ist unter den soeben kurz formulirten Versuchsergebnissen in erster Linie die Thatsache von Bedeutung, daß die zur Torsion führenden Wachsthumsvorgänge in analoger Weise, wie bei geotropischen Krümmungen, einer directen Einwirkung der Schwerkraft entspringen. Es fragt sich nun, ob es zur Zeit möglich ist, über die Natur dieser Wachsthumsvorgänge genauere Auskunft zu erlangen. Um dies zu entscheiden, ist es vor allem nothwendig, sich die einzelnen Momente zu vergegenwärtigen, deren Klarlegung zur völlig befriedigenden Lösung unseres Problems verlangt werden muß. Es sind dies 1. das Zustandekommen der Torsion, 2. ihre Richtung in den einzelnen Fällen, und 3. ihr Stillstehen, sobald die zu orientirenden Organe in eine bestimmte Lage einrücken. Daß der letztere Punkt von vornherein aus der mechanischen Betrachtung unsers Problems ausscheiden muß, bedarf wohl keiner besonderen Begründung. Denn wenn auch die Art des Zustandekommens der Orientirungstorsionen bekannt wäre, würde es doch einstweilen unerklärt bleiben müssen, warum die Bewegungen jedesmal gerade dann zum Stillstand gelangen, wenn die Organe eine bestimmte Lage zur Angriffsrichtung der die Bewegung bedingenden Kräfte erreicht haben.

Was nun die Torsion als solche betrifft, so kann dieselbe, wie sich schon im »Mikroskop« von Nägeli und Schwendener im Allgemeinen



auseinandergesetzt findet, auf verschiedene Weise zu stande kommen, speciell im vorliegenden Falle, wo wachsende Organe in Frage stehen, einmal dadurch, daß das Wachsthum der äußeren Gewebeschichten gegenüber den mittleren von Seiten der Schwerkraft eine Steigerung erfährt, oder dadurch, daß diese Wachstumssteigerung in einer schiefen Richtung zur Längsaxe des ganzen Organs erfolgt, oder endlich, indem die einzelnen Zellen in letzterem Sinne wachsen, denn es muß natürlich auch durch das Torsionsbestreben der einzelnen Zellen eine Drehung des ganzen Organs zu stande kommen. Daß auch durch das Eigengewicht der Blüthen und Blattflächen unter Umständen eine Torsion erzielt werden kann, ist selbstverständlich. Allein dieser Factor und die bereits besprochenen Krümmungen scheiden nach unsern Untersuchungsergebnissen aus der Betrachtung des vorliegenden Gegenstandes aus; und was die Wirkungsweise der Schwerkraft auf bogenförmig gekrümmte Organe betrifft, so kommen wir darauf noch in einem besonderen Capitel zurück.

In welcher Weise nun auch immer die Torsion herbeigeführt sein mag, im gedrehten Zustande eines Organs sind selbstverständlich die nunmehr spiralig verlaufenden Längsseiten im peripherischen Theile desselben länger als in der Mitte. Es wäre jedoch ein Irrthum, aus dieser Thatsache folgern zu wollen, daß von der Schwerkraft das Längenwachsthum der äußeren Gewebeschichten gegenüber den mittleren gesteigert werde. Denn wenn dies der Fall wäre, dann müßte die Richtung der Torsion rein vom Zufall abhängen; es würde unter diesen Umständen unerklärt bleiben, warum die Drehung stets so erfolgt, daß das Organ auf kürzestem Wege seine normale Orientirung erreicht. Damit aber die Torsion in manchen Lagen der Organe in bestimmter Richtung erfolgen kann, muß angenommen werden, daß das Wachsthum in einer zur Längsaxe schiefen Richtung, sei es des ganzen Organs oder der einzelnen Zellen, gefördert oder herabgesetzt wird.

Eine Drehung des ganzen Organs kann ohne Torsionsbestreben der einzelnen Zellen nur zu stande kommen bei einer Anordnung der letzteren in spiralig verlaufenden Reihen, in welchen das Wachsthum stärker oder schwächer ist, als in der Längsrichtung des ganzen Organs. Es ist einleuchtend, daß unter diesen Umständen das Organ tordirt werden muß, obgleich die einzelnen Zellen für sich betrachtet ein normales longitudinales Wachsthum zeigen und daher ungedreht bleiben. Von einer derartigen



Gewebeconstructur ist jedoch in Wirklichkeit nichts zu beobachten, vielmehr zeigen die sich tordirenden Pflanzentheile genau dieselbe longitudinale Zellenanordnung, wie verwandte Organe, an denen niemals Torsionen auftreten.

Da nun aber die hier in Frage stehenden Orientierungstorsionen zu ihrer Erklärung die Annahme einer Beeinflussung des Wachsthum in schiefer Richtung verlangen, so können die unmittelbaren Torsionsursachen nur in einem bestimmten Verhalten der einzelnen Zellen gesucht werden. Unter dem Einfluß der Schwerkraft erfährt das Membranwachsthum der einzelnen Zellen in schiefer Richtung zu ihrer Längsaxe eine Zu- oder Abnahme. Damit ist ein Torsionsbestreben der einzelnen Zellen gegeben, welches auch die Torsion des ganzen Organes bedingt.

Warum nun dieses Membranwachsthum in den verschiedenen Lagen eines Organs das eine Mal in einer linksschiefen, das andere Mal in einer rechtsschiefen Richtung beeinflusst wird, läßt sich natürlich mechanisch nicht erklären, weil wir es hierbei mit Vorgängen im Plasma zu thun haben, in die uns einstweilen jeder tiefere Einblick versagt ist. Wenn wir auch mit Sicherheit glauben behaupten zu können, daß die Torsionen der hierher gehörigen Organe durch die angegebene Art und Weise des Membranwachsthums mechanisch zu stande kommen, so ist doch nicht anzunehmen, daß die Schwerkraft direct das Wachsthum der Cellulosehäute zu beeinflussen vermag. Dazu gebraucht sie die Vermittelung des lebenden Protoplasma's, welches nach Aufnahme des von der Schwerkraft ausgeübten Reizes das Wachsthum der Membran in dem angegebenen Sinne regulirt. Diese Beeinflussung des Membranwachsthums kann überdies nur von demjenigen Theile des Protoplasmakörpers direct ausgehen, der mit der Zellwand in unmittelbarem Contact steht, also von dem Plasmaschlauch. Ob dieser hierbei der Schwerkraft gegenüber direct reizempfindlich ist oder erst von anderen Plasmatheilen, etwa dem Zellkern, einen Impuls erhält, ist für das mechanische Zustandekommen der Torsionen ohne Bedeutung. Ebenso ist es irrelevant, ob die Schwerkraft unmittelbar auf die sich tordirenden Organe einwirkt oder erst durch Vermittelung anderer Pflanzentheile. — Eine unmittelbare Einwirkung der Schwerkraft auf das Wachsthum der Zellmembranen wäre z. B. auf Grund der Wiesner'schen<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Jul. Wiesner, Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz. Wien 1892.



Vorstellung möglich, wonach bekanntlich die Zellhäute einen Theil des lebenden Plasmakörpers repräsentiren und somit ein mehr oder minder selbständiges Leben führen. Die lebenden Plasomen müssen dann gleichzeitig als reizaufnehmende und als wachsthumregulirende Organe functioniren. Der vorliegende Gegenstand giebt indeß keinerlei Veranlassung, in eine Discussion dieser und anderer Anschauungen einzutreten, weil davon die Mechanik der Torsionen unberührt bleibt.

Daß das Protoplasma nicht für sich allein, sondern nur mit Hülfe eines bestimmten Membranwachsthums Torsionen bedingen kann, bedarf im Hinblick auf den Aggregatzustand desselben keiner weiteren Erörterung. Will man das hier in Frage stehende Membranwachsthum erst von bestimmten Turgescenzänderungen der Zellen abhängig machen, so wird damit an der Lage der Dinge nichts geändert. Denn ebensowenig, wie die Schwerkraft direct auf die Membranen der Zellen einwirken kann, vermag sie den hydrostatischen Druck des Zellinhaltes ohne Mitwirkung des lebenden Plasma's zu beeinflussen. Dazu kommt noch, daß durch Turgescenzänderungen, wie ohne Weiteres einleuchtet, das Wachsthum in einer zur Längsaxe der Zelle schiefen Richtung, so fern diese nicht schon vorher durch eine ungleiche Dehnbarkeit der Membran gegeben ist, gar nicht beeinflusst werden kann; es ist dies ein Wachsthum, welches mit dem hydrostatischen Druck des Zellinhaltes in keiner unmittelbaren Beziehung steht.

Was demnach auf Grund unserer Untersuchungsergebnisse über die Mechanik der Orientierungstorsionen mit ziemlicher Sicherheit ausgesagt werden kann, läßt sich in den soeben begründeten Satz zusammenfassen, daß die Schwerkraft durch Vermittelung des Protoplasma's das Membranwachsthum der einzelnen Zellen in schiefer Richtung beeinflusst. Alles Übrige ist nach der mechanischen Seite dunkel. Es ist darum auch unnöthig, hier auf die am Schluß des vorausgehenden Capitels zusammengestellten Einzelergebnisse zurückzukommen, z. B. auf die interessante Thatsache, daß die drehende Wirkung der Schwerkraft von der Lage der Blätter und Blüthen zum Horizont unabhängig ist. Da diese und andere Ergebnisse die Torsionsmechanik nicht weiter aufzuhellen vermögen, so liegt ihr Werth einstweilen auf dem Gebiete des rein Thatsächlichen. Das gilt insbesondere auch von dem eigenthümlichen Verlauf der Torsion bei allen Blättern und Blüthen mit längeren Stielen; wie wir



sahen, gelangt hier die Torsion mit dem Einrücken der Blüthen und Blattspreiten in ihre normale Lage selten zum Stillstand, sondern sie schreitet an den die Bewegung vermittelnden Organen in basipetaler Richtung weiter fort und geht somit, da sie nach Erreichung eines bestimmten Grades in der früher angegebenen Weise zum Theil wiederum aufgelöst wird, allmählich auf tiefer gelegene Regionen der sich tordirenden Organe über. In mechanischer Hinsicht ist auch diese eigenthümliche Erscheinung einstweilen keiner Verwerthung fähig; nur das Zweckmäßige derselben tritt wenigstens bei den gefiederten Blättern ziemlich klar hervor. Wenn hier einmal die Torsion in der apicalen Region der Mittelrippe beginnt, so ist einleuchtend, daß dieselbe die letztere gewissermaßen durchwandern und schliesslich auf den basalen, fiederblättchenlosen Stieltheil übergehen muß, sofern die Fiederblättchen sämmtlich in eine Ebene gebracht werden sollen. Dieser Zweck würde ohne Zuhülfenahme besonderer Mittel nicht erreicht werden, wenn die Torsion in der mit Fiederblättchen versehenen Region der Mittelrippe stehen bliebe.

Wo man in der Litteratur auf die Orientirungstorsionen etwas näher eingeht, findet man gewöhnlich den dorsiventralen Bau der hierher gehörigen Organe mit besonderem Nachdruck hervorgehoben; man bekommt dabei zuweilen den Eindruck, als ob die betreffenden Autoren der Meinung seien, dass dieses Moment auch beim mechanischen Zustandekommen der Drehungen eine Rolle spiele. Wenn ein Organ verschieden organisirte und mit verschiedenen Functionen ausgestattete Seiten besitzt, so begreift man, warum dasselbe diese Seiten in bestimmter Weise zu orientiren sucht. Der dorsiventrale Bau lässt daher zwar den Zweck der stattfindenden Bewegung hervortreten, allein für das mechanische Zustandekommen der Torsionen ist jener, wie hier wohl nicht weiter auseinandergesetzt zu werden braucht, ohne Bedeutung.

Zudem giebt es bekanntlich eine verhältnismässig große Zahl von Fällen, unter Blüthen sowohl wie unter Blättern, in welchen die dorsiventralen Gebilde, nämlich die Blüthen und Blattflächen, auf deren Orientirung es ankommt, an den hierzu erforderlichen Bewegungen selber keinerlei activen Antheil nehmen; sie werden vielmehr rein passiv in ihre Lage durch Wachstumsvorgänge übergeführt, die sich in ihren Stielen abspielen. Diese, die Bewegung ausführenden Organe, lassen aber sehr oft nicht das Geringste eines dorsiventralen Baues erkennen; dies ist beispielsweise der Fall bei



den Blüthenstielen von *Aconitum*, *Delphinium*, *Cytisus*, den Internodien von *Philadelphus*, *Deutzia* u. s. w. Die Bewegung gelangt hier jedoch genau in derselben Weise zur Ausführung, wie an Organen mit ausgesprochenem dorsiventralen Bau.

Wir haben zum Überflufs noch eine Anzahl hierher gehöriger Organe anatomisch untersucht; es würde jedoch der Charakter dieser Arbeit gänzlich verwischt werden, wollten wir hier auf das Resultat derselben näher eingehen, zumal dasselbe zur weiteren Aufklärung der Torsionsmechanik keinerlei Material bietet. Dagegen ist es nicht ausgeschlossen, dafs sich auf diesem Wege unter gleichzeitiger Ausführung bestimmter Experimente entscheiden läfst, ob alle noch wachsthumsfähigen Zellen in gleicher Weise an der Erzielung einer Torsion betheiligt sind, oder ob sich die tordirend wirkenden Wachsthumsprozesse auf bestimmte Zellen beschränken. Da es sich um durch Wachstum vermittelte Bewegungen handelt, so verhalten sich selbstverständlich alle abgestorbenen Zellen während der Ausführung der Torsion rein passiv; Gleiches gilt wohl auch von allen Zellen, die in dem noch untordirten Organ nur passives Wachstum zeigen, wie z. B. die Rindenzellen der Internodien von *Philadelphus* u. s. w. nach Ausbildung eines activ wachsenden Cambiumringes. Möglicher Weise aber sind unter den activ wachsenden Zellen wiederum nur bestimmte der Schwerkraft gegenüber reizempfindlich und daher mit der Function zur Vermittelung gewisser Orientirungsbewegungen ausgestattet. Diese und andere Punkte, auf die wir hier nicht weiter eingehen können, sind offenbar einer experimentellen Lösung zugänglich.

## VII.

### Die Bedeutung des Lichtes für das Zustandekommen und den Verlauf der Orientirungstorsionen bei einseitiger Beleuchtung der Organe.

Die Frage nach der Rolle, die das Licht beim Zustandekommen gewisser Orientirungstorsionen spielt, findet ihre Beantwortung zum Theil schon durch die in den vorausgehenden Capiteln besprochenen Untersuchungsergebnisse. Welches auch immer die Bedeutung des Lichtes sein



mag, so viel steht von vornherein fest, daß alle Torsionen, welche manche zygomorphe Blüthen und die meisten dorsiventralen Blätter zur Erreichung einer bestimmten Lichtlage ausführen, ebensowenig wie die bereits behandelten geogenen Drehungen aus der Combination von Krümmungen erklärt werden können. Auch sei nochmals daran erinnert, daß in den Organisationsverhältnissen der hierher gehörigen Organe keinerlei Factoren gegeben sind, die tordirend wirken können, weil sonst die Drehungen auch bei Ausschluss äußerer Richtkräfte auf dem Klinostaten in die Erscheinung treten müßten.

Da alle Pflanzentheile, die sich einseitiger Beleuchtung gegenüber in bestimmter Weise zu orientiren suchen, während der Ausführung der hierzu erforderlichen Bewegungen in der freien Natur unter dem gleichzeitigen Einfluß von Licht und Schwerkraft stehen, so fragt es sich, welche Bedeutung dem Licht in diesen Fällen für das Zustandekommen und den Verlauf der Torsion zugeschrieben werden muß. Zur Beantwortung dieser Frage ist natürlich in erster Linie eine Kenntniß derjenigen Bewegungen erforderlich, die eintreten, wenn jede Kraft für sich allein zur Wirkung gelangt. Wie wir bereits wissen, richten die zygomorphen Blüthen unter dem alleinigen Einfluß der Schwerkraft in der Mehrzahl der Fälle ihre Vorderseite von der Spindel hinweg nach aussen, während die dorsiventralen Blätter unter gleichen Verhältnissen ihre morphologische Oberseite nach oben kehren, immer vorausgesetzt, daß diese Orientirung nicht schon von Anfang an gegeben ist. Setzt man nun die fraglichen Organe auch der einseitigen Beleuchtung aus, so treten in vielen Fällen die entgegengesetzten Bewegungen von denen ein, welche die Schwerkraft für sich allein bedingen würde. Sofern Krümmungen dazu nicht ausreichen, suchen bekanntlich fast alle dorsiventralen Blätter durch Drehungen ihre morphologische Oberseite senkrecht zum einfallenden Licht zu stellen; und wir sehen, daß diese Lage in der Regel ziemlich vollkommen erreicht wird, mag die Schwerkraft hierbei mit dem Licht in gleichem oder ungleichem Sinne wirken. Wo sich nun die Organe in der angegebenen Weise orientiren, ist mit Sicherheit anzunehmen, daß das Licht wenigstens für die Richtung und das Maß der Torsionen den allein ausschlaggebenden Factor liefert. Wäre dies nicht der Fall, dann könnte weder die Lichtlage auf kürzestem Wege erreicht werden, noch die Bewegung jedesmal bei dieser Stellung der Organe zum Stillstand gelangen.



Diese Thatsache würde im Wesentlichen auch dann bestehen bleiben wenn die Drehungen nach den Anschauungen von H. de Vries, Wiesner und Osc. Schmidt durch das Eigengewicht der Blätter zu stande kämen. Denn die durch das Eigengewicht gegebenen Torsionsmomente hören jedesmal auf, eine sichtbare Wirkung zu erzielen, wenn das Blatt mit seiner Oberseite senkrecht zum Lichteinfall gestellt ist; und dies ist, wie schon früher hervorgehoben, unter allen Umständen eine Erscheinung, die nur mit einer specifischen, einstweilen nicht weiter zu erklärenden Lichtwirkung in Beziehung gebracht werden kann.

Von verschiedenen Seiten sind allerdings gerade in diesem Punkte entgegengesetzte Anschauungen vertreten worden; man hat die Orientirungsbewegungen der Blätter unter einseitiger Beleuchtung in sofern rein mechanisch zu erklären versucht, als man in der Lichtstellung nichts anderes als eine Gleichgewichtslage zwischen bekannten Richtkräften, wie Geotropismus, Heliotropismus, Epinastie u. s. w., erblickte. Der Beweis für diese Behauptung ist jedoch in keinem einzigen Fall erbracht worden; man hat vielmehr in den diesbezüglichen Arbeiten die fragliche Gleichgewichtslage immer nur in Gedanken construiert, indem man die angenommenen Richtkräfte so wirken liefs, wie es zur Erzielung der vermeintlichen Gleichgewichtslage nothwendig ist. Eine derartige Auffassung der Verhältnisse ist schon aus dem Grunde als verfehlt zu betrachten, weil die Stellungsverhältnisse der Blätter am Sprofs bestimmten Regeln unterworfen sind, während das Licht aus allen möglichen Richtungen kommen kann. Da unter diesen Umständen zwischen den zur Erreichung der Lichtlage auszuführenden Bewegungen in den Einzelfällen weitgehende Differenzen bestehen, so ist es unmöglich, dafs sich die oben genannten Richtkräfte jedesmal bei senkrechter Stellung der Organe zum Licht im Gleichgewicht befinden. Diese Vorstellung würde nur dann einigermafsen berechtigt sein, wenn man mit H. de Vries<sup>1)</sup> die senkrechte Stellung zum Licht nicht als regelmäfsige Erscheinung anerkennt, sondern als eine Lage betrachtet, die zufällig neben vielen anderen vorkommt.

Ist nun auch nach dem Vorstehenden von vornherein jeder Zweifel darüber ausgeschlossen, dafs alle zu einer bestimmten Lichtstellung führenden Torsionen in ihrer Richtung und Gröfse unter der ausschließlichen

---

<sup>1)</sup> Arbeit. des bot. Instituts in Würzburg, Bd. I, p. 238.



Herrschaft des Lichtes stehen, so ist damit natürlich noch keineswegs die Frage nach der Art und Weise des Zustandekommens der Torsionen erledigt. Um hierüber Klarheit zu bekommen, wird es die nächste Aufgabe unserer experimentellen Untersuchung sein, zu entscheiden, ob das Licht für sich allein tordirend zu wirken vermag oder ob zur Erzielung von Drehungen die gleichzeitige Mitwirkung anderer Factoren, vor allem der Schwerkraft, nothwendig ist. Ist das letztere der Fall, so fragt es sich weiter, welche Beziehungen zwischen der Wirkung des Lichtes und derjenigen der Schwerkraft bestehen. An solche Beziehungen ist vor allem dann zu denken, wenn die Blätter während der Ausführung ihrer Orientierungsbewegungen zum Licht eine Lage zum Horizont einnehmen müssen, in welcher nach unseren früheren Untersuchungsergebnissen auch die Schwerkraft ihre tordirende Wirkung geltend zu machen sucht.

Von Ausnahmefällen abgesehen, erfahren beispielsweise die Blätter an aufrechter Sprossaxe unter der alleinigen Wirkung der Schwerkraft keine Drehungen, und solche treten auch nicht ein bei allseitig gleichmäßiger Beleuchtung oder beim Lichteinfall von oben. Kommt aber das Licht von seitwärts in horizontaler Richtung, so führen alle Blätter, deren Insertionsebene senkrecht zum Licht steht, zur Erreichung der bekannten Lichtlage Drehungen von  $90^\circ$  aus. Allein es ist anzunehmen, daß während der Ausführung dieser Orientierungsbewegung auch die Schwerkraft die Blätter zu drehen sucht und zwar in entgegengesetztem Sinne. Um sich hiervon zu überzeugen, braucht man die einseitige Beleuchtung nur aufzuheben oder die Objecte zu verdunkeln, dann wird die vorhandene Drehung, sofern noch Wachsthum stattfindet, von Seiten der Schwerkraft sofort wiederum rückgängig gemacht. — Sehr lehrreiche Beispiele liefern in dieser Beziehung wiederum die Zweige von *Philadelphus*, *Deutzia* u. s. w., die durch bestimmte Internodialdrehungen ihre decussirt stehenden Blätter in eine Ebene bringen. Unter der alleinigen Einwirkung der Schwerkraft wird durch Torsion der einzelnen Internodien um  $90^\circ$  die Insertionsebene sämtlicher Blattpaare horizontal gestellt, während darauf die Blätter durch Drehungen von  $90^\circ$  ihre morphologische Oberseite nach oben kehren. Unter gleichzeitiger Einwirkung einseitiger Beleuchtung werden nun dem Grade nach dieselben Drehungen ausgeführt, welche Seite auch die beleuchtete sein mag. Fällt das Licht horizontal ein, so dreht sich jedes Internodium in derselben Weise wie unter dem alleinigen Einfluß



der Schwerkraft, nur wird hierbei die Insertionsebene der Blattpaare nicht horizontal, sondern vertical gestellt; zur Erreichung der Lichtlage müssen sodann die einzelnen Blätter gleichfalls Drehungen von  $90^\circ$  ausführen. Dasselbe ist der Fall, wenn man die Zweige von unten beleuchtet. Unter diesen Verhältnissen werden die Blattpaare zunächst wiederum durch Drehungen der Internodien zweizeilig in horizontaler Ebene angeordnet, worauf sich dann die einzelnen Blätter um  $90^\circ$  tordiren, um ihre morphologische Oberseite nach unten zu kehren. Die Internodien und Blätter der horizontalen Zweige mancher Pflanzen zeigen demnach sowohl unter dem alleinigen Einfluß der Schwerkraft, als auch bei gleichzeitiger Mitwirkung einseitiger Beleuchtung stets dieselbe Torsionsgröfse; und es ist hierbei ganz gleichgültig, ob Licht und Schwerkraft die Organe in gleichem oder ungleichem Sinne zu drehen suchen.

Die besprochenen Beispiele beweisen in Übereinstimmung mit vielen anderen unsere obige Behauptung, daß überall, wo es sich um die Einnahme einer bestimmten Lichtlage handelt, das Licht ganz allein nicht nur die Gröfse, sondern auch die Richtung der Drehung bestimmt. Zu entscheiden bleibt nur noch die Frage, wie die Torsionen selber zu stande kommen. Bevor wir in die experimentelle Prüfung dieses Gegenstandes eintreten, mögen in einem kurzen Überblick diejenigen Momente zusammengestellt werden, die nach unseren bisherigen Versuchsergebnissen für die Erklärung der bei einseitiger Beleuchtung auftretenden Torsionen überhaupt in Frage kommen können.

Am nächsten liegt die Annahme, daß die Schwerkraft, wenn sich die Organe einseitiger Beleuchtung gegenüber in bestimmter Weise zu orientiren suchen, in ihrer tordirenden Wirkung hinter derjenigen des Lichtes zurücksteht. Unter diesen Umständen ist es allein das Licht, welches unabhängig von der gleichzeitigen Mitwirkung der Schwerkraft die Orientierungstorsionen nach allen Seiten beherrscht; es bedingt nicht nur die Richtung und Gröfse, sondern veranlaßt auch das Zustandekommen der Drehungen, indem es in gleicher Weise, wie die Schwerkraft, tordirend wirkende Wachsthumsvorgänge auszulösen vermag. Wie ohne Weiteres einleuchtet, ist es unter den fraglichen Verhältnissen für die schließliche Lage der Organe ganz gleichgültig, ob die Schwerkraft diese mit dem Licht in gleicher oder entgegengesetzter Richtung zu drehen sucht; die Lichtlage wird im ersteren Falle nur schneller erreicht als im letzteren.



Nun wissen wir über die Intensität, mit welcher die vom Licht und der Schwerkraft inducirten Wachsthumsvorgänge die Organe drehen, nichts Zuverlässiges. Es würden sich aber vielleicht schon dadurch einige Anhaltspunkte gewinnen lassen, daß man in bestimmten Fällen, so z. B. bei den Zweigen von *Philadelphus*, jede Kraft für sich allein zur Wirkung gelangen läßt und nun die Schnelligkeit bestimmt, mit welcher die Torsionen ausgeführt werden. Angenommen, die Schwerkraft stelle sich hierbei als die stärker wirkende Kraft heraus, so sind die zur Erreichung einer günstigen Lichtlage erforderlichen Drehungen in allen Fällen, in welchen Licht und Schwerkraft in Antagonismus mit einander stehen, nur unter der Voraussetzung möglich, daß der Geotortismus der Organe und damit auch die tordirende Schwerkraftwirkung unter dem Einfluß des Lichtes eine Schwächung erfährt, und zwar soweit, daß die Wirkung der Schwerkraft hinter derjenigen des Lichtes zurückbleibt. Damit ist dann wieder unsere erste Annahme verwirklicht, wonach das Licht ganz allein die Orientierungstorsionen nach allen Seiten beherrscht.

Es ist aber auch möglich, daß das Licht im Gegensatz zur Schwerkraft außer stande ist, Torsionen zu veranlassen. In diesem Falle würden auch die zur Erreichung einer Lichtlage erforderlichen Drehungen von Seiten der Schwerkraft verursacht werden; diese würde jedoch zur Ausübung dieser Wirkung erst befähigt sein, nachdem das Protoplasma der sich tordirenden Organe unter dem Einfluß des Lichtes der Schwerkraft gegenüber in einen bestimmten reizempfindlichen Zustand versetzt worden. Wie man aber sofort einsieht, genügt es unter diesen Umständen nicht mehr, daß die geotortische Empfindlichkeit durch das Licht geschwächt wird, dieselbe muß vielmehr eine totale Umänderung erfahren, denn die zur Lichtlage führenden Torsionen sind ja in den meisten Fällen entgegengesetzt denjenigen, welche die Schwerkraft für sich allein bedingt. Ohne hier weiter auf diesen Gegenstand einzugehen, sei nur hervorgehoben, daß die skizzirten Beziehungen zwischen Licht und Schwerkraft nicht ohne Weiteres in das Reich der Unmöglichkeit zu verweisen sind. Wie bereits vor 10 Jahren von Osc. Schmidt<sup>1)</sup> gezeigt wurde, treten an den Blättern von *Phaseolus multiflorus* nach Aufhebung

---

<sup>1)</sup> Osc. Schmidt, Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion. Berlin 1883.



der einseitigen Schwerkraftwirkung keine Drehungen mehr auf. In den Stahl'schen<sup>1)</sup> Untersuchungen über die Bewegungen der Rhizome von *Adoxa* u. s. w. handelt es sich zwar nur um Krümmungen, allein die mitgetheilten Beobachtungen gehören doch in sofern hierher, als sie mit aller Sicherheit zeigen, daß die geotropischen Eigenschaften der fraglichen Organe unter dem Einfluß des Lichtes eine weitgehende Veränderung erfahren. Denn so lange die Rhizome der Beleuchtung ausgesetzt sind, verursacht die Schwerkraft ganz andere Bewegungen, als wenn sie für sich allein zur Wirkung gelangt. Daß die Rhizome durch die von der Schwerkraft veranlaßten Bewegung dem Licht entzogen, während die dorsiventralen Blätter gerade umgekehrt dem Licht zugeführt werden, ist für die Sache, auf die es hier ankommt, von mehr nebensächlicher Bedeutung.

Wie wir nachher bei Besprechung des Verhaltens dorsiventraler Blätter auf dem Klinostaten sehen werden, gestatten unsere Ergebnisse noch eine andere Auffassung der Verhältnisse. Wenn auch das Licht in vielen Fällen außer stande ist, für sich allein tordirend zu wirken, so folgt daraus noch nicht, daß es die Schwerkraft ist, welche die Torsionen veranlaßt. Vielmehr beweist diese Thatsache nur, daß die Organe auch unter der Einwirkung der Schwerkraft stehen müssen, wenn sie befähigt sein sollen, sich dem Licht gegenüber in bestimmter Weise zu orientiren. Unter dem Einfluß der Schwerkraft werden im Protoplasma diejenigen Zustände geschaffen, die erforderlich sind, damit das Licht tordirend wirkende Wachsthumsvorgänge auszulösen vermag. Trotz aller sonstigen Verschiedenheiten handelt es sich offenbar um ähnliche Verhältnisse bei der neuerdings von A. Fischer<sup>2)</sup> mitgetheilten Beobachtung, wonach die nyctitropischen Bewegungen von *Phaseolus* und *Lupinus* nach Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung aufhören sollen. Sollten sich diese Angaben bestätigen<sup>3)</sup>, so würde daraus folgen, daß das Protoplasma nur unter gleich-

---

<sup>1)</sup> E. Stahl, Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. II, p. 383).

<sup>2)</sup> A. Fischer, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter (Bot. Zeit. 1890, p. 673 ff.).

<sup>3)</sup> Zur Entscheidung der Frage, in wie weit die nyctitropischen Bewegungen der Blätter auch von der Schwerkraft abhängig sind, wurden bereits vor der Fischer'schen Veröffentlichung von uns mit *Phaseolus* verschiedene Versuche ausgeführt, deren Ergebnis mit den Angaben Fischer's nicht vollkommen übereinstimmt. Der Gegenstand bedarf jedenfalls erneuter Untersuchung, schon aus dem Grunde, weil Fischer die nach Aufhebung der



zeitiger Einwirkung der Schwerkraft im stande ist, auf den Beleuchtungswechsel in normaler Weise zu reagiren.

Bei der großen Bedeutung der Klinostatenversuche für die richtige Beurtheilung der Licht- und Schwerkraftwirkung auf die Bewegungen der hier in Frage stehenden Organe scheint es uns geboten, der nachfolgenden Besprechung unserer Ergebnisse einige Bemerkungen über die Beschaffenheit der benutzten Apparate, sowie über die sonstige Art der Versuchsanstellung vorausszuschicken. — Die Bewegungen, welche die verschiedenen Organe einer Pflanze nach Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung ausführen, sind in vielen Fällen so mannigfacher Natur, daß es nicht immer leicht ist, mit Sicherheit zu entscheiden, wie weit die zu beobachtenden Erscheinungen mit der Elimination der Schwerkraftwirkung zusammenhängen und wie weit sie in anderen Verhältnissen begründet liegen. Denn die meisten Pflanzen erfahren durch eine länger dauernde Rotation in ihrem normalen Befinden zweifellos eine beträchtliche Störung, so daß sie schon aus diesem Grunde auf die Einwirkung anderer Factoren nicht mehr mit der Präcision und Regelmäßigkeit antworten, wie wenn sie unter sonst gleichen Verhältnissen auch dem Einfluß der Schwerkraft unterworfen sind. Jedenfalls ist nach unseren Erfahrungen zur Erzielung brauchbarer Resultate mit großer Sorgfalt darauf zu achten, daß sich die Pflanzen, abgesehen von der veränderten Schwerkraftwirkung, auf dem Klinostaten unter genau denselben Bedingungen befinden wie vor der Rotation. Daher empfiehlt es sich z. B. nicht, mit Gewächshaus- oder Freilandpflanzen in Institutsräumen zu operiren, weil hier trotz Anwendung aller Vorsichtsmaßregeln schon die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse nicht genau dieselben sind, wie an den früheren Standorten der Pflanzen.

Um die angedeuteten und etwaige andere Fehlerquellen auf ein möglichst geringes Maß zu reduciren, entschlossen wir uns, die Klinostatenversuche direct am Standorte der Versuchsobjecte, im Universitätsgarten, auszuführen. Zu diesem Zwecke wurde eine an einer Seite offene Bretter-

---

einseitigen Schwerkraftwirkung in Folge von Epinastie eintretende weitgehende Änderung in der Stellung der Blätter nicht genügend berücksichtigt hat, von anderen Factoren ganz abgesehen. Daß die *Phaseolus*-Blätter wenigstens in den ersten Tagen der Rotation ihre Empfindlichkeit einem Beleuchtungswechsel gegenüber nicht verlieren, davon kann man sich durch einen, von Fischer allerdings nicht ausgeführten, sehr einfachen Versuch überzeugen, indem man am Tage über die Versuchsobjecte vorübergehend den Dunkelrecipienten stülpt.



bude errichtet, in welcher die Apparate zum Schutz gegen Regen Platz fanden. Die Versuchsobjecte waren nur dem durch die offene Seite einfallenden Licht ausgesetzt, da die Bude innen schwarz angestrichen war.

Um die Versuche in der von uns beabsichtigten Weise durchführen zu können, erwiesen sich die bisher gebräuchlichen Klinostate sehr bald als unzureichend. Die geringe Federkraft derselben ist hauptsächlich der Grund, weshalb man sich in den bisherigen Versuchen fast ausschließlich auf Keimpflanzen, abgeschnittene Pflanzentheile oder Topfpflanzen von geringem Gewicht beschränken mußte. Aus verschiedenen Gründen lag uns daran, in der Wahl der Objecte möglichst weiten Spielraum zu gewinnen und die Untersuchungen auch auf größere, z. B. strauchartige Pflanzen ausdehnen zu können, da hier die Orientierungstorsionen in besonders ausgeprägter Form zur Beobachtung gelangen. Da abgeschnittene Pflanzentheile fast stets unbrauchbare Ergebnisse liefern, so mußten die Apparate befähigt sein, die Pflanzen in toto mit dem oft ziemlich schweren Blumentopf zu drehen. Zur Erzielung einer solchen Leistungsfähigkeit wurden von dem hiesigen Mechaniker Heele zwei große Apparate mit bedeutender Federkraft angefertigt. Da dieselben bereits in der Zeitschrift für Instrumentenkunde 1885, Heft 4, — jedoch ohne die später angebrachten Veränderungen, — beschrieben sind, so genügen hier ein paar orientirende Bemerkungen. Bei richtiger Benutzung der zum Centriren und Contrebalanciren der Versuchsobjecte angebrachten Vorrichtungen vermögen unsere Apparate mehrere Kilogramm schwere Töpfe mit Leichtigkeit zu drehen; dabei zeigen sie einen überaus gleichmäßigen und so ruhigen Gang, daß auch die geringste Erschütterung der Objecte vermieden ist. Die Rotationsgeschwindigkeit läßt sich innerhalb weiter Grenzen beliebig bestimmen, so daß ein Umlauf der Rotationsaxe alle Werthe von 10 bis 60 Minuten erreichen kann. In unseren Versuchen erfolgte eine Umdrehung gewöhnlich in 30 Minuten, wobei die Apparate etwa 36 bis 40 Stunden laufen.

Von der geringen Federkraft und anderen Momenten abgesehen, liegt ein fühlbarer Mangel in der Construction der kleineren Klinostate auch in dem Umstande, daß die zur Aufnahme der Versuchsobjecte bestimmte Rotationsstange unbeweglich an die zapfenförmige Verlängerung einer der Laufaxen des Uhrwerks festgeschraubt wird. Das bedingt bei etwas schwereren Gewichten leicht Verbiegungen der Axen und Störungen im



Gänge des Apparates, und außerdem ist eine Änderung in der Lage der Rotationsstange nicht möglich ohne gleichzeitige Lagenänderung des Gangwerkes. Um die Rotationsaxe in ihrer Lage von derjenigen des Gangwerkes unabhängig zu machen, wurde dieselbe mit einem Hook'schen Gelenk (Kugelgelenk) versehen. Bezüglich weiterer Einzelheiten sei schließlich nochmals auf die citirte Beschreibung in der Zeitschrift für Instrumentenkunde verwiesen.

### 1. Versuche mit zygomorphen Blüthen.

Daß sich Blüthen einseitiger Beleuchtung gegenüber in bestimmter Weise zu orientiren suchen, ist im Allgemeinen wohl als eine oft vorkommende Erscheinung zu betrachten; die Fälle sind jedoch selten, in welchen die Lichtlage ausschließlich durch Drehungen der Stiele oder anderer Organe (z. B. Fruchtknoten) erreicht wird. Wie schon in einem früheren Capitel kurz hervorgehoben wurde, sind unter den Pflanzen mit zygomorphen Blüthen besonders verschiedene Arten der Gattung *Viola* dadurch ausgezeichnet, daß ihre Blüthen bei einseitiger Beleuchtung stets ausgesprochene Drehungen zeigen. Es ist uns bisher nicht gelungen, zur Lösung der Frage nach der Bedeutung des Lichtes für das Zustandekommen von Drehungen unter den zygomorphen Blüthen günstigere Objecte zu finden als *V. tricolor* und *altaica*; das Folgende bezieht sich daher ausschließlich auf diese Pflanzen.

Die morphologischen Verhältnisse von *V. tricolor* und *altaica* sind so bekannt, daß wir uns hier auf die Hervorhebung dessen beschränken können, was zum Verständniß der auf dem Klinostaten auftretenden Erscheinungen nothwendig ist. *V. tricolor* blüht bekanntlich mehrere Monate hindurch, indem in den Blattachsen des fortwachsenden Sprossscheitels fast ununterbrochen neue Blüthen entstehen, während gleichzeitig die tiefer stehenden verblühen und reife Samen entwickeln. *Viola tricolor* ist daher schon aus dem Grunde ein vorzügliches Untersuchungsobject, weil die älteren Sprosse mit Blüthen in allen möglichen Entwicklungsstadien versehen sind. Die nach der  $\frac{2}{5}$  Stellung angeordneten Blüthen werden im Stadium der Entfaltung an lebhaft wachsenden Sprossen stets von mehrere Centimeter langen Stielen getragen, die in ihrem oberen Theile, einige Millimeter unterhalb der Blüthe, hakenförmig nach abwärts gekrümmt sind,



und zwar bei allseitig gleichmäßiger Beleuchtung stets so, daß die Blüthe mit ihrer Vorderseite von der Sproßsaxe hinweg nach außen sieht. In verticaler Richtung sind die einzelnen Blüthen durch 2 bis 5<sup>cm</sup> lange Sproßinternodien von einander getrennt, die zusammen jedoch keine gerade, sondern eine zickzackförmige Linie bilden, da jedes Internodium an der Ansatzstelle eines Blattes nach der gegenüberliegenden Seite abgelenkt ist (Fig. 10 Taf. III). Dabei ist der Winkel, den die Internodien mit der Verticalen bilden, größer als der Winkel zwischen dieser und den Blüthenstielen; diese besitzen daher eine ziemlich senkrechte Stellung, die auch bei einseitiger Beleuchtung nicht verloren geht (Fig. 10). Nur führen unter diesen Umständen alle nicht an der Lichtseite der Sprosse inserirten Blüthen so lange Drehungen aus, bis sie mit ihrer Vorderseite ziemlich senkrecht gegen das einfallende Licht orientirt sind, wie dies an dem in Fig. 10 Taf. III dargestellten Beispiel zu sehen ist. Das gezeichnete Sproßstück entspricht nur insofern nicht genau der Wirklichkeit, als die drei Blüthen um 90° (statt um 144°) der Kreisperipherie von einander abstehen. Während für die Blüthe *b* die Lichtlage von vornherein gegeben war, mußte *a* zur Erreichung derselben eine Drehung von 90°, und *c* eine solche von 180° ausführen. Die Drehung beginnt hierbei, wie schon früher hervorgehoben, stets unmittelbar unterhalb der hakenförmigen Krümmung, im geraden Theil des Stieles, um von hier aus basipetal weiter fortzuschreiten. Kommt es dabei vor, daß die Stiele, auch wenn die Blüthe bereits in die Lichtlage eingerückt ist, ihre Drehung basalwärts noch weiter fortsetzen, so wird diese im oberen Theil des Stiels wiederum rückgängig gemacht, wie dies in einem früheren Capitel für andere Objecte ausführlich dargelegt ist. Hier sei nur zur Erinnerung an diese Verhältnisse auf das in Fig. 11 Taf. III wiedergegebene Beispiel hingewiesen, in welchem sich die 180° betragende Drehung auf die basale Region *ab* beschränkt; der obere Stieltheil *bc*, der jetzt ungedreht ist, zeigte in einem früheren Stadium dieselbe Torsion wie *ab*.

Da die Geschwindigkeit der Orientirungsbewegung von dem Grade der zur Herbeiführung der Lichtlage erforderlichen Drehung, von der Wachstumsintensität der Blüthenstiele und anderen Verhältnissen abhängig ist, so kann dieselbe natürlich nicht in allen Fällen dieselbe sein. Nach verschiedenen Versuchen gebrauchten die an der Schattenseite des Sprosses inserirten Blüthen zur Erreichung ihrer Lichtstellung, also zur Ausführung



einer Drehung von  $180^\circ$ , etwa 4 bis 5 Tage. Dabei beginnen die Blüthen auf die einseitige Beleuchtung erst zu reagiren, wenn sie dem Stadium ihrer Entfaltung nahe kommen.

Nicht unerwähnt mag bleiben, daß die Blüthen, der directen Besonnung ausgesetzt, dem Stande der Sonne mehr oder weniger vollkommen folgen. Auf einem nach Osten, Süden und Westen frei gelegenen Beete sind daher unter directer Besonnung alle Blüthen am Morgen nach Osten und des Abends nach Westen gerichtet, um nach Sonnenuntergang eine Rückwärtsbewegung auszuführen. Auf die Lichtlage im diffusen Tageslicht, auf die es hier ankommt, sind indessen diese Verhältnisse ohne wesentlichen Einfluß; bekommen die Pflanzen das Licht ziemlich einseitig, z. B. aus Süden, so erfahren alle an der Nordseite der Sprosse stehenden Blüthen Drehungen von  $180^\circ$ , und diese bleiben unverändert bestehen, abgesehen von den täglichen Schwankungen in Folge directer Besonnung.

Die zu den Klinostatenversuchen benutzten Pflanzen wurden zur Vermeidung von Wurzelverletzungen jedesmal mit großem Erdballen den Gartenbeeten entnommen und in weite Blumentöpfe gesetzt, um darauf nach einigen Tagen mit Ausschluß der Controlexemplare der Rotation ausgesetzt zu werden. Damit die Sprosse während der Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung keine heliotropische Krümmungen auszuführen vermögen, müssen dieselben natürlich an senkrechten Stäben in verschiedenen Höhen befestigt werden, und zwar so, daß sie sich während der intercalaren Streckung leicht nach oben verschieben können. Da vor jedem Versuch sämtliche bereits entfalteten Blüthen entfernt wurden, so konnten von vornherein nur solche Blüthen in Frage kommen, die ihren Entwicklungsgang entweder vollständig oder doch in dem Theile, auf den es hier ankommt, auf dem Klinostaten durchmachten. Schließlich braucht wohl kaum noch besonders bemerkt zu werden, daß die Pflanzen so an der horizontal gerichteten Rotationsaxe der Apparate befestigt wurden, daß sie mit ihrer Sprossaxe eine zum Lichteinfall senkrecht stehende Kreisfläche beschreiben mußten.

Bevor wir nun auf das Verhalten der Pflanzen eingehen, welches für die Entscheidung der Frage nach der Bedeutung des Lichtes für das Zustandekommen der Stieldrehungen vor allem in Betracht kommt, seien einige Erscheinungen besprochen, die wenigstens insofern nicht ohne Bedeutung sind, als sie den äußeren Charakter der auf dem Klinostaten auf-



tretenden Bewegungen in hohem Maße beeinflussen. Lebhaft wachsende Pflanzen erfahren auf dem Klinostaten in ihrem Aussehen oft innerhalb 12 Stunden eine so weitgehende Veränderung, daß sie mit Exemplaren, die gleichzeitig auch der Einwirkung der Schwerkraft ausgesetzt waren, kaum noch zu vergleichen sind. Die Hauptursachen dieser habituellen Veränderung resultiren aus epinastischen und heliotropischen Krümmungen der Blätter und Blüten, die außerhalb des Klinostaten an aufrecht stehenden Sprossen aus naheliegenden Gründen entweder gar nicht möglich sind oder doch nicht in der ausgesprochenen Form auftreten, wie nach Elimination der einseitigen Schwerkraftwirkung. In Folge der ungehindert zur Wirkung kommenden Epinastie krümmen sich auf dem Klinostaten alle noch wachstumsfähigen Blätter nach rückwärts, oft so weit, daß sie mit ihrem Scheitel die Sprossaxe berühren und sich seitlich an derselben vorbeischieben (Fig. 9 Taf. III). Auch die Blütenstiele sind wenigstens in der basalen Region in geringem Maße epinastisch; daher erfährt der Winkel zwischen Blütenstiel und Sprossaxe während der Rotation eine kleine Vergrößerung.

Wichtiger jedoch sind die ausgesprochenen heliotropischen Krümmungen, die zu den epinastischen hinzukommen und in erster Linie die Formverhältnisse und Bewegungen der Blütenstiele bestimmen. Es ist klar, daß das Verhalten der letzteren verschieden sein muß, je nachdem die Rücken- oder die Bauchseite oder eine der Flanken das Licht empfängt. Die an der Lichtseite der Sprosse stehenden Blüten führen außerhalb des Klinostaten keinerlei Bewegungen aus; sie befinden sich ja von vornherein in der Lichtlage, und erhebliche heliotropische Krümmungen der Stiele sind schon aus dem Grunde nicht möglich, weil sie durch die entgegengesetzte Wirkung der Schwerkraft verhindert werden. Nach Aufhebung der letzteren zeigen jedoch die an der Bauchseite beleuchteten Blütenstiele in Folge gleichsinniger Wirkung von Epinastie und Heliotropismus intensive Abwärtskrümmungen, die oft so weit gehen, daß die Stiele fast eine horizontale Lage annehmen und nunmehr parallel zu den einfallenden Lichtstrahlen orientirt sind (Fig. 6, 13 Taf. III). Da die hakenförmige Krümmung im oberen Theil der Stiele auf dem Klinostaten wenig oder gar nicht beeinflusst wird, so werden die Blüten durch die angegebene Stielbewegung aus der bereits eingenommenen Lichtstellung entfernt und in eine Lage gebracht, in welcher sie mit ihrer Vorderseite nach unten



resp. nach der Sproßbasis gerichtet sind (Fig. 13 Taf. III). Aus dieser Stellung werden jedoch die Blüten in den meisten Fällen wieder in die Lichtlage zurückgeführt, und zwar theils durch Verflachung der hakenförmigen Krümmung, theils dadurch, daß sich dicht unter der Ansatzstelle der Kelchblätter, auf eine verhältnißmäßig kleine Region beschränkt, eine heliotropische Krümmung bildet, wodurch jedoch der Charakter der hakenförmigen Krümmung wenig beeinflusst wird.

Was nun alle diejenigen Blüten betrifft, deren eine Flanke das Licht empfängt, so sei hier nur bemerkt, daß dieselben der Regel nach durch stärkeres Wachsthum der unbeleuchteten Seite zunächst aus der Medianebene in der Richtung nach dem Licht verschoben werden, in der Weise etwa, wie es Fig. 12 Taf. III für ein noch jugendliches Entwicklungsstadium veranschaulicht.

Von viel größerem Interesse ist jedoch das Verhalten der an der Schattenseite der Sprosse inserirten Blüten, deren Dorsalseite die beleuchtete ist. Epinastie und Licht, soweit dieses Krümmungen bedingt, wirken hier in entgegengesetzter Richtung, und da das Licht die stärkere Wirkung zu erzielen vermag, so bekommen die Stiele in ihrem geraden Theile zunächst eine flache, bogenförmige Rückwärtskrümmung (Fig. 9 Taf. III). In manchen Fällen werden die Blüten in Folge dieser Stielkrümmung rückwärts an die Sproßsaxe angedrückt und zuweilen eine Strecke an derselben nach der gegenüberliegenden Seite vorbeibewegt. Damit sind dann aber auch die Grenzen der krümmenden Lichtwirkung erreicht; dieselbe geht niemals soweit wie bei den Blüten, deren Ventralseite dem Licht zugekehrt ist.

Die an der Dorsalseite beleuchteten Blüten sind deshalb von so großem Interesse, weil sie zur Erreichung der Lichtlage außerhalb des Klinostaten stets Drehungen von  $180^\circ$  ausführen, die in dieser ausgesprochenen Form auch bei gleichzeitigem Auftreten anderer Bewegungsformen der Beobachtung nicht entgehen können. Wie nun ohne Weiteres einleuchtet, sind zur Erreichung der Lichtlage für die *Viola*-Blüten auf dem Klinostaten genau dieselben Bewegungen erforderlich wie außerhalb desselben, was für die dorsiventralen Blätter, wie wir nachher sehen werden, nicht immer zutrifft. Zwar können die an der Schattenseite der Sprosse inserirten Blüten auch durch intensive Zurückkrümmungen in die Lichtlage übergeführt werden, sie kommen dabei jedoch, wie eine Betrachtung der Fig. 9 sofort zeigt,



in inverse Lage. Denn krümmt sich der Stiel in Fig. 9 noch weiter zurück, bis die Blüthe mit ihrer Vorderseite senkrecht zum Lichteinfall orientirt ist, so sieht der Scheitel *b* in Bezug auf die Sprossaxe nach unten; die Blüthe hat damit eine Lage erhalten, wie sie in der freien Natur niemals vorkommt.

Unsere Untersuchungen ergeben nun für die *Viola*-Blüthen die wichtige Thatsache, daß auf dem Klinostaten im Allgemeinen genau dieselben Drehungen auftreten wie in den Fällen, in welchen die Versuchsobjecte gleichzeitig auch unter der Einwirkung der Schwerkraft stehen. Zur Illustration dieses Gegenstandes wird es genügen, wenn wir aus der Reihe der diesbezüglichen Versuche einige hier in Kürze anführen, unter Fortlassung aller bereits besprochenen Erscheinungen.

1. — Versuchsdauer 6 Tage. Die bereits entfalteten Blüthen wurden vor der Rotation weggeschnitten. Während des Versuchs gelangten an den verschiedenen Sprossen 10 Blüthen zur vollen Entfaltung; daneben hatten sich mehrere Knospen bereits so weit entwickelt, daß sie einige Centimeter lange Stiele besaßen. Von den 10 entfalteten Blüthen standen 4 ziemlich genau an der Lichtseite der Sprosse; sie zeigten dementsprechend zwar starke heliotropische Krümmungen, aber keine Torsionen. 3 Blüthen standen an der Schattenseite der Sprosse; sie mußten daher zur Erreichung der Lichtlage Drehungen von  $180^\circ$  ausführen, die auch in allen drei Fällen ziemlich genau eingetreten waren, unter Begleitung von starken heliotropischen Krümmungen. Die 3 mit Bezug auf den Lichteinfall seitlich an den Sprossen stehenden Blüthen hatten gleichfalls durch Drehungen ihrer Stiele die Lichtlage erreicht.

2. — Versuchsdauer 8 Tage. Alle bereits entfalteten Blüthen wurden vorher entfernt. Während des Versuchs brachten 20 Blüthen ihre Krone zur vollen Entfaltung. Unter diesen zeigten die an der Bauchseite beleuchteten keine Drehungen, während von den an der Dorsalseite beleuchteten Blüthen 3 Torsionen von genau  $180^\circ$  zeigten. Zwei gleichfalls an der Schattenseite der Sprosse stehende Blüthen hatten sich jedoch nicht tordirt, sondern die Lichtlage durch intensive Zurückkrümmungen erreicht.

3. — Versuchsdauer 8 Tage. Während der Rotation gelangten 12 Blüthen zur Entfaltung, darunter 4 mit deutlichen Stieltorsionen von ca.  $90^\circ$  bis  $180^\circ$ . 6 Blüthen standen an der Lichtseite der Sprosse, konnten also die Lichtstellung ohne Torsion ihrer Stiele erreichen. Eine von den an



der Rückenseite beleuchteten Blüthen hatte sich nicht tordirt, sondern nur zurückgekrümmt, ohne dabei die Lichtlage zu erreichen.

Es wäre überflüssig, in der Aufzählung derartiger Versuche weiter fortzufahren, denn schon die angeführten Beispiele lassen die Thatsache, auf die es hier ankommt, genügend klar hervortreten. Wenn auch die Blüthen auf dem Klinostaten ihre Drehungen nicht mit der Regelmäßigkeit wie unter dem gleichzeitigen Einfluß der Schwerkraft ausführen, so kann doch nach dem Vorausgehenden kein Zweifel darüber bestehen, daß das Licht ganz allein im stande ist, Torsionen zu veranlassen. Während unter den an der Rückenseite beleuchteten Blüthen einige keine Drehungen ausführten, konnten solche in manchen Fällen an den Blüthen der Lichtseite der Sprosse beobachtet werden. Dieses abnormale Verhalten einzelner Blüthen findet zum Theil schon seine Erklärung in dem Umstande, daß die Pflanzen während der Rotation auf dem Klinostaten das Licht nicht genau unter demselben Winkel empfangen wie in der freien Natur. Unter der gleichzeitigen Einwirkung der Schwerkraft verharren die einzelnen Blüthen ziemlich unbeweglich an derselben Stelle, während sie an etwas längeren Sprossachsen auf dem Klinostaten in einem verhältnißmäßig großen Kreis herumgeführt werden. Dazu kommt noch, daß die Sprossachsen zur Verhinderung heliotropischer Krümmungen an Stäben befestigt werden müssen; und wenn sie sich auch an diesen während ihres intercalaren Wachsthum emporschieben können, so sind doch gelegentliche Verbiegungen und daraus resultirende Stellungsänderungen der Blüthen zum Licht nicht zu vermeiden. Endlich sei hier an unsere bereits früher hervorgehobene Erfahrung erinnert, nach welcher die Pflanzen durch eine länger dauernde Aufhebung der Schwerkraft offenbar irritirt werden und daher schließlich in einen Zustand gerathen, in welchem sie überhaupt nicht mehr mit der Präcision auf die Einwirkung äußerer Factoren reagiren, wie unter der gleichzeitigen Einwirkung der Schwerkraft. Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls vermag das gelegentliche Ausbleiben der Drehungen im Allgemeinen nichts an der Thatsache zu ändern, daß die Blüthen von *Viola tricolor* mit der Fähigkeit ausgestattet sind, unter der alleinigen Einwirkung des Lichtes bestimmte Orientirungstorsionen auszuführen. Die Schwerkraft hat hier im Wesentlichen keine andere Aufgabe, als daß sie die Sprossachsen und Blüthenstiele in senkrechte Lage bringt und sie in dieser festhält.



Wie die Schwerkraft, so ist demnach auch das Licht im stande, wenigstens an den zygomorphen Blüthen von *Viola* und in Übereinstimmung hiermit wohl auch noch in anderen Fällen ohne Mitwirkung anderer Richtkräfte unmittelbar tordirend wirkende Wachsthumsvorgänge auszulösen, von deren Natur im Wesentlichen genau dasselbe gilt, was bereits im Capitel über die Entstehungsweise der geogenen Drehungen auseinander-gesetzt ist. Auch das Zustandekommen der heliogenen Drehungen ist nicht anders denkbar, als daß von Seiten des Lichtes das Membranwachsthum der einzelnen Zellen in einer zur Längsaxe schiefen Richtung gesteigert oder herabgesetzt wird. Da also verschiedene pflanzliche Organe die Fähigkeit besitzen, unter der unmittelbaren Einwirkung des Lichtes nicht bloß Krümmungen, sondern auch Drehungen auszuführen, so ist zwischen Heliotropismus und Heliotortismus zu unterscheiden; neben heliogenen Krümmungen existiren heliogene Drehungen.

Daß auch bei allen Orientirungsbewegungen der Organe gegenüber einseitiger Beleuchtung Krümmungen und Drehungen zwei für sich bestehende Erscheinungen sind, die in keiner ursächlichen Beziehung zu einander stehen, dafür liefern unter anderem die oben besprochenen Klinostatenversuche ein vorzügliches Beweismaterial. Ebenso wenig wie die geogenen Drehungen kann man die heliogenen aus der Combination von Krümmungen ableiten. Während die *Viola*-Blüthen ihre Orientirungsbewegungen gegenüber dem Licht außerhalb des Klinostaten an geraden Stielen ausführen (die obere hakenförmige Krümmung kommt ja nicht in Betracht), gelangen nach Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung in fast allen Fällen schon vor der Torsion ziemlich ausgesprochene heliotropische Krümmungen zur Beobachtung. Wie wir sehen, erfahren beispielsweise die an der Schattenseite der Sprosse inserirten Blüthen zunächst eine Zurückkrümmung; dann erst wird die Torsion ausgeführt und zwar in derselben Weise, wie außerhalb des Klinostaten, wo Krümmungen überhaupt nicht in Frage kommen, weil solche nicht entstehen. Daß der äußere Charakter der von den Torsionen bedingten Bewegungen von gleichzeitig auftretenden Krümmungen in hohem Maße beeinflusst wird, ist selbstverständlich und bereits in den Untersuchungen über die Schwerkraftwirkung hinreichend gewürdigt worden.

Wie schon am Anfang dieses Capitels bemerkt wurde, scheinen Blüthen, die sich einseitiger Beleuchtung gegenüber in gleicher Weise wie die *Viola*-



Blüthen ausschließlich durch Drehungen zu orientiren suchen, verhältnißmäßig selten zu sein. Dies ist zum Theil erklärlich, wenn man bedenkt, daß an Torsionen überhaupt nur bei zygomorphen Blüthen zu denken ist, denn die aktinomorphen vermögen durch einfache Krümmungen in verschiedenen Ebenen jede beliebige Lage zum Lichteinfall zu erreichen. Wie weit sich die zygomorphen Blüthen anderer Pflanzen in ihrem Verhalten zum Licht der Gattung *Viola* anschließen, bleibt weiteren Untersuchungen zu entscheiden vorbehalten. Daß es sich hierbei immer nur um vereinzelte Fälle handeln kann, ist schon jetzt klar, denn die Mehrzahl der zygomorphen Blüthen (so z. B. *Aconitum*, *Delphinium*, *Scrophularia* u. s. w.) reagirt auf eine einseitige Beleuchtung überhaupt nicht oder doch in einer Weise, daß von einer tordirenden Lichtwirkung von vornherein nicht die Rede sein kann. Nach unseren Beobachtungen scheinen die Blüthen verschiedener Arten der Gattung *Clintonia* in gleicher Weise wie die *Viola*-Arten durch Drehungen ihrer Stiele (Fruchtknoten) eine fixe Lichtlage einzunehmen; dasselbe gilt wohl auch von den Alstroemerien und einigen anderen Pflanzengattungen. Es ist aber nicht außer Acht zu lassen, daß an den Blüthen der Clintonien und Alstroemerien nicht bloß das Licht, sondern auch die Schwerkraft dreht, indem sie die Resupinationsbewegung der Blüthen veranlaßt. Bei *Viola* liegen in dieser Beziehung die Verhältnisse insofern anders, als bei aufrechter Stellung der Sprosse an den Blüthen nur das Licht dreht; denn im Dunkeln unter der alleinigen Einwirkung der Schwerkraft führen die *Viola*-Blüthen im Gegensatz zu *Clintonia* und *Alstroemeria* keine Drehungen aus. Es bliebe freilich noch zu ermitteln, ob die vom Licht verursachten Drehungen der Blüthen von *Viola*, wenn man sie in's Dunkle bringt, erhalten bleiben oder von Seiten der Schwerkraft wiederum rückgängig gemacht werden. Wäre das letztere der Fall, so würde man allerdings zu der Annahme gezwungen sein, daß die *Viola*-Blüthen, während sie in Folge einseitiger Beleuchtung bestimmte Drehungen ausführen, gleichzeitig unter der entgegengesetzt drehenden Wirkung der Schwerkraft stehen. Auf die Klarlegung dieser Verhältnisse konnten wir um so eher verzichten, als davon die Thatsache, daß das Licht für sich allein tordirend zu wirken im Stande ist, unberührt bleibt.

Um die Darstellung möglichst zu vereinfachen, hat im Vorstehenden eine ziemlich wichtige Erscheinung in den Formverhältnissen der *Viola*-Blüthen keine eingehendere Berücksichtigung gefunden. Es ist dies die



hakenförmige Abwärtskrümmung des oberen Theils der Stiele, deren Ursachen bereits Vöchting in seinen Untersuchungen über die »Bewegungen der Blüthen und Früchte« für *V. odorata* klar zu legen versucht hat. Vöchting neigt sich der Ansicht zu, daß die fragliche Abwärtskrümmung erst unter der Einwirkung der Schwerkraft entstehe, die Blütenstiele von *V. odorata* daher rectipetal seien, obgleich dies aus den mitgetheilten Versuchsergebnissen nicht hervorgeht, denn nach denselben führten die Blütenstiele auf dem Klinostaten alle möglichen Bewegungen aus. Für die Blüten von *V. tricolor* kann nach unseren Ergebnissen kein Zweifel darüber bestehen, daß die Krümmung unterhalb der Blüthe in inneren Organisationsverhältnissen begründet liegt und daher unabhängig von äußeren Richtkräften zu stande kommt; denn sie bleibt auf dem Klinostaten nicht nur an Knospen und entfalteten Blüten, die noch lebhaft wachsen, ziemlich unverändert bestehen, sondern kommt auch an Blüten, die auf dem Klinostaten erst angelegt werden, zur Ausbildung. Nach alledem sind die Blütenstiele von *V. tricolor* in ihrem oberen Theile nach der Definition Vöchting's als curvipetal zu bezeichnen. Wären sie rectipetal und daher nur unter der Einwirkung der Schwerkraft krümmungsfähig, so würden auf dem Klinostaten die Blüten durch die Geradestreckung ihrer Stiele in ihrer Stellung eine so totale Änderung erfahren, daß sie in dieser Hinsicht mit den Blüten außerhalb des Klinostaten kaum noch verglichen werden könnten. Es ist klar, daß unter diesen Umständen zur Erreichung der Lichtlage auf dem Klinostaten ganz andere Bewegungen erforderlich sein würden, wie unter gleichzeitiger Mitwirkung der Schwerkraft.

Wie jedoch nicht unerwähnt bleiben mag, stützt sich das mitgetheilte Ergebniss auf Experimente, die direct am Standort der Pflanzen im Freien ausgeführt wurden. Bei einer anderen Reihe von Versuchen, die in Institutsräumen mit Freilandpflanzen angestellt wurden, zeigten sich zum Theil alle jene Unregelmäßigkeiten in den Bewegungen des oberen Theils der Blütenstiele, wie sie Vöchting für *Viola odorata* beschreibt und p. 138 allgemein mit den Worten charakterisirt: »Die Wachsthumsvorgänge, welche die mit Blüten oder Knospen versehenen Stiele am Klinostat beschreiben, verlaufen in verschiedener Art, sind meistens sehr eigenthümlich und oft höchst verwickelt.« Es bleibt hier nach unseren Erfahrungen nur die Annahme, daß die von Vöchting beobachteten Erscheinungen größten Theils pathologischer Natur waren und daher mit der Aufhebung der einseitigen



Schwerkraftwirkung in keinerlei Beziehung standen. Diese Annahme ist um so mehr gerechtfertigt, als Vöchting zu seinen Versuchen nicht einmal Topfexemplare, sondern abgeschnittene Rhizome und Stengelstücke benutzte, die an Korkplatten befestigt wurden.

## 2. Versuche mit dorsiventralen Blättern.

Während Torsionen, die von wachsenden Pflanzentheilen zur Erreichung einer bestimmten Lichtstellung ausgeführt werden, in der Literatur bei zygomorphen Blüthen höchstens gelegentliche Erwähnung finden, sind die unter einseitiger Beleuchtung auftretenden Orientirungsbewegungen dorsiventraler Blätter wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen. Hier sind jedoch nur diejenigen Arbeiten von Interesse, in welchen zur Lösung unseres Problems auch der Klinostat zu Hülfe gezogen wurde, denn es liegt auf der Hand, daß man die Bedeutung des Lichtes für die Blattbewegungen nur richtig beurtheilen kann, wenn man die Erscheinungen kennt, die bei Ausschluß aller übrigen Richtkräfte unter dem alleinigen Einfluß des Lichtes auftreten. Derartige Versuche liegen bereits von Osc. Schmidt,<sup>1</sup> Fr. Darwin,<sup>2</sup> Vöchting<sup>3</sup> und Krabbe<sup>4</sup> vor, allein gerade in dem für uns wichtigsten Punkte, in der Frage nach dem Zustandekommen der Torsionen, ist ein übereinstimmendes Ergebniss nicht erreicht worden. Objectiv ist es allerdings nicht ganz zutreffend, bezüglich der Torsionen von einer Nichtübereinstimmung zwischen den genannten Autoren zu sprechen, weil in den von Vöchting und Darwin behandelten Fällen die Lichtlage durch bloße Krümmungen erreicht werden konnte. Vöchting betont indessen Osc. Schmidt gegenüber ausdrücklich, daß es auch »heliotropische Torsionen« gebe, ohne indessen diese Behauptung näher zu erläutern und zu begründen.

Obgleich nun alle Krümmungserscheinungen hier von nebensächlicher Bedeutung sind, verdient es doch in anderer Hinsicht hervorgehoben zu

<sup>1</sup>) Osc. Schmidt, Das Zustandekommen der fixen Lichtlage durch Torsion. Berlin 1883.

<sup>2</sup>) Fr. Darwin, On the power possessed by leaves of placing themselves at right angles to the direction of incident light. (Journal of the Linnean Society, vol. XVIII, 1881.)

<sup>3</sup>) H. Vöchting, Über die Lichtstellung der Laubblätter. (Bot. Zeit. 1888, p. 501ff.)

<sup>4</sup>) G. Krabbe, Zur Kenntniß der fixen Lichtlage der Laubblätter (Pringsheim's Jahrb. Bd. 22).



werden, daß nach den übereinstimmenden Angaben obiger Autoren die Lichtlage durchweg auch auf dem Klinostaten eintritt, wenn zur Erreichung derselben einfache Krümmungen genügen. Damit wird wiederum die von verschiedenen Seiten vertretene Anschauung widerlegt, wonach die Lichtstellung der Blätter nichts anderes als eine Gleichgewichtslage zwischen den verschiedenen auf die Blattbewegungen einwirkenden Richtkräften repräsentiren soll. Wäre diese Anschauung richtig, dann dürfte die Lichtlage auf dem Klinostaten überhaupt nicht oder nur zufällig eintreten, weil man durch denselben Kräfte ausschaltet, deren Mitwirkung zur Erreichung jener Lage nothwendig sein soll.

Zur Besprechung unserer eigenen Versuche übergehend, bemerken wir zunächst ganz allgemein, daß die verschiedenen Pflanzenarten in ihrem Verhalten auf dem Klinostaten ziemlich erheblich von einander abweichen, und daß weiterhin die Blattbewegungen derselben Pflanze ungleich sind, je nach der Stellung, welche die Blätter der einseitigen Beleuchtung gegenüber einnehmen. Um bei dieser Mannigfaltigkeit der Erscheinungen ermüdende Einzelbeschreibungen möglichst zu vermeiden, sollen die Bewegungen nach den Pflanzen mit gleichem Verhalten bei gleicher Stellung zum Licht kurz besprochen werden.

Wie in so vielen anderen Beziehungen, so liefern auch zur Lösung unseres Problems die mit Gelenkpolstern versehenen Leguminosen ziemlich günstiges Untersuchungsmaterial. Unsere Versuche wurden daher zunächst mit Vertretern dieser Pflanzenfamilie, und zwar vorwiegend mit *Phaseolus multiflorus* und *Soja hispida* ausgeführt. Beide Pflanzen stimmen bekanntlich darin überein, daß auf die beiden einfachen, opponirt stehenden Primordialblätter dreigetheilte Blätter folgen. Sobald jedoch die letzteren in einiger Anzahl vorhanden sind, hat die Sprossaxe meistens eine solche Länge erreicht, daß Versuche, in welchen die Pflanze mit ihrer Axe als Radius einen Kreis beschreiben muß, nur noch mit Schwierigkeiten auszuführen sind. Daher haben wir uns vorwiegend darauf beschränkt, das Verhalten der Primordialblätter festzustellen.

An normal wachsenden, aufrecht stehenden Exemplaren von *Soja* und *Phaseolus* bilden die Stiele der primordialen Blätter mit dem Sproß nach oben einen Winkel von etwa  $45^{\circ}$ ; und da beim Lichteinfall von oben der Winkel zwischen der Verlängerung des Blattstiels und der Lamina gleichfalls annähernd  $45^{\circ}$  beträgt, so ist diese in fast horizontaler Lage ziemlich



rechtwinklig zum einfallenden Licht orientirt. Die Blätter besitzen unter diesen Verhältnissen eine Stellung, wie sie durch die Skizze in Fig. 1 Taf. III veranschaulicht wird. — Läßt man nun das Licht, statt senkrecht von oben, horizontal und zwar annähernd senkrecht zur Insertionsebene der beiden opponirten Blätter einfallen, so tritt im oberen Polster und im Blattstiel, sofern derselbe noch wächst, eine Drehung von  $90^\circ$  ein, wodurch die Blattflächen ihre frühere senkrechte Stellung zum einfallenden Licht wiedergewinnen. Diese Orientirung veranschaulicht Fig. 3 Taf. III, in welcher die Blattflächen in der Ebene des Papiers liegen, während das Licht senkrecht zu diesem einfällt.

Ganz anders gestalten sich nun die Blattbewegungen, wenn man *Soja*- und *Phaseolus*-Pflanzen mit der Blattstellung von Fig. 1 mit ihrer Sprossaxe auf dem Klinostaten eine senkrecht stehende Kreisfläche beschreiben läßt, während das Licht ziemlich senkrecht zur Insertionsebene der Blätter einfällt. Die Beleuchtung der Blätter ist unter diesen Umständen genau dieselbe wie in Fig. 3, nur mit dem Unterschiede, daß die einseitige Schwerkraftwirkung eliminirt ist. Bevor die Blätter der einseitigen Beleuchtung gegenüber in sichtbarer Weise reagiren, gelangen Bewegungen zur Ausführung, wodurch die Blätter die in Fig. 2 angegebene Stellung erhalten; dieselbe ist, wie man sofort sieht, eine total andere wie in Fig. 1 und 3. Sobald man die einseitige Schwerkraftwirkung aufhebt, kommt in der Medianebene die Epinastie zur ungehinderten Wirkung; beide Blattpolster, sowohl das an der Basis des Blattstieles wie das am Grunde der Blattfläche, sind in hohem Grade epinastisch. Während sich der Blattstiel in Folge der Epinastie seines unteren Polsters so weit abwärts bewegt, daß er rechtwinklig von der Sprossaxe absteht, wird der Winkel zwischen Lamina und Blattstiel in Folge des gleichen Verhaltens des oberen Polsters ebenfalls zu einem rechten. Die Blätter erhalten dadurch die in Fig. 2 Taf. III angegebene Stellung, in welcher die Blattspreite mit ihrem Scheitel senkrecht nach abwärts gerichtet und ziemlich parallel zum einfallenden Licht orientirt ist.

Damit sind in Kürze die Bewegungen charakterisirt, die unter den angegebenen Verhältnissen an den primordialen Blättern von *Soja* und *Phaseolus* regelmäßig zur Beobachtung gelangen, abgesehen von geringen individuellen Schwankungen und von den Verschiedenheiten, die mit dem Entwicklungsstadium der Blätter zusammenhängen. In manchen Fällen, zumal



bei älteren Blättern, wird die rechtwinklige Stellung der Blattstiele zum Sproß nicht vollständig erreicht, während die Bewegung bei jüngeren Blättern über diese Lage hinausgeht. Das sind jedoch Abweichungen untergeordneter Natur.

Man vergegenwärtige sich nun einmal, daß das Licht auch auf dem Klinostaten an den Blättern mit der Stellung von Fig. 2 dieselben Drehungen hervorrufe wie außerhalb des Klinostaten an den Blättern mit der Stellung, wie sie Fig. 1 veranschaulicht, was würde dadurch erreicht werden? Wie eine Betrachtung der Fig. 2 sofort lehrt, würde die Blattspreite durch eine Drehung des Blattstieles einfach im Kreise herumgeführt werden, ohne dadurch ihre parallele Stellung zum Lichteinfall zu verlieren. Die Blätter sind unter diesen Verhältnissen außer stande, durch Drehungen ihrer Stiele und Polster die Spreite rechtwinklig zum Lichteinfall zu orientiren. Und es mag schon hier ganz allgemein hervorgehoben werden, daß nach Ausschluss der einseitigen Schwerkraftwirkung an den Blättern von *Soja* und *Phaseolus* niemals Torsionen eintreten.

Trotzdem wird die Lichtlage auch auf dem Klinostaten ziemlich vollkommen erreicht, wenn auch in ganz anderer Weise, wie unter gleichzeitiger Mitwirkung der Schwerkraft. Nachdem die Blätter auf dem Klinostaten durch die Epinastie der beiden Gelenkpolster in die durch Fig. 2 angegebene Lage gebracht sind, tritt in dem oberen Gelenkpolster, und sofern der Stiel noch wächst, gleichzeitig auch in diesem eine heliotropische Krümmung ein, durch welche die Lamina schräg nach vorn dem Licht zugewandt wird, wie an Fig. 4 zu sehen ist. Es kommt also darauf an, zwischen der Lichtlage und den Bewegungen, durch welche sie erreicht wird, strenge zu unterscheiden, weil, wie wir sehen, die Pflanze zur Erreichung desselben Endziels unter verschiedenen Bedingungen verschiedene Wege benutzt.

Daß die primordialen Blätter von *Phaseolus* bei der hier in Betracht kommenden Stellung zum Licht auf dem Klinostaten keine Drehungen ausführen, ist bekanntlich schon von Osc. Schmidt constatirt worden. Seine Behauptung, daß auch die Lichtlage auf dem Klinostaten nicht eingetreten sei, stimmt jedoch mit unseren Beobachtungen nicht überein. Da Osc. Schmidt die soeben skizzirten epinastischen Bewegungen gar nicht erwähnt, so hat er denselben entweder nicht die nöthige Beachtung geschenkt oder mit nicht normal wachsendem Untersuchungsmaterial operirt. Die letztere Annahme liegt jedenfalls nahe, wenn man bedenkt, daß die Schmidt'schen



Pflanzen zur Winterszeit im Gewächshause gezogen wurden, um darauf in einem Raume mit anderen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen zu den Experimenten benutzt zu werden.

Bevor wir nun in der Mittheilung unserer Beobachtungen weiter fortfahren, mag schon hier in Kürze die Frage discutirt werden, ob und wie die besprochenen Erscheinungen zu erklären sind. Wir sind von einer Stellung der Blätter ausgegangen, wie sie Fig. 1 zur Anschauung bringt. Unter dem alleinigen Einfluß der Schwerkraft erfahren die Blätter bei dieser Stellung keine Drehung, und eine solche tritt auch nicht ein beim Lichteinfall von oben. Läßt man aber das Licht horizontal, senkrecht zur Insertionsebene der Blätter, einfallen, so führen diese außerhalb des Klinostaten Drehungen von  $90^\circ$  aus, während sie bei der gleichen Stellung zum Licht auf dem Klinostaten untordirt bleiben.

Es liegt auf der Hand, daß an eine exact wissenschaftliche, d. h. causal mechanische Erklärung dieses eigenthümlichen Verhaltens der Blätter einstweilen nicht zu denken ist. Nur soviel steht fest, weil dies ja unmittelbar aus den mitgetheilten Beobachtungen folgt, daß die Drehungen nur möglich sind, wenn sich die Blätter unter dem gleichzeitigen Einfluß von Licht und Schwerkraft befinden, und daß darum zwischen diesen beiden Richtkräften irgendwelche Beziehungen bestehen. Wir sind indessen streng genommen nicht einmal im stande, über die Natur dieser Beziehungen sichere Auskunft zu ertheilen. Denn die Art und Weise der gegenseitigen Beeinflussung von Licht- und Schwerkraft ist von bestimmten Vorgängen im lebenden Protoplasma abhängig, in welche uns einstweilen jeder tiefere Einblick versagt ist.

Durch unsere Versuche wird nun zunächst die allgemeine Thatsache constatirt, daß entweder unter dem Einfluß des Lichtes die Empfindlichkeit des Protoplasmas gegenüber der Schwerkraft eine Änderung erfährt oder umgekehrt. Wie schon früher an der Hand einiger willkürlich gewählter Beispiele gezeigt wurde, kann man von der Annahme ausgehen, daß das Licht nur den Grad und die Richtung der Torsion bestimmt, während die zur Torsion führenden Wachsthumsvorgänge auch in den Fällen, in welchen es sich um die Einnahme einer Lichtlage handelt, ganz allein von Seiten der Schwerkraft ausgelöst werden. Zu einer solchen Wirkung würde die letztere jedoch unter den hier vorliegenden Verhältnissen erst befähigt, nachdem das Protoplasma unter der Direction des



Lichtes in Bezug auf seine Reactionsfähigkeit gegenüber der Schwerkraft in einen bestimmten Zustand versetzt ist. Das Licht würde demnach durch Vermittlung des Protoplasma's die Schwerkraft zur Ausführung von Bewegungen veranlassen, die oft entgegengesetzt sind denjenigen, welche die Schwerkraft für sich allein bedingt.

Wir sind nun wenigstens einigermaßen in der Lage, die vorstehende Ansicht auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Ist es die Schwerkraft, welche die zur Lichtstellung führenden Drehungen veranlaßt, so sollte auch etwas von einer Nachwirkung wahrzunehmen sein, wenn man die Objecte in's Dunkle bringt oder einer allseitig gleichmäßigen Beleuchtung aussetzt. Man beobachtet hierbei jedoch, daß die unter der Herrschaft des Lichtes in Gang gebrachten Drehungen durch die Schwerkraft ziemlich schnell wiederum in die entgegengesetzte Richtung übergeführt werden. Daraus läßt sich wenigstens mit einiger Sicherheit die Folgerung ziehen, daß die Blätter von *Soja* und *Phaseolus* während der Ausführung ihrer Orientirungsbewegung gegenüber dem Licht der entgegengesetzt drehenden Wirkung der Schwerkraft nicht entzogen sind, und daß es demnach diese auch nicht sein kann, welche die zur Lichtstellung führenden Drehungen direct verursacht. Ohne Zweifel kommt man dem wahren Sachverhalt näher durch die Annahme, daß von Seiten des Lichtes nicht nur der Grad und die Richtung der Drehung bestimmt, sondern auch die tordirend wirkenden Wachsthumsvorgänge ausgelöst werden. Nach unseren Versuchsergebnissen vermag jedoch das Licht diesen Einfluß auf das Wachsthum der Blätter nur auszuüben, wenn diese gleichzeitig auch unter dem Einfluß der Schwerkraft stehen. Durch diese muß das Protoplasma dem Licht gegenüber in den zur Ausführung der Drehungen erforderlichen reactionsfähigen Zustand versetzt werden, vergleichbar einer Maschine, die durch eine Kraft erst in Bewegung gesetzt werden kann, nachdem sie durch eine andere in den betriebsfähigen Zustand gebracht ist.

Übrigens lassen sich die besprochenen Erscheinungen möglicher Weise auch noch in anderer, viel einfacherer Weise »erklären«. Es sei daran erinnert, daß die Stellung der Blätter auf dem Klinostaten durch die nunmehr in der Medianebene allein wirkende Epinastie eine weitgehende Änderung erfährt, wie ein Vergleich von Fig. 1 mit Fig. 2 Taf. III sofort zeigt. Nach den mitgetheilten Beobachtungen wirkt das senkrecht zur



Insertionsebene der Blätter einfallende Licht nur dann tordirend, wenn die Blätter die in Fig. 1 angegebene Stellung besitzen. In dieser vermögen sie aber nur unter gleichzeitiger Einwirkung der Schwerkraft zu verharren. Die Schwerkraft würde unter diesen Umständen gewissermaßen nur die Rolle des Gärtners spielen, der die Pflanzentheile durch Festbinden oder andere Manipulationen den äußeren Richtkräften gegenüber in bestimmte Lagen bringt, ohne dadurch Drehungen unmöglich zu machen. Hat die Schwerkraft nur diese Function, dann müssen selbstverständlich die Torsionen auch auf dem Klinostaten eintreten, sobald man durch geeignete Vorkehrungen dafür sorgt, daß die Blätter während der Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung ihre Stellung in Fig. 1 beibehalten, ohne indessen an der Ausführung von Drehungen verhindert zu sein. Wie die Verhältnisse in dieser Richtung liegen, muß einstweilen dahingestellt bleiben, da wir über entscheidende Versuche nicht verfügen.

Was nun das Verhalten der Pflanzen mit Blättern ohne Gelenkpolster betrifft, so bedarf dasselbe nach dem Vorstehenden wohl keiner ausführlichen Schilderung mehr. Die Bewegungen polsterloser Blätter zeigen auf dem Klinostaten selten die prägnante Form, wie bei *Soja* und *Phaseolus*. Da sich die Epinastie an noch wachsenden Blättern gewöhnlich über die ganze Länge des Stieles und der Mittelrippe der Spreite, — wenn auch mit localen Differenzen — erstreckt, so erfahren die Blätter nach Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung zunächst ausgesprochene bogenförmige Abwärtskrümmungen, bis sie mit ihrer Spitze, wie bei *Soja* und *Phaseolus*, senkrecht nach abwärts gerichtet sind (Fig. 7 Taf. III). Hierbei ist selbstverständlich die bereits oben bei *Soja* angegebene Stellung vorausgesetzt, in welcher das Licht während der Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung senkrecht zur Insertionsebene der Blätter einfällt. Bei manchen Pflanzen, so bei *Dahlia* und *Viola*, wird an der von der Epinastie herbeigeführten Lage der Blätter durch die einseitige Beleuchtung wenig geändert; Torsionen treten nach unseren Erfahrungen niemals ein, und ebensowenig wird im Gegensatz zu *Soja* und *Phaseolus* die fixe Lichtlage erreicht. Übrigens gehört besonders *Viola* in Übereinstimmung mit vielen anderen krautigen Pflanzen nach dieser Richtung nicht zu den günstigen Untersuchungsobjecten.

Die opponirt stehenden, ziemlich kurz gestielten Blätter von *Fuchsia* werden dagegen schon während der Ausführung der epinastischen Abwärts-



bewegung durch eine heliotropische Krümmung der Stiele schräg nach vorn dem Licht zugewandt; sie erhalten damit in der Regel eine Stellung, wie sie Fig. 7 Taf. III angiebt, in welcher der Lichteinfall senkrecht zur Blattfläche gedacht ist. Die Lichtlage wird demnach bei *Fuchsia* auch auf dem Klinostaten in den meisten Fällen ziemlich vollkommen erreicht, allein die Bewegungen und die schließliche Stellung der Blätter zum Sproß sind ganz andere, wie unter gleichzeitiger Mitwirkung der Schwerkraft. Ein Vergleich von Fig. 5 mit Fig. 7 läßt die diesbezüglichen Differenzen deutlicher hervortreten als eine ausführliche Beschreibung. Während die Blattspreiten in Fig. 5, wo auch die Schwerkraft mitwirkte, durch nicht zu übersehende Drehungen der Stiele in die Lichtlage übergeführt sind, handelt es sich bei dem Klinostatenexemplar in Fig. 7 nur um Krümmungen. Übrigens compliciren sich die Verhältnisse auf dem Klinostaten in Folge der intensiven epinastischen Bewegung und dem gleichzeitigen Hinzutritt einer heliotropischen Krümmung oft derart, daß es schwer zu entscheiden ist, ob eine Torsion stattgefunden hat oder nicht. Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls erreichen die Drehungen nur einen geringen Grad und zeigen daher niemals die ausgesprochene Form, wie außerhalb des Klinostaten.

Klarer und unzweideutiger wird das Ergebnis, wenn man bei horizontalem Lichteinfall die Pflanzen gleichfalls in horizontaler Lage so am Klinostaten rotiren läßt, daß die Blätter nur an der Rücken- resp. morphologischen Unterseite beleuchtet werden. Bei dieser Versuchsanstellung treten nach unseren Erfahrungen immer nur intensive Krümmungen, niemals aber Drehungen ein. Unter diesen Verhältnissen befinden sich die Blätter dem Licht gegenüber in derselben Stellung wie gegenüber der Schwerkraft in denjenigen Fällen, in welchen man beblätterten Sprossen bei allseitig gleichmäßiger Beleuchtung oder im Dunkeln eine inverse Lage giebt. In dieser Weise der Schwerkraftwirkung ausgesetzt, führen bekanntlich die meisten Blätter Drehungen von  $180^\circ$  aus, die beispielsweise bei den dreigetheilten Blättern von *Soja* und *Phaseolus* im Polster des Endblättchens beginnen, um von hier aus allmählich auf den Hauptstiel überzugehen. Die beiden Seitenblättchen werden dadurch ohne Drehung ihrer eigenen Polster mit ihrer morphologischen Oberseite nach oben gekehrt.

Empfangen nun die dreigetheilten Blätter von *Soja* und *Phaseolus* während der angegebenen Rotation auf dem Klinostaten das Licht an der Rückenseite, so wirken Epinastie und Heliotropismus in gleichem Sinne;



und es treten offenbar in Folge hiervon schon in kurzer Zeit intensive Zurückkrümmungen ein, die bei lebhaft wachsenden Blättern nicht selten soweit gehen, daß sich der Hauptstiel rückwärts an die Sprossaxe anlegt und sich zuweilen sogar an derselben nach der gegenüberliegenden Seite vorbeischiebt. Gleichzeitig nimmt das Endblättchen durch epinastische Bewegung seines Polsters eine annähernd senkrechte Stellung zum Blattstiel ein, während die vorher in einer gemeinsamen Ebene flach ausgebreiteten Seitenblättchen in Folge gleichen Verhaltens ihrer Polster sich bis zur gegenseitigen parallelen Stellung zurückkrümmen. Sobald bei einer derartigen Anordnung der drei Blättchen der Blattstiel ungefähr parallel zur Sprossaxe gerichtet ist, befindet sich das Endblättchen in der fixen Lichtlage, während die beiden Seitenblättchen parallel zum einfallenden Licht orientirt sind. Von dieser Orientirung der Blätter treten zwar hier und da Abweichungen ein, dieselben sind jedoch zu untergeordneter Natur, um sie hier zu schildern. Hier ist nur die Thatsache von Bedeutung, daß bei der angegebenen Stellung der Blätter zum Licht niemals Torsionen zur Beobachtung gelangen. Und in diesem Verhalten stimmen mit *Soja* und *Phaseolus* eine Reihe anderer Pflanzen überein, nach unseren Untersuchungen z. B. *Fuchsia*, *Dahlia* und *Acacia lophanta*.

Die Stellung, welche die doppelt gefiederten Blätter von *A. lophanta* auf dem Klinostaten bei Beleuchtung ihrer Rückenseite einnehmen, mag durch Fig. 14, Taf. III veranschaulicht werden; der Pfeil gibt die Lage des Sprossscheitels an. In inverser Lage unter der alleinigen Einwirkung der Schwerkraft werden sämtliche Fiederblättchen durch Drehung des Hauptblattstiels mit ihrer morphologischen Oberseite nach oben gebracht, während der Stiel auf dem Klinostaten in Folge Epinastie des basalen Polsters *a* nur eine intensive Rückwärtskrümmung erfährt, die in manchen Fällen noch erheblicher ist als in Fig. 14. Die Stiele zweiter Ordnung, die mit dem Hauptstiel nach vorn etwa einen Winkel von  $45^{\circ}$  bilden, werden auf dem Klinostaten durch Epinastie ihrer eigenen Polster rückwärts bewegt, in einer Ebene, die den Hauptstiel etwa unter einem Winkel von  $45^{\circ}$  schneidet. Da durch alle diese Bewegungen, wie Fig. 14 zeigt, die Fiederblättchen schräg nach vorn (mit Bezug auf die Sprossaxe natürlich nach hinten) dem Licht zugewandt werden, so wird die Lichtlage wenigstens einigermaßen erreicht.



Nach dem Vorstehenden kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die dorsiventralen Blätter einer größeren Zahl von Pflanzen zur Ausführung von Orientierungstorsionen gegenüber einseitiger Beleuchtung nur befähigt sind, wenn sie unter der gleichzeitigen Einwirkung von Licht und Schwerkraft stehen. Daß dieses Ergebniss jedoch nicht ohne Weiteres für alle dorsiventralen Blätter als Regel aufgestellt werden kann, ist wohl selbstverständlich. Wie wir sahen, vermag das Licht ganz allein die Blütenstiele von *Viola tricolor* und *altaica* zu drehen; und von vornherein ist nicht einzusehen, warum das Licht diese Fähigkeit nicht auch bei verschiedenen dorsiventralen Blättern besitzen soll.

Nach unseren bisherigen Versuchsergebnissen scheinen z. B. die *Alstroemerien*-Blätter einen Fall zu repräsentiren, in welchem das Licht in gleicher Weise wie bei *Viola* ohne Mitwirkung der Schwerkraft Torsionen zu veranlassen im stande ist. Die Blätter von *Alstroemeria* sind bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß sie an aufrecht stehender Sprossaxe Drehungen von  $180^{\circ}$  ausführen (Fig. 7, Taf. II). Da, wie schon früher hervorgehoben, diese Drehungen an invers gehaltenen Sprossen ausbleiben oder wiederum rückgängig gemacht werden, so ist auch ohne Anstellung von Klinostatenversuchen wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß sie bei Ausschluss einseitiger Beleuchtung ganz allein von der Schwerkraft verursacht werden. Läßt man nun Sprosse von *Alstroemeria* in horizontaler Lage um ihre eigene Axe rotiren und zwar so, daß der Sprossscheitel dem horizontal einfallenden Licht zugewandt ist, so ist die einseitige Schwerkraftwirkung aufgehoben; wenn die Blätter unter diesen Umständen Drehungen ausführen, so können dieselben natürlich nur vom Licht verursacht sein. Nach unseren bisherigen Versuchen treten die Drehungen der *Alstroemerien*-Blätter auch auf dem Klinostaten unter alleiniger Wirkung des Lichtes ein; die gewonnenen Resultate bedürfen indessen noch der weiteren Bestätigung. Denn das aus dem Kgl. botanischen Garten in Schöneberg stammende Untersuchungsmaterial befand sich in einem etwas krankhaften Zustand, der sich während der Ausführung der Versuche noch steigerte, so daß diese schliesslich abgebrochen werden mußten.

Von den *Alstroemerien* abgesehen, kommen reine heliogene Drehungen an vegetativen Organen höchst wahrscheinlich noch in verschiedenen anderen Fällen vor. Die Annahme solcher Bewegungen ist wenigstens sehr nahe gelegt, wenn sich beispielsweise die Internodien aufrechter Sprosse unter



einseitiger Beleuchtung so drehen, daß die Blätter zweizeilig in eine zum Lichteinfall senkrechte Ebene gestellt werden. Dies geschieht z. B., wie schon Goebel<sup>1)</sup> angegeben, bei *Urtica dioica*, sobald dieselbe an hohen Mauern oder Waldrändern einer extrem einseitigen Beleuchtung ausgesetzt ist. Dasselbe läßt sich an den mehr oder weniger senkrecht nach oben oder nach unten wachsenden Zweigen von *Philadelphus* und verschiedenen anderen Sträuchern beobachten. Wie bereits früher gezeigt wurde, werden die Blattpaare an wagerechten Zweigen unter horizontaler Beleuchtung in eine gemeinsame Ebene gebracht, so daß die Blätter zweizeilig an der Ober- und Unterseite der Sprosse stehen (Fig. 1c, d, e, f Taf. II). Von den Achselknospen dieser Blätter, die im nächsten Jahre unter derselben einseitigen Beleuchtung zur Entwicklung gelangen, wachsen die an der Oberseite des Muttersprosses stehenden nach oben, die an der Unterseite dagegen nach unten. Dabei werden auch an diesen Sprossen sämtliche Blattpaare durch Internodialdrehungen in eine zum einfallenden Licht senkrecht stehende Ebene gebracht; die Blätter stehen jedoch in Bezug auf die Beleuchtungsrichtung zweizeilig an den Seiten des Sprosses, wie die Zweige c, d, e, f an der senkrechten Sprossaxe ab in Fig. 1 Taf. II. Die aus den Blattachsen dieser Sprosse hervorgehenden Knospen nehmen bei ihrer Entwicklung im nächsten Jahre wagerechte Richtung an.

Daß die Schwerkraft für sich allein, d. h. im Dunkeln oder unter allseitig gleichmäßiger Beleuchtung der Objecte, die Internodien aufrechter Sprosse von *Urtica*, *Philadelphus* u. s. w. nicht dreht, darf mit Sicherheit angenommen werden; es ist daher mehr als wahrscheinlich, daß das Licht in diesen Fällen nicht nur die Richtung und GröÙe der Drehung bestimmt, sondern auch die Wachsthumsvorgänge auslöst, aus welchen die Drehungen resultiren. Ob jedoch die Organe in dieser Weise auch auf das Licht reagiren, wenn sie der einseitigen Schwerkraftwirkung entzogen sind, bleibt dabei immer noch eine offene Frage.

In einem kurzen Rückblick auf vorstehende Untersuchungen über die Bedeutung des Lichtes für das Zustandekommen gewisser Orientirungstorsionen verdient zunächst hervorgehoben zu werden, daß sich bezüglich

<sup>1)</sup> Botan. Zeit. 1880, p. 843.



der Lichtwirkung keine allgemeine Regel aufstellen läßt. Während das Licht bei den Blüthen von *Viola* und wahrscheinlich auch bei den Blättern von *Alstroemeria* die zur Erreichung einer bestimmten Lichtstellung erforderlichen Torsionen ganz allein zu erzielen vermag, bedarf es hierzu in anderen Fällen der Mitwirkung der Schwerkraft. Bei dieser letzteren liegen die Verhältnisse ganz anders; es ist uns wenigstens kein Fall bekannt, in welchem ein Organ erst unter der gleichzeitigen Einwirkung einer anderen Richtkraft die Fähigkeit erlangt, sich dem Erdradius gegenüber oder gegen die Tragaxe in bestimmter Weise zu orientiren. Stets ist es die Schwerkraft allein, welche die hierzu erforderlichen Torsionen zu verursachen im stande ist, vorausgesetzt, daß sich die Organe in normalem Wachsthum befinden.

Da nun das Licht wenigstens in einigen Fällen in gleicher Weise, wie die Schwerkraft, unabhängig von der Mitwirkung anderer Kräfte Drehungen zu verursachen im stande ist, so sind wir auch zur Annahme eines Heliotortismus gezwungen; darunter ist also die Fähigkeit der Organe verstanden, unter der alleinigen Einwirkung des Lichtes nicht nur Krümmungen, sondern auch bestimmte Drehungen auszuführen. Die Art und Weise, wie diese Torsionen mechanisch zu stande kommen, braucht hier nicht mehr erörtert zu werden; es sei nur an die mit *Viola* ausgeführten Klinostatenversuche erinnert, aus welchen hervorgeht, daß die heliogenen Drehungen in gleicher Weise wie die geogenen eine für sich bestehende Erscheinung repräsentiren, die zu den gleichzeitig auftretenden Krümmungen in keiner ursächlichen Beziehung steht.

Was nun die dorsiventralen Blätter betrifft, die nach den vorausgehenden Untersuchungen zur Ausführung von Orientierungstorsionen gegenüber einseitiger Beleuchtung in vielen Fällen erst befähigt werden, wenn sie sich gleichzeitig unter dem Einfluß der Schwerkraft befinden, so sind wir hier bei einem Gegenstand angelangt, der sich in Bezug auf das rein Thatsächliche mit wenigen Worten erledigen läßt. Alles Wesentliche liegt in der Thatsache, daß sich Licht und Schwerkraft durch Vermittlung des Protoplasma's in ihren Wirkungen zu beeinflussen vermögen. An eine befriedigende Erklärung der vorliegenden Verhältnisse ist jedoch, wie schon früher betont, einstweilen nicht zu denken, da die Art der gegenseitigen Beeinflussung der fraglichen Kräfte von dem jeweiligen Verhalten der lebenden Protoplasmasubstanz bedingt wird. Auch zwischen dem Licht



und dem von ihm ohne Mitwirkung anderer Richtkräfte erzielten Bewegungen besteht ja kein unmittelbares causales Verhältniß, sondern Ursache und Wirkung sind durch die Reizbarkeit des Protoplasma's mit einander verbunden. Da es nun ganz allein von der Natur dieser Reizbarkeit abhängt, in welcher Weise die Organe auf die Einwirkung einer äußeren Richtkraft reagiren, so kann die gleiche Ursache, resp. dieselbe Kraft je nach dem im Protoplasma verwirklichten Mechanismus verschiedene Bewegungen erzielen. Obgleich es sich hier um klar zu Tage liegende Beziehungen handelt, hat man sie gleichwohl nicht immer genügend beachtet, wie die wiederholten Generalisirungen irgendwelcher Versuchsergebnisse auf vorliegendem Gebiete beweisen.

Die hervorgehobenen Verhältnisse erfahren nun eine weitere Complicirung durch die im Vorstehenden constatirte Thatsache, daß manche Organe, wie die dorsiventralen Blätter, unter dem Einfluß der Schwerkraft erst denjenigen Zustand erlangen, in welchem sie befähigt sind, unter der Direction des Lichtes bestimmte Bewegungen auszuführen. Da hier wiederum die räthselhafte Reizbarkeit des Protoplasmas in Frage kommt, so sind alle weiteren Erörterungen überflüssig, da uns dieselben nach der mechanischen Seite doch keinen tieferen Einblick in die Vorgänge innerhalb des lebenden Protoplasmas zu verschaffen vermögen. Es fragt sich nur, ob wir auch in den vorliegenden Fällen berechtigt sind, von heliogenen Drehungen und dem entsprechend von einem Heliotortismus zu sprechen. Sind die früheren Auseinandersetzungen über die Beziehungen zwischen Licht und Schwerkraft zutreffend, so kann darüber kein Zweifel bestehen; denn danach ist es das Licht, welches auch bei den dorsiventralen Blättern die zur Torsion führenden Wachsthumsvorgänge auslöst.

---

## VIII.

Die Bewegungen bogenförmiger Organe unter der krümmenden Wirkung des Lichtes oder der Schwerkraft.

Soweit unsere an Blättern, Blüthen und Sproßinternodien ausgeführten Versuche reichen, entstehen die Orientirungstorsionen überall unter der unmittelbaren Einwirkung der Schwerkraft und des Lichtes. Demnach ist die



von verschiedenen Seiten vertretene Ansicht, daß Licht und Schwerkraft immer nur Krümmungen in einer Ebene zu verursachen im stande seien, nicht mehr aufrecht zu erhalten. Wie in den vorausgehenden Capiteln unter Anderem gezeigt wurde, sind alle auf Grund dieser Annahme unternommenen Erklärungsversuche der sogenannten »geotropischen« und »heliotropischen Torsionen« sowohl theoretisch als auch empirisch unhaltbar. Um jeden Zweifel an der Richtigkeit dieses Ergebnisses auszuschließen, bleibt noch ein Gegenstand zu erörtern, der im Vorausgehenden nur gelegentlich gestreift wurde.

Im Anschluß an die Untersuchungen Schwendener's über »Das Winden der Pflanzen«<sup>1)</sup> hat Ambronn in seinen bekannten Abhandlungen<sup>2)</sup> über den gleichen Gegenstand, sowie in einer früheren Mittheilung »Über heliotropische und geotropische Torsionen«<sup>3)</sup> zu zeigen versucht, daß unter gewissen Bedingungen wachsende Pflanzentheile unter dem Einfluß des Lichtes oder der Schwerkraft reelle Torsionen erfahren können, ohne daß man deshalb gezwungen sei, den fraglichen Kräften eine andere als krümmende Wirkung zuzuschreiben. Derartige Drehungen können nach den Darlegungen Ambronn's eintreten, wenn Licht und Schwerkraft auf bereits gekrümmte Organe einwirken, unter der Voraussetzung, daß die Ebene der vorhandenen Krümmung nicht parallel zum Erdradius oder zu den einfallenden Lichtstrahlen orientirt ist. Ambronn beschränkt sich hierbei naturgemäß auf die Erörterung des einfachsten Falles, in welchem die Krümmungsebene senkrecht zur Angriffsrichtung der Kraft gestellt ist, Verhältnisse, die sich nicht bloß an den von Ambronn untersuchten Sprossen windender Pflanzen, sondern auch an Blättern und Blüthen nicht selten verwirklicht finden. Wiederholt haben wir im Vorausgehenden darauf hingewiesen, daß die Orientierungstorsionen sehr oft an bereits gekrümmten Organen zur Ausführung gelangen, und hierbei finden sich auch Fälle, in welchen die Krümmungsebene ziemlich rechtwinklig zum einfallenden Licht oder Erdradius orientirt ist. Hält man z. B. einen beblätterten Sproß in horizontaler Lage fest, so krümmen sich die seitlich inserirten Blätter in Folge ihrer Epinastie in horizontaler Ebene, die also senkrecht zur Angriffsrichtung der Schwerkraft steht. Darauf tritt erst

<sup>1)</sup> Monatsberichte der Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, December 1881.

<sup>2)</sup> Berichte der math.-phys. Classe der Kgl. Sächs. Gesellsch. der Wissenschaften 1884.

<sup>3)</sup> Berichte der Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. II. p. 183.



die Torsion ein, durch welche die Oberseite der Blätter nach oben gebracht wird.

Es mag jedoch schon hier betont werden, daß die von Ambronn hervorgehobenen Momente für die mechanische Erklärung der Orientirungstorsionen im Allgemeinen nicht in Betracht kommen. Zunächst ist das Auftreten der hierher gehörigen Drehungen von der Lage der Krümmungsebene zur Angriffsrichtung der Kräfte unabhängig; die Orientirungstorsionen gelangen auch zur Ausführung bei paralleler Stellung der Krümmungsebene zum einfallenden Licht oder zum Erdradius; sie erreichen bekanntlich bei dieser Orientirung der Organe in der Regel den höchsten Werth, nämlich  $180^\circ$  oder sogar  $360^\circ$  (Bewegungen dorsiventraler Blüthen und Blätter an inverser Tragaxe). Sodann können in einer Reihe von Fällen Krümmungen überhaupt nicht in Frage kommen, weil die sich tordirenden Organe gerade sind. Für die Blüthen von *Aconitum Lycoctonum* ist außerdem gezeigt worden, daß man die Ausführung von Krümmungen verhindern kann, ohne damit die Torsionen aufzuheben. Nichtsdestoweniger lag uns daran, durch besondere Experimente festzustellen, ob an wachsenden Pflanzentheilen, wenn sie den von Ambronn angegebenen Bedingungen unterliegen, reelle Drehungen, wenn auch nur in geringem Grade, auftreten. Um diese Versuche und ihr Ergebniss zu verstehen, glauben wir eine kurze Hervorhebung der Punkte, auf die es hier ankommt, nicht ganz umgehen zu können.

Wenn sich ein bogenförmiges Organ in einer zur vorhandenen Krümmung senkrecht stehenden Ebene krümmt, indem sich die einzelnen Querabschnitte um genau quergestellte Axen gegeneinander bewegen, so erfährt dasselbe während der Ausführung dieser zweiten Krümmung zunächst eine scheinbare antidrome Torsion. Hält man z. B. das horizontal gelegte Bogenstück in Fig. 10 Taf. I an dem einen Ende *abc* fest, während sich das Bogenstück II gegen I um die horizontale Queraxe *gh*, und ebenso III gegen II um die Axe *ik* in verticaler Ebene bewegt, so erhalten damit die anfänglich longitudinal verlaufenden Linien *cf*, *be* u. s. w. eine vom festgehaltenen bis zum frei beweglichen Ende zunehmende seitliche Verschiebung, und zwar hier im Sinne einer rechtsläufigen Spirallinie. Da es hier nur auf eine Orientirung ankommt, so dürfen wir willkürlich annehmen, daß die fragliche Verschiebung der Longitudinallinien am frei beweglichen Ende des gezeichneten Bogenstückes nach Beendigung der



zweiten Krümmung  $90^\circ$  betrage: Dann ist  $cf$  in die Richtung der gestrichelten Linie  $ce$ ,  $be$  in die Richtung von  $bd$  u. s. w. übergegangen. Die hierdurch zum Ausdruck kommende Torsion ist jedoch, wie aus der skizzirten Entwicklungsgeschichte unmittelbar hervorgeht, nur eine scheinbare. Es leuchtet nun sofort ein, daß z. B. an einem horizontal gekrümmten Organ, das unter dem Einfluß der Schwerkraft eine zweite Krümmung in verticaler Ebene ausführt, in Folge der hiermit verbundenen scheinbaren antidromen Torsion nicht immer dieselbe Längszone nach unten gerichtet sein kann; der wachsthumfördernde Einfluß der Schwerkraft muß demnach successive auf andere Längszonen übergehen. Da die den directen Impulsen der Schwerkraft ausgesetzte Zone eine linksläufige und zwar in Bezug auf die vorhandene Krümmung homodrom um das Organ verlaufende Schraubenlinie repräsentirt, so muß das maximale Wachsthum dieser Zone auch eine reelle homodrome Torsion zur Folge haben.

Ambrohn hat sich in seinen oben citirten Untersuchungen auf die Klarlegung der scheinbaren antidromen Torsion beschränkt; über die reelle homodrome Drehung äußert er sich im Allgemeinen nur vermuthungsweise, indem er nicht einmal behauptet, daß sie auftreten müsse, sondern nur, daß sie eintreten könne; p. 61 heißt es z. B.: »In der mehrfach erwähnten vorläufigen Mittheilung in den Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. habe ich darauf hingewiesen, daß mit dem eben angedeuteten Verlauf der Krümmung auch zugleich eine wirkliche Torsion und zwar eine homodrome verbunden sein könne, und zwar deshalb, weil die am stärksten wachsende Zone ähnlich wie eine homodrom verlaufende Schraubenlinie um das betreffende Organ herumgehe.«

Eine allgemeine theoretische Behandlung der Frage, ob unter den Ambrohn'schen Bedingungen reelle homodrome Drehungen entstehen und, was wichtiger ist, welchen Grad dieselben in concreten Fällen erreichen, ist selbstverständlich nur möglich, wenn man betreffs der Nachwirkung der Schwerkraft in den antidromen Schraubenlinien bestimmte Annahmen macht. Wir nehmen jedoch von einer derartigen Erörterung Abstand, da die so gewonnenen Ergebnisse nach den sofort mitzutheilenden Beobachtungen den in der Natur eintretenden Formveränderungen bogenförmiger Organe unter der krümmenden Wirkung äußerer Richtkräfte nicht entsprechen würden. Dasselbe gilt von den Darlegungen Ambrohn's über die scheinbare antidrome Torsion; dieselben sind zwar theoretisch voll-



kommen richtig, allein sie verlieren ihre praktische Bedeutung, weil in den Prämissen ein Factor fehlt, von welchem, wie wir sehen werden, die Veränderungen bogenförmig gekrümmter Organe unter dem Einfluß des Lichtes oder der Schwerkraft in ganz hervorragendem Maße bestimmt werden, und zwar so, daß während der Ausführung der zweiten Krümmung keine Drehungen entstehen. Ambronn behauptet freilich, daß sich wenigstens die scheinbare antidrome Torsion nicht bloß an künstlichen Modellen demonstrieren, sondern auch an wachsenden Pflanzentheilen, wie dem hypocotylen Glied von *Helianthus*, stets deutlich beobachten lasse. *Helianthus*-Keimlinge, die sich in horizontaler Lage unter dem Einfluß der Schwerkraft gekrümmt hatten, wurden um  $90^\circ$  gedreht, so daß nunmehr die Schwerkraft senkrecht zur Ebene der ersten Krümmung zur Wirkung gelangte. Zwei Glasnadeln, die zuvor in der gekrümmten Region in genau derselben Ebene an dem Keimling befestigt wurden, sollen während der Ausführung der zweiten Krümmung gegeneinander verschoben worden sein.

Wir haben zunächst die hier skizzirten Versuche mit *Helianthus*-Keimlingen des Öfteren wiederholt, ohne jedoch zu dem Ambronn'schen Ergebniss zu gelangen. Während der Ausführung der zweiten Krümmung behielten nach unseren Beobachtungen zuvor in derselben Ebene angebrachte Glasnadeln ziemlich genau ihre ursprüngliche Stellung zu einander, und in gleicher Weise zeigten longitudinale Tuschlinien in allen Phasen der Bewegung unverändert ihre ursprüngliche Richtung. Es liefs sich mit anderen Worten an unseren *Helianthus*-Keimlingen während des allmählichen Zustandekommens, sowie am Schlufs der zweiten Krümmung weder eine antidrome noch eine reelle homodrome Drehung constatiren.

Da uns dies Resultat unerwartet kam, so wurden die Untersuchungen noch auf eine Reihe anderer Pflanzen (*Dahlia*, *Acroclinium*, *Mimulus*, *Phaseolus* u. s. w.) ausgedehnt, aber stets mit demselben Erfolg. Bei lebhaft wachsenden Sprossen war am Schlufs eines jeden Versuches die horizontale Krümmung gänzlich verschwunden, und dafür eine solche in verticaler Ebene entstanden, von den Formverhältnissen des ursprünglichen, horizontal gelegten Bogens. Wichtiger ist jedoch die oben betonte Thatsache, daß an den nunmehr in senkrechter Ebene gekrümmten Sprossen longitudinale Tuschlinien keine Ablenkung von ihrem früheren



Verlauf erkennen ließen. Allgemein ausgedrückt, ist die erste horizontale Krümmung auf die Form und Beschaffenheit der zweiten, in senkrechter Ebene erfolgenden Krümmung ohne wesentlichen Einfluß. Die Concav- und Convexseite des horizontalen Bogens sind natürlich an dem senkrechten zu den Flanken geworden, während von den beiden Flanken des ersten Bogens die obere der Concavseite und die untere der Convexseite des zweiten Bogens entspricht, wie dies eine Betrachtung von Fig. 12 Taf. I ohne Weiteres zeigt. Der in der Papierebene gelegene Bogen I geht unter der Einwirkung der Schwerkraft allmählich in den senkrecht zur Papierfläche stehenden Bogen II über, dessen Concavität in der Zeichnung genau nach oben gerichtet ist. Man sieht aus der Figur sofort, daß die obere Flanke ( $bf$ ) von I an dem Bogen II zur Concavseite ( $bf'$ ), die nach unten gelegene Flanke ( $dh$ ) von I an Bogen II zur Convexseite ( $dh'$ ) geworden ist, während die Concavseite ( $ae$ ) und die Convexseite ( $cg$ ) von I an II die beiden Flanken ( $ae'$  und  $cg'$ ) einnehmen. Die Linien zeigen jedoch an Bogen II genau denselben longitudinalen Verlauf wie an I. Das Schlufsergebnis macht demnach den Eindruck, als ob sich das in horizontaler Ebene gekrümmte Organ zunächst gerade gestreckt und sich darauf erst in verticaler Ebene gekrümmt hätte. Setzt man neben gekrümmten Sprossen ungekrümmte in horizontaler Lage der Einwirkung der Schwerkraft aus, so ist nach einiger Zeit eine verticale Krümmung entstanden, die bei allen Sprossen ziemlich genau dieselbe Form und Beschaffenheit besitzt.

Wie ist nun dies auf den ersten Blick eigenthümliche Ergebnis zu erklären? In Wirklichkeit nehmen ja (von Ausnahmefällen abgesehen) die in horizontaler Ebene gekrümmten Sprosse nicht erst die gerade Form an, bevor sie die zweite Krümmung ausführen; vielmehr entwickelt sich der Regel nach der senkrechte Bogen ganz allmählich aus dem horizontalen. Die Formverhältnisse, die hierbei an den Organen in den einzelnen Phasen der Bewegung zu beobachten sind, mögen einstweilen unerörtert bleiben; denn es liegt uns hier zunächst an der allgemeinen Beantwortung der Frage, wie die Entstehung des senkrechten Bogens aus dem horizontalen möglich ist, ohne dass gleichzeitig eine scheinbare antidrome Torsion entsteht, von der homodromen ganz abgesehen.

Wie nach den einleitenden Auseinandersetzungen dieses Capitels ohne Weiteres einleuchtet, müßten ursprüngliche Logitudinallinien an dem senk-



rechten Bogen unter allen Umständen wenigstens eine Ablenkung im Sinne einer antidromen Torsion zeigen, wenn die im horizontalen Bogen zum Ausdruck gelangende Schwerkraftwirkung während der Entstehung der zweiten Krümmung erhalten bliebe. Diese von Ambronn angenommene Bedingung ist jedoch in Wirklichkeit nicht erfüllt; thatsächlich wird während der Ausbildung der zweiten Krümmung die ursprüngliche Wirkung der Schwerkraft wiederum beseitigt. Die hier in Frage stehenden Organe sind nämlich, wie zuerst Vöchting<sup>1)</sup> gezeigt hat, rectipetal, sie haben aus inneren Ursachen das Bestreben sich gerade zu strecken. Da nun die Schwerkraft an radiären Organen ihre krümmende Wirkung nur in vertikaler Ebene geltend zu machen vermag, so ist sie ausser Stande, die horizontale Krümmung des Bogens zu beeinflussen; derselbe kann durch die in dieser Ebene ungehindert zur Wirkung kommende Rectipetalität beseitigt werden. Wir haben es hier, wie man sieht, mit einem eigenthümlichen Zusammenwirken einer äusseren und einer inneren Richtkraft zu thun, deren sichtbares Ergebniss dasselbe ist, als wenn man die Sprosse zunächst gerade strecken würde, um sie darauf in horizontaler Lage dem Einfluß der Schwerkraft auszusetzen. Dafs unter diesen Umständen Torsionen unmöglich sind, bedarf kaum einer Hervorhebung.

Um sich von dem Vorhandensein der Rectipetalität in der einfachsten Weise zu überzeugen, hat man nur nöthig, geotropisch gekrümmte Sprosse nach dem Beispiele Vöchting's der Rotation auf dem Klinostaten auszusetzen. Man beobachtet dann, wie sich die Organe, sofern sie in der gekrümmten Region noch wachsen, allmählich wiederum gerade strecken, und zwar stimmt die hierzu erforderliche Zeit im Großen und Ganzen mit derjenigen überein, welche die Schwerkraft zur Bildung der Krümmung gebraucht.

Dafs nun diese Rectipetalität ihre Thätigkeit auch an gekrümmten Organen entfaltet, die in der oben besprochenen Weise dem Einfluß der Schwerkraft unterliegen, dafür liefert das Ausbleiben von Torsionen während der Entstehung des senkrechten Bogens den sicheren Beweis. Es bedarf keiner besonderen mathematischen Darlegung, um einzusehen, dafs von Seiten der Rectipetalität, wenn die zweite Krümmung in verticaler Ebene entstanden ist, die horizontale vollständig beseitigt sein muß. Wäre dies

---

<sup>1)</sup> H. Vöchting, *Bewegungen der Blüthen und Früchte*. Bonn 1882. S. 182.



nicht der Fall, so würde die Schwerkraft unter den Ambronn'schen Bedingungen auf gekrümmte Organe wirken und nothwendig zunächst scheinbare antidrome Torsionen zur Folge haben müssen.

Indem wir von einer eingehenden Schilderung der succesiven Formveränderungen gekrümmter Organe Abstand nehmen, sollen nur einige Beobachtungen registrirt werden, aus welchen die Thätigkeit der Rectipetalität und ihre Bedeutung für die schließliche Form der Sprosse besonders klar hervorgeht. In erster Linie kommt es natürlich darauf an, die Veränderungen festzustellen, welche die horizontale Krümmung erleidet, bevor von der zweiten, verticalen etwas wahrzunehmen ist. Zu diesem Zwecke wurde in den einzelnen Versuchen in gleicher Ebene mit der vorhandenen Krümmung eine Glasnadel quer durch den Sproß geschoben, und zwar unterhalb der Krümmung in dem bereits ausgewachsenen Theile des Sprosses (*a b* in Fig. 7, 8 und 11 Taf. I). Nachdem sodann die gekrümmten Sprosse so auf Cartonpapier gelegt waren, daß sich die fragliche Glasnadel mit einer auf dem Papier gezogenen Linie deckte (*a b* Fig. 7, 8 und 11), liefs sich die Gestalt des Bogens direct mit dem Bleistift nach dem Objecte abzeichnen. Bei den folgenden Messungen brauchte man natürlich nur die Glasnadel mit der Linie in Deckung zu bringen, um sofort zu sehen, ob sich der Bogen inzwischen geändert hatte oder nicht. In all' diesen Versuchen konnte eine anfängliche Zunahme in der Krümmung des horizontal gelegten Bogens mit Sicherheit nicht constatirt werden; daraus folgt selbstverständlich nicht, daß die Schwerkraft keine Nachwirkung besitzt, sondern nur, daß diese nicht groß genug ist, um die gleichzeitig in entgegengesetztem Sinne wirkende Rectipetalität zu überwinden.

An lebhaft wachsenden Pflanzen bleibt der von der Schwerkraft gebildete Bogen in horizontaler Lage nur eine verhältnißmäßig kurze Zeit — etwa 15 bis 30 Minuten — unverändert; dann tritt eine deutlich nachweisbare Verflachung ein, ein Beweis, daß die Nachwirkung der Schwerkraft nicht mehr stark genug ist, um der in derselben Ebene wirksamen Rectipetalität das Gleichgewicht zu halten. Hierbei ist die Thatsache von Interesse, daß die Geradestreckung in der oberen Region der Sprosse beginnt, um von hier aus basipetal fortzuschreiten, wie dies an ein paar Beispielen kurz gezeigt werden mag. Der in Fig. 7 Taf. I wiedergegebene Sproß von *Phaseolus multiflorus* zeigte bei der Horizontallegung die Form



von  $cf$ , eine Stunde später die Form von  $cg$  und nach einer weiteren Stunde die Gestalt von  $ch$ . Wie man sieht, hat die Rectipetalität in der angegebenen Zeit die Krümmung nur in der Region  $fd$  beeinflusst,  $cd$  ist unverändert geblieben. Ähnliches zeigen die Figuren 8 und 11, in welchen  $cf$  die ursprüngliche Form des Bogens angiebt, während  $ch$  die Lage desselben nach etwa 3 Stunden repräsentirt.

Wenn die zweite, verticale Krümmung sich zu bilden beginnt, haben besonders lebhaft wachsende Sprosse in der oberen Region vermöge ihrer Rectipetalität zuweilen schon eine ziemlich gerade Form angenommen, so die in Fig. 7 und 11 wiedergegebenen Beispiele. Die verticale Krümmung trat hier, wie in verschiedenen anderen Fällen, erst in die Erscheinung, als die Sprosse die Lage von  $ch$  angenommen hatten. Wie man sieht, erstreckt sich die horizontale Krümmung nur noch auf die Region  $dc$ , während  $dh$  bereits eine annähernd gerade Form zeigt. Da die Entwicklung der verticalen Krümmung in Übereinstimmung mit der Rectipetalität in basipetaler Richtung fortschreitet, so zeigen die Sprosse in manchen Fällen anfänglich zwei ziemlich scharf von einander getrennte Krümmungen, eine verticale in  $dh$  und eine horizontale in  $cd$ . Wenn nun die zur verticalen Krümmung führenden Wachstumsprocesse auf tiefere resp. ältere Regionen ( $cd$ ) übergreifen, hat auch hier die Rectipetalität die horizontale Krümmung so ziemlich beseitigt. Es kommt also vor, daß die verticale Krümmung in ihrer Entwicklung der in horizontaler Ebene thätigen Rectipetalität gewissermaßen Schritt für Schritt folgt. Wo dies der Fall, ist von vornherein die Bildung von Torsionen ausgeschlossen, denn die Schwerkraft wirkt ja nicht mehr auf bogenförmige, sondern auf gerade Organe.

Nun aber zeigen die Bewegungen nicht immer den soeben skizzirten Verlauf. In vielen Fällen machen sich die Anfangsstadien der verticalen Krümmung bereits bemerkbar, bevor die horizontale durch die Rectipetalität beseitigt ist. Rectipetalität und Schwerkraft fallen in ihrer Wirkung zeitlich und räumlich zusammen, ohne dadurch nach unsern Beobachtungen an den hier in Frage stehenden Verhältnissen etwas zu ändern. Auch bei dieser Art des Zusammenwirkens jener Kräfte bleiben die Sprosse in allen Abschnitten der Bewegung ohne wahrnehmbare Torsion; an die Stelle des horizontalen Bogens ist schließlichsch ein verticaler getreten, an welchem irgendwelche Marken ziemlich genau ihre ursprüngliche Stellung zu einander beibehalten haben.



Im Grunde genommen ist etwas Anderes auch kaum zu erwarten, denn ob man die fraglichen Kräfte nach einander oder gleichzeitig wirken läßt, ist für das schließliche Ergebniss ohne Belang.

Ohne auf specielle Fälle einzugehen, wird es genügen, wenn wir die Bewegungen bogenförmiger Organe bei der hervorgehobenen Art des Zusammenwirkens von Rectipetalität und Schwerkraft im Allgemeinen an der schematisirten Zeichnung in Fig. 5 Taf. I kurz erläutern. Zerlegt man das in dieser Figur durch die punktirte Linie angedeutete halbkreisförmige Sproßsende in die vier geraden Abschnitte 1, 2, 3 und 4, so bildet jedes vorausgehende Sproßstück mit der Verlängerung des nächstfolgenden einen Winkel ( $\alpha$ ,  $\beta$  u. s. w.), der durch die basipetal fortschreitende Wirkung der Rectipetalität beseitigt wird. Zunächst verschwindet die horizontale Krümmung in der oberen resp. jüngsten Sproßregion, indem sich 1 in die Verlängerung von 2 stellt. Damit ist die selbständige Bewegung in der Region 1 resp. 1' abgeschlossen, weil ja hier die gerade Form erreicht ist. Das Sproßstück 1' wird nur noch passiv, zunächst von dem gleichfalls sich gerade streckenden Bogenstück 2, in horizontaler Ebene rückwärts bewegt. Indem auch 2 die gerade Form annimmt, stellt sich 1' + 2 in die Verlängerung von 3; der Bogen wird nunmehr in seiner Lage und Form durch die Abschnitte 1', 2', 3 und 4 repräsentirt. In dieser Weise wird die horizontale Krümmung durch die Rectipetalität successive aufgelöst, so daß das obere Sproßsende (1', 2', 3', 4') schliesslich die gerade Verlängerung des ausgewachsenen und daher ungekrümmten basalen Sproßtheiles 5 bildet.

Nun aber handelt es sich hier um eine gleichzeitige Wirkung der Rectipetalität und einer in verticaler Ebene krümmenden Kraft. Da nach unsern Beobachtungen mit der Ausbildung des verticalen Bogens keine Torsionen verbunden sind, so muß, wie schon hervorgehoben, angenommen werden, daß die horizontale Krümmung ziemlich vollständig beseitigt ist, sobald die verticale vollendet. Während die Rectipetalität die im horizontalen Bogen gegebene Schwerkraftwirkung rückgängig macht resp. vernichtet, wird von Seiten der Schwerkraft eine gleich große Wirkung in verticaler Ebene erzielt. Denn der verticale Bogen stimmt in seinen Formverhältnissen ziemlich genau mit dem vorher vorhandenen, horizontalen überein. Unter diesen Bedingungen hat die verticale Kraft, sobald durch die Rectipetalität der horizontale Winkel zwischen 1 und der Ver-



längerung von 2 beseitigt ist, einen gleich großen Winkel zwischen  $1'$  und 2 in verticaler Ebene hergestellt. Dasselbe gilt von dem Winkel zwischen  $1' + 2$  und der Verlängerung von 3 u. s. w. Wie man ohne Weiteres einsieht, muß unter diesen Umständen während des allmählichen Verschwindens der horizontalen Krümmung eine solche von denselben Formverhältnissen in verticaler Ebene zur Ausbildung gelangen; es ist ferner ohne besondere Auseinandersetzung einleuchtend, daß hierbei weder scheinbare antidrome, noch reelle homodrome Torsionen entstehen können, denn mit der vorliegenden Combination von Rectipetalität und Schwerkraft kann ja nichts Anderes erzielt werden, als wenn sich das in horizontaler Ebene gekrümmte Organ zunächst gerade streckt, um darauf erst die verticale Krümmung zu bilden.

Man kann die hier in Frage stehenden Bewegungen der Wirklichkeit ziemlich genau entsprechend mit einem aus Holz oder anderem Material hergestellten Bogen nachahmen, wenn man diesen in einzelne Querabschnitte zerlegt, die sich durch Charniere gegen einander bewegen lassen. Einen solchen Bogen zeigt Fig. 14, Taf. I. Es fragt sich nur, wie die Charniere an dem Bogen anzubringen sind, um dessen Bewegungen mit denjenigen bogenförmiger Sprosse in Übereinstimmung zu bringen. Darüber giebt eine Betrachtung des Bogenquerschnitts in Fig. 6 sofort den erforderlichen Aufschluß. Das Rechteck ist selbstverständlich nur der Einfachheit wegen gewählt; die Querschnittsform kann eine beliebige andere sein, ohne daß deshalb die durch die Charniere vermittelte Bewegung eine Änderung erfährt. An dem Querschnitt in Fig. 6 repräsentiren  $ab$  und  $dc$  die beiden Flanken ( $ab$  die untere und  $dc$  die obere Flanke), während  $ad$  der Convexseite und  $bc$  der Concavseite des Bogens entspricht. Dieser steht unter der Einwirkung zweier Kräfte, von denen die eine denselben in verticaler Ebene (in der Richtung der Pfeile bei  $\alpha$ ) zu krümmen sucht, während die andere in horizontaler Ebene (in der Richtung der Pfeile bei  $\beta$ ) wirkt. Würde die verticale Kraft ( $\alpha$ ) allein zur Wirkung gelangen, so würden die Charniere der oberen Bogenflanke entlang in horizontaler Ebene anzubringen sein. Läßt man nun die Charniere spielen, während man den Bogen an einem Ende festhält, so sind die Formveränderungen des Bogens, wie Ambronn gezeigt hat, ohne scheinbare antidrome Torsion nicht möglich. Würde die Rectipetalität ( $\beta$ ) allein wirken, so müßten die Charniere der Convexseite entlang in verticaler Ebene an dem Bogen befestigt werden.



Dieser würde unter diesen Umständen allmählich die gerade Form annehmen, ohne Torsionen zu erfahren. Läßt man nun die in verticaler und horizontaler Ebene thätigen Kräfte gleichzeitig auf den Bogen einwirken, so sind die Charniere nach dem Parallelogramm der Kräfte unter einer Neigung von  $45^\circ$  zum Horizont, und zwar an der von der oberen Flanke ( $d c$ ) und der Convexseite ( $a d$ ) gebildeten Kante, anzubringen. Zu diesem Zwecke empfiehlt es sich, die fragliche Kante senkrecht zur Diagonale  $b d$  abzufachen, was an unserem Bogen bis zur Linie  $ef$  geschehen ist.

Hält man nun einen so construirten Bogen an einem Ende fest, während man vom anderen Ende aus die einzelnen Querabschnitte successive bis zur jedesmaligen Beseitigung der horizontalen Krümmung (wie an Fig. 5 gezeigt) gegeneinander bewegt, so überzeugt man sich sofort, daß die hierbei stattfindenden Formveränderungen des Bogens ziemlich genau denjenigen entsprechen, welche bogenförmig gekrümmte Sprosse unter der gleichzeitigen Einwirkung von Rectipetalität und Schwerkraft erfahren. Bewegt man Glied 1 (Fig. 14) so weit, daß in horizontaler Ebene der Winkel zwischen ihm und der Verlängerung von 2 verschwunden, so ist, wie das Modell direct zeigt, ein gleich großer Winkel zwischen den beiden Gliedern in verticaler Ebene entstanden. Befestigt man in dieser Lage 1 mit 2 unbeweglich, und läßt darauf dieselbe Charnierbewegung zwischen 2 und 3 u. s. w. stattfinden, so entsteht allmählich an Stelle des horizontalen Bogens ein gleichgestalteter verticaler ohne Torsion, nur mit dem schon an Fig. 12 demonstirten Unterschiede, daß die Concav- und Convexseite des horizontalen Bogens den Flanken des verticalen entsprechen.

Daß in der Natur die Bewegungen nicht genau mit der hier demonstirten Regelmäßigkeit erfolgen, bedarf wohl kaum einer Bemerkung. Das Parallelogramm der Kräfte, welches der vorstehenden Betrachtung zu Grunde liegt, gilt immer nur für die Bewegung eines einzelnen Charnieres resp. eines einzelnen Bogenstückes. Daher muß der Winkel beispielsweise zwischen dem Bogenstück 1 und der Verlängerung von 2 (Fig. 14) beseitigt sein, wenn das nächstfolgende Charnier zwischen 2 und 3 in Thätigkeit tritt. Beginnt hier die Bewegung schon in einem früheren Stadium, so ist damit, worüber man sich am einfachsten direct am Modell orientirt, eine wenn auch geringe Schiefstellung der Längsseiten des Bogenstückes 1 in antidromer Richtung verbunden. Derartige seitliche Verschiebungen mögen auch an bogenförmigen Sprossen während der Aus-



bildung der zweiten Krümmung vorkommen; immerhin sind sie so gering, daß sie sich mit Sicherheit nicht beobachten lassen. Auch sind sie nur vorübergehender Natur und daher auf die schließliche Beschaffenheit des senkrechten Bogens ohne Einfluß; denn solange noch Wachsthum stattfindet, beseitigt die Rectipetalität früher oder später jede von der Schwerkraft erzielte Wirkung, die nicht in die Verticalebene fällt. Im Allgemeinen entsprechen daher die an dem künstlichen Modell veranschaulichten Bewegungen denjenigen gekrümmter Sprosse unter den hier in Frage stehenden Bedingungen, um so mehr, als auch, wie wir gesehen haben, an den Sprossen die Kräfte nicht gleichzeitig auf die ganze Länge des Bogens, sondern in basipetaler Richtung fortschreitend wirken.

Zur Vereinfachung der Darstellung haben wir im Vorstehenden kurzweg von einer in verticaler Ebene wirkenden Kraft gesprochen und dieselbe der in horizontaler Ebene thätigen Rectipetalität gleich gesetzt. In Wirklichkeit sind in der Verticalebene zwei Kräfte thätig, die Schwerkraft und die Rectipetalität, welche letztere von der ersteren überwunden werden muß. Nur die Differenz der von diesen Kräften erzielten Leistungen besitzt dieselbe Gröfse wie die Leistung der horizontalen Rectipetalität. Bezeichnet man die von der Schwerkraft in der verticalen Ebene ausgelöste Arbeitsleistung mit  $s$ , die Leistung der in gleicher Ebene thätigen Rectipetalität mit  $r$  und diejenige der horizontalen Rectipetalität mit  $r'$ , so ist demnach  $s - r = r'$ . Da wir nun auf Grund unserer Beobachtungen annehmen dürfen, daß  $r = r'$  ist, so muß die während der Ausbildung des zweiten, verticalen Bogens von der Schwerkraft erzielte Leistung gleich  $2r$ , d. h. doppelt so groß sein, als die gleichzeitige Leistung der Rectipetalität. Daß jene größer sein muß als diese, folgt übrigens schon aus der That- sache, daß die Sprosse stets in die lothrechte Lage übergeführt werden.

Man wird hier vielleicht den Einwand erheben, daß sich das obige, an radiär gebauten Organen gewonnene Ergebniss nicht ohne Weiteres auf dorsiventrale Blüthen und Blätter übertragen lasse, so lange nicht bewiesen, daß dieselben in gleicher Weise, wie die vegetativen Sprosse, der Einwirkung der Rectipetalität unterliegen. Daß die letztere auch an Pflanzentheilen, die Orientirungstorsionen ausführen, vorkommt, geht aus den Untersuchungen der vorausgehenden Capitel zur Genüge hervor; es sei hier nur an die sich tordirenden Sprofsinternodien vieler Pflanzen erinnert. Da nun rectipetale und curvipetale Organe in der Ausführung ihrer Orientirungstorsionen voll-



kommen mit einander übereinstimmen, so läßt sich hieraus schon mit ziemlicher Sicherheit die Folgerung ziehen, daß die Drehungen überall auch in derselben Weise zu stande kommen, nämlich durch eine unmittelbare Einwirkung des Lichtes oder der Schwerkraft. Übrigens wird der obige Einwand schon durch die auf Seite 95 hervorgehobenen Thatsachen widerlegt, besonders durch die Beobachtung, wonach die Torsionen von der Lage der Krümmungsebene zur Angriffsrichtung der Kraft unabhängig sind.

Im Vorstehenden hat in erster Linie nur das Hauptergebnis aller Versuche Berücksichtigung gefunden; die Schilderung sonstiger Einzelheiten wäre nach Lage der Dinge überflüssig gewesen. Was z. B. die Zeit betrifft, die erforderlich ist, bis unter dem Zusammenwirken von Rectipetalität und Schwerkraft an Stelle des horizontalen ein verticaler Bogen entsteht, so ist dieselbe natürlich in erster Linie von der Wachstumsintensität der Versuchsobjecte abhängig und daher nicht nur bei verschiedenen Pflanzenarten, sondern auch bei den einzelnen Individuen derselben Art ungleich. An lebhaft wachsenden Sprossen von *Helianthus*, *Phaseolus*, *Acroclinium* u. s. w., die in horizontaler Lage der Einwirkung der Schwerkraft unterliegen, entsteht eine ausgesprochene Krümmung innerhalb 3 bis 6 Stunden; dreht man hierauf diese Sprosse um  $90^\circ$ , so ist in weiteren 3 bis 6 Stunden die horizontale Krümmung gänzlich verschwunden und dafür eine verticale entstanden. Läßt man die Schwerkraft längere Zeit, etwa 24 Stunden, einwirken, so wird bei einer Horizontallegung des Bogens die Krümmung nicht vollständig beseitigt, weil inzwischen das Längenwachstum auf jüngere Sprossregionen übergegangen ist. Die Rectipetalität kann in Übereinstimmung mit der Schwerkraft nur so lange wirken als noch Wachstum stattfindet. Diese und andere Einzelheiten sind so selbstverständlich, daß sie keiner weiteren Auseinandersetzung bedürfen.

Erwähnt sei nur noch, daß sich unter unserem Versuchsmaterial auch eine windende Pflanze, *Phaseolus*, befand. Diese kann zu den vorliegenden Versuchen nur in jugendlichen Stadien benutzt werden, so lange dieselbe noch keine Neigung zum Winden zeigt. Sobald die Sprosse länger werden und nicht winden, erhalten dieselben bekanntlich aus rein inneren Gründen homodrome Drehungen, die es natürlich unmöglich machen, die Wirkung äußerer Richtkräfte klar zu überschauen.



### Schluss.

Da unsere Untersuchungsergebnisse in ziemlich übersichtlicher Gruppierung auf besondere Capitel vertheilt sind, so glauben wir von einer kurzen Recapitulirung derselben am Schluss dieser Abhandlung Abstand nehmen zu können. Das Hauptergebniss, um dies nochmals hervorzuheben, besteht darin, dass sowohl die Schwerkraft als auch das Licht an Organen, die Orientirungstorsionen ausführen, nicht nur krümmend, sondern auch direct tordirend zu wirken im stande ist. Es bleibt nur noch die Frage zu beantworten, ob dieses Ergebniss für sämtliche Orientirungstorsionen oder nur für eine Reihe von Fällen Gültigkeit beanspruchen kann. Wenn auch für die untersuchten Blüthen, Blätter und Sprossinternodien gezeigt wurde, dass ihre Orientirungstorsionen stets von denselben Kräften in derselben Weise bewirkt werden, so ist damit die Frage nach der Generalisirungsfähigkeit dieses Ergebnisses noch nicht erledigt. Denn unsere Untersuchungen liegen auf einem Gebiete der Physiologie, auf welchem man aus den gleichen äusseren Erscheinungen nicht ohne Weiteres auf die gleichen Ursachen schliessen kann; speciell Torsionen können in verschiedener Weise zu stande kommen.

Gleichwohl kann es nicht zweifelhaft sein, wie die aufgeworfene Frage zu beantworten ist. Alle Orientirungsbewegungen beruhen auf Krümmungen und Torsionen. Nun ist im Vorausgehenden nicht blos an künstlichen Modellen und durch directe Versuche an wachsenden Pflanzentheilen, sondern ausserdem auch noch theoretisch in allgemeingültiger Weise der Beweis geliefert worden, dass aus der Combination von Krümmungen niemals Drehungen resultiren können; darum können zur Erklärung der Orientirungstorsionen Krümmungen irgend welcher Art nicht herangezogen werden. Wie ferner im letzten Capitel gezeigt wurde, besitzen die von Ambronn hervorgehobenen Momente für den vorliegenden Gegenstand keine Bedeutung. Dasselbe gilt von dem Eigengewicht der Blätter und Blüthen; dasselbe mag hier und da für das Zustandekommen und den Verlauf der Torsion eine gewisse Rolle spielen; im Allgemeinen aber kann es als feststehende Thatsache betrachtet werden, dass die Orientirungsbewegungen durch active Wachsthumsvorgänge vermittelt werden, welche die entgegengesetzte Wirkung des Eigengewichts zu überwinden vermögen. Wie wir endlich gesehen haben, sind auch in der inneren



Organisation der hierher gehörigen Organe keinerlei Factoren gegeben, die Torsionen bedingen, weil diese sonst auch auftreten müßten, wenn man die einseitige Wirkung äußerer Richtkräfte aufhebt.

Nach alledem läßt sich allgemeingültig behaupten, daßs sämtliche auf Torsion beruhende Bewegungen, welche wachsende Pflanzentheile zur Erzielung einer bestimmten Orientirung zum Erdradius, zum einfallenden Licht oder zur Tragaxe ausführen, unter dem unmittelbaren Einfluß des Lichtes oder der Schwerkraft zu stande kommen, indem von diesen Kräften tordirend wirkende Wachsthumsvorgänge ausgelöst werden. Daßs von dem Licht diese Wirkung in manchen Fällen nur erzielt werden kann, wenn die Organe gleichzeitig auch unter dem Einfluß der Schwerkraft stehen, ist für das mechanische Zustandekommen der Torsion ohne Belang.



## Figurenerklärung.

## Tafel I.

Sämmtliche Figuren auf Taf. I sind nur an der Hand des Textes verständlich.

Die Figuren 1, 2, 3, 4, 9 und 13 gehören zum Capitel I, p. 14, die Figuren 6, 7, 8, 10, 11, 12 und 14 zum Capitel VIII, p. 93. — Fig. 1, 2, 3 und 4, p. 18. — Fig. 5, p. 102. — Fig. 6, p. 103. — Fig. 7 und 8, p. 100. — Fig. 9, p. 17. — Fig. 10, p. 95. — Fig. 11, p. 100. — Fig. 12, p. 98. — Fig. 13, p. 15. — Fig. 14, p. 103.

## Tafel II.

Fig. 1, siehe Text p. 91. An dem ziemlich senkrecht gewachsenen Sproß *a b* haben die Blätter unter einseitiger, horizontaler Beleuchtung durch bestimmte Internodialdrehung eine zweizeilige Anordnung an der rechten und linken Sproßseite erhalten. Die aus den Achseln dieser Blätter hervorgegangenen Zweige *c, d, e* und *f* sind ziemlich horizontal gerichtet; ihre Blätter haben gleichfalls in Folge einseitiger Beleuchtung eine zweizeilige Anordnung, jedoch an der Ober- und Unterseite der Zweige, erhalten.

Fig. 2. *Wistaria*. Ein an inverser Sproßsaxe um  $180^\circ$  tordirtes Blatt. Die in der basalen Region *x* sichtbare Torsion nahm in *a* ihren Anfang, um von hier aus die Mittelrippe in ihrer ganzen Länge zu durchlaufen.

Fig. 3. Junges Sproßsende von *Ginkgo biloba*. Die Drehung der Blattstiele beginnt dicht unterhalb der Spreite, um von hier aus basipetal weiter fortzuschreiten.

Fig. 4. *Wistaria*. Ein an inverser Sproßsaxe geotropisch aufwärts gekrümmtes Blatt. Die Drehung um  $180^\circ$  erfolgt in dieser senkrechten Stellung des Blattes.

Fig. 5. Ein fast senkrecht abwärts gerichtetes Blatt der Traueresche zur Demonstration des Torsionsverlaufes bei gefiederten Blättern; siehe p. 35 ff.

Fig. 6. *Wistaria*. Ein an inverser Sproßsaxe geotropisch aufwärts gekrümmtes Blatt, dessen Torsion um  $180^\circ$  in dieser schräg aufwärts gerichteten Stellung erfolgt ist.

Fig. 7. *Alstroemeria*. Der obere Theil eines Sprosses mit  $180^\circ$  tordirten Blättern.

Fig. 8, 9 und 10. *Aconitum*-Blüthen zur Demonstration der Orientirungsbewegungen der einzelnen Blüthen gegen die invers gerichtete Spindel. Nähere Erläuterung im Capitel II und III.

Fig. 11 und 12 siehe p. 29.



## Tafel III.

Fig. 1, 2, 3 und 4. Durch diese Figuren sollen die Bewegungen der primordialen Blätter von *Soja* und *Phaseolus* unter einseitiger, senkrecht zur Insertionsebene erfolgender Beleuchtung demonstriert werden. In Fig. 3 standen die Blätter unter gleichzeitiger Einwirkung der Schwerkraft; in Fig. 2 und 4 war die einseitige Schwerkraftwirkung aufgehoben. Näheres siehe p. 82 ff.

Fig. 5 und 7 siehe p. 87.

Fig. 6. Ein mit einer Blüthe versehenes Sproßstück von *Viola tricolor*. Text p. 74.

Fig. 8. Ein in horizontaler Lage von oben beleuchteter Sproß von *Ginkgo biloba*. Die in der basalen Region der Blätter *a* und *b* sichtbare Drehung begann im oberen Theil der Stiele, der jetzt untordirt ist.

Fig. 9, 10, 11, 12 und 13. Blüten von *V. tricolor*. Siehe Text p. 74 ff.

Fig. 9. Ein Sproßstück mit einer Blüthe, deren Stiel während der Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung an der Dorsalseite beleuchtet wurde; p. 74.

Fig. 10. Sproßpartie mit drei Blüten zur Demonstration der fixen Lichtlage. Das Licht fiel horizontal, senkrecht zur Vorderseite der Blüten ein. *b* hat von Hause aus die fixe Lichtlage, während zur Erreichung dieser *a* eine Drehung von  $90^\circ$  und *c* eine Drehung von  $180^\circ$  ausführen mußte; p. 72.

Fig. 11. Ein Sproßstück mit einer Blüthe, deren Stiel in der Region *a b* um  $180^\circ$  gedreht ist; p. 72.

Fig. 12. Eine noch unentfaltete Blüthe, deren Stiel während der Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung an einer Flanke beleuchtet war; p. 75.

Fig. 13. Eine junge Blüthe, die während der Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung an der Vorderseite das Licht empfing; p. 75.

Fig. 14. *Acacia lophanta*. Ein Blatt, das während der Rotation auf dem Klinostaten an der Rückenseite beleuchtet wurde. Über die stattgefundenen Bewegungen siehe Text p. 89.



## Inhalt.

### Einleitung.

	Seite
Feststellung der zu lösenden Fragen . . . . .	4
Die Orientierungstorsionen wachsender Organe verglichen mit den Drehungen ausgewachsener, hygroskopischer Pflanzentheile . . . . .	4
Verschiedenheit der Torsionsursachen bei wachsenden und ausgewachsenen Pflanzentheilen . . . . .	5
Die Torsionsrichtung hygroskopischer Pflanzenorgane ist im Gegensatz zu den Orientierungstorsionen eine unabänderliche . . . . .	5
Die Torsionsursachen können bei wachsenden Pflanzentheilen nicht in inneren Organisationsverhältnissen liegen, müssen vielmehr unter dem Einfluss äußerer Kräfte stets neu geschaffen werden . . . . .	6
Die bisherigen Ansichten über das Zustandekommen der Orientierungstorsionen . . .	7
Kritik der Noll'schen Untersuchungen über die Orientierungsbewegungen zygomorpher Blüten . . . . .	9

I. Zur Theorie der Torsionen. Kann durch Combination zweier oder mehrerer Kräfte, von denen jede für sich nur krümmend in einer Ebene wirkt, eine Torsion entstehen? . . . . .	14
--	----

Die Anschauungen Ambronn's über das Zustandekommen »heliotropischer und geotropischer Torsionen« . . . . .	14
Wiederholung der Ambronn'schen Versuche . . . . .	15
Ein Organ, an dem verschiedene Längszonen mit ungleichem Ausdehnungs- oder Contractionsbestreben gegeben sind, erfährt niemals eine Torsion, sondern immer nur eine Krümmung in einer Ebene . . . . .	16
Experimenteller Beweis des vorstehenden Satzes . . . . .	16
Mathematische Begründung der experimentellen Ergebnisse . . . . .	17
Directe Versuche an pflanzlichen Objecten . . . . .	19



	Seite
II. Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen der Orientierungstorsionen zu den gleichzeitig auftretenden Krümmungen	20
Untersuchungsobjecte und Art der Versuchsanstellung . . . . .	20
Die Blütenbewegungen an invers gehaltener Spindel . . . . .	21
Lage und Form der geotropischen Aufwärtskrümmung . . . . .	21
Die Auswärtsbewegung und ihre Beziehung zu der geotropischen Krümmung . . . .	22
Zwischen den Wachsthumsvorgängen, welche die geotropische Aufwärtskrümmung bedingen, und denjenigen, aus welchen die Orientierungsbewegung der Blüthe gegen die Tragaxe resultirt, bestehen keinerlei Beziehungen . . . . .	23
Auswärtsbewegung der Blüten an geraden Stielen . . . . .	24
Nichtexistenz der von Noll angenommenen Lateralkrümmung . . . . .	25
Das Zustandekommen der Auswärtsbewegung an bogenförmig gekrümmten Organen. Äußerer Charakter der Bewegung . . . . .	27
Das Herausrücken der Blüthe aus der Medianebene (Lateralebewegung Noll's) und die Ursache dieser Erscheinung . . . . .	28
Verhinderung der Krümmung während der Auswärtsbewegung in Versuchen an <i>Aconitum Lycoctonum</i> . . . . .	29
Die Drehungen sind von der Richtung der Blütenstiele zum Erdradius unabhängig .	31
III. Über den äußeren Verlauf der Torsion . . . . .	31
Die Torsionen beginnen stets im oberen Theil der die Orientierungsbewegung ausführenden Organe, um von da aus basipetal weiter fortzuschreiten . . . . .	32
An längeren Stielen gelangt die Drehung mit dem Einrücken der Blüten und Blattspreiten in die normale Lage nicht zum Stillstand . . . . .	33
In dem Maße, als die Torsion den zur normalen Orientierung der Blüten und Blattspreiten erforderlichen Werth basalwärts überschreitet, wird sie im oberen Theil der sich tordirenden Organe wieder aufgelöst . . . . .	33
Schilderung des Torsionsverlaufs an einzelnen Beispielen . . . . .	34
Bei gefiederten Blättern durchläuft die Torsion die ganze Mittelrippe, um in der basalen, fiederblattlosen Region des Stieles stehen zu bleiben . . . . .	36
Torsionsgröße . . . . .	37
Allgemeine Verbreitung der besprochenen Erscheinungen . . . . .	37
Bewegungen der Blätter und Blüten im Raum während der Ausführung der Torsion. Schraubenlinige Windungen . . . . .	38
IV. Über die Ursachen der Orientierungstorsion . . . . .	39
Feststellung der Kräfte, deren Wirkung zur Erzielung von Torsionen nothwendig ist	39
Nach Ausschluss äußerer Richtkräfte zeigen die Organe wohl Krümmungen, niemals aber Torsionen . . . . .	40
Allgemeine Feststellung der Torsionsursachen . . . . .	41
Die zur Torsion führenden Wachsthumsvorgänge sind activer Natur . . . . .	42
Die Torsionen entstehen unter der directen Einwirkung des Lichtes und der Schwerkraft	42
Neben der krümmenden Wirkung des Lichtes und der Schwerkraft giebt es eine andere, aus welcher die Orientierungstorsionen hervorgehen; geotropische Torsionen . .	43



	Seite
V. Die Bedeutung der Schwerkraft für das Zustandekommen der Orientirungstorsionen . . . . .	44
Die Bewegungen der Blätter bei Ausschluss einseitiger Beleuchtung . . . . .	45
Die Bewegungen der Blätter und Blüthen auf dem Klinostaten . . . . .	46
Bedeutung der Schwerkraft für die Orientirungstorsionen der Blüthen . . . . .	46
Echte geotropische Torsionen. Geotortismus . . . . .	47
Der Geotortismus ist keine Theilerscheinung des Transversalgeotropismus . . . . .	48
Krümmungen und Drehungen bleiben unabhängig von der schließlichen Lage der Organe streng auseinander zu haltende Erscheinungen . . . . .	48
Die transversale Lage wird in der Mehrzahl der Fälle nicht durch Axendrehungen erreicht . . . . .	49
Die Bedeutung innerer Wachstumsursachen für das Zustandekommen der Orientirungstorsionen . . . . .	50
Kritik der Noll'schen Verstümmelungsversuche . . . . .	50
Erklärung der Erscheinungen, die nach bestimmten an der Pflanze vorgenommenen Operationen auftreten . . . . .	52
Zweck der Orientirungsbewegung . . . . .	53
Zusammenfassung der gewonnenen Ergebnisse . . . . .	56
VI. Bemerkungen zur Mechanik der Orientirungstorsionen . . . . .	57
Eine Torsion kann in verschiedener Weise zustande kommen . . . . .	57
Hervorhebung der Momente, die für die Klarlegung der Torsionsmechanik wachsender Organe in Frage kommen . . . . .	58
Zur Erzielung einer Torsion muß unter dem Einfluß der Schwerkraft das Wachsthum in einer zur Längsaxe schiefen Richtung, entweder des ganzen Organs oder der einzelnen Zellen, gefördert oder herabgesetzt werden . . . . .	58
Das mechanische Zustandekommen der Orientirungstorsionen durch ein bestimmtes Membranwachsthum der einzelnen Zellen . . . . .	59
Die Beziehungen des lebenden Protoplasmas zu diesem Wachsthum . . . . .	59
Das Protoplasma allein kann keine Torsion verursachen . . . . .	60
Die Bedeutung des dorsiventralen Baues der Organe für das Zustandekommen der Torsionen . . . . .	61
Die Reizempfänglichkeit des Protoplasmas gegenüber der Schwerkraft ist möglicher Weise auf bestimmte Zellen beschränkt . . . . .	62
VII. Die Bedeutung des Lichtes für das Zustandekommen und den Verlauf der Orientirungstorsionen bei einseitiger Beleuchtung der Organe . . . . .	62
Die Bedeutung der bisherigen Versuchsergebnisse für die Erklärung der unter einseitiger Beleuchtung der Organe eintretenden Orientirungsbewegungen . . . . .	63
Bei Einnahme einer Lichtlage bestimmt stets das Licht allein die Richtung und die Größe der Torsion . . . . .	63
Kritik der bisherigen Anschauungen . . . . .	64
Während der Ausführung der Torsion zur Einnahme einer bestimmten Lichtlage stehen die Organe häufig unter der entgegengesetzt drehenden Wirkung der Schwerkraft . . . . .	65



	Seite
Manche Pflanzen zeigen sowohl unter der alleinigen Einwirkung der Schwerkraft als auch unter gleichzeitigem Einfluß des Lichtes stets dieselbe Torsionsgröße. Diese ist unabhängig von der gleichsinnigen oder ungleichsinnigen Wirkung der beiden Richtkräfte . . . . .	66
Hervorhebung der Momente, die für die Erklärung der bei einseitiger Beleuchtung auftretenden Torsionen in Frage kommen . . . . .	66
Art der Versuchsanstellung und Beschreibung der benutzten Apparate . . . . .	69
1. Versuche mit zygomorphen Blüten . . . . .	71
Die Blüten von <i>Viola</i> nehmen eine fixe Lichtlage ein durch bestimmte Drehungen ihrer Stiele . . . . .	71
Die morphologischen Verhältnisse von <i>V. tricolor</i> und <i>altaica</i> . . . . .	72
Bewegungen der Blüten bei directer Besonnung . . . . .	73
Verhalten der Blüten auf dem Klinostaten . . . . .	74
Die Bedeutung der epinastischen und heliotropischen Krümmungen . . . . .	74
Blüthenstieldrehungen auf dem Klinostaten . . . . .	76
Die Abhängigkeit der Orientierungstorsionen von der alleinigen Wirkung des Lichtes; heliogene Drehungen . . . . .	77
Heliotropische Krümmungen und Drehungen stehen in keiner ursächlichen Beziehung zu einander . . . . .	78
Verbreitung der heliogenen Drehungen unter den Blüten . . . . .	79
Ursache der hakenförmigen Abwärtskrümmung im oberen Theil der Blütenstiele . .	80
2. Versuche mit dorsiventralen Blättern . . . . .	81
Untersuchungen anderer Autoren . . . . .	81
Versuche mit <i>Soja</i> und <i>Phaseolus</i> . . . . .	82
Die bei einseitiger Beleuchtung eintretenden Blattbewegungen sind unter dem gleichzeitigen Einfluß der Schwerkraft andere als auf dem Klinostaten . . . . .	84
Ausbleiben der Torsionen auf dem Klinostaten . . . . .	85
Eintreten der Lichtlage auf dem Klinostaten . . . . .	85
Erklärung der gemachten Beobachtungen . . . . .	85
Beziehungen zwischen Licht- und Schwerkraftwirkung . . . . .	86
Von Seiten des Lichtes werden tordirend wirkende Wachsthumsvorgänge ausgelöst .	86
Verhalten der Pflanzen mit polsterlosen Blättern . . . . .	87
Abweichendes Verhalten von <i>Alstroemeria</i> . . . . .	90
Verbreitung der heliogenen Drehungen unter den vegetativen Organen . . . . .	91
Recapitulation der Ergebnisse . . . . .	91
VIII. Die Bewegungen bogenförmiger Organe unter der krümmenden Wirkung des Lichtes oder der Schwerkraft . . . . .	93
Untersuchungen Ambronn's über die Bewegungen bogenförmiger Organe unter bestimmtem Einfluß der Schwerkraft . . . . .	94
Orientirung über die unter den Ambronn'schen Bedingungen stattfindenden Bewegungen . . . . .	95



	Seite
Bogenförmig gekrümmte Organe erfahren während der Ausführung einer zweiten Krümmung, die senkrecht zur ersten gerichtet ist, keine Drehung . . . . .	97
Experimenteller Beweis . . . . .	97
Eine horizontale Krümmung ist auf die Form und Beschaffenheit einer zweiten, in verticaler Ebene erfolgenden, ohne Einfluß . . . . .	98
Erklärung der Versuchsergebnisse . . . . .	98
Die Rectipetalität und ihre Bedeutung für die Bewegungen bogenförmig gekrümmter Organe . . . . .	99
Zusammenwirken von Rectipetalität und Schwerkraft . . . . .	100
Erläuterung der Bewegungen an einem künstlichen Modell . . . . .	103
$s = 2r$ . . . . .	105
Schluss . . . . .	107





E. Laue lith. Berlin.

Schwendener und Krabbe, Orientierungstorsionen.

Taf. I.





E. Laue lith. Berlin.

Schwendener und Krabbe, Orientierungstorsionen.

Taf. II.





E. Lauslin, Berlin.

Schwendener und Krabbe, Orientirungstorsionen.

Taf. III.