Die Entfaltungsbewegungen der Blütenstiele und ihre biologische Bedeutung.

Von **Karl Troll**, München.

Mit 3 Abbildungen im Text und Tafeln IV—X.

Essendo la natura inesorabile ed immutabile e nulla curante che la sue recondite ragioni e modi di opera siano o non siano eposti alla capacità degli uomini.

Gal. Galilei an Benedetto Castelli.

Einleitung.

Seitdem man den wundersam mannigfaltigen Bau der Pflanzen in Beziehung zu ihrer Lebensweise zu betrachten gelernt hat, ist man allenthalben auf eine Fülle von Tatsachen gestoßen, die die einzelnen Formen ihren vielgestaltigen Lebensbedingungen gewachsen, sie an dieselben angepaßt erscheinen ließen. Schon bevor aus dieser Erkenntnis heraus das stolze Werk der Deszendenzlehre erwuchs, bildete sich die Meinung, es müßte alles, was überhaupt ein Organismus aufzuweisen hat, einem ganz bestimmten Zwecke dienen.

Goebel hat in der Einleitung zu seinen „Entfaltungsbewegungen der Pflanzen“ gezeigt, wie diese Zweckmässigkeitsauffassung in der Gestalt eines offenen oder verkappten Anthropomorphismus im Laufe der Zeit im Grunde die herrschende geblieben ist und zuletzt in der Form der extremen Darwin-Wallaceschen Selektionstheorie eine rein naturwissenschaftliche Basis erhalten hat.

Schon Schimper (1888, p. 19/20) beklagt sich daher, man habe „sich in neuerer Zeit mehr und mehr daran gewöhnt, alle Struktureigentümlichkeiten, die sich gelegentlich zu irgendeinem Zwecke als nützlich erwiesen haben, als für denselben entstanden zu deuten“ und hält den Standpunkt, daß man „aus der Struktur eines Organes auf seinen Nutzen schließen könne“ für ganz unwissenschaftlich. Trotzdem hat sich diese Auffassung bis in unser Jahrhundert fast allgemeiner Anerkennung erfreut. Einen entschiedenen Gegner hat sie schon seit Jahrzehnten auf botanischem Gebiete in Goebel gefunden.

Ausgehend von der großen Formenfülle in der Natur, auch unter vollständig gleichen Außenbedingungen, erblickt Goebel den hauptsächlichsten Faktor bei der phylogenetischen Weiterbildung der Lebensformen in der gegebenen Struktur der Organismen, d. i. der Summe der in ihnen verkörperten Eigenschaften, wobei die Entwicklung durch die Lebensbedingungen allerdings in gewisse Schranken gelenkt wird, aber nur soweit, als bloß schädliche, lebensunfähige Bildungen ausgemerzt werden, so daß neben den zahlreichen nützlichen auch eine große Menge indifferenter Einrichtungen erhalten bleiben. Das Prinzip der Ausnutzung ist darin begründet.

Schon Wolfgang Goethe hat gelegentlich zur Nützlichkeitslehre eine ähnliche Stellung genommen und auch dabei einen geradezu staunenswert vorauseilenden Geistesflug bekundet, wenn sich seine Ansichten auch nicht zu einer nach allen Richtungen ausgebauten Naturauffassung verdichten konnten. So z. B., wenn er noch ein Jahr vor seinem Tode in einem sehr drastischen, aber um so unzweideutigeren Beispiel spricht: „Solche Nützlichkeitslehrer sagen wohl: Der Ochse habe Hörner, um sich damit zu wehren. Nun frage ich aber: Warum hat das Schaf keine? Und wenn es welche hat, warum sind sie ihm um die Ohren gewickelt, so daß sie ihm zu nichts dienen? Etwas anderes aber ist es, wenn ich sage: Der Ochse wehrt sich mit seinen Hörnern, weil er sie hat. Die Frage nach dem Zwecke, die Frage Warum? ist durchaus nicht wissenschaftlich. Etwas weiter aber kommt man mit der Frage Wie? Denn wenn ich frage: Wie hat der Ochse Hörner?, so führt mich das auf die Betrachtung seiner Organisation und belehrt mich zugleich, warum der Löwe keine hat und haben kann.“ (Eckermann, Gespräche 20, II, 1831)[1]). Daß bei Goethe auch gelegentliche gegenteilige Aussprüche entgegenstehen, braucht kaum erwähnt zu werden.

In dem angeführten Werke hat Goebel seine Auffassung dargetan an den Bewegungserscheinungen, die sich bei der Entfaltung der Pflanzenorgane abspielen und hat dieselben durch den Hinweis auf die Beziehungen dieser Bewegungen zu der Organisation dem kausalen Verständnis um Vieles näher gebracht.

Daß es sich auch bei der vorliegenden Arbeit, die sich mit der Entfaltung der Knospen-, Blüten- und namentlich der Fruchtstiele befaßt und hierin einen Ausbau der von Goebel vorgezeichneten großen

1) Wenn Kohlbrugge (1913, p. 38) die Ansicht vertritt, Goethe richte sich damit nur gegen die sogenannten Physiko-Theologen, das sind jene Leute, die da glauben, die Korkeiche habe deshalb ihre Rinde, damit der Mensch seine Flaschen pfropfen könne, so sehe ich mich dazu durch keine Andeutung veranlaßt.

Linien geben soll, nicht um eine erschöpfende Darstellung handeln kann, leuchtet bei der ungeheuren Verbreitung und Mannigfaltigkeit dieser Vorgänge ohne weiteres ein. Trotzdem glaube ich einen Überblick über die wesentlichen Typen, nach denen sie sich abspielen, gegeben zu haben.

Die Methode ist eine zweifache: Einmal die des Experimentes, dieser schönen grünen Weide aller naturwissenschaftlichen Forschung, und die des Vergleichs. Gerade der Vergleich, der weit über die Grenzen der Naturwissenschaften hinaus in neuerer Zeit mit größtem Erfolg angewandt wird, und den auf das hier behandelte Gebiet ausgedehnt zu haben Goebel das Verdienst gebührt, hat sich als ganz besonders nutzbringend erwiesen.

Die Fragestellungen waren verschiedene: Einmal kausale:

1. Sind die Bewegungen induziert oder autonom, d. h. von äußeren Einflüssen bedingt oder unabhängig davon nur im Bau und Stoffwechsel der Pflanze begründet?

2. Wie stehen sie mit den Symmetrieverhältnissen der betreffenden Organe in Zusammenhang?

3. Stehen sie in einem Abhängigkeitsverhältnis zu dem Eintritt der Befruchtung und Fruchtbildung?

4. Bestehen kausale Beziehungen zwischen dem Ablauf der Nutationen und der Natur, d. h. dem verschiedenen physiologischen Verhalten der einzelnen Fruchtgattungen?

5. Wie hängen die Bewegungen mit der Wachstumsverteilung im Stiel zusammen?

Was die erste Frage betrifft, so konnte es sich dabei natürlich, was in der Natur der vergleichenden Betrachtung liegt, nicht um eine bis ins einzelne gehende physiologische Analyse handeln, sondern nur um die Feststellung der ausschlaggebenden Faktoren.

Die dritte Frage wurde im Laufe der Arbeit durch eine inzwischen von H. Schulz sehr exakt ausgeführte Untersuchung überholt, der nur gelegentlich ergänzende Bemerkungen beigefügt werden brauchen, da sie mit den bis dahin gewonnenen Ergebnissen im wesentlichen übereinstimmt.

Eine zweite Gruppe von Problemen behandelt die Fragen: In welcher Weise können die betreffenden Bewegungen für die Pflanze von Bedeutung sein? Haben die schon vorliegenden teleologischen Deutungen Berechtigung oder nicht? Können wir sie als im Kampf ums Dasein schrittweise erworbene Anpassungen betrachten? Bestehen Beziehungen zu speziellen Lebensbedingungen, wie wir sie von anderen

Anpassungserscheinungen kennen, etwa von der Mangrovevegetation oder den Wüstenpflanzen, und wie hätten wir uns solche eventuell vorhandene Konvergenzen entstanden zu denken.

Was die Deutungen anlangt, die auf den Schutz der Knospen, Blüten und Früchte abzielen, wie sie ganz besonders von zwei Forschern, Hansgirg und Lindman, für alle und jede Krümmungserscheinung a priori angenommen wurde, so konnte nach der von Goebel in den „Entfaltungsbewegungen" vorgenommenen Kritik im allgemeinen vollständig auf ein näheres Eingehen verzichtet werden. Sie dürften dadurch wohl allgemein als erledigt gelten.

Dagegen wurden, der Anregung meines hochverehrten Lehrers folgend, eine Reihe größerer Versuche angestellt, um die Krümmungen auf eine eventuell vorhandene Bedeutung für den Stoffwechsel im Fruchtstiel, also für innere Vorgänge, zu prüfen, was bis jetzt noch nirgends versucht wurde. Über die Grundlagen dieser Versuche und diese selbst handelt der Anhang.

In der folgenden Darstellung sei als Beispiel einer zunächst schier regellosen Manigfaltigkeit in den Bewegungserscheinungen der Blütenstiele innerhalb einer Familie die der

Commelinaceen

vorangestellt. Das Hauptinteresse fiel hierbei speziell auf den Zusammenhang der Krümmungsrichtung mit den Symmetrieverhältnissen der Blüten und Infloreszenzen. Erst in zweiter Linie wurden physiologische Fragen behandelt.

Die Familie ist nahezu vollständig auf die Tropen und Subtropen beschränkt, ist aber durch eine Reihe beliebter Zierpflanzen auch in der Laienwelt bekannt geworden. Zum großen Teil handelt es sich um feuchtigkeitsliebende Urwaldpflanzen, zum Teil auch um xerophile Vertreter, wozu diese entweder durch ein dichtes Haarkleid, seltener durch sukkulente Ausbildung befähigt sind. So vielgestaltig die Infloreszenzen in ihrem Habitus erscheinen, so einheitlich sind sie doch im Prinzip gebaut. Sie sind stets zusammengesetzt aus Teilinfloreszenzen, die schon Wydler (1851, p. 445) als wickelige Sympodien erkannt hat. Darin sind die einzelnen Blüten im Zickzack in zwei alternierenden Reihen angeordnet, die Tragblätter der einzelnen Blüten (resp. die Vorblätter der nächstälteren) stehen an den Flanken. Hin und wieder, so bei Commelina, ist die Infloreszenz mit einem solchen Wickel erschöpft, bei Tradescantia ist es in der Regel ein Doppelwickel, wobei die beiden Wickel so eng zusammentreten, daß Wydler die Doppelnatur desselben verkannt und ihn für einen einfachen Wickel mit basipetaler Entfaltung gehalten hat. Bei anderen stehen zahlreiche, bei Palisota sogar Hunderte von Wickeln (oder Doppelwickeln) zu einer Traube oder Rispe vereint.

Die Literaturangaben über die Bewegungserscheinungen sind bei den Commelinaceen, wie ich nachträglich feststellte, nicht gerade spärlich, weil sie meist zu augenfällig sind, um übersehen zu werden; doch beziehen sich dieselben fast ausschließlich auf die beiden Gattungen Commelina und Tradescantia. Sie seien auch hier an die Spitze gestellt.

Von der Gattung

Commelina

gelangten C. coelestis und benghalensis lebend zur Untersuchung.

Die Infloreszenz aller Commelina-Arten ist dadurch ausgezeichnet, daß das unter ihr stehende Hochblatt kräftig entwickelt und mit seinen beiden Hälften so zusammengelegt ist, daß die ganze Infloreszenz darin verborgen liegt: „Spatha infundibiliformis“ (Linné). An der Ansatzstelle dieses Blattes teilt sie sich in zwei ungleich lange Äste, einen längeren, der aber nur eine Blüte trägt und den wir seiner Stellung gemäß als morphologischen Hauptsproß ansprechen müssen, und einen kürzeren, der in den eigentlichen Wickel endigt. Die Einzelblüte ist nur bei einem Teil der Arten entwickelt, z. B. bei C. benghalensis, africana, cayennensis, agraria, cyanea, diffusa usw., bei anderen ist an Stelle des ganzen Astes nur mehr ein flagellenartiges Rudiment zu finden, so z. B. bei C. coelestis, angustifolia, clandestina, dianthifolia (vgl. IV, 1 u. 2). In der Knospenlage ist sowohl der Wickel wie die Einzelblüte in der Wickelebene — womit auch im folgenden die einzige in der Längsrichtung des Wickels verlaufende Symmetrieebene bezeichnet sein soll — gegen die Spitze hin eingebogen. Die Einzelblüte entfaltet sich zuerst oder gemeinsam mit der ersten Wickelblüte, die weiteren Blüten — sie sind durchwegs ephemer — der Reihe nach an den folgenden Tagen. Dabei streckt sich der zur Anthese gelangende Teil der Infloreszenz jeweils gerade, so daß die geöffnete Blüte an der Grenze von gestrecktem und eingerolltem Teil sich befindet und allein aus der Hochblattumhüllung hervorragt. Nach dem Abblühen krümmt sich nämlich jede Blüte wieder in die Hülle hinein, diesmal aber gerade entgegengesetzt, vom Vegetationspunkt weg, so daß jede Blüte ihre Aufrichtung ungehindert vollziehen kann (vgl. IV, 2). Die Einzelblüte macht ebenfalls diese Bewegung mit, gelangt aber postfloral nicht wieder in die Hülle, (IV, 1).

Die Krümmungsebene fällt also hier sowohl präfloral als postfloral mit der Symmetrieebene der ganzen Infloreszenz und des Hochblattes vollkommen zusammen, ja auch die Blüte selbst und der Blütenstiel erweisen sich in dieser Ebene als ausgesprochen dorsoventral, worauf noch zurückzukommen sein wird.

Bei Commelina coelestis und anscheinend auch anderen Arten kommt dazu noch eine Krümmung des Sprosses unterhalb des Hochblattes, wodurch die Hochblattspitze im Knospenstadium vertikal abwärts, bis zur Blütezeit aber wieder horizontal aufgerichtet erscheint. Auch diese Krümmungsebene fällt mit der ganzen Infloreszenz zusammen.

Die kleistogamen Blüten, die bei C. benghalensis an unterirdischen Sprossen, ebenfalls in ein Hochblatt eingeschlossen, auftreten, zeigen keine Krümmung, was bei der kümmerlichen Beschaffenheit von Blütenstiel und Hochblatt nicht verwunderlich erscheint.

Vor der morphologischen und physiologischen Besprechung sei damit das Verhalten verglichen, wie es die meisten Arten der Gattung

Tradescantia

aufweisen. Lebend untersucht wurden außer den später zu behandelnden Tr. navicularis und geniculata, die mit Tr. commelinoides ein abweichendes Verhalten aufweisen, Tr. fluminensis, lakenensis und virginica. Doch gehören hierher die meisten Vertreter der Gattung, so Tr. ciliata, crassifolia, diuretica, pilosa, Lyonii, viridis, guatemalensis, pulchella usw.

Die Infloreszenz ist bei Tradescantia dadurch, daß ein Doppelwickel vorhanden ist, bilateral symmetrisch geworden, hat also auch senkrecht zur Ebene der Hochblätter eine Symmetrieebene bekommen. Die Hochblätter sind hier nicht zusammengefaltet und umschließen nur mit ihrem basalen Teil die jüngsten Blütenanlagen. Die Einkrümmung der Knospenstiele fehlt völlig.

Nach dem Abblühen der ebenfalls ephemeren Blüten krümmt sich der Stiel abwärts, aber nicht wie bei Commelina in der Medianebene der Hochblätter, nach der dem Vegetationspunkt abgekehrten Seite, wozu hier infolge der Bildung eines Doppelwickels gar kein Platz vorhanden wäre, sondern auffallenderweise senkrecht dazu nach beiden Seiten, die Blüten der rechten Längsreihe nach rechts, die übrigen nach links. Es kommen auf diese Weise die ersten Blüten unter den Blütenboden zu liegen, dadurch daß die Krümmung sehr kräftig über die Vertikale hinaus fortgesetzt wird, die späteren sammeln sich auf beiden Seiten der Infloreszenz in dichten Knäulen an, namentlich bei den reichblütigen Infloreszenzen von Tr. virginica (Fig. 1 a).

Meines Wissens als erster hat Linné dieser Erscheinungen bei den Commelinaceen Erwähnung getan. Auf Arten der Gattung Tradescantia beziehen sich die Diagnosen: „Pedicelli post florescentiam deflexi“ oder „penduli“, „nutantes“. Bei Commelina macht er nur bei C. floribunda die Bemerkung: „Pedicelli fructiferi reflexi“ (1817, X, 2. p. 1155 ff. u. IV, p. 541).

Vaucher behandelt in seiner an ausgezeichneten Beobachtungen so reichen „Histoire physiologique“ (1841) ebenfalls die beiden Gattungen. Den Verhältnissen von Commelina widmet er eine treffende Schilderung und spricht sogar von einem „phenoméne qui indique visiblement une force vitale, agissant d'après un plan plein de sagesse“. Dagegen entspricht die Angabe für Tradescantia: „Le pèdicelle, lorsque la fécondation est accomplie, se renverse du côté opposé à celui où se trouvent les fleurs non encore écloses“ nicht den tatsächlichen Verhältnissen. 1851 gibt Wydler (p. 445) eine kurze, aber treffende Charakteristik von den Bewegungen bei Commelina und Tradescantia, auch was die Richtung der Krümmung anlangt. Wenn aber Eichler (1875, p. 140) bemerkt: „Bei Tradescantia biegen sich die Stiele in den beiden Zeilen nach rechts und links auswärts, bei Commelina einwärts“, so ist dies für Commelina zum mindestens ungenau, wie auch seine beigegebenen Schemata für keine der beiden Gattungen stimmen. Bei Hansgirg (1893, p. 107) finden wir Commelina und Tradescantia beim Fragariatypus eingereiht.

Ich schließe nun gleich hier zur Erlangung eines größeren Vergleichsmaterials die Schilderung eines dritten Typus an, der durch Rhoeo discolor und Zebrina pendula repräsentiert wird.

Rhoeo discolor.

Auch in der Infloreszenz von Rhoeo handelt es sich um Doppelwickel, die an dem radiär-orthotropen Sproß in den Achseln der Laubblätter stehen — eingesenkt in eine aus zwei bis drei Hochblättern gebildete tassenförmige Umhüllung. Erst später treten darin weitere Infloreszenzverzweigungen auf. Die Blütenstiele, die zur Knospenzeit nicht eingekrümmt sind, wachsen so stark heran, daß die Blüte an die Öffnung der Hülle geführt wird (IV, 3). Nach dem Abblühen krümmt sich der Blütenstiel in großem Bogen kräftig nach abwärts, und zwar in der Richtung der Wickelebene gegen die Spitze der Infloreszenz: „Pedicelli deflorati incurvi“ (Linné 1817, X, 2, p. 1177). Vauchers Notiz (a. a. O. IV, p. 405): „Les fleurs . . . rentrent dans leur spathe et se déjettent en arrière comme celles de Virginica“, berücksichtigt die veränderte Krümmungsrichtung nicht. Es sei gleich hier darauf hingewiesen, daß diese Bewegung in der Richtung derjenigen entspricht, die die Blüten von Commelina im Knospenstadium ausführen.

Ganz ähnlich verhält es sich auch bei

Zebrina pendula,

der bekannten Ampelpflanze, die in ihrem vegetativen Bau allerdings viel mehr mit Tradescantia-Arten als mit Rhoeo gemein hat. Die In-

floreszenzen — im Gegensatz zu den Laubsprossen stets orthotrop — stellen auch hier Doppelwickel dar. Die sehr kurz gestielten Blüten sind tief in die Hülle versenkt und durch deren eigenartige Gestalt nahezu völlig von der Außenwelt abgeschlossen. Die im Knospenstadium nicht eingekrümmten Blüten kommen durch röhrenförmige Streckung der verwachsenen Kronblätter, nicht wie bei Rhoeo durch Streckung des Stieles an die Dütenöffnung (X, 76). Nach dem Abblühen vertrocknet die Krone und bleibt in diesem Zustand vor der schmalen Öffnung der Hülle liegen, die von den allmählich sich anhäufenden Kronenresten noch ausgiebiger verschlossen wird. Der ebenfalls verwachsene Kelch dagegen vertrocknet nicht. An den befruchteten Blüten, und zwar nur an diesen, tritt nun eine eigenartige Erscheinung auf. Der kurze Blütenstiel erleidet unter kräftigem Wachstum eine scharfe Einkrümmung gegen den Vegetationspunkt hin in der Längsrichtung des Wickels. Der schwellende Fruchtknoten durchbricht seinerseits die Basis der Kelch- und Kronenröhre nach derselben Richtung, bis er sich eng an den Stiel anlegt (IV, 4).

Die geschilderten Vorgänge sollen nun im folgenden einer kausalen Prüfung unterzogen werden.

Was die Krümmungsrichtung anlangt, so haben wir zwei Gruppen auseinanderzuhalten, die eine, zu der Commelina, Zebrina und Rhoeo gehören, bei denen die Bewegungen, sei es prä- oder postfloral, in einer Ebene erfolgen, die mit der Längsachse der ganzen Infloreszenz zusammenfällt, die andere (Tradescantia), bei der die Krümmung in einer dazu senkrechten Ebene sich abspielt.

Bei Commelina ist der Zusammenhang mit der Symmetrie der Blüte ganz besonders auffallend. Die Blüte ist ausgesprochen zygomorph in allen ihren Teilen, die präfloral konvexe, postfloral konkave Seite des Stieles entspricht der geminderten Seite der Blüte. Auf dieser Seite stehen das unpaare, kleinere Kelchblatt, die drei zu Staminodien reduzierten Staubblätter und dasjenige Karpell, das im Gegensatz zu den beiden anderen nur einen Samen entwickelt und sich bei der Reife nicht öffnet („Heteromerikarpie“ Delpinos 1894); dagegen ist der Kronblattkreis auf dieser Seite gefördert (IV, 1 u. V, 16). Auch der Blütenstiel erwies sich in dieser Ebene deutlich dorsoventral, in der Form des Querschnittes, der exzentrischen Lage des Zentralzylinders und der Ausbildung des Durchlüftungssystems (V, 17).

Ähnlich ist es bei Zebrina. Hier ist zwar nur der Kelch dorsoventral, dieser aber in der ausgesprochensten Weise. Der vom Vegetationspunkt abgekehrte Kelchteil, der mit der konvexen Krümmungs-

seite zusammenfällt, ist größer, trägt allein eine kräftige Haarleiste, während die beiden anderen Kelchteile so völlig miteinander verwachsen sind, daß ihre Entstehung aus zwei Kelchblättern im ausgebildeten Zustand nur mehr an zwei kleinen Zipfeln an der Spitze zu erkennen ist.

Die Blüten der beiden anderen Gattungen, Tradescantia und Rhoeo, gelten nach den Angaben von Eichler (1875, I, p. 141) und Clarke (1904, p. 20) in den systematischen Werken als völlig radiär. Für die ausgebildete Blüte stimmt dies vollkommen, wenigstens für die hierher gehörenden Arten [1]), nicht jedoch für die Blütenknospen.

Um dabei die einzelnen Blütenteile — hauptsächlich handelt es sich um den Kelch — sicher analogisieren zu können, erwies es sich als notwendig auf die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Infloreszenzen zurückzugreifen. Für Commelina waren die Verhältnisse nach Clarkes Arbeit (1904) klar, für Tradescantia laekenensis und die später zu behandelnde Tr. navicularis, sowie für Zebrina pendula wurde sie von mir nachgesehen. Jeweils tritt das dem Vegetationspunkt abgekehrte Kelchblatt zuerst auf, es sei der Kürze halber im folgenden K_1 genannt. Darauf folgen in geringem Abstand die beiden anderen, das nach außen gekehrte, also der nächst älteren Blüte abgewendete, heiße K_2, das nach innen gekehrte K_3 (vgl. IV, 6 u. 7).

Bei Commelina bleibt K_1 das unpaare Kelchblatt, es ist dasjenige, das in der Knospenlage auf die konvexe Seite fällt. Bei Zebrina entwickelt es sich ebenfalls zu dem unpaaren, mit einer Haarleiste versehenen Kelchblatt (IV, 5). Am Vegetationspunkt bildet die durch K_1 gehende Symmetrieebene mit der Längsachse der ganzen Infloreszenz einen Winkel, der allerdings in dem von Eichler stammenden (1875, I, p. 141), häufig wiedergegebenen Diagramm, wie schon Clarke bemerkt hat, bedeutend zu groß ausgefallen ist. In Fig. 16, Taf. V ist dies richtiggestellt. An den jungen Blütenanlagen, die etwa in rechtwinkeligem Zickzack stehen, liegt dieses erste Kelchblatt auf der dem Vegetationspunkt abgekehrten Seite, somit zur nächst älteren Blüte lateral, die Blüte ist ausgesprochen klinotroph wie etwa die von Corydalis. Durch die Zickzackanordnung entsteht eine Infloreszenz, in der die einzelnen Blüten alternierend gegeneinander symmetrisch stehen. Diese für Commelina so charakteristischen Symmetrieverhältnisse sind nicht auf die Familie der Commelinaceen beschränkt, sie finden sich, nebenbei bemerkt, z. B. auch in den Wickeln von Aesculus Hippocastanum oder Heliconia psittacina (vgl. Goebel 1907).

---

1) Tradescantia commelinoides verhält sich anders (s. unten!).

Bei der Entfaltung der Infloreszenz nehmen die Blüten allmählich durch Drehung nach außen eine solche Stellung ein, daß ihre Symmetrieebene der Längsachse des Wickels parallel gerichtet ist.

Bei Rhoeo discolor ist die ausgebildete Blüte völlig radiär, nicht aber die Knospe. Es läßt sich bis kurz vor die Entfaltung ganz deutlich ein Unterschied in den Kelchblättern wahrnehmen, und zwar ist es wie bei Zebrina K_1, das eine geförderte Ausbildung erfährt. [IV, 8]. Nach dem Abblühen erfolgt die Krümmung stets nach der diesem Kelchblatt abgekehrten Seite — wiederum also ein deutlicher Zusammenhang mit der Symmetrie. Im weiteren wird das unpaare Kelchblatt an seiner Basis sichtlich breiter als die beiden anderen und steht zuletzt von der Frucht, die selbst in dieser Ebene schief auf den Stiel aufgesetzt ist, scharf ab (VII, 49). Auch der Querschnitt des Blütenstiels ist in dieser Ebene dorsoventral.

Bei der ersten Gruppe konnten wir also überall den Zusammenhang zwischen der Krümmungsrichtung und der Symmetrieebene deutlich verfolgen, von der stets ausgesprochen dorsoventralen Blüte von Commelina bis zu Rhoeo, wo sich die Dorsoventralität nur mehr zeitweise kundtut.

Wie steht es damit aber bei Tradescantia?

Auch hier wird zuerst K_1 angelegt. Schon sehr bald tritt auf dem Rücken dieses Blattes die Haarleiste auf, die an der entfalteten Blüte von Tradescantia fluminensis oder laekenensis z. B. auf dem Kiel sämtlicher Kelchblätter vorläuft. Bald aber zeigt sich ein Unterschied. Während bei den vorher behandelten Gattungen K_2 und K_3 stets hinter K_1 zurückbleiben, entwickelt sich hier sehr bald auch K_3 kräftig, bekommt dieselbe Haarleiste wie K_1 und holt dieses in kurzer Zeit nahezu ein (IV, 7). Demgegenüber bleibt K_2 an Größe weit zurück, entwickelt erst spät seine Haarleiste und noch kurz vor der Entfaltung der Krone ist es an Größe, Gestalt und Behaarung von den beiden anderen deutlich verschieden (Fig. 14). Auf diese Weise bekommen wir in der Knospe eine Symmetrieebene, die ganz anders gerichtet ist als etwa bei Rhoeo. Man vergleiche daraufhin IV, 8 u. 9, ebenso die Diagramme in V, 15 u. 16! Während bei Rhoeo das unpaare Kelchblatt (K_1) vom Vegetationspunkt abgekehrt liegt (in der Hauptsymmetrieebene), ist es bei Tradescantia (K_2) schräg nach außen gerichtet. Die Tradescantiaknospe zeigt einen stark abgeflachten trigonalen Querschnitt, in dem der Unterschied in der Ausbildung von K_2 noch deutlicher zum Ausdruck kommt. Während wir Rhoeo, Zebrina und Commelina klinotroph fanden, ist die Tradescantiaknospe epitroph, ihre Symmetrieebene geht durch die nächstältere Blüte. Im Knospenstadium ist K_2 mehr gegen

den Vegetationspunkt gedreht, als es seiner Anlage nach zu erwarten wäre, wohl eine Folge der abgeflachten Gestalt in Zusammenhang mit dem Raummangel in der Hüllblattscheide. Bei der Entfaltung dreht sich die Blüte wieder ± nach außen und im geöffneten Zustand ist auch K_2 völlig nachgewachsen, und bei der Länge des Blütenstiels nur mehr mit Schwierigkeit zu identifizieren. Die Blüte ist jetzt radiär. Die Erinnerung an die ursprüngliche Dorsoventralität ist jedoch ähnlich wie bei Rhoeo gleichsam wach geblieben. Denn die postflorale Krümmung erfolgt hier, ohne daß sich morphologisch die Dorsoventralität nochmals kundgäbe, wie wir gesehen haben, etwa senkrecht nach außen, nach der der nächstälteren Blüte abgewendeten Seite, entsprechend derEpitrophie der Knospe. Bei der dichtgedrängten Stellung der einzelnen Blüten fällt diese Ebene nahezu in die zweite Symmetrieebene, die der Doppelwickel von Tradescantia aufweist.

Wir kommen jetzt zum zweiten Punkt, zu der Frage, ob die Bewegungen von der Befruchtung abhängig sind.

Bei Commelina benghalensis erfolgte die Krümmung auch an den unbefruchteten Blüten, selbst nach Entfernung der ganzen Blüte in kurzer Zeit, an den am Frühnachmittag sich schließenden Blüten meist noch vor Eintritt der Dunkelheit, um dann allerdings sehr bald abzufallen. Auch Rhoeo discolor führt die Bewegung unbefruchtet und nach Fruchtknotenexstirpation aus. Bei Zebrina neigt sich der Kelch bei Mangel der Befruchtung, was im Gewächshaus fast immer der Fall war, nur ganz schwach nach der Seite, um bald zu verwelken. Dagegen führen die drei Tradescantia-Arten auch ohne die Befruchtung die Bewegung aus, bei Exstirpation des Fruchtknotens an Tradescantia laekenensis und fluminensis fiel der Stiel ab, nachdem die Krümmung zur Hälfte vollführt war. Bei allen genannten Pflanzen ist somit für den Eintritt der Bewegung der Fruchtknoten und die Bestäubung nicht erforderlich, doch kann Wachstumseinstellung und Absterben des Organes die Bewegung zum Stillstand bringen.

Die Untersuchung der Frage, wieweit die Bewegungen autonome oder induzierte seien, wurde durch Orientierungsversuche zu ermitteln versucht.

Bei Commelina benghalensis konnte keinerlei Beeinflussung erzielt werden, wie die Infloreszenz auch im Raume festgehalten wurde, solange unbefruchtete Blüten verwandt wurden. Befruchtete dagegen führten, nachdem auch bei ihnen die Krümmung unverändert eingesetzt hatte, sehr bald eine Torsion oder auch eine Überbiegung aus, durch die die junge Frucht vielfach in Vertikallage nach abwärts gebracht wurde, an den Einzelblüten sowohl wie an den Wickelblüten (X, 80). Daß das Licht dabei nicht der ausschlaggebende Faktor war, war bei der verschiedenen

Lichteinfallsrichtung an den in Ampeln gezogenen Pflanzen ohne weiteres ersichtlich. Es dürfte sich also um eine Schwerkraftswirkung handeln, die nur bei Eintritt der Befruchtung zur Geltung kommt, wie wir das schon von einer größeren Zahl von Pflanzen kennen (vgl. H. Schulz 1920).

Ebenso wurde durch Veränderung der Raumorientierung an den befruchteten Blüten, und nur diesen, von Tradescantia fluminensis eine Torsion des Stieles hervorgerufen, die diese nach abwärts führte. Auch hierbei erfolgte die Krümmung zunächst regulär, d. h. in der von der Infloreszenz vorgezeichneten Ebene nach außen, auch aufwärts, erst bei weiterem Wachstum trat die Torsin ein. Fig. 1 b zeigt eine Infloreszenz von Tradescantia virginica, die in inverser Lage festgehalten zur Entfaltung kam und den positiven Geotropismus der befruchteten Blüten zeigt. Bei Rhoeo discolor war durch inverse oder horizontale Stellung der Infloreszenz keine Änderung in der Bewegung hervorzurufen, doch hatte keine der beobachteten Blüten Frucht angesetzt. Es muß also dahingestellt bleiben, ob auch hier bei Befruchtung positiver Geotropismus auftritt.

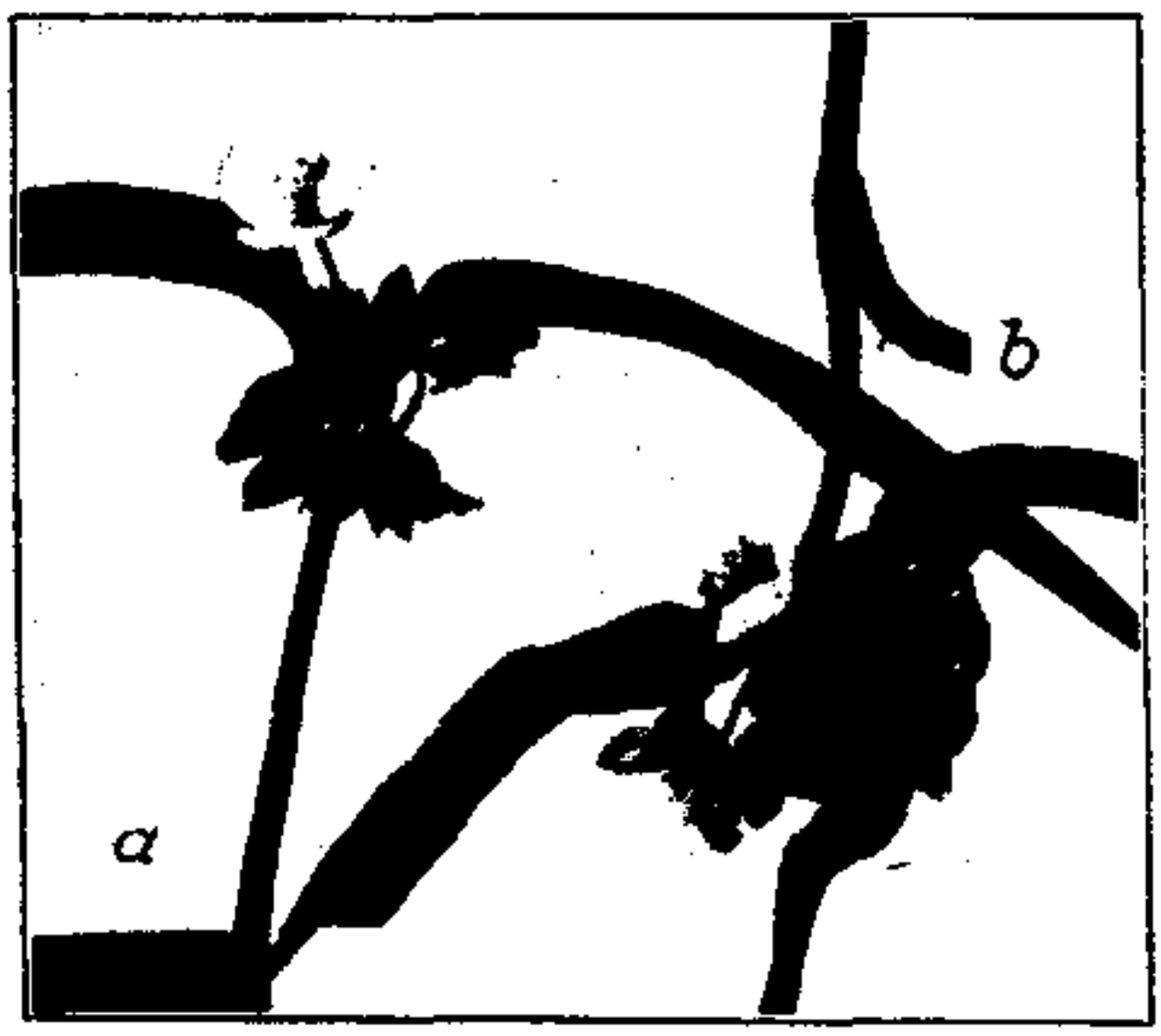


Fig. 1. Tradescantia virginica. Infloreszenz *a* normal, *b* in umgekehrter Lage entfaltet.

Die genannten Versuche finden ihre einfachste Erklärung durch die Annahme, daß überall eine autonome, von Befruchtung unabhängige, mit den Symmetrieverhältnissen aufs engste verknüpfte Krümmungstendenz vorhanden ist. Damit stimmt auch ein Klinostatenversuch über ein, der mit zwei Infloreszenzen von Tradescantia laekenensis zur Bekräftigung des Gefundenen ausgeführt wurde. Sie wurden im Dunkelraum auf den intermittierenden Klinostaten in der von Fitting angegebenen Methode (1905 p. 221 ff.) in „Flankenstellung“ gebracht unter viertelstündlicher Auslösung. Sie führten trotzdem die Krümmung in der normalen Weise aus. Bei Tradescantia können wir diesen autonomen Faktor gemäß seiner Richtung als Epinastie bezeichnen. Bei den übrigen Gattungen jedoch wäre dieser Ausdruck, was die Richtung anlangt, irreführend. Ich spreche daher in diesem Falle in Analogie mit dem schon gebräuchlichen Terminus Klinotrophie hier von „Klinonastie“. Bei unbefruchteten Blüten kommt diese Epi- oder Klinonastie allein zur Wirkung. Bei befruchteten aber bildet sich mit dem weiteren Wachstum auch positiver Geotropismus aus.

Dieses Verhalten gibt mir zu einer allgemein gültigen Bemerkung Veranlassung.

Es fragt sich nämlich, ob wir uns nicht alle derartigen induzierten, vor allem geotropischen Krümmungen, die in einer bestimmten Symmetrieebene verlaufen, so vorzustellen haben, daß neben dem Geotropismus in diesen Organen auch ein autonomer epi- oder hyponastischer Faktor mitspielt, der erst für die Krümmungsrichtung bestimmend ist. Für orthotrope Organe, bei denen jede Krümmungsebene auch eine Schwerkraftsebene darstellt, halte ich diese Annahme für notwendig, beispielsweise für die Einkrümmung der orthotropen jungen Droserainfloreszenzen. Wo bei solchen Organen keine morphologische Dorsoventralität vorhanden ist, kann die Krümmungsrichtung durch andere einseitig wirkende Einflüsse bestimmt werden, so bei den positiv geotropisch reagierenden Schäften von Tussilago in der Postfloration, bei denen die Richtung durch die Seite der stärksten Beleuchtung gegeben ist. Anders bei plagiotropen Organen. Bei diesen kann, etwa an einem an aufrechter Achse stehenden Blütenstiel, die einzig mögliche Schwerkraftsebene mit der Symmetrieebene zusammenfallen. Eine Mitwirkung von Epi- oder Hyponatie dürfte in solchen Fällen sicherlich dann vorliegen, wenn bei einer künstlichen Orientierungsänderung, die die Symmetrieebene aus der Schwerkraftsebene bringt, in den Organen Torsionen auftreten, die die Symmetrieebene wieder in die Schwerkraftsebene zurückführen. Treten solche nicht auf, sondern erfolgt die Krümmung nun wieder symmetrisch in der neuen Schwerkraftsrichtung ohne Rücksicht auf die morphologische Symmetrieebene, so kann dies auf einem gänzlichen Mangel eines hypo- oder epinastischen Faktors oder auch auf einer Unterdrückung derselben beruhen. Eine Bekräftigung findet diese Auffassung außer an verschiedenen später zu erwähnenden Tatsachen [1]) darin, daß sich bei einer exakten reizphysiologischen Analyse einer solchen Krümmung, die von Öhlkers an den Fruchtstielen von Tropaeolum majus ausgeführt wurde, ein solcher epinastischer Faktor ergeben hat (1920 u. 21). Auch die genannten Commelinaceen entsprechen dieser Ansicht. Auf diese Weise lassen sich auch manche Resupinationen an Blüten- und Fruchtstielen erklären ohne das Vorhandensein einer asymmetrischen Struktur, etwa die der Blüten von Thunbergia mysorensis oder die 90° betragenden Torsionen bei Phygelius capensis und Corydalis.

---

1) Vgl. über Oxalis, p. 76, Phygelius, p. 95/96.

Damit zurück zu den Commelinaceen! Eine abweichende Stellung unter den Tradescantien nimmt

Tradescantia navicularis,

eine blattsukkulente mexikanische Wüstenpflanze, ein. Bei ihr sind auch die fertilen Sprosse, die bei den vorhergehenden Arten aufrecht standen, plagiotrop geworden, und zwar stehen die Infloreszenzen derart schräg aufwärts, daß die durch die beiden Hochblätter gelegte Längsachse horizontal gerichtet ist, die Hochblätter also seitlich stehen. Damit in Zusammenhang steht in der Infloreszenz eine ausgesprochene Anisophyllie. Es sind einerseits die beiden Hüllblätter durch eine verschiedene Ausbildung ihrer Hälften asymmetrisch, so daß sie immer aus der Längsachse des Doppelwickels nach oben verschoben erscheinen (IV, 11), andererseits sind die Vor- bzw. Deckblätter der einzelnen Blüten auf der Oberseite kräftiger entwickelt als auf der Unterseite (X, 79). Die Infloreszenz hat also ihre Bilateralität wieder verloren und ist dorsoventral, diesmal aber senkrecht zur Hochblattebene, geworden. Die Blütenstiele krümmen sich hier sämtliche, auch die der oberen Längszeile, postfloral nach unten, also nach der — Seite der Infloreszenz (IV, 10). Die Symmetrieverhältnisse der jungen Blüten stimmen mit denen von Tradescantia lackenensis überein.

Es könnte nun die einseitige Stielkrümmung auf einer mit der Infloreszenzsymmetrie zusammenhängenden Epinastie oder auf positiven Geotropismus beruhen. Letzteres erwies sich als zutreffend. Wurden nämlich Infloreszenzen so nach oben übergebogen, daß die +-Seite nach abwärts gerichtet war, so erfolgte die Krümmung bei sämtlichen Blütenstielen nach der jetzt abwärts gekehrten +-Seite hin. Auch bei Drehung von Infloreszenzen um 90°, derart, daß die Längsachse des Wickels vertikal stand, erfolgte eine Bewegung der Stiele nach abwärts. Da die Bewegung auch im Dunkeln vor sich geht, dürfte die zweite Möglichkeit, die geotropische Natur, sichergestellt sein.

Tradescantia commelinoides

und anscheinend auch Tr. macropoda, auf die ich bei der Durchsicht von Herbarmaterial aufmerksam wurde, und noch nicht lebend zu Gesicht bekam, zeigen ein von den übrigen Tradescantien völlig abweichendes Verhalten, was auch schon im Namen der ersteren zum Ausdruck kommt. Die beiden Hochblätter sind hier nicht wie gewöhnlich bei Tradescantia ausgebreitet, sondern, wie Linné sich ausdrückt, „complicatae, illis Commelinarum fere similes". Auffallenderweise erfolgen nun auch die Krümmungen in derselben Ebene wie bei Commelina. Die Blüten entfalten sich aufrecht, sind „primum sub spatha reconditi, florentes erecti spatham vix superantes, deflorati iterum reconditi"[1]). Die Krümmung erfolgt bei Rhoeo und Zebrina erst postfloral, und zwar ebenfalls in der Längsrichtung des Doppelwickels. Dieser Zusammenhang zwischen der dütenförmigen Ausbildung der Hochblatthülle und der Krümmungsrichtung innerhalb der Gattung Tradescantia[1]) ist bisher meines Wissens für teleologische „Erklärungs"versuche noch nicht herangezogen worden. Hier erscheint es wichtiger darauf hinzuweisen, daß tatsächlich auch die Symmetrie der Blüte mit der von Zebrina usw. übereinstimmt, in dem abweichend von den

1) Linné, VII, 2. T.

anderen Tradescantia-Arten, Kelchblatt 1 das unpaare bleibt und die Blüte zu einer klinotrophen wird. K_1 trägt allein, auch noch zur Blütezeit, auf seinem Rücken eine kräftige Haarleiste und ist in der Größe von den beiden anderen unterschieden.

Cochliostema odoratissimum.

Bei dieser prächtigsten aller Commelinaceen stehen die großen einfachen Blütenwickel ohne jeglichen Hochblattschutz, frei, zu Trauben zusammengesetzt, in den Blattachseln an dem radiären aufrechten Sproß. Die Achse der einzelnen Wickel ist in der Symmetrieebene gegen die Spitze eingekrümmt, die Knospenstiele selbst jedoch wieder nach der entgegengesetzten Seite aufgebogen (VI, 30). In dieser Ebene liegt auch, wie bei Commelina, die Symmetrieebene der einzelnen Blüten, die sich hauptsächlich in der Ausbildung des Kelches und des merkwürdig gestalteten Andröceums dokumentiert. Die Blüte, in geöffnetem Zustand jeweils an der Grenze von gestrecktem und eingekrümmtem Infloreszenzteil stehend, krümmt sich postfloral in derselben Ebene und Richtung wie präfloral, jetzt nach der Aufrichtung der Achse aber nach abwärts, wobei das unpaare Kelchblatt auf die konkave Seite kommt. Während aber bei Commelina die Seite von K_1 die geminderte war (ausgenommen im Kronblattkreis), stellt sie bei Cochliostema die geförderte dar. Fruchtansatz wurde nicht erzielt, die geschilderte Bewegung erfolgte an unbefruchteten Blüten.

Eine eigenartige Mittelstellung nimmt die Gattung

Tinantia

ein, von der Tinantia fugax untersucht werden konnte. Die einfachen Wickel stehen hier am Ende der Sprosse einzeln oder gabelig zu zwei bis dreien. Sie entbehren eines Hochblattschutzes, sind dafür aber kräftig behaart. Die Wickelachsen sind ebenso wie die Knospenstiele zunächst gegen den Vegetationspunkt eingerollt, der abgeblühte Teil ist wie bei Commelina gerade gestreckt. Daß die Einrollung der jungen Infloreszenz nicht allein auf Epinastie beruht, scheint mir daraus hervorzugehen, daß die Knospen vor der Entfaltung bei Richtungsänderung noch Lagenveränderungen, wenn auch bei dem geringen Längenwachstum nur mehr schwach, ausführen. Umgekehrt beruht die Streckung des abgeblühten Infloreszenzteiles auf Höhersteigen der negativ geotropischen Sproßregion, denn bei Umkehrversuchen wird sie eingestellt. Bei der präfloralen Einkrümmung fällt wie bei Commelina K_1, das jedoch morphologisch nicht unterschieden ist, auf die konvexe Krümmungsseite. In dieser Ebene ist auch die entfaltete Blüte dorsoventral. Es sind nämlich die drei nach oben, gegen K_1 gerichteten Staubblätter anders ausgebildet als die übrigen und der Fruchtknoten hat in der

---

1) Ob die Art überhaupt eine berechtige Stellung in dieser Gattung besitzt, soll nicht erörtert werden.

Anthese eine schräge, von K_1 abgekehrte Lage, während der Griffel umgekehrt aufwärts gebogen ist. Diese Blütensymmetrie ist allerdings nur vorübergehender Natur. Die Staubblattdifferenzierung tritt, wie schon Clarke angibt (1904, p. 21), erst spät auf, ebenso die schiefe Fruchtknotenstellung, und nach dem Abblühen stellt sich der heranwachsende Fruchtknoten schleunigst gerade, so daß die Frucht radiäre Ausbildung hat. Es ist dies von Wichtigkeit, denn die postfloral einsetzende Nutation erfolgt nicht in der zur Blütezeit vorhandenen Symmetrieebene, sondern um 45° nach außen gedreht rechts und links vom Vegetationspunkt vorbei, somit, wie aus IV, 12 u. 13 sichtlich, nach der der nächstälteren Blüte abgekehrten Seite. Dabei kommt K_2 auf die konkave Krümmungsseite zu stehen. Diese postflorale Krümmungsrichtung entspricht derjenigen von Tradescantia virginica usw. mit dem Unterschiede, daß bei Tradescantia diese Richtung mit der Wickelachse nahezu um 90° divergiert. Es hängt dies damit zusammen, daß in der Infloreszenz von Tradescantia die Blüten in viel engeren Zickzack angeordnet sind als bei Tinantia, in beiden Fällen aber ist es die der Abstammungsachse, d. i. der nächstälteren Blüte abgekehrte Seite.

Von hohem Interesse war die Frage: Sind bei Tinantia nicht noch Andeutungen einer der von Tradescantia entsprechenden Blütensymmetrie vorhanden? Und das hat sich tatsächlich als richtig erwiesen. An jungen Blütenanlagen sind lange Zeit K_1 und K_3 nahezu gleichstark und gleichartig entwickelt gegenüber K_2, hohl-kahnförmig gestaltet und kräftiger behaart als das mehr flach geformte, kürzere und von K_1 und K_3 überdachte K_2. Man vergleiche eine junge Infloreszenz (IV, 14) mit der von Tradescantia (IV, 9) und Rhoeo (IV, 8). An älteren Knospen verschwinden diese Symmetrieverhältnisse im Kelch, dafür treten die oben geschilderten in den Genitalien auf. Die Krümmung, die an den Knospen in der Längsrichtung parallel der Infloreszenzachsenrollung eintritt, hängt vielleicht mit der Gesamtsymmetrie der Infloreszenz, die ja von der der einzelnen Blüten unabhängig stets dieselbe bleibt, zusammen, was dann ebenso für Commelina gelten würde. Nach der Streckung der Achse aber, wo auch in der Blüte die Dorsoventralität geschwunden ist, kann es uns nicht übermäßig wundernehmen, wenn die Krümmung der Fruchtstiele einer Richtung folgt, die schon an den jungen Blütenknospen als Symmetrieebene hervorgetreten ist (zur Vervollständigung vgl. p. 88!)

Tinantia ist auch insoferne von Interesse, als sie nach meinen bisherigen Beobachtungen die einzige Gattung unter den Commelinaceen darstellt, bei der zur Zeit der Fruchtreife eine Wiederaufrichtung des

Fruchtstieles erfolgt (IV, 12), was sonst bei Kapselfrüchten, wie wir sehen werden, sehr verbreitet ist. Dabei nimmt die Kapsel völlig vertikale Lage ein, sei es nun, daß der Stiel von Grund auf vertikal gerichtet ist oder durch eine Krümmung in seinem unteren Teil die Kapsel vertikal stellt.

In Hansgirgs Tabellen finden wir daher Tinantia fugax, undulata und erecta unter dem Oxalistypus aufgeführt und schon Linné gibt von Tinantia, seiner Tradescantia erecta Jacquin, die Diagnose: „Pedicelli floriferi suberecti, ante et post florescentiam unum latum versus decurvi, fructiferi erecti“ (X, 2, p. 1061). Das „unum latum versus“ müssen wir für die Postfloration wohl als Gegensatz zu den übrigen Tradescantien, nicht als völlige Übereinstimmung mit der Knospenlage auffassen. Die Blüten stehen zur Zeit der Anthese horizontal („suberecti“) in der Verlängerung der Infloreszenachse, als deren Fortsetzung ihr Stiel auch physiologisch erscheint. Eine orthotrope Aufrichtung ist erst der reifen Frucht vorbehalten. Der Fruchtansatz der im Freiland kultivierten Pflanzen war ungemein ausgiebig.

Daß für die Bewegungen die Schwerkraft ausschlaggebend ist, erschien von vornherein wahrscheinlich. Orientierungsversuche lieferten den Nachweis. Bei Umbiegen des Sprosses um 180° erfolgte die postflorale Krümmung nach der entgegengesetzten Seite nach abwärts, bei Niederlegen des Sprosses in die horizontale kam sie bei Vertikallage der jungen Frucht zum Stillstand. Bei der Prüfung der Wiederaufrichtung auf Geotropismus gelingt es zwar nicht durch Umkehrung die Geradestreckung zu verhindern. Daß aber doch negativer Geotropismus die Vertikallage der reifen Frucht verursacht, zeigt sich bei Horizontalorientierung, bei der, so oft auch der Versuch wiederholt wurde, stets Vertikalstellung der Kapsel resultierte (X, 78). Damit stimmt überein, daß ungeachtet der kleinen Verschiedenheiten in der Lage der Infloreczenz in der Natur die reife Kapsel stets vertikale Lage einnimmt. Aus dem Umkehrungsversuch dagegen geht hervor, daß außerdem auch noch Rektipetalität, bzw. Hyponastie, bei der Wiederaufrichtung im Spiele ist.

Damit ist aber die Mannigfaltigkeit in den Entfaltungsbewegungen der Commelinaceenblütenstiele noch keineswegs erschöpft. Bei allen bisher genannten Fällen verlief die Krümmung symmetrisch, in einer Ebene. Dies ist nicht der Fall bei den Blütenstielen von

Palisota Pynaertii Willden.,

deren interessantes Verhalten trotz seiner Auffälligkeit noch nirgends Erwähnung gefunden hat. Die kleinen Blütenwinkel dieser Pflanze stehen in großer Zahl, bis Hundert und darüber, ringsum an einer aufrechten Traubenachse, derart, daß die Wickelebenen vertikal mit dem Vegetationspunkt nach abwärts gerichtet sind. Sie sind völlig hochblatt-

und deckblattleer und schließen durch ihre gedrängte Stellung zu einem dichten zylindrischen Blütenstand zusammen, der sich über das Blattwerk erhebt.

Die Wickelachse ist wie bei Cochliostema nach vorne eingekrümmt, die einzelnen Knospen stehen aber daran ohne eine Krümmung ihres Stieles senkrecht ab. Nach dem Abblühen vollführt nun der Blütenstiel eine ganz scharfe schraubige Einrollung, durch die er die Blüte nahe an die Wickelachse heranzieht. Die Einrollung beträgt zwei volle Windungen, zwischen denen — es wurden Dutzende von Infloreszenzen daraufhin angesehen — stets ein Umkehrpunkt liegt. Die basale Windung verläuft im Uhrzeigergegensinn, die obere umgekehrt (VI, 31).

In der Blüte ist nur das Andröceum dorsalventral ausgebildet. Von dem allein fertilen inneren Staubblattkreis ist das zwischen K_2 und K_3 fallende, also gegen den Vegetationspunkt gekehrte Staubblatt kräftig entwickelt und führt auch eine den beiden anderen fehlende Bewegung aus. In dieser Ebene, die der von Commelina entspricht, beginnt auch die Einkrümmung nach der Anthese, zunächst symmetrisch, sehr bald aber mit der charakteristischen Schraubenrollung. Fruchtansatz wurde nirgends beobachtet.

Daß die Einrollung unter Wachstum erfolgt, dürfte kaum zweifelhaft sein. Eine Messung an dem etwa nur 10 mm langen Stiel nach der Einrollung ist ausgeschlossen. Eine merkliche Verlängerung der Zellelemente im Stiel bei Untersuchung ungekrümmter und gerollter Stiele war ebenfalls nicht zu konstatieren. Dagegen gelang es durch Messung während der ersten Phase der Einkrümmung an zwei Stielen eine wenn auch schwache Verlängerung (um 0,5 bzw. 0,75 mm) festzustellen. Um eine Verkürzung handelt es sich also sicher nicht. Eine solche müßte sich in der Länge der Zellen bemerkbar machen, wenn sie als Ursache für die überaus kräftige Rollung gelten sollte.

Da ein Zustandekommen dieser Einrollung durch äußere Einflüsse als ausgeschlossen erschien, mußte die Ursache in inneren Gründen, mit anderen Worten in einem asymmetrischen Bau des Stieles gesucht werden. Die Vermutung, daß, wie in anderen Fällen, ein spiraliger Verlauf der Epidermis- oder Rinderzellen oder der Leitbündel vorhanden sei, bestätigte sich nicht. Dagegen liefert der Querschnitt des Stieles ein asymmetrisches Bild (V, 18). Die Asymmetrie äußert sich im Umriß, der Unregelmäßigkeit in der Mächtigkeit der Rinde und in der Gestalt des Zentralzylinders. Besonders deutlich wird dies, wenn man damit den Querschnitt eines Stieles in Vergleich setzt, der sich symmetrisch krümmt, etwa von Commelina coelestis (V, 17). Bei dem einseitigen Wachstum, das nach Analogie mit den übrigen ähnlich gebauten Gattungen (etwa Cochliostema) und dem Verhalten unmittelbar nach der Anthese sicher vorliegt, muß ein solcher Blütenstiel, wenn er nicht durch einen äußeren Einfluß, etwa bei ausgeprägter geotropischer Reizbarkeit,

daran gehindert wird, eine asymmetrische Krümmung ausführen. Ob befruchtete Blüten wie bei Commelina geotropisch reagieren, vermag ich nicht zu sagen. Palisota verhält sich zu Commelina ähnlich wie Cyclamen europaeum zu C. persicum, doch ist hier die Asymmetrie eine konstante. Sie ist auch insofern von Interesse, als die für Cyclamen und Vallisneria konstruierten teleologischen Deutungen sich hier nicht anwenden lassen. Verschiedene Bedeutungen, an die man denken könnte, so z. B. eine Isolierung der jeweils zur Anthese gelangenden Blüten für den Insektenbesuch, würden ebensogut durch eine normale, symmetrische Einkrümmung erreicht.

Commelinaceen ohne Bewegungen der Blütenstiele.

Nach dieser Fülle von Erscheinungen ist es fast geboten, auch kurz auf diejenigen Formen hinzuweisen, die keine Krümmung ihrer Blütenstiele zeigen. Wir können sie einteilen in solche, die ganz oder nahezu ungestielt sind und folglich zu einer Krümmung ohnedies nicht befähigt sind, und solche, die einen deutlichen Blütenstiel besitzen.

Zu ersteren gehört vor allem die Gattung Cyanotis, von der mehrere Arten lebend zur Beobachtung gelangten, mit ihr aber noch eine größere Zahl anderer Gattungen. Zur zweiten gehört z. B. eine von den gewöhnlichen abweichende Tradescantia-Art, nämlich

Tradescantia geniculata.

Ihre Blüten bilden winzige einfache Wickel, die zu einer ansehnlichen Rispe zusammengesetzt sind. Ein schützendes Hüllblatt fehlt, die Vorblätter sind ebenfalls nur klein ausgebildet. Die erste Blüte steht in der Verlängerung des Rispenastes und behält diese Stellung bei. Bei der weiteren Entfaltung des Wickels krümmt sich dessen Achse in der Wickelebene ein, die Blütenstiele selbst aber bleiben völlig gerade gestreckt und stehen strahlenförmig in einer Ebene, den Speichen eines Rades vergleichbar, von der Achse ab (V, 19 a u. b). Ganz ähnlich verhält sich die Wickelachse von Cyanotis cristata, bei der aber die Blüten ungestielt zwischen ihren großen, sichelförmigen, sich dachziegelig deckenden Vorblättern sitzen. Dieselbe Einkrümmung der Wickelachse kennen wir von den jungen Infloreszenzen von Cochliostema und Palisota, auch Commelina und Tinantia, bei ihnen erfolgt aber wieder eine Streckung. Gleichfalls ungekrümmt bleiben die Blütenstiele in den kleinen Doppelwickeln von Callisia Martensiana, die ähnliche Rispen wie *Tradescantia geniculata* bilden.

Damit ist der beschreibende und physiologische Teil erledigt. Im Anschluß daran sei zunächst eine Frage gestreift, die Clarke in seiner Arbeit (1904, p. 29) berührt und die mit den hier aufgerollten Fragen in Zusammenhang steht. Auch Clarke ist die Tatsache aufgefallen, daß die Krümmung der Blütenstiele — er berücksichtigt allerdings nur die der Knospen — in engem Zusammenhang mit der Dorsoventralität

der Blüte steht. Es fand, daß bei geraden ungekrümmten Knospenstielen die Blüte radiäre Ausbildung zeige, z. B. bei Rhoeo discolor. Wenn aber die Knospenstiele gekrümmt seien, so werde eine Seite der Blüte in der Organausbildung gefördert, und zwar immer jene, welche mit der konvexen Seite des Stieles zusammenfalle. Ähnliche Beziehungen will er bei allen von ihm untersuchten Infloreszenzen von Commelinaceen gefunden haben und spricht von dem „Einfluß, den die Stellungsverhältnisse auf die Zufuhr des Nährstoffstromes ausüben". Als Beispiele gibt er Ansichten von jungen Infloreszenzen von Cochliostema, Commelina und Rhoeo und die dazu gehörigen Blütenquerschnitte. Ich glaube nach meinen Untersuchungen ausprechen zu dürfen, daß die Verhältnisse nicht so einfach liegen, als es hiernach scheinen möchte. Zunächst sei bemerkt, daß gerade bei den Beispielen, die Clarke gibt, Cochliostema und Commelina, die geförderte Seite in der Blüte mit der konkaven, nicht der konvexen zusammenfällt. Man vergleiche nur seine Diagramme und bedenke, daß der markierte Kelchteil (K_1) der dem Vegetationspunkt abgekehrte ist. Weiterhin sei angeführt, daß auch die Blüten, die Clarke als radiäre bezeichnet und die keine präflorale Krümmung zeigen, wie Rhoeo und Tradescantia, doch, wie wir gesehen haben, zeitweise deutlich dorsoventral sind, was somit unerklärt bliebe. Noch weniger stimmt dies bei Zebrina und Tradescantia commelinoides. Die postfloralen Krümmungen bleiben dabei überhaupt völlig außer acht, da man sie schwerlich für die Ernährungsverhältnisse der Knospe verantwortlich machen kann.

Nach des Verfassers Ansicht ist das kausale Verhältnis, wenn überhaupt ein untergeordnetes, eher umgekehrt. Das Primäre wäre die Dorsoventralität der Blüte, bzw. schon von der Infloreszenzachse aus eine ungleiche Ernährung zweier Seiten, die sich in der Ausbildung der Organe und dem nastischen Wachstum des Stieles äußert. Es tritt ja auch die Dorsoventralität viel früher am Vegetationspunkt auf, zu einer Zeit, wo ein Blütenstiel überhaupt noch nicht vorhanden, viel weniger noch gekrümmt ist. Diese ungleiche Nährstoffzufuhr muß sich nicht durchswegs in allen Organen als eine Förderung derselben Seite äußern, wie auch in einer Papilionaceenblüte Kelch und Andröceum hypotroph, die Blumenkrone epitroph ist. Ein solcher durch Korrelation bedingter Wechsel ist es auch, wenn in einer Commelinablüte die K_1-Seite in Kelch, Andröceum und Gynäceum die geminderte, in der Krone die geförderte ist. In gleicher Weise kann eine Seite in der Ausbildung der Organe die bevorzugte, im Wachstum des Stieles die benachteiligte sein und umgekehrt: Knospen von Commelina und Cochliostema. Bei

Rhoeo, Tradescantia und Zebrina tut sich die geförderte Seite zunächst nur in der Ausbildung der Organe, später auch im Wachstum des Stieles kund. Bei Commelina kehrt sich das einseitige Wachstum des Stieles im Laufe der Entwicklung korrelativ um.

Das Résumé aus diesen Betrachtungen aber ist und bleibt ein engster Zusammenhang zwischen der Symmetrieebene und der Krümmungsrichtung, der hier auf systematisch engem Gebiete, bis in die Gattung hinein, auffällige Wechselbeziehungen zeitigt (Tradescantia).

Eine spezielle biologische Deutung dieser Erscheinungen ist bisher nur von Lindman in rein teleologischer Weise versucht worden. Ein Mangel haftet aber seinen Ausführungen schon dadurch an, daß er nur zwei Formen, Commelina coelestis und Tradescantia virginica, in Vergleich setzt. Bei Commelina findet er schon die Anordnung der Blüten „i hög grad lämpad att bereda efterblomman skydd". Im folgenden werden die Bewegungen der Blütenstiele, der ganzen Infloreszenz, die Gestalt der Hülle, das postflorale Verhalten der Blütenblätter in dem angegebenen Sinne ausgelegt. Bei Tradescantia hebt er zwei Unterschiede gegenüber Commelina hervor: 1. die krautige, derbere Beschaffenheit der Kelchblätter, die einen Ersatz der Hochblattdüte darstellen, und 2. die langen Blütenstiele: „blomskaften ärs betydligt längre, ty[1]) för att böja sig tillbaka licksom hos föregående slägte, ega de här intet utrymma in svikelns plan, der det motsatta bladveckets svikel hindrar, utan skaftet måste böja sig ur bladvecket omvexlande åt höger och venter och söka en obemärkt plats under svepebladen." Deshalb also *sind* die Blütenstiele so lange, weil im Wickel kein unbemerkter Platz für die Früchte da ist und zum nächsten Ruheplätzchen ein so weiter Weg zurückzulegen ist. So „erklärt" sich auch die veränderte Route, die die Stiele einschlagen. Immerhin ist ein derartig verwickeltes Verhältnis auch Lindman nur mehr erklärlich erschienen „ur inre grund, en spontan *nutation för* att såridt möjligt är dölja fruktanlaget". Was mit dem „inre grund" und der „spontan nutation" gemeint ist, ist mir nicht klar geworden (1884, p. 48/49).

Daß die Blütenorgane von Commelina viel weniger derb und widerstandsfähig gebaut sind, als etwa die von Tradescantia, besonders Tr. virginica, ist richtig, ja dies erstreckt sich sogar auf alle Arten, deren Blüten in einer festumschlossenen Hochblatthülle zur Entwicklung kommen, wie Rhoeo und Zebrina. Ist es aber nicht naheliegender eben diese eigenartige Lebensweise als Ursache ihres anatomischen Baues

---

1) Im Original nicht gesperrt!

aufzufassen? Ein Blütenstiel von Commelina ist ja während seiner Jugendzeit mit der Knospe ständig in Schleim gehüllt und zeigt in seinem anatomischen Bau alle Merkmale einer Wasserpflanze: Zarte Epidermis, Mangel der Behaarung, starke Reduktion der wasserleitenden Elemente, reichliches Durchlüftungssystem (V, 17), also auch Eigenschaften, die mit der Schutzbedürftigkeit nichts zu tun haben. Für Tradescantia virginica als einer nordamerikanischen, ausnahmsweise extratropischen Planze, vielleicht auch noch für Commelina coelestis ließe sich eine gewisse Schutzbedürftigkeit ja noch akzeptieren, wir wissen aber, daß sie das in Frage stehende Verhalten, mit den ganzen in der Hauptsache ausgesprochen tropischen Gattungen teilen. Wenn wir ferner eine Erscheinung in einer Gattung bei Urwaldpflanzen ebenso antreffen wie bei Steppen- und Wüstenpflanzen, dagegen bei anderen Gattungen, die unter denselben Bedingungen leben, nicht, so werden wir darin zunächst viel eher in der Organisation bedingte und nicht zum Schutze der Blüten erworbene Einrichtungen erblicken müssen. Und daß die Organisation als Grundlage für die verschiedenen Entfaltungstypen vorhanden ist, war ja das Ergebnis der im ersten Teil vorgeführten Untersuchungen.

Dagegen zeigt ein Vergleich, daß überall dort, wo eine große, in der Längsachse zusammengefaltete Blattdüte vorhanden ist, auch die Krümmungen der Blütenstiele in dieser Ebene verlaufen; so bei Commelina, Rhoeo, Zebrina, besonders auffällig in der Gattung Tradescantia bei Tr. commelinoides. Wir wissen nun, daß die Bewegungen in dieser Ebene bei ihnen dadurch ermöglicht werden, daß sich die Symmetrieebenen der Blüten auch in dieser Richtuug entwickeln. Man wird nun aber wohl nicht, auf teleologischer Bahn ins, wie Goebel sagt, metaphysische weiterschreitend, annehmen wollen, diese Bauverhältnisse seien eben so um die Bewegungen zu ermöglichen. Ich erblicke vielmehr in beiden Erscheinungen, der Gestalt des Hüllblattes und in der Lage der Blütensymmetrie, Äußerungen ein und derselben Ursache, nämlich einer bis ins Höchste gesteigerten symmetrischen Ausbildung längs der Hauptachse der Infloreszenz. Diese aber durch Anpassung erklären zu wollen, wird ebenso unmöglich sein, wie die Lindmansche Auffassung, die Anordnung der Blüten sei „i hög grad lämpad[1]) att bereda efterblomman skydd".

An die Commelinaceen schließe ich die Besprechung einer Reihe von Nutationsbewegungen, wie sie die Gattung

---

1) Im Original nicht gesperrt!

Allium,

namentlich in der Präfloration aufweist, weil sie uns den Typus liefern, nach dem die meisten, wenn nicht alle Nutationen, an Knospenstielen verlaufen. Ich beginne mit

Allium neapolitanum,

weil auch mir die Untersuchung dieser Art als Ausgangspunkt für die weitere Beobachtung der Gattung diente. Der wie bei allen Allium-Arten mit einer Scheindolde abschließende Stengel zeigt vor der Blütezeit eine sehr kräftige Abwärtsbiegung, die zur Zeit der Anthese wieder ausgeglichen wird. Sie beginnt sehr frühzeitig, kurz nachdem die Knospe aus der obersten Blattscheide heraustritt. Dabei ist diese nur anfänglich etwas schleifenförmig übergebogen, sehr bald aber dauernd vertikal nach abwärts gerichtet. In dieser Knospenlage wächst der Stengel bis zu seiner definitiven Länge von 30—40 cm heran. Erst sehr spät, wenn er schon fast ausgewachsen ist, richtet er sich allmählich auf und noch, während die Stengelspitze gebogen ist, wird die Hochblatthülle gesprengt und die ansehnlichen weißen Blütensterne beginnen sich zu entfalten.

Zunächst bietet A. neapolitanum ein sehr schönes Beispiel zur Demonstration des Zusammenhanges der Krümmungsrichtung und Sproßsymmetrie. Der Stengel hat nämlich einen auf den ersten Blick in die Augen fallenden dorsoventralen Querschnitt, eine völlig abgeflachte und eine stark gewölbte Seite, die mit scharfen, fast flügeligen Kanten aneinander grenzen (V, 20). Es fiel nun bei sämtlichen mir zur Verfügung stehenden Pflanzen — es waren insgesamt nur sieben Infloreszenzen — die konvexe Seite der Krümmung zusammen mit der abgeflachten Stengelseite. Der Krümmungsscheitel liegt bei Beginn der Krümmung ungefähr 3—4 cm unter der Knospenhülle, ebenso aber auch an dem nahezu ausgewachsenen Stengel. Es scheint also, als ob der obere Teil, ohne selbst zu wachsen, durch starke Streckung des unteren hochgehoben würde. Es war daher von Interesse, die Wachstumsverteilung und das Verhältnis von Krümmungsscheitel und Wachstumsregion festzustellen.

Zu dem Ende wurde am 19. Jan. ein Stengel, der von der Öffnung der obersten Blattscheide bis zur Knospe eine Länge von genau 10 cm aufwies und seine Nutation schon vollständig ausgeführt hatte, durch Tuschemarken auf seiner konvexen, flachen Seite in 10×10 mm eingeteilt und in Abständen von 3—4 Tagen auf den Neuzuwachs der einzelnen Zonen nachgeprüft bis zu seiner völligen Streckung, die einige Tage nach der Öffnung der ersten Blüten am 16. Febr. eintrat. Schon daraus ergab sich, daß zunächst nur die basale, in den Blattscheiden eingehüllte

Region einen merklichen Zuwachs, diese allerdings einen ungemein kräftigen erhält. Das maximale Wachstum muß in dieser Zeit noch ein gutes Stück unter der markierten Region, an der Basis des Sprosses gesucht werden. Allmählich werden auch die unteren Markierungszonen vom Wachstum ergriffen und von da aus, nach oben fortschreitend, immer höhere Zonen. Gleichzeitig erlosch damit das Wachstum an der Basis. Um die Zone des jeweils relativ stärksten Wachstums hervortreten zu lassen, wurde für die einzelnen Zonen der jeweilige, d. h. an den einzelnen Terminen erfolgte Zuwachs prozentual berechnet. Dadurch wurde ersichtlich, daß die maximale Wachstumszone von der Basis höher steigt bis zur Knospe. Vergleicht man damit den Krümmungsscheitel, wobei allerdings nicht sein Abstand von dem Hüllblatt — denn auch die obere Zone wächst in die Länge —, sondern seine Lage zu den fixen Markierungspunkten ins Auge zu fassen ist, so zeigt sich, daß auch der Krümmungscheitel sich nach oben verlagert. Ursprünglich zwischen Marke 3 und 4, also bei 35 mm primärer Markierung, liegt er am 7. Febr. bei 20 mm, am 10. Febr. bei 15 mm primärer Markierung. Dabei behält er immer einen Vorsprung vor der wandernden Wachstumszone. Bald nach Erledigung dieser Messung erschien die Arbeit von H. Schulz (1921), die bei ähnlichen Messungen an Papaverknospenstielen ganz dasselbe Verhalten — Höhersteigen des Krümmungsscheitels und dahinter der maximalen Wachstumszone — konstatiert hatte. Überhaupt ist das physiologische Verhalten der beiden Objekte ein weitgehend übereinstimmendes. Um die eventuelle weitere Verbreitung dieser Verhältnisse festzustellen, wurden von mir dann noch zwei solcher Messungen an Cotyledon agavoides und Tussilago farfara vorgenommen, über die später zu berichten ist.

Vergleicht man die einzelnen Stadien bezüglich der Markierungszonen genauer, so findet man, daß die ursprüngliche Krümmungsregion später völlig ausgeglichen ist, daß trotzdem aber die Knospe stets vertikal abwärts sieht. Dem allmählichen Ausgleich von unten her wirkt eine Fortführung der Krümmung im oberen Teil entgegen. Schon dies macht es äußerst wahrscheinlich, daß ein positiv geotropisches Verhalten des Sproßgipfels vorliegt. Diesem „Ausgleich der Krümmung durch Höhersteigen des Krümmungsscheitels“, wie es künftig genannt werden soll, ist ein anderer Typus gegenüberzustellen, bei dem die Aufrichtung ohne weitere Abwärtskrümmung des Gipfels erfolgt und den H. Schulz an geköpften Stielen von Papaver als „hebelartige Aufrichtung“ beschreibt, der aber auch sonst allenthalben zu finden ist. Die hebelartige Aufrichtung trat auch bei A. neapolitanum ein an zwei jungen Stengeln, denen die Knospen abgeschnitten worden waren. Auch hierin ist Übereinstimmung mit Papaver vorhanden. Die Aufrichtung wurde allerdings in der Horizontallage sistiert, jedoch, wie die Messungen zeigten, infolge Wachstumseinstellung.

Die schon oben ausgesprochene Vermutung, daß die Bewegung eine induzierte sei, wurde dadurch bewiesen, daß ein schon kräftig gestreckter und nutierender Stengel so um 180° übergebogen und unter-

halb des Krümmungsscheitels festgebunden wurde, daß die Öffnung des Bogens nach oben gerichtet war. Nach wenigen Tagen hatte sich der obere, jetzt aufwärts gerichtete Teil wieder vertikal abwärts gewendet und dabei unregelmäßige Torsionen vollführt, worin sich die Abhängigkeit von der Dorsoventralität des Stengels wiederspiegelt. Auf die Frage, ob die Induktion in Helio- oder Geotropismus zu suchen ist, was bei dem spärlichen Material von A. neapolitanum nicht entschieden werden konnte, wird bei A. insubricum und narcissiflorum noch eingegangen.

Die Sprengung der Hülle und das Aufblühen beginnt, wie schon eingangs erwähnt, noch bei nickender Lage der Infloreszenz. Dabei sind die Knospenstiele zunächst ebenfalls nach abwärts gerichtet. Sowie aber der Stengel gerade gestreckt ist — er war dabei nie völlig aufgerichtet, sondern infolge seiner Länge und des Gewichtes der Blüten schräg niedergebogen —, reagieren die jetzt noch nicht abgeblühten Knospen energisch negativ geotropisch, sie nehmen bei Lagenänderung in kurzer Zeit wieder vertikale Orientierung an und zeigten auch bei der einseitigen Beleuchtung keinerlei Beeinflussung durch das Licht. Dieses verschiedene Verhalten der ersten und späteren Knospen zeigt, daß der negative Geotropismus der Blütenknospen nicht eine mit einem bestimmten Entwicklungsstadium der Blüten zusammenhängende Erscheinung darstellt — er kommt ja bei den ersten Blüten überhaupt nicht zur Auswirkung —, sondern lediglich die Fortsetzung der über den Stengel hinaus in die Blütenstiele fortschreitenden negativ geotropischen Region, die den Stempelgipfel erst nach dem Aufblühen der ersten Knospen erreicht, sich dann aber in den noch jungen kräftig wachsenden Knospenstielen viel rascher äußern kann als in dem niedergedrückten, kaum mehr wachsenden Sproß selbst.

Die geotropische Empfindlichkeit der Knospen verschwindet beim Aufblühen, um in den Blütenstielen nie wiederzukehren. Die Blüten selbst sind allseitig ungleichmäßig, bei einseitiger Beleuchtung gegen das Licht orientiert. Die Fruchtstiele werden bald nach der Anthese durch Ausbildung eines kräftigen Sklerenchymringes steif und das Wachstum bleibt nur an ihrer Basis erhalten. Hier krümmen sich die in der Scheindolde zu äußerst stehenden, also älteren Fruchtstiele scharf nach rückwärts infolge Epinastie. Die inneren bleiben mehr und mehr gerade, so daß die einzelnen Fruchtstiele strahlig auseinanderspreizen. Eine Beeinflussung dieser strahlenförmigen Entfaltung des Fruchtstandes durch horizontale oder inverse Lage konnte nicht erzielt werden.

Die ganz jungen Stengel von A. neapolitanum sind mit der Knospe nicht nur vertikal abwärts gerichtet, sondern stark schleifen-

förmig übergebogen, etwa bis zur Horizontalen. Es muß unentschieden bleiben, ob dies auf Epinastie oder, was mir unwahrscheinlicher dünkt, auf Lokalisation des Wachstums auf den unteren Teil der gekrümmten Zone, zurückzuführen ist, doch wird später bei A. ophioscordon nochmals daran zu erinnern sein.

Allium narcissiflorum Vill. (= A. pedemontanum W.) und **Allium insubricum Bois. et Rent.**

Diese beiden einander nahestehenden, ebenfalls mediterranen Arten mit prächtig rosafarbenen Glockenblüten stimmen in ihrem Verhalten in der Präfloration lange Zeit mit A. neapolitanum überein. Erst zur Blütezeit treten Unterschiede auf.

Der Querschnitt des Stengels ist auch hier nicht kreisrund, wie normal in der Gattung, sondern scharf zweikantig, abgeflacht (V, 21). Eine häufig auftretende stumpfe dritte Kante tritt gegen diese beiden völlig zurück. Der Stengel ist, wie häufig in der Gattung, etwas tordiert, in der Krümmungszone ist aber fast stets festzustellen, daß die durch die beiden flachen Seiten gehende Symmetrieebene mit der Krümmungsebene zusammenfällt. In 21 von 28 daraufhin wahllos untersuchten Pflanzen war dies deutlich, bei den übrigen war die Krümmungsebene durch die Torsion verwischt. Welche von den beiden abgeflachten Seiten zur konkaven wird, ist ebenfalls nicht beliebig, sie war fast in allen Fällen bestimmt durch den an der Basis des Stengels stehenden Laubsproß. Durch die etwa eine halbe Umdrehung betragende Torsion des Stengels ist die Krümmung aber demselben fast regelmäßig äußerlich abgekehrt.

Wie bei A. neapolitanum wurde auch hier durch inverses Festbinden von schon gekrümmten Infloreszenzen, was im Freien an natürlich gewachsenen Pflanzen von A. insubricum geschah, ermittelt, daß die Nutation eine induzierte ist. Sodann wurden eine Reihe abgeschnittener und in feuchtes Sphagnum-Moos gesteckter Infloreszenzen im Dunkelraum in inverse Lage gebracht. Auch bei ihnen fand eine Neuorientierung nach der veränderten Schwerkraftsrichtung statt, was mit Sicherheit auf Geotropismus schließen läßt. Wurden dagegen junge Pflanzen mit noch nicht gekrümmten Stengeln ausgegraben und im Dunkelraum gehalten, so trat bei ihnen keine Nutation ein, obwohl sie kräftig, durch Etiolierung sogar übermäßig in die Länge wuchsen. Dasselbe Verhalten war schon bei einer jungen, ähnlich behandelten Pflanze von A. neapolitanum aufgefallen. Es kann dies seinen Grund nicht darin haben, daß die Krümmung eine rein negativ heliotropische ist, dagegen spricht der erste Dunkelversuch und noch mehr die ständige Vertikallage der Knospe. Wohl aber scheint zum Zustandekommen der geotropischen Perzeption oder erst Reaktion das Licht notwendig zu sein, sei es nun direkt oder infolge einer hemmenden Wirkung der Etiolierung. Die Vermutung, daß sich ein Unterschied in der Führung von Statolithenstärke zeigen könnte, hat sich nicht bestätigt.

In dem Verhalten während und nach der Blütezeit ist ein Unterschied gegenüber A. neapolitanum als auch innerhalb der beiden Arten selbst vorhanden. Bei A. narcissiflorum ist bei Beginn der Blütezeit die Sproßspitze samt den Blüten nach abwärts gerichtet. Die völlige Streckung tritt entweder erst nach Abblühen sämtlicher Blüten oder gegen Ende der Blütezeit ein. In letzterem Falle führen die Stiele der jüngsten Blüten selbst noch eine positiv geotropische Krümmung aus.

Der gestreckte Stengel ist auch hier meist niedergebogen. Die Fruchtstiele stehen in seiner Verlängerung horizontal oder aufrecht ohne eine geotropische Beeinflussung, aber dicht beisammen, nicht strahlig gespreizt wie bei A. neapolitanum und reifen in dieser Lage ihre Früchte aus. „Fiori d'apprima penduli, poi eretti" (Flori e Paoletti). „Ombelle penchée avant l'anthèse, puis dressée, fastigiée on subhémisphérique" (Rony).

Der Unterschied in dem zeitlichen Ablauf der Bewegungen gegenüber A. neapolitanum liegt darin, daß sämtliche Blüten in nickender Lage sich entfalten und die Streckung wohl noch stattfindet, aber erst beim Abblühen der Infloreszenz. Zu einer negativ geotropischen Reaktion der Knospenstiele kann es natürlich dabei überhaupt nicht mehr kommen.

Noch weiter in dieser Richtung ist A. insubricum gegangen. Bei ihm entfaltet sich die ganze Infloreszenz in nickender Lage und behält diese Lage auch postfloral bei (V, 22): „Fiori sempre inclinati" (Fiori e Paoletti). Die Blütenstiele führen normal überhaupt keine Bewegung aus. Bindet man jedoch vor dem Aufblühen den Stengel aufrecht fest und ermöglicht durch Entfernen der Hochblatthülle den Blütenstielen eine Krümmung, so biegen sich diese alsbald allseitig abwärts (V, 23), worin zum Ausdruck kommt, daß auch die Blütenstiele wie der obere Stengelteil positiven Geotropismus besitzen, der auch bei A. narcissiflorum nur in den jüngsten Blüten noch zum Ausdruck kommt. Das Verhalten von A. insubricum stellt also gegenüber dem von A. neopolitanum ein gehemmtes dar, indem hier die Infloreszenz in ihren Bewegungen auf einem Grad der Entfaltung stehen bleibt, den A. neapolitanum nur während der Knospenzeit aufweist. A. narcissiflorum aber nimmt eine interessante Mittelstellung ein (X, 73).

Eine zeitliche Verschiebung nach der entgegengesetzten Richtung zeigt dagegen

Allium senescens L. (= A. montanum Schmidt),

das in der var. glaucum untersucht wurde (X, 73).

Auch hier ist die Knospe wie bisher in nickender Lage. Der Querschnitt des Stengels ist ebenfalls, trotz der großen habituellen Verschiedenheit der ganzen Pflanze, analog dem von A. insubricum zweischneidig-bikonvex und auch die Beziehungen zur Krümmungsrichtung ließen sich feststellen. Die Aufrichtung erfolgt jedoch relativ sehr frühzeitig, d. h. noch vor der Entfaltung der ersten Blüten. Gewöhnlich ist bei der Sprengung der Hülle die Aufrichtung vollzogen. Wenn in diesem Stadium jedoch der Stengel noch eine Krümmung aufweist, so richten sich die kräftiger wachsenden Knospenstiele entsprechend denen von A. neapolitanum vor demselben auf.

Eine teleologische „Erklärung" dieser Nutationen ist meines Wissens noch nicht versucht worden. Eine besondere Schutzbedürftigkeit ist für die rein mediterranen Arten, die aber auch in unserem Klima im Freien prächtig gedeihen, nicht anzunehmen, noch weniger eine verschieden lange Schutzbedürftigkeit je nach der Dauer der Nutationsperiode. Auch der Pollen ist bei A. insubricum nach Hallermeier (1921) in keiner Weise gegen Benetzung empfindlich, wie es Kerner (1891, p. 105) für nickende Blüten angenommen, aber nicht bewiesen hat. Daß die drei Arten A. senescens, neapolitanum und narcissiflorum Vorstufen darstellten auf dem Wege der schrittweisen Anpassung zu dem Verhalten von All. insubricum hin, wie es sich Hansgirg in ähnlichen Fällen vorstellt (1893, p. 113) ist ebensowenig einzusehen, denn bei keiner der vier Arten ist auch nur ein Anzeichen dafür vorhanden, daß sie ihren Lebensbedingungen nicht in vollkommener Weise gewachsen wären. Es ist ja auch die angegebene Reihe selbstverständlich nur als Stufenreihe, nicht als Ahnenreihe gedacht (im Sinne Abels).

Auffallend ist dagegen die Tatsache, daß alle vier Arten einen ausgesprochen abgeflachten Stengelquerschnitt aufweisen, während doch in der ganzen Gattung stielrunde und stets aufrechte Stengel die Regel sind. Es scheinen hier gewisse Beziehungen zu herrschen, die aber doch noch mit mehr Vergleichsmaterial zu belegen wären, wenn auch natürlich die abgeflachte Gestalt des Stengels noch keine Erklärung für das umgekehrt geotropische Verhalten seiner Spitze liefern kann. Bei A. angulosum mit ebenfalls deutlich abgeflachtem Stengel konnte ich keine Nutation beobachten, von Hansgirg (1893, p. 111) wird sie dagegen angegeben. Bei A. ursinum und paradoxum ist der Stengel unregelmäßig dreikantig. Bei den Arten mit rundem Stengel fand ich nur bei A. ochroleucum unregelmäßige, nicht konstante Nutationen.

Dagegen gehört hierher noch die abenteuerliche Einrollung, die der Stengel von

Allium ophioscordon Don (= A. controversum Schrad.)

regelmäßig in der Präfloration erfährt und die ihm auch seinen Namen eingetragen hat. Es rollt sich, wie aus Fig. 2 ersichtlich, der Stengel in seinem oberen Teil nach Art einer Uhrfeder, also in einer Ebene ein. Dabei macht er $1^1/_2$—2 Umdrehungen und mit einer erstaunlichen Regelmäßigkeit so, daß die obere Windung in die untere, äußere zu liegen kommt. Es ist das nur dadurch ermöglicht, daß die Wachstumsdifferenz der beiden Seiten nach der Spitze ganz langsam, aber ständig

zunimmt. An Dutzenden von Exemplaren konnte ich nur selten finden, daß der Stengel aus dieser Ebene merklich herausgekrümmt war. Es handelt sich also um eine streng symmetrische Krümmung, die nicht mit den asymmetrischen Schraubenrollungen verwechselt werden darf, wie sie etwa Vallisneria oder Palisota (VI, 31) aufweisen.

Eine ausgesprochene morphologische Dorsoventralität hat der Stengel selbst nicht, sein Querschnitt ist fast kreisförmig, in der Krümmungsrichtung manchmal etwas zusammengedrückt-oval. Die Hochblatthülle dagegen ist, besonders anfangs gleich nach Verlassen der Blattscheide, in einer Ebene flach S-förmig gebogen und mit dieser Ebene fällt die Krümmungsebene konstant zusammen. Gewöhnlich ist es zugleich die Ebene der zweizeilig stehenden Laubblätter, andernfalls können Torsionen des basalen Stengelteiles dies äußerlich verwischen.

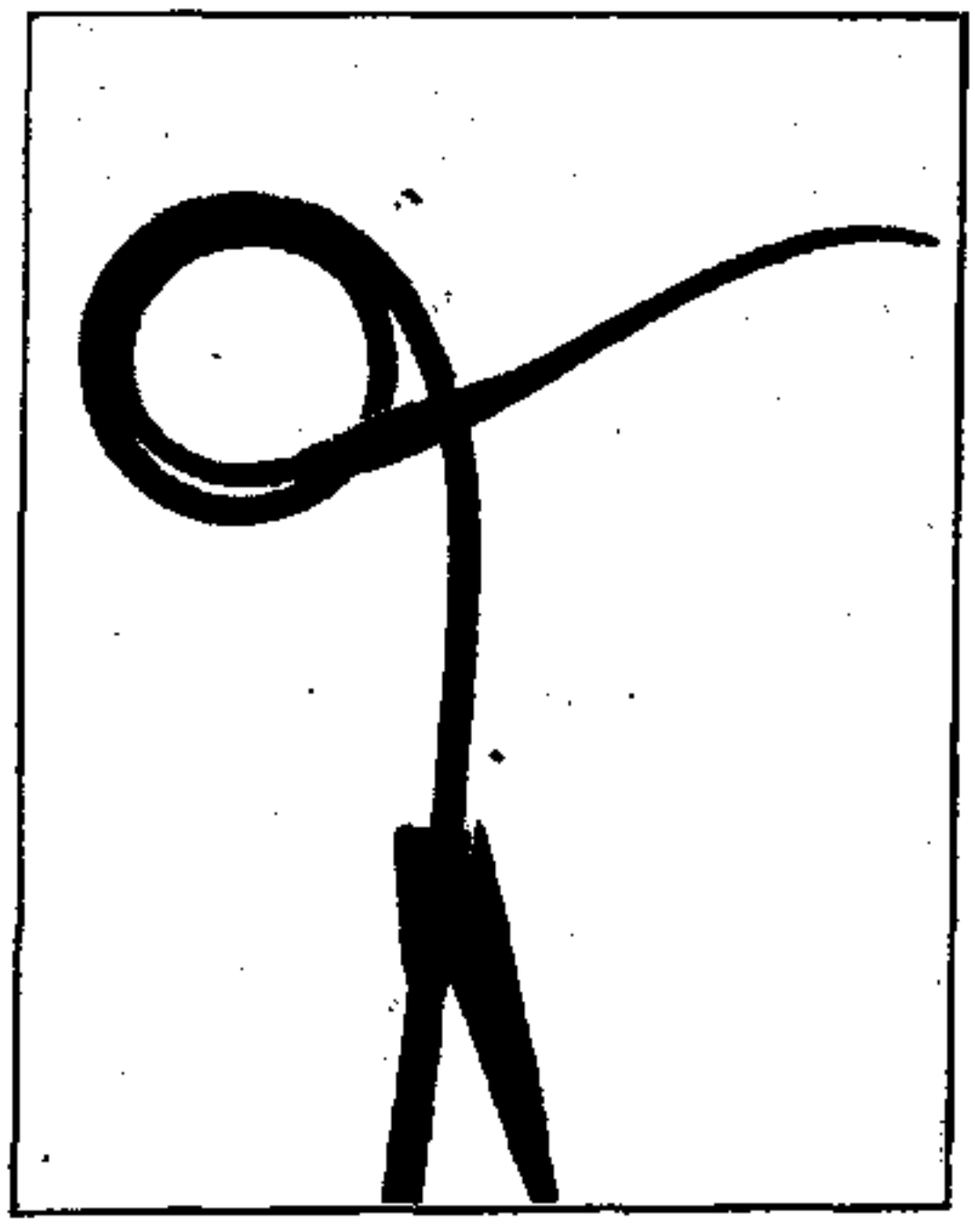


Fig. 2. Allium ophioscordon. Inflorescenz im präfloralem Entfaltungsstadium.

Wenn Vöchting (1882, Taf II, 1) einen Stengel abbildet, bei dem die Einrollung gerade so weit fortgeschritten ist, daß die Knospe abwärts schaut, so traf das in dem Einzelfalle sicher zu, wenn er aber sagt, dies sei regelmäßig der Fall, so stimmt das nicht mit den Tatsachen überein, und wenn er daraus den Schluß zieht, daß positiver Geotropismus vorliege, so fällt diese Folgerung mit der Voraussetzung. Die Rollung kann verschieden stark sein, in dem Falle der Fig. 2 war sie noch stärker als in der Vöchtingschen Zeichnung.

Bei der vor der Blütezeit erfolgenden Aufrichtung wird der Stengel von unten her nach oben fortschreitend allmählich gerade gestreckt. Dabei wurde durch Wachstumsmessung wie bei A. neapolitanum ermittelt, daß die zunächst basal liegende Zone des stärksten Wachstums zum Gipfel emporsteigt. Auch der Krümmungsscheitel, wenn man hier von einem solchen sprechen kann, muß dabei natürlicherweise höher steigen.

Es wäre vielleicht darauf hinzuweisen, daß überhaupt gegenüber A. neapolitanum kein prinzipieller Unterschied vorliegt. Die schleifen-

förmigen Einkrümmung des jungen Stengels, die schon erwähnt wurde, bildet die erste Andeutung von dem Verhalten von A. ophioscordon, hier allerdings sehr bald wieder rückgängig gemacht wird.

Die Frage, ob Epinastie oder Geotropismus oder beides zusammen als Ursache der Einrollung zu betrachten seien, konnte nicht endgültig entschieden werden. Auch Vöchting hat schon vergeblich in dieser Richtung experimentiert. An sich wäre es ja denkbar, daß der Stengel, zunächst nur im oberen Teil positiv geotropisch reagierend, von oben her nach unten fortschreitend sein Wachstum einstellt und daß sich zugleich damit die positiv geotropische Region nach unten ausdehne. Es wäre das ein dem späteren gerade entgegengesetztes Verhalten. Eine junge Pflanze wurde, als die Knospe aus der obersten Blattscheide hervortrat, ausgegraben, eingetopft und auf dem Pfefferschen Klinostaten in Rotation versetzt. Die Krümmung trat, bei zunächt kräftigem Wachstum ein, wurde aber bald sistiert. Die Infloreszenz entwickelte sich weiter. Es ließ sich aber nicht sagen, daß das Ausbleiben der Einrollung auf die Ausschaltung der Schwerkraft zurückzuführen sei, denn an ebenso behandelten, nicht rotierenden Pflanzen blieb die Einrollung ebenfalls aus, wohl als Folge einer durch das Verpflanzen verursachten Wachstumshemmung. Daß Epinastie im Spiele ist, erscheint mir durch die Regelmäßigkeit, mit der die Krümmung in einer Ebene erfolgt, als auch durch das Ergebnis des mangelhaften Klinostatenversuches als ziemlich sicher. Daneben halte ich das Vorhandensein von positiven Geotropismus nach Analogie mit den vorher behandelten Arten für wahrscheinlich. Daß auch noch andere, mir bisher lebend nicht zur Verfügung gestandener Arten Nutationen ihrer Stengel aufweisen, ist anzunehmen. Bei der großen Masse der Arten kommt der Stengel aufrecht zur Entfaltung.

Damit kommen wir zu den Bewegungen der Blütenstiele, soweit sie nicht schon bei den behandelten Arten erwähnt wurden.

Die Blüten stehen in ± dichten Scheindolden, ohne dabei für gewöhnlich eine einheitliche Orientierung zu besitzen. Ausnahmen bilden zunächst drei systematisch einander nahestehende Arten, A. pulchellum, A. carinatum und A. flavum.

Am schönsten zeigt das Phänomen

Allium pulchellum Don. (VII, 41)

Die Knospenstiele sind wie der Stengel aufgerichtet, die zentralen ohnehin, die peripheren durch eine Krümmung an der Basis. Auch nach Entfernen der Hülle behalten sie diese Lage bei. Die einzelnen, zur

Anthese gelangenden Blütenstiele biegen sich allseits nach abwärts, um sich nach der Bestäubung sofort wieder vertikal aufzurichten. Für die Lage der Knospen, Blüten und Früchte wurde durch Orientierungsversuche im Licht und im Dunkelraum nachgewiesen, daß negativer, bzw. positiver Geotropismus vorliegt, daß also eine zweimalige Umstimmung stattfindet. Ganz analog verhalten sich Allium carinatum und A. flavum. Es sind auch dies mit Ausnahme von A. carinatum rein südliche Arten.

Dagegen unterscheidet sich

Allium siculum

darin von A. pulchellum, daß die Nutation schon im Knospenstadium der Blüten erfolgt, die Aufrichtung aber ebenfalls erst nach dem Abblühen [nach H. Schulz; ich selbst habe die Art nicht beobachtet[1])]. Eine umgekehrte zeitliche Differenz weist

Allium pendulinum

auf, bei dem nach Parlatore (1852) die Blüten noch aufrecht ausgebreitet, die Früchte „undique penduli" sind. Allium siculum, pulchellum (usw.) und pendulinum stellen also wiederum eine Reihe mit nur zeitlichen Divergenzen dar.

Eine größere Verbreitung in der Gattung hat die Erscheinung, daß die Blütenstiele ohne einheitliche Stellung sind und sich postfloral negativ geotropisch aufrichten, also eine Nutation überhaupt nicht ausführen. Bei reichblütigen Infloreszenzen legen sich dabei die Blütenstiele nach der Blütezeit zu einem dichten Knäuel nach oben zusammen. Derart verhalten sich Allium roseum, giganteum, ochroleucum, sphaerocephalum, suaveolens und sicher noch eine größere Zahl von Arten. Umkehrungsversuche bei den vier letztgenannten Arten bewiesen, daß es sich tatsächlich um eine negativ geotropische Aufrichtung und nicht hyponastisches Zusammenlegen handelt. Bei A. giganteum, sphaerocephalum und ochroleucum ist die Entfaltung der Infloreszenz eine zentrifugale, bei A. sphaerocephalum wachsen überdies die zentralen Fruchtstiele bedeutend in die Länge, wie auch bei A. pulchellum, so daß ein kegelförmiger Fruchtstand resultiert.

Das dichte Zusammenlegen der Fruchtstiele mag vielleicht für die Ausstreuung der Samen von einiger Bedeutung sein, dem stehen aber zahlreiche Arten gegenüber, deren Fruchtstiele energisch auseinander spreitzen: All. ursinum, neapolitanum, odorum, karataviense usw., oder wie bei A. sphaerocephalum ungleich in die Länge wachsen.

Übrige Liliaceen.

Unter den übrigen Lilicaeen herrscht in den Einzelheiten der Krümmungserscheinungen größte Mannigfaltigkeit, die sich auch, wie bei Allium, in die Gattung hinein erstrecken kann. Verschiedene Objekte sind schon Gegenstand eingehender physiologischer Untersuchung ge-

1) Daß nämlich mit dem nicht existierenden „A. sicutum" nichts anderes als A. siculum gemeint ist, ergibt sich schon aus dem Beinamen „Nectaroscordon".

wesen. Überall hat sich Geotropismus, eventuell in Verbindung mit Rektipetalität, als Ursache der Bewegung herausgestellt. Im übrigen kann ich nur einige zusammenfassende Bemerkungen anschließen.

Für die kapselfrüchtigen Gruppen gilt fast durchgehends, daß die Fruchtstiele aufrecht bleiben, wenn die Blüten schon aufrecht stehen, oder sich erst postfloral aufrichten (Uvularia grandiflora, Galtonia, Fritillaria, Lilium Martagon, die meisten Aloë-Arten, Eremurus, Asphodeline lutea usw.), nur selten krümmt sich der Stiel einer kapselfrüchtigen Form postfloral abwärts (verschiedene Aloë-Arten nach Hansgirg, die kurzen, nur wenig über den Boden tretenden Blütenstiele von Asphodelus acaulis unter kräftiger schleifenförmiger Überbiegung [nach Sernander 1906]). Eine dritte Möglichkeit ist die, daß sich der Fruchtstiel an der aufrechten Infloreszenzachse steif horizontal stellt, wie bei mehreren Muscari-Arten. Bei Hansgirg finden wir die Liliaceen unter dem Aloë-, Veronica- und Aquilegiatypus eingereiht. Eine zweite Bewegung des Stiels zur Zeit der Fruchtreife ist mir von keiner einzigen Form bekannt geworden.

Bei den beerenfruchtigen Asparagoideen dagegen sind Krümmungserscheinungen nach der Blütezeit so gut wie fehlend. Bei nickender Blütenlage bleibt auch die Frucht nach abwärts gerichtet (Convallaria, Polygonatum, Streptopus), im anderen Falle bleibt sie aufrecht (Paris, Ruscus). Eine postflorale Abwärtskrümmung erfahren die zwar kapselähnlichen, aber fleischigen Früchte von Funckia (ovata und Sieboldiana).

Auf eine Pflanze muß noch etwas näher eingegangen werden, weil sie ein sehr eigenartiges, isoliertes Verhalten zeigt,

Bulbine longiscapa (VI, 32),

eine Blattsukkulente der Kapflora.

Die in großer Zahl in einer langen Ähre angeordneten Blüten — im Knospenstadium negativ geotropisch an die Achse angeschmiegt — stellen sich zur Zeit der Anthese horizontal. Beim Abblühen schließen sich die basal verwachsenen Perianthblätter dicht um den Fruchtknoten zusammen, sodann biegt sich der Stiel scharf nach abwärts ein, soweit, daß die Blüten wieder horizontal nach innen oder sogar schräg nach oben gerichtet sind, ganz ähnlich wie die Blütenstiele des kleinen dadurch „geokarpen“ Asphodelus acaulis (s. oben!). Diese Bewegung führen befruchtete und unbefruchtete Blüten in gleicher Weise aus; sie ist eine autonom-epinastische. Es gelingt nicht, sie durch Umkehrung der Infloreszenz in ihrer Richtung und Stärke zu beeinflussen. Die Stiele unbefruchteter Blüten welken in dieser Stellung langsam ab. Die der befruchteten dagegen beginnen sich schon nach wenigen Tagen wieder gerade zu strecken; zugleich schwillt jetzt der Fruchtknoten kräftig an und hebt die vertrocknete Perianthhülle als Kalyptra ab. In seiner definitiven Lage steht der Stiel vollständig gestreckt senkrecht von der Traubenachse ab. Auch diese Stellung beruht nicht auf (Horizontal-)Geotropismus, sie

erfolgt bei jedweder Orientierung in derselben Weise (in bezug auf den Sproß). Die Pflanze ist interessant, weil die sowohl von unbefruchteten als befruchteten Blüten ausgeführte Einkrümmung gerade von den (noch wachstumsfähigen) letzteren wieder aufgegeben wird. Etwas einigermaßen Ähnliches ist mir nur noch an dem später behandelten Convolvulus tricolor begegnet. Ob eine bestimmte Bedeutung damit verbunden sei, vermag ich nicht zu sagen. Hausgirg, der nur die Einkrümmung, nicht die Wiederaufrichtung beobachtet hat, stellt sie zum „Aloëtypus" und damit zu den „karpotropischen" Schutzkrümmungen — unbekümmert um ihre südafrikanische Heimat. Man könnte an eine Erleichterung der Selbstbestäubung bei ausbleibender Fremdbestäubung denken, wie es Kerner (1891, II, p. 377 ff.) für verschiedene Fälle angibt. Dagegen spricht aber der äußerst mangelhafte Samenansatz, unter Hunderten von Blüten kommen immer nur einige wenige Früchte zur Ausbildung. Bis zu weiteren Untersuchungen müssen wir uns wohl auf innere, vielleicht Stoffleitungsvorgänge vertrösten.

Sonstige präflorale Nutationen.

Im Anschluß an die Untersuchung von Allium neapolitanum wurden gelegentliche Beobachtungen über das Zustandekommen präfloraler Nutationen überhaupt angestellt, um eine eventuelle weitere Verbreitung der dortigen Verhältnisse festzustellen.

Zunächst wurde

Cotyledon agavoides

daraufhin untersucht.

Die jungen Infloreszenzen dieser Crassulacee richten sich positiv geotropisch nach abwärts, zunächst mit dem ganzen verzweigten, blütentragenden Teil. Der Krümmungsscheitel steigt allmählich höher, von dem Hauptsproß in die Infloreszenzäste hinein. Zur Blütezeit stehen die einzelnen Blüten an der Grenze von gestrecktem und nutierendem Teil. Diesem Höhersteigen des Krümmungsscheitels entspricht wie bei Allium neapolitanum auch eine aufwärts steigende maximale Wachstumszone, wie eine genaue Messung ergab. Die einzelnen Infloreszenzäste stellen rein wickelige Cymen dar. Die Krümmung erfolgt dabei in einer ganz bestimmten Ebene, nämlich der Längsebene des Wickels, wie auch bei der Einrollung der wickeligen Commelinaceen-Infloreszenzen. Sind die Infloreszenzen einseitig beleuchtet, so sind sie stets der Lichtquelle zugekehrt, dabei aber doch so orientiert, daß die einzelnen Wickelebenen senkrecht stehen.

Im übrigen waren genauere Messungen überflüssig, um in ähnlichen Fällen über die Wachstumsverhältnisse Klarheit zu bekommen. Dieser Krümmungsausgleich durch Höhersteigen des Krümmungsscheitels war bei präfloralen Nutationen auf Schritt und Tritt zu beobachten. Außer an Cotyledon agavoides wurde er festgestellt bei Cot. Scheideckeri, Echeveria Purpusii, bei der schönen Entfaltung von Bryophyllum calycinum. Um die weite Verbreitung einigermaßen zu zeigen, sei folgendes, vorläufiges Familien- und Gattungsverzeichnis gegeben:

Portulacaceen (Claytonia, Calandrinia); Caryophyllaceen (Silene, Spergula); Ranunculaceen (Anemone); Papaveraceen (Papaver); Saxifragaceen (Saxifraga mit zahlreichen Arten); Crassulaceen (Codyledon, Echeveria, Bryophyllum); Droseraceen Drosera); Nepenthaceen (Nepenthes); Oxalideen (Oxalis); Geraniaceen (Geranium, Erodium, Pelargonium); Linaceen (Linum); Cistaceen (Helianthemum, Fumana); Violaceen (Viola); Loasaceen (Loasa tricolor; Bloumenbachia); Solanaceen (Solanum); Borragineen (Borago, Omphalodes usw.); Kompositen (Lactuca, Leontodon, Kleinia, Arctotis, Cotula, Brachycoma, Tussilago, Microseris); Liliaceen (Allium); Commelinaceen (Commelina, Tinantia); Leguminosen (Lathyrus odoratus).

Es erhebt sich die Frage, ob nicht alle präfloralen geotropischen Nutationen diesen Typen angehören. Endgültig kann dies an dieser Stelle nicht entschieden werden, doch ist mir bis jetzt kein Fall bekannt, der sicher ein anderes Verhalten zeigte. Bei der Aufrichtung von Fruchtstielen scheint er dagegen nur selten vorzukommen (vgl. Tussilago und Ecballium).

Oxalis.

Bei dieser mit Hunderten von Arten über fast alle Kontinente und Zonen verbreiteten Gattung herrscht die denkbar größte Mannigfaltigkeit in der Lebensweise, es wechseln Kräuter mit Sträuchern, zarte Schattenpflänzchen mit sukkulenten Wüstenpflanzen, periodisch vegetierende Steppenbewohner mit vulgären Unkräutern, ja sogar Schlingewächse und schwimmende Wasserpflanzen sind bekannt geworden. Handelt es sich bei den Entfaltungsbewegungen um Anpassungserscheinungen, so müssen sich, wenn irgendwo, hier deutliche Beziehungen zu den Lebensverhältnissen erkennen lassen.

Eine Reihe interessanter biologischer und physiologischer Probleme, die sich an die Gattung knüpfen — Kleistogamie, Dimorphie und Trimorphie der Blüten, Ausschleuderungsmechanismen der Samen, vegetative Fortpflanzung, Schlaf- und Reizbewegungen — trugen dazu bei, daß die Gattung schon wiederholt die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt und den Gegenstand von Monographien gebildet hat. Die Entfaltungsbewegungen sind dabei bestenfalls nur gestreift worden, so daß eine vergleichende Betrachtung wohl wünschenswert erscheint.

Der Bau der Infloreszenzen, die stets in den Achseln von Blättern stehen, ist nur äußerlich ein bei einzelnen Arten sehr verschiedener, er läßt sich bei sämtlichen Formen bei näherem Zusehen unschwer auf einen einheitlichen Typus zurückführen. Die Infloreszenz läßt sich ableiten von einem Dichasium, das durch Verzweigung aus den Vorblättern gebildet wird. Dadurch, daß die dem Hauptsproß abgekehrte und weiterhin überhaupt die nach außen gekehrte Seite die bevorzugte darstellt („Exotrophie“, vgl. V, 25), kommt eine Wickeltendenz zustande, die über alle möglichen Übergänge zwischen Dichasien und Wickeln vielfach zu reiner Wickelbildung führt, so bei Oxalis Ortgiesii, wo sich aus den Vorblättern der ersten Blüte nach der abaxialen Seite hin zwei reine Sympodien entwickeln, oder bei O. cernua, wo vier solcher Wickel entstehen (aus den beiden Vorblättern der zwei Blüten zweiten Grades), zwei kräftige nach der abaxialen,

zwei kürzere nach der adaxialen Seite hin. Auf diese Weise erhalten wir in allen Infloreszenzen eine Hauptsymmetrieebene, die durch die Hauptachse und das Tragblatt der Infloreszenz geht. Die habituellen Unterschiede der Infloreszenzen ergeben sich durch die verschiedene Blütenzahl, andererseits durch die verschiedene Länge der Infloreszenzäste, wodurch einerseits Scheindolden, andererseits gestreckte Sympodialachsen entstehen. Bei zahlreichen Arten, wie z. B. bei Oxalis acetosella, ist die Infloreszenz überhaupt nur einblütig. Ihr „Blütenstiel" zerfällt durch zwei kleine Vorblättchen in einen oberen Teil, den eigentlichen Blütenstiel, und einen unteren, den Infloreszenzstiel.

Im Blütenbau herrscht, wenn man von der Länge der Griffel und Staubblätter absieht, die größte Einförmigkeit. Wenn sich dazu noch Ähnlichkeit in den vegetativen Organen gesellt, ist es bei der ungeheuren Artenfülle verständlich, daß eine Menge schwer unterscheidbarer Arten resultieren, über die sich schon der alte Jacquin beklagte:

„Par cunctis facies, qualem decet esse sororum.
At nomen dare cuique suum, quod separet omnes.
Hoc opus, hic labor est."

Der Einförmigkeit in der Blütenorganisation entspricht auch die Einförmigkeit ihrer Entfaltungsbewegungen.

Als Hauptuntersuchungsobjekt diente eine sukkulente südamerikanische Art,

Oxalis carnosa.

Die Infloreszenzen — aus drei bis sieben ansehnlichen gelben Blüten gebildet — stehen in den Achseln der Laubblätter an dem niedrigen, von den vertrockneten Blattstielrudimenten bedeckten, holzigen Stämmchen horizontal bis schräg aufwärts gerichtet.

Der Kelch ist hier, im Gegensatz zu den meisten anderen Arten, nicht radiär, sondern dorsoventral ausgebildet (streng genommen sogar asymmetrisch) (vgl. V, 25), was dadurch zustande kommt, daß das adaxiale Kelchblatt alle anderen an Größe überragt, zwei weitere lateral stehende sehr klein ausgebildet und die beiden abaxialen etwa gleich groß sind.

Die sehr auffälligen Bewegungen der Blütenstiele verlaufen folgendermaßen: Nach der Blütezeit senkt sich der Stiel mittels eines basalen Gelenkes ungemein scharf nach abwärts. In dieser Lage verharrt er, bis die Frucht reift; dann richtet er sich an der Basis wieder auf, jedoch nicht so weit, daß dadurch der Stiel vertikale Stellung erhält. Dafür krümmt er sich an einer Stelle, die etwa an der Grenze des obersten und der unteren zwei Drittel liegt, scharf knieförmig auf, so daß die Frucht Vertikallage einnimmt. In dieser Stellung öffnen sich die Fächer loculicid und die Samen werden mittels der stark gespannten äußeren Schicht ihrer Schale — fälschlich auch als Arillus bezeichnet — ausgeschleudert. Darwin gibt auf p. 431 seiner

„Power of movements“ eine äußerst treffende Schilderung dieser Verhältnisse. Aus der Tatsache, daß er bei Horizontallage der Pflanzen keine Veränderung in der Stärke der Krümmung erhielt, schloß er, daß die Nutation eine Folge von Epinastie sei.

Auch ich bin durch eine Anzahl von Versuchen zu dem Ergebnis gelangt, daß Epinastie in dem Gelenk des Blütenstiels nach dem Abblühen sicher vorhanden ist. Denn:

1. An Infloreszenzen, die teils durch Überbiegen ihrer Stiele, teils durch Orientierung der ganzen Pflanze so befestigt waren, daß die abaxiale Seite nach oben gekehrt war, erfolgte die Krümmung regelmäßig nach oben. Um eine Erklärung dieses Verhaltens durch nachwirkenden Geotropismus auszuschalten, wurden

2. zwei Infloreszenzen, als ihre ersten Blüten abwelkten, im Dunkelraum auf den intermittierenden Klinostaten in der von Fitting (1905) angebenen Weise in Flankenstellung gebracht, d. h. also in eine Lage, in der die Krümmungsebene mit der Horizontalen zusammenfiel. Die Auslösung der halben Umdrehung erfolgte alle 15 Minuten. Die genannten Infloreszenzen waren 48 Stunden vorher, noch im Konnex mit der Pflanze, um 180° übergebogen worden, so daß sich ein eventuell nachwirkender, d. h. vor der Ausschaltung perzipierter positiver Geotropismus in einer Krümmung nach der abaxialen Seite hätte äußern müssen. Durch negativ geotropisches Verhalten während der Blütezeit in der inversen Lage war allerdings schon eine Krümmung von ca. 60° zu Beginn des Versuches vorhanden. Auf dem Klinostaten wurde sie aber fortgesetzt, und zwar bei den beiden Infloreszenzen um weitere 45 bzw. 75°.

Dadurch ist mit Sicherheit nachgewiesen, daß Epinastie vorliegt. Bei den bisherigen Versuchen war aber nur von unbefruchteten Blüten die Rede, bei denen die Krümmung nämlich ebenfalls in sehr vollkommener Weise erfolgt. Auch Darwin muß mit solchen Blüten experimentiert haben, wenn er sich auch darüber nicht äußert. Denn bei Verwendung befruchteter Blüten zeigt sich sehr bald, daß der Stiel, was Darwin völlig entgangen ist, auch positiv geotropisch reagieren kann. Dies beweisen folgende Experimente und Beobachtungen:

1. An Infloreszenzen, die wie in den ersten Versuchen übergebogen waren, die aber auch Fruchtansatz zeigten, richteten sich die Blütenstiele postfloral vertikal nach abwärts. Dabei erfolgte die Krümmung nach der neuen Orientierung an einer ganz bestimmten Stelle. An der Basis der Blütenstiele liegt, ganz nahe über den Vorblättchen, eine vorgebildete Abbruchstelle, indem dort der Stiel ringsum eingekerbt ist und die sonst langgestreckten Zellelemente der Rinde durch isodiametrische unterbrochen sind. Es ist die Stelle, wo sich die Stiele unbefruchteter Blüten ablösen. Unmittelbar darüber liegt die die Krümmung ausführende Region. Daß die Krümmung eine geotropische und keine heliotropische ist, geht aus der stets vertikalen Lage dieser Stiele zur Genüge hervor.

2. Wurde nun ein schon normal gekrümmter Fruchtstiel durch Überbiegen der Infloreszenz so orientiert, daß seine Oberseite, also die konvexe Seite, nach unten gekehrt war, so trat an befruchteten und nur an solchen, zweierlei ein.

Die Krümmung des basalen Gelenkes wurde teilweise rückgängig gemacht (teilweise wegen des sehr geringen Wachstums), zugleich aber führte der Stiel selbst eine Krümmung nach abwärts aus.

Diese Krümmung des Stiels kommt an normalen Fruchtstielen, bei denen das basale Gelenk von Anfang an die ganze Bewegung ausführen kann, überhaupt nicht zur Ausbildung. Es entstand die Frage, ob der obere Stielteil sein Wachstum erst als Folge der Neuorientierung aufgenommen hat oder überhaupt noch Wachstum besitzt.

Zur Entscheidung dieser Frage wurden an befruchteten Blütenstielen mittels Tuschemarkierung Messungen angestellt, von denen eine dem normalen Verhalten entsprechende herausgegriffen sei:

Beispiel: Blüte am 12. April in Anthese; 10. Mai Frucht gereift. Markierung 12. April vom Kelch bis zur Ablösungsstelle $7 \times 5{,}0$ mm.

	12. April	16. April	26. April	4. Mai	11. Mai	12. Mai
Apikales Stielende	5,0	5,5	5,75	5,75	7,0	8,0
Länge der markierten Zonen in mm	5,0	5,25	5,5	5,5	6,0	6,75
	5,0	5,0	5,25	5,25	5,25	5,25
	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0
	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0
	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0
	5,0	6,0	7,0	7,0	7,0	7,0
Abbruchstelle	0,5	1,5	2,25	2,25	2,25	2,25

Es sind also auch normal im Stiele postfloral zwei Wachstumszonen vorhanden, eine kurze gelenkartige an der Basis, zu beiden Seiten der Ablösungsstelle und eine größere im ganzen oberen Teil des Fruchtstiels. Der mittlere Teil führt kein Wachstum mehr aus und in den beiden Wachstumszonen nimmt das Wachstum nach dem oberen und unteren Stielende hin an Intensität zu. Sie heben sich auch postfloral durch ihre blasse Färbung von dem Mittelteil ab. Nach dem Abblühen wachsen die beiden Zonen noch etwa 2 Wochen, besonders energisch die basale, was die äußerst kräftige Krümmung erklärlich macht. Im folgenden ist das Wachstum bis zur Reifezeit, die etwa nach weiteren 2 Wochen erfolgt, überhaupt sistiert. Dann setzt es neuerdings ein, diesmal aber umgekehrt, sehr schwach an der Basis (in dem angeführten Beispiel mit der groben Markierung nicht nachweisbar, in anderen Fällen schwach), kräftig aber im oberen Teil, wiederum an Intensität gegen die Spitze zunehmend. Daraus erklärt sich die nur mangelhafte Aufrichtung im Gelenk, die energische

Vertikalstellung im oberen Teil. Für die im Versuch aufgetretene Krümmung hat der Stiel also auch normal die Fähigkeit, nur tritt sie wegen der starken Gelenknutation nicht in die Erscheinung. In dem geschilderten Versuch hatte das schon gekrümmte Gelenk nicht mehr die Möglichkeit, die vollständige Neuorientierung allein durchzuführen. Daher trat die Stielkrümmung auf. Dasselbe war zu erwarten, wenn die Gelenkkrümmung von vorneherein verhindert wurde. Tatsächlich trat bei diesem Eingriff (durch Eingipsen der Gelenke zur Blütezeit), der bei den später (Anhang) zu schildernden Verhinderungsversuchen an Dutzenden von Blütenstielen vorgenommen wurde, die Krümmung des Stieles auf. Daß sie nicht so kräftig war wie die Gelenkkrümmung, ergibt sich aus dem geringen Wachstum dieser Region in der postfloralen Periode (V, 26). Die Krümmung war natürlich hier nach der abwärts gekehrten abaxialen Seite gerichtet. Man könnte für diese letzte Stielkrümmung (aber nur diese), die beim Eingipsen der Gelenke auftrat, auch der Ansicht sein, daß sie auf Epinastie beruht, indem das bevorzugte Wachstum der adaxialen Gelenkseite bei der künstlichen Verhinderung in der oberen Wachstumszone zur Auswirkung komme. Daß dies nicht zutrifft, wurde dadurch widerlegt, daß Fruchtstiele, die die Krümmung im Gelenke schon ausgeführt hatten, in denen also die Epinastie schon zur Auswirkung gekommen war, soweit durch Überbiegen des Infloreszenzstiels aufgerichtet wurden, daß sie Horizontallage hatten. Auch bei ihnen erfolgte noch eine sehr deutliche — also sicher positiv geotropische — Krümmung, wenn jüngere Fruchtstiele beobachtet wurden. Daß die älteren nicht mehr reagierten, ist bei dem Mangel jeden Wachstums selbstverständlich.

3. Durch diese Versuche wurde auch Klarheit verschafft über eine Beobachtung, die mir vorher unerklärt geblieben war. An der ersten Blüte der Infloreszenz ist nämlich häufig, wenn auch nicht regelmäßig, zu sehen, daß die Krümmung besonders kräftig ist und den Stiel über die Vertikallage hinaus schräg einwärts gegen den Stamm führt. In diesen Fällen zeigt nun der Stiel in seinem oberen Teil eine schwache Gegenkrümmung, die die Frucht wieder vertikal stellt (V, 24). Diese Krümmung des Stieles ist uns jetzt ohne weiteres verständlich. Wenn die Überkrümmung nur an der ersten Blüte der Infloreszenz auftritt, so dürfte dies darin seinen Grund haben, daß hier die Epinastie eine kräftigere ist wie an den folgenden Blüten, wie ja auch die Dorsoventralität nur bei der ersten Blüte (ihrer Lage in der Infloreszenz nach) eine vollkommene ist (V, 25). Und daß die Epinastie als Ursache für die Überkrümmung zu gelten hat, geht schon daraus hervor, daß die Erscheinung auch bei unbefruchteten Blüten auftritt, die ja nur Epinastie besitzen, hier aber natürlich ohne die Rückbiegung des Stieles.

Die Wiederaufrichtung des Fruchtstiels erfolgt in der schon eingangs erwähnten Weise teils durch Streckung des Gelenkes, teils durch Vertikal-

stellung der oberen Wachstumsregion des Stieles. Das Wachstum ist dabei so energisch, daß eine scharfe knieförmige Biegung entsteht. Für das basale Gelenk gibt Darwin an, daß die Aufrichtung in jeder Lage, im Licht wie im Dunkeln, stattfinde und schließt daher auf Hyponastie. Ich habe auch gelegentlich widersprechende Ergebnisse erhalten, die auf negativ geotropisches Verhalten im Gelenk deuten, wobei dann das mangelhafte Wachstum an der Unvollständigkeit der Aufrichtung schuld wäre. Genauer habe ich die Frage nicht verfolgt. Dagegen läßt sich für die Aufrichtung des Stieles sehr leicht negativer Geotropismus als Ursache nachweisen, wie auch schon Darwin angibt. Dieser Teil des Stieles stellt sich konstant, auch im Dunkeln, vertikal.

Da der Blütenstiel zur Zeit der Anthese, wie nachgewiesen wurde neben positivem Heliotropismus auch sehr ausgeprägten negativen Geotropismus besitzt, findet also eine zweimalige Umstimmung statt, die mit dem Wechsel der einzelnen Entwicklungsphasen der Blüte koincidiert.

Zur besseren Veranschaulichung der Vorgänge bei der Reife vergleiche man nachstehende Wachstumstabelle mit Fig. 33 auf Taf. VI!

Fruchtstiel 25. April noch völlig nutierend. 26. April Beginn der Aufrichtung. 27. April Aufrichtung vollendet; Öffnung der Kapsel.

	25. April	26. April	27. April	28. April
Oberes Stielende	5,0	5,5	7,5	8,25
Länge der markierten Zonen	5,0	5,5	7,0	7,0
	5,0	5,5	6,0	6,0
	5,0	5,0	5,0	5,0
	5,0	5,0	5,0	5,0
	5,0	5,0	5,0	5,0
Basis	5,0	5,25	5,5	5,5

Das Wachstum des Stieles ist also auch noch nach der Ausschleuderung der Samen nicht ganz erloschen, sondern dauert im oberen Teil noch fort. Es ist dies auch von Wichtigkeit für die Auffassung der Kapseldehiszenz. Diese erfolgt nämlich nicht durch Austrocknung, sondern durch Wachstum, was sich eben auch in dem langanhaltenden Wachstum des Stieles kundtut (vgl. darüber p. 370).

Aus Vergleich des Fruchtstieles vom 26. April und 27. April ergibt sich sehr deutlich das geotropische Verhalten, aber auch die große Energie, mit der Lagenänderungen ausgeglichen werden können.

Sonstige Oxalis-Arten vom Carnosa-Typus.

Ein Oxalis carnosa entsprechendes Verhalten, d. h. Nutation nach der Blütezeit, Wiederaufrichtung bei der Fruchtreife, ist in der Gattung Oxalis ungemein verbreitet. Beispielsweise gehören hierher Oxalis valdiviensis, deren Bewegungen von H. Schulz als geotropische befunden wurden, O. catharinensis, articulata, floribunda, violacea. Hansgirg führt unter seinem Oxalistypus 32 Arten auf, die jedoch teilweise sich anders verhalten (O. stricta und corniculata s. unten!). Daß ihre Nutation nicht eine Folge der Befruchtung ist, wie es Hildebrand annimmt (1884, p. 129), wissen wir schon von O. carnosa. Auch bei den eben genannten Arten erfolgt eine postflorale Krümmung an unbefruchteten Blüten, in den meisten Fällen jedoch nur schwach infolge baldigen Abwelkens. Bei O. catharinensis dagegen, die im Gewächshaus Parthenokarpie zeigte, erfolgte nicht nur die Nutation, sondern nach einiger Zeit auch die Wiederaufrichtung der Blütenstiele. Außer auf Grund der Analogie mit Oxalis cornosa ist es auch durch die Unregelmäßigkeit dieser Bewegungen als äußerst wahrscheinlich zu betrachten, daß es sich nur um Äußerungen der Epinastie bzw. Hyponastie handelt, die je nach Wachstumsintensität verschieden stark zur Auswirkung kommt.

Oxalis acetosella.

Im Spätfrühling des Jahres 1921 wurde ich auf sehr charakteristische Bewegungen aufmerksam; die die Blütenstiele von Oxalis acetosella in der Postfloration ausführen. Da ich in unserer deutschen Literatur, auch der Hildebrandschen Monographie (1884) darüber keine Angaben finden konnte, glaubte ich sie zuerst beschreiben zu müssen; später fand ich zwei ganz kurze Notizen, bei Vaucher (1841) und Darwin (1881, p. 190). Beide Angaben sind so flüchtig und ungenau, daß eine kurze Beschreibung notwendig erscheint. Die Blüten, oder besser gesagt, einblütigen Infloreszenzen stehen an dem niederliegenden, meist von Laub bedeckten Sproß in den Achseln von Laubblättern. Zwei kleine Vorblättchen etwa in der Mitte des Stieles markieren die Verzweigungsstelle der mehrblütigen Infloreszenzen anderer Arten.

Postfloral biegt sich der zur Blütezeit völlig aufgerichtete Stiel wie bei allen Arten auch hier nach der abaxialen Seite, senkrecht zur Mediane der beiden Vorblätter. Diese Krümmung, die nur mehr in ihrem vollendeten Stadium, und wegen der vorgeschrittenen Zeit nicht mehr in ihrem Zustandekommen untersucht werden konnte, erfolgt an drei Stellen: Einmal an dem Nodium der beiden Vorblättchen, analog der an dem basalen Stielgelenk der mehrblütigen Infloreszenzen; sie ist die stärkste des ganzen Stiels und bringt den oberen Teil etwa in horizontale Lage. Manchmal fand ich sie deutlich in zwei knieförmige Krümmungen aufgelöst (VII, 42a). Außerdem liegen zwei Krümmungen im Blütenstiel selbst. Diese drei charakteristischen Krümmungen, die die junge Frucht meist über die Vertikale hinaus schräg nach innen

biegen, konnte ich an Hunderten von Fruchtstielen, die ich an den verschiedensten Stellen des Flachlandes und des Gebirges beobachtete, immer wieder feststellen. Über das Zustandekommen derselben werden erst Untersuchungen in der nächsten Vegetationsperiode Klarheit verschaffen können. Wichtig ist nur, darauf hinzuweisen, daß auch hier die beiden Wachstumszonen wie bei O. carnosa vorhanden sind. Die basale scheint schwächer wie dort zu wachsen, so daß die Stielkrümmung einspringen muß.

Die geschilderte Lage wird erst bei der Fruchtreife verändert. Dann richtet sich der Stiel auf, wobei sich die unterste Krümmungszone aber verschieden verhalten kann. Entweder wird sie überhaupt nicht ausgeglichen oder aber nur teilweise. In jedem Fall richtet sich der obere Teil des Fruchtstieles von einer Stelle an, die etwas über seiner Mitte gelegen ist und mit der mittleren Krümmung zusammenfällt, scharf knieförmig auf und nimmt vertikale Lage ein (VII, 42 c). Daß die Aufrichtung negativ geotropisch ist, wurde durch Orientierungsversuche im Licht wie im Dunkelraum ermittelt.

Es wurde auch hier die Wachstumsverteilung bei der Aufrichtung festgestellt. Sie entspricht derjenigen von O. carnosa, d. h. es sind zwei Zonen vorhanden, eine kräftig wachsende im oberen Teil, eine schwächer wachsende, sehr kurze an der Basis, d. h. am Nodium der Vorblättchen (X, 77).

Da sich bei O. acetosella die Wachstumszonen bei der Fruchtreife nicht nur durch ihre blasse Färbung, sondern auch eine beträchtliche Verdickung auszeichnen, ist es leicht, sich über das Wachstum auch ohne Messung zu orientieren. Vielfach hat die Wachstumszone zu beiden Seiten der Vorblätter eine größere Ausdehnung wobei die Aufrichtung an dieser Stelle dann auch eine vollkommene ist. Auf diese Weise bekommen wir am Stiel der reifen Frucht vier Zonen, zwei unverdickte, nicht mehr wachsende, und zwei verdickte (VII, 42 c). Die beiden Wachstumszonen haben dann ausgesprochen negativ geotropisches Verhalten. Selten beobachtete ich, daß der ganze Stiel bis hinauf zur Kapsel (mit Ausnahme des alleruntersten Teiles) das Wachstum wieder aufnimmt und sich verdickt. Da das letztere Verhalten an zwei sonnigen, also anormalen Standorten, dort aber durchgehends an allen Früchten beobachtet wurde, scheint es mit äußeren Einflüssen direkt zusammenzuhängen.

Was die Verdickung anlangt, die etwas näher anatomisch verfolgt wurde, so beträgt sie etwa die Hälfte des ursprünglichen Radius. Es handelt sich dabei um Zellvergrößerung in Rinde und Mark. Da die Vergrößerung der Zellen bei diesem Vorgang ebenfalls etwa die Hälfte ihrer ursprünglichen Größe beträgt, dürfte es sich überhaupt nur um diese und nicht um Zellvermehrung handeln. Auch konnte ich an Querschnitten durch den verdickten und unverdickten Teil eines Stieles keine merkliche Differenz in der Zellenzahl konstatieren. Die Epidermiszellen werden durch die Vergrößerung des Stielumfanges tangential bedeutend gestreckt und nicht vermehrt.

Bei der Aufrichtung der Fruchtstiele wurde bei etwa der Hälfte der zeichnerisch verfolgten Exemplare die Beobachtung gemacht, daß der Blütenstiel, während er sich im basalen Teil seiner oberen Wachstumszone schon aufzurichten begann, unmittelbar unter der Kapsel sich noch weiter nach abwärts krümmte, um sich allerdings sehr bald darauf endgültig aufzurichten. Es scheint mir dies anzudeuten, daß der negative Geotropismus von der Basis seinen Ausgang nimmt und höher steigt, während der oberste Teil noch von positivem Geotropismus beherrscht wird. Es wäre dies eine Andeutung von dem Verhalten zahlreicher Knospen- und weniger Fruchtstiele, allerdings durch die veränderten Wachstumsverhältnisse verwischt.

Kleistogame Blüten.

Das bisher geschilderte Verhalten gilt nur für die im zeitigen Frühjahr auftretenden chasmogamen Blüten. Nun entwickelt Oxalis acetosella aber vom Mai bis in den Herbst hinein zahlreiche echt kleistogame Blüten, die seit Michalets Entdeckung 1860 des öfteren beschrieben wurden. Goebel (1904) hat nachgewiesen, daß überall, wo kleistogame Blüten auftreten, dieselben Hemmungsbildungen darstellen. Es ist also von Interesse, wie sich diese Blüten hinsichtlich ihrer Entfaltungsbewegungen im Vergleich zu den chasmogamen verhalten. Die chasmogamen Blüten sind schon im Knospenstadium nach der adaxialen Seite hin nach abwärts gekrümmt und richten sich bis zur Blütezeit auf (s. unten!) Von den kleistogamen sagt schon ihr Entdecker Michalet: „A pédoncules très courts et toujours courbés en crochet.“ Sie sind nämlich als Knospen ebenfalls eingekrümmt, die Krümmung bleibt aber bei ihnen nicht nur bis zur Blütezeit, die ja äußerlich gar nicht hervortritt, sondern auch während der Fruchtreife erhalten. Sie richtet sich ebenfalls nach der abaxialen Seite, dagegen sind in Stärke und Art der Krümmung Unterschiede vorhanden. Bei den Knospen der chasmogamen Blüten ist der basale ungekrümmte Teil negativ geotropisch aufgerichtet, die Knospen selbst nach abwärts gekehrt unter Höhersteigen des Scheitels. Bei den kleistogamen Früchten dagegen ist der untere Teil unregelmäßig niedergebogen, die Krümmung im oberen Teil ist ganz verschieden stark, meist sehr kräftig. Eine einheitliche Orientierung im Raum besitzen die Stiele nicht, bald sind sie horizontal, bald etwas aufgerichtet, manchmal auch abwärts gebogen (VIII, 57). Fast immer ist die Symmetrieebene sehr deutlich gewahrt. Wenn sie horizontal liegt, läßt sich manchmal im oberen Teil eine Torsion nach abwärts beobachten. Im allgemeinen fehlt aber der Geotropismus und nur die Epinastie kommt in verschiedener Weise und in verschiedenem Grade zur Auswirkung. Insofern handelt es sich zweifellos gegenüber den Stielen der chasmogamen Blüten wie morphologisch auch physiologisch

um Hemmungen. Der Geotropismus tritt bei ihnen erst bei der Fruchtreife auf. Die Kapseln sind von denen der chasmogamen Blüten nur wenig, die Samen überhaupt nicht verschieden. Sie reifen dicht über dem Boden heran, nur selten „sous la mousse ou sous les détritus végétaux", wie sich Michalet ausdrückt. Vollständig irrig ist dagegen seine Annahme, daß sie infolgedessen „ne peuvent se projeter autour de la plante-mère et restent en place." Auch die Stiele der kleistogam erzeugten Früchte richten sich nämlich zur Reifezeit unter ganz energischem Wachstum negativ geotropisch auf, um ihre Samen wie gewöhnlich auszuschleudern. Sie kommen dadurch, daß der Stiel in seiner ganzen Ausdehnung kräftig wächst, wenn auch nicht so hoch wie die der chasmogam erzeugten Früchte, immerhin noch deutlich über das Blattwerk zu stehen. Ich achtete während des ganzen Sommers, wo ich Oxalispflanzen antraf, auf diese Frage und konnte nie reife Früchte mit gekrümmten Stielen, dagegen regelmäßig bis in den Oktober hinein aufgerichtete reife Fruchtstiele, die nur von kleistogamen Blüten stammen konnten, antreffen. Auch an den kultivierten Pflanzen richteten sich alle kleistogamen Früchte bis zur letzten Frucht auf.

Wie sich die Hemmung morphologisch nur auf die Ausbildung der Blüte, nicht aber der Frucht erstreckt, so weisen auch die Entfaltungsbewegungen der Blütenstiele nur in der ersten Zeit, nicht bei der Fruchtreife Hemmungen auf.

Oxalis stricta.

Von dem normalen Verhalten in der Gattung Oxalis — positiver Geotropismus nach der Blütezeit, negativer bei der Reife — gibt es Ausnahmen. Zwei Fälle wurden an lebendem Material untersucht, die beiden aus Nordamerika stammenden, bei uns eingebürgerten Unkräuter Oxalis stricta und corniculata.

Bei Oxalis stricta stehen die 3—5 blütigen Infloreszenzen an langen, dünnen, schräg aufgerichteten oder auch horizontalen Stielen an dem orthotropen Sproß. Die ziemlich kurzen Blütenstiele haben ein basales und ein apikales Gelenk, indem die apikale Wachstumszone von Oxalis carnosa stark verkürzt ist. Nach der Blütezeit krümmt sich aber der Stiel nicht nach abwärts, er bleibt in der Verlängerung des Infloreszenzstieles, d. h. wenn dieser horizontale Richtung hat, ebenfalls horizontal, wenn er aufgerichtet ist ebenfalls in seiner Fortsetzung. Er verhält sich also physiologisch wie der in seiner Lage durch Epinastie und Geotropismus bestimmte Infloreszenzstiel. Die Frucht selbst dagegen stellt sich vertikal aufwärts, wie auch ihr Stiel stehen mag (VI,

35). Diese Lage erreicht sie durch eine Krümmung des dicht unter dem Kelch befindlichen Gelenkes oder, wenn dies nicht ausreicht, auch teilweise durch die Basis der Kapsel selbst.

Daß die Aufrichtung der Frucht negativ geotropisch ist, wurde bewiesen durch Überbiegen von Infloreszenzen um 180°, wobei die Aufrichtung der Kapseln nach der dadurch nach oben gekehrten abaxialen Seite der Infloreszenz erfolgte. Im Dunkelraum vollzog sich diese Reaktion noch energischer als am Licht infolge des etiolierten Wachstums. Bei der Fruchtreife bleibt der negative Geotropismus erhalten. War der Stiel schon aufgerichtet, so bleibt er dabei unverändert in seiner Lage. Im anderen Falle trat teilweise eine Aufrichtung auch des Stieles ein, teilweise blieb er plagiotrop. Bringt man schon aufgerichtete Früchte vor der Reife in neue Orientierung, so vermögen sie zur Reifezeit infolge des sehr regen Wachstums noch erhebliche Lagenveränderungen auszuführen; vielfach erstreckte sich das Wachstum dabei auch auf den mittleren, zwischen den Gelenken gelegenen Teil, somit auf den ganzen Stiel.

Oxalis corniculata.

Wiederum anders verhält sich Oxalis corniculata, die im Gegensatz zu Oxalis stricta nur zierliche, dem Boden angeschmiegte Pflänzchen bildet. Die Blütenstiele senken sich hier in der sonst recht ähnlichen Infloreszenz postfloral scharf nach abwärts mittels ihres basalen Gelenkes, während das apikale Gelenk durch eine noch schärfere Krümmung nach der entgegengesetzten Seite die Frucht trotzdem in aufrechte Vertikallage bringt (VI, 36). Nicht nur die Aufrichtung der Kapsel, sondern auch die Senkung des Stieles beruht auf Geotropismus, bei Umkehrung der Infloreszenz erfolgen beide Krümmungen nach der morphologisch entgegengesetzten Seite, so daß der Fruchtstand dann dasselbe Aussehen erhält. Hier haben wir also die merkwürdige Erscheinung, daß der Fruchtstiel in seinem unteren Teil positiv, in seinem oberen negativ geotropisch reagiert. Und zwar beruht der Unterschied nicht auf einer Umstimmung, denn während der Stiel sich noch abwärts biegt, erfolgt in seinem oberen Gelenk schon die Aufrichtung. Vaucher ist sich anscheinend über den Vorgang nicht klar gewesen. Er meint, daß die Blütenstiele von Oxalis stricta „s'étalent plus ou moins pendant la maturation“, während die von O. corniculata „se contractent assez fortement“ (1841).

Bei der Fruchtreife erfolgt in dem bis dahin positiv geotropischen Stiel eine Umstimmung und er richtet sich mit seinem basalen Gelenke auf. Zu gleicher Zeit wird die Biegung des oberen Gelenkes soweit rückgängig gemacht, daß die Kapsel dabei nie aus ihrer Vertikallage gebracht wird. Das Wachstum ist zu dieser Zeit in beiden

Gelenken ungemein rege, sie nehmen unter bedeutender Verdickung blasse Färbung an, wie auch die Wachstumszonen von Oxalis acetosella.

Ganz ebenso wie Oxalis corniculata verhalten sich übrigens eine ganze Reihe von Arten, z. B. O. albicans, amara, parvifolia, dumentorum.

Ein gemeinsames Merkmal sämtlicher Oxalis-Arten ist es, daß die reife Kapsel aufrecht steht und in dieser Lage ihre Samen entleert, ein Verhalten, das sie mit den in vielen Stücken ungemein ähnlichen Gattungen Geranium und Erodium teilt. Bei einer Anzahl von Arten, den beiden letzten Gruppen, ist diese Vertikalstellung der Frucht von Anfang an vorhanden und wird auch bei den Bewegungen des Stieles geradezu hartnäckig festgehalten. Der Vergleich mit Blitzableitern drängt sich uns bei ihnen ebenso auf, wie bei den Früchten von Erodium cicutarium oder gruinum, auf welche ihn Goebel (1920, p. 138) angewandt hat. Vielleicht ist es kein Zufall, daß es auch bei Oxalis-Arten solche mit sehr langgestreckten Kapseln sind, während alle anderen mir zu Gesicht gekommenen Arten zum mindestens kürzere, vielfach sogar rundliche Kapseln aufzuweisen haben. Ob es auch unter den langgestreckten Kapseln solche gibt, die zunächst positiv geotrophisch sind, vermag ich nicht endgültig für alle Arten zu entscheiden, möchte es aber für unwahrscheinlich halten. Ebenso das Gegenteil, d. h. ständig aufrechte Lage für kurze Kapseln.

Präflorale Bewegungserscheinungen in der Gattung Oxalis.

Noch weit einheitlicher als die postfloralen Bewegungen verlaufen die präfloralen. Bei sämtlichen Arten, die sie überhaupt aufweisen, biegt sich die Knospe sehr frühzeitig nach abwärts, und zwar nach der der Abstammungsachse abgekehrten Seite, bei der Streckung des Stieles wird die Krümmung durch Höhersteigen des Krümmungsscheitels ausgeglichen. Dieser wandert dabei aus dem Infloreszenzstiel in die Infloreszenzäste und schließlich in die Knospenstiele in der bei derartigen Bewegungen charakteristischen Weise. An der Grenze gegen den gestreckten Teil stehen die geöffneten Blüten (X, 82). Die positiv geotropische Natur dieser Nutation, schon durch den Verlauf als solche zu erkennen, wurde überdies durch Orientierungsversuche, auch im Dunkeln, sichergestellt (an Oxalis articulata). Diese Nutation findet sich fast in der gesamten Gattung, und zwar, wie auch die Nutation der Fruchtstiele, bei Pflanzen der verschiedensten Standorte und Klimazonen. Sie fehlt nach Hildebrand dagegen bei einigen systematischen Gruppen, den Verwandten von Oxalis rubella und Coppoleri, ferner bei

O. carnosa. Was die letztere betrifft, so findet sich jedoch nach meinen Beobachtungen auch bei ihr, wenn auch nicht immer, so doch sehr häufig eine ± deutliche Abwärtsbiegung der Knospenstiele (VIII, 28). Besondere Erwähnung verdient noch Oxalis articulata, deren Inflore-szenzstiele im ganz jugendlichen Zustand durch Fortführung dieser Bewegung deutlich eingerollt sind, gewöhnlich mit einer Umdrehung, aber gelegentlich auch darüber (VI, 34). Daß Epinastie die Ursache ist, ist anzunehmen. Solche Überbiegungen kommen unter sonst einfachen geotropischen Nutationen da und dort vereinzelt vor, sei es innerhalb einer Gattung bei bestimmten Arten (Oxalis articulata, Allium neapolitanum) oder gelegentlich bei ein und derselben Art, wie bei den Fruchtstielen von Tropaeolum. Sie leiten über zunächst zu den ausgesprochenen in einer Ebene erfolgenden Einrollungen, weiterhin dann zu den asymmetrisch verlaufenden Spiralrollungen von Knospen- und Fruchtstielen. Diese Feststellung ist von Wichtigkeit, weil wir solche ausgesprochene Rollungserscheinungen, sofern ein Nutzen für dieselben überhaupt erwiesen und nicht nur erdacht ist, erst dann als allmähliche Anpassungen überhaupt betrachten könnten, wenn ein solcher Nutzen auch schon bei diesen Übergängen vorhanden wäre. Für die bis jetzt vorliegenden Deutungen wenigstens ist das aber nicht der Fall. Soweit dieselben wirklich zutreffen, handelt es sich um Ausnützung von Erscheinungen, deren Entwicklung durch die Dorsoventralität der betreffenden Organe bedingt und, nur quantitativ verschieden, in einer Richtung fortgebildet wurde, nicht aber um die einzig nützlichen, daher übrig gebliebenen Reste richtungslos gestreuter Variationen.

Geraniaceen.

Von dieser Familie sind die wesentlichen Typen in Goebels „Entfaltungsbewegungen“ (1920, p. 132 ff.) an Beispielen vorgeführt, so daß sich eine weitere Schilderung erübrigt und dorthin verwiesen werden kann. Hier sei sie nur angeführt, um die große Übereinstimmung ihrer Entfaltungsbewegungen mit denen der Oxalideen hervorzuheben. Die Vertreter dieser über die gemäßigten und warmen Zonen der Alten und Neuen Welt verbreiteten Familie zeigen allerdings hinsichtlich ihrer Lebensweise große Ähnlichkeit mit den Oxalideen, eine mindestens ebensogroße Ähnlichkeit erstreckt sich aber auch auf die morphologischen Verhältnisse, besonders den Bau der Infloreszenzen und Blüten, so daß sogar schon der Versuch gemacht wurde beide Familien in eine zusammenzulegen. Auch die Wachstumsverteilung im Blütenstiel ist dieselbe.

Die Nutation der Infloreszenzen und Blütenstiele im präfloralen Stadium entspricht derjenigen von Oxalis. In der Postfloration treten ein basales und vielfach auch ein apikales Gelenk stark hervor. Dem einfachen Verhalten, positiver Geotropismus nach der Blütezeit, Wiederaufrichtung bei der Reife, entsprechen z. B. Pelargonium echinatum, Geranium anemonaefolium u. a. Anders bei Geranium

Robertianum. Hier fehlt von der Blütezeit an jede Bewegung der Stiele und Früchte, wie bei aufrechten Infloreszenzen von Oxalis stricta. Daß die Frucht ausgesprochen negativ geotropisch reagiert, während der Stiel horizontal niedergebogen ist, sehen wir einerseits bei Pelargonium odoratissimum und, bis in den Fruchtstiel fortgesetzt, bei niedergebogenen Infloreszenzen von Oxalis stricta. Das dritte Verhalten vollends, das von Oxalis corniculata, findet sich an Erodium cicutarium so bis in alle Einzelheiten getreu wiedergegeben, daß die Schilderung für die eine unmittelbar auf die andere Planze übertragbar ist. Man vgl. Fig. VI, 36 mit Fig. 78 in Goebels Entfaltungsbewegungen! Dieses Verhalten aber deshalb, weil die Lebensverhältnisse der beiden Pflanzen sehr ähnlich sind, als durch die Standortsbedingungen verursachte Anpassung erklären zu wollen, wird schon deshalb nicht angängig sein, weil Erodium sein Verhalten mit zahlreichen anderen Erodium-Arten, auch mit der Mehrzahl der bei uns einheimischen Geranium-Arten teilt, die unter anderen Bedingungen gedeihen. Andererseits ist aber die morphologische Übereinstimmung der beiden Arten eine sehr große.

Daß die Bewegungen der Geraniaceenblütenstiele gleich denen der Oxalideen in der Hauptsache geotropische sind, dürfte nach den Versuchen von Vöchting (1882, p. 161 ff.), Möbius (1918, p. 402), Goebel (1920, p. 137) und Bannert (1920, p. 32 ff.) wohl allgemeine Gültigkeit haben. Das Endergebnis ist in beiden Familien überall eine Vertikalstellung der Frucht zur Reifezeit.

Außer den Geraniaceen seien im Anschluß an die Oxalideen noch eine Reihe von Familien behandelt, die mit ihnen den sympodial-wickeligen Aufbau der Infloreszenz teilen und ein ähnliches, wenn auch nicht in allen Stücken gleiches Verhalten zeigen. Vor allem handelt es sich bei ihnen um einfache Wickel, etwa wie bei Commelina.

Unter den

Linaceen

sind mir nur von wenigen Arten der Gattung Linum Nutationen bekannt. Die meisten, so Linum flavum oder L. usitatissimum entfalten sich aufrecht. Häufig ist eine Nutation der jungen Infloreszenz, wobei die schlanken, zarten Zweige in der Ebene des Wickels nach abwärts gekehrt sind und unter Höhersteigen des Krümmungsscheitels von unten her gerade gestreckt werden — eine bei allen überhaupt eingekrümmten Wickeln immer wiederkehrende Erscheinung; beispielsweise zeigen dies L. catharticum und austriacum. Bei ihnen können nach der Aufrichtung des zur Blüte gekommenen Teiles auch die Fruchtstiele aufrecht bleiben, so bei L. catharticum. Bei anderen dagegen krümmen sie sich postfloral wieder scharf nach abwärts, aus der stets streng vertikalen Lage zu schließen, positiv geotropisch, z. B. bei L. austriacum (VI, 37), nach Hausgirg auch bei L. alpinum und candidissimum. Für Linum austriacum ist dieses Merkmal gegenüber dem äußerst ähnlichen L. perenne mit seinen aufrechten Fruchtstielen so charakteristisch, daß man die beiden Arten nur daran deutlich unterscheiden kann. Es ist daher begreiflich, daß man die Nutation in allen Bestimmungsschlüsseln angeführt findet. Ein Gelenk ist nicht ausgebildet, auch fehlt die Wiederaufrichtung zur Zeit der Fruchtreife, wie es bei den beiden vorangehenden Familien die Regel war. Es ist diese auch gar nicht möglich, da ein Wachstum, wie die Messung zeigte, fehlt. Ich möchte daher in diesem Mangel kein prinzipiell verschiedenes Verhalten erblicken.

Auch bei den Geraniaceen handelt es sich ja bei der Wiederaufrichtung nur um die Aufhebung eines Hemmungszustandes, die man künstlich durch Exstirpation der Samen beschleunigen kann (Goebel 1920, p. 134). Bei Linum beginnen die Fruchtstiele schon vor der Öffnung der Kapseln zu vertrocknen und strecken dabei den abwärts gebogenen Stiel durch bloße Schrumpfung etwas gerade.

Wenn man die genannten Linum-Arten mit Oxalisinfloreszenzen von ähnlichem Bau, etwa einem Wickel von O. valdiviensis vergleicht, wird die prinzipielle Übereinstimmung sowohl im präfloralen als im postfloralen Verhalten besonders klar.

Cistaceen.

Von Linum austriacum kaum abweichend ist das Verhalten der ebenfalls rein sympodial-wickelig aufgebauten Infloreszenzen von Helianthemum und Fumana. Die Nutation des jungen Sympodiums ist hier wie in vielen Fällen zur Einrollung gesteigert (z. B. Commelinaceen, Boragineen). Die postflorale Nutation der Blütenstiele dürfte, wenn auch nach Wiesner negativer Heliotropismus vorhanden sein mag, doch in der Hauptsache von positivem Geotropismus bestimmt sein. Auch die Angaben von H. Schulz bezeugen dies (1921, p. 61). Wenn die Aufrichtung zur Reifezeit fehlt, so führe ich das ebenso wie bei Linum auf das Fehlen des Wachstums zurück, nicht auf eine Fortdauer des positiven Geotropismus. Daß dieser pos. Geotropismus nur solange vorhanden ist, als der Konnex mit dem Fruchtknoten besteht, ist für andere ähnliche Fälle nachgewiesen worden (Tussilago, Stellaria, Geranium anemonaefolium); bei diesen erfolgt aber die Aufrichtung bei der Reife von selbst. Für Helianthemum variabile hat H. Schulz (a. a. O.) gefunden, daß eine Dekapitation der schon nutierenden Fruchtstiele eine Wiederaufrichtung zur Folge hat. Der Versuch liefert eine Bestätigung der vorgetragenen Ansicht. Es handelt sich dabei allerdings um eine Bewegung, die im Gegensatz zu den vorher angeführten Fällen im normalen Verlauf der Entwicklung gar nicht auftritt, aber doch nicht um einen völlig neuen Reizzustand, sondern um die Aufhebung einer erst nach der Blütezeit aufgetretenen Hemmung[1]).

Portulacaceen.

Ganz besonders schön wird dieser für Wickelinfloreszenzen so bezeichnende Typus der Entfaltung bei einer Reihe von Portulacaceen ausgeführt. Im Gegensatz zu den bisher aufgeführten Familien mit fast durchwegs radiären Blüten wird bei den Vertretern dieser Familie die physiologische Symmetrieebene der Blüten (durch ihre Stellung in der Infloreszenz) durch den charakteristisch zweiblätterigen Kelch auch morphologisch dokumentiert, während die übrigen Blütenkreise, ähnlich wie bei Oxalis carnosa, aktinomorphe Ausbildung zeigen.

Als Beispiel diene die, nach ihrem Elaiosom zu schließen, myrmekochore[1]) Claytonia sibirica. Die jungen Infloreszenzen bzw. der noch nicht in Blüte getretene Teil derselben ist in der Ebene des Wickels nach unten kräftig eingerollt. Nach der Streckung des unter einer Blüte liegenden Sympodialinternodiums ist zunächst noch der Stiel der Blüte eingekrümmt; er streckt sich dann, wie eine Infloreszenz im Kleinen, von unten an unter Höhersteigen des Krümmungsscheitels

1) Wenn bei Entfernen von Kelch oder Fruchtknoten allein die Aufrichtung ausbleibt, so kann ich darin noch keinen endgültigen Beweis für die Unrichtigkeit dieser Auffassung erblicken, wie H. Schulz es tut.

gerade und reagiert während dieser Zeit mit seinem apikalen Teil energisch positiv geotropisch. Nach dem Abblühen der zarten vergänglichen Blüten schließt sich der Kelch zusammen und der ganze Stiel krümmt sich mittels seines basalen Gelenkes scharf kniefömig abwärts (VI, 38). Das Verhalten bei der Fruchtreife ist kein einheitliches. In der Regel strecken sich die Fruchtstiele nur im basalen Gelenk gerade ohne an den niedergebogenen zarten Zweigen dadurch in aufrechte Lage zu kommen. Das vollkommene, aber nicht immer verwirklichte Verhalten ist jedoch dann gegeben, wenn außer der Streckung des Gelenkes auch der obere Teil des Stiels das Wachstum kräftig aufnimmt und sich, ähnlich wie bei Oxalis carnosa, vertikal aufrichtet (VI, 38). Der Unterschied hängt deutlich mit Verschiedenheiten der Wachstumsintensität zusammen.

Auch bei der kleinen Gattung Montia mit ebenfalls wickeliger Blütenanordnung werden diese Bewegungen sehr deutlich ausgeführt. Wie die Nutation der Knospenstiele erfolgt hier, wenn ich mich der vor längerer Zeit beobachteten Pflänzchen recht entsinne, auch die Nutation der Fruchtstiele mittels des ganzen Stiels, ein Gelenk kommt nicht zur Ausbildung. Die stets sehr energisch und vollkommen ausgeführte Wiederaufrichtung zur Zeit der Fruchtreife ist von Wichtigkeit für die Verbreitung der Samen, die hier nicht durch Ameisen, sondern durch eine sehr elegant funktionierende Schleudereinrichtung mit großem Erfolg betrieben wird (vgl. Urban 1886).

Zusammenhänge zwischen der Art der Entfaltungsbewegungen einerseits, der Samenausschleuderung bzw. Myrmekochorie andererseits, wie wir sie bei den Fruchtstielen der Violaceen und Primulaceen vorfinden werden, sind sehr wahrscheinlich auch bei den Portulacaceen anzutreffen. Sie werden sich jedoch erst dann überblicken lassen, wenn die Sernanderschen Untersuchungen auch auf die amerikanische Flora ausgedehnt werden.

Ganz das gleiche Verhalten wie bei Claytonia sibirica fand ich auch bei Cl. perfoliata und der stattlich blühenden Calandrinia grandiflora und bei Cal. nitida. Während aber, nach dem reichen Material des Münchener Staatsherbars zu schließen, bei Claytonia sowohl das geschilderte präflorale wie das postflorale Verhalten sehr weit, vielleicht allgemein verbreitet ist [sicher z. B. bei Claytonia caroliniaca, Chamissoni, dichotoma, diffusa, flagellaris, linearis, parviflora, exigua, virginica, volubilis[1])], fand ich es bei Calandrinia nur bei den beiden genannten Arten. Die übrigen zeigen keine Entfaltungsbewegungen, was vielleicht damit zusammenhängt, daß sie ganz kurze Blütenstiele besitzen, wie auch die ohne Krümmungen zur Entfaltung kommenden Blüten von Portulaca (z. B. P. oleracea und grandiflora).

So ist es auch zu verstehen, wenn in einer anderen Familie mit wickeligen Infloreszenzen, den

Droseraceen,

die Blütenstiele keine Nutationen ausführen. Die Blüten sitzen bei den hier in Rede stehenden Gattungen Drosera und Drosophyllum stets sehr kurz- oder ganz ungestielt an der Sympodialachse und bleiben

1) Ein Versuch Sernanders (1906, p. 127) an Cl. perfoliata auf Myrmekochorie verlief positiv.

2) Bei manchen ist statt eines basalen Gelenkes eine ausgedehnte Wachstumszone und damit eine mehr bogige Krümmung vorhanden.

auch zur Fruchtzeit aufrecht. Dagegen zeigen die jungen Infloreszenzen von Drosera eine sehr typische regelmäßig spiralige Einrollung, die unwillkürlich an Allium ophioscordon erinnert und, von Ausnahmen abgesehen, streng symmetrisch verläuft (VIII, 63). Den Zusammenhang mit den Symmatrieverhältnissen des Wickel hat schon 'Goebel (1920, p. 122ff.) dargestellt. Es ist die Wickelebene wiederum wie bisher zugleich die Krümmungsebene und die Einrollung unterscheidet sich nur darin von dem gewöhnlichen Verhalten, daß sie sich auch auf den langen Stiel der sehr verkürzten Infloreszenz erstreckt. Daß sie auf Epinastie beruht, kann wie dort nicht bezweifelt werden, wird auch von Schröder (1921) für Drosera capensis angegeben. Der Ausgleich erfolgt, wie gewöhnlich, durch Höhersteigen der maximalen Wachstumszone und der negativ geotropischen Region. Dabei läßt sich vor der Streckung der Infloreszenz noch sehr leicht nachweisen, daß der noch nicht aufgerichtete Teil positiven Geotropismus besitzt. Für Drosera rotundifolia zeigt es eine Umkehrung der betreffenden Region innerhalb kurzer Zeit, für Drosera capensis gibt es Schröder an. Die in den meisten Fällen sehr regelmäßig uhrfederförmige Einrollung ist auch hier wie bei Allium ophioscordon nur dadurch bedingt, daß die Differenz im Wachstum der beiden Stengelseiten nach oben hin allmählich größer, der Krümmungsradius in derselben Weise kleiner wird. Dasselbe ist aber auch bei den anderen Wickeleinrollungen der Fall, z. B. bei Claytonia, Helianthemum usw.

Der Vergleich zeigt jedenfalls, daß wir hinter der für teleologische Deutungen so verlockenden Einrollung nicht mehr zu vermuten brauchen, als hinter den weniger auffälligen Einrollungen anderer Wickelachsen. Sie sind alle durch die gleiche Organisation, die Dorsoventralität der Infloreszenz bedingt und fast allenthalben, wo wir auf Wickel stoßen, zu finden, allerdings in verschieden starker Weise. Anfänge zu dem Verhalten von Drosera haben wir beispielsweise bei Oxalis articulata kennen gelernt. Während aber dort die erste (epinastische) Periode, die der Einrollung, sehr vorübergehend war gegenüber der zweiten, der (positiv geotropischen) Nutationsperiode, ist es hier gerade umgekehrt, die zweite Periode ist von der ersten nahezu völlig verdrängt, aber immerhin noch nachweisbar, wie auch z. B. bei Claytonia. Zeitliche Verschiebungen in diesen beiden Perioden sind übrigens, wie schon Goebel bemerkt hat (1920, p. 122), auch zwischen den einzelnen Arten in der Gattung Drosera vorhanden. Der Unterschied zwischen Oxalis articulata und Drosera ist also lediglich ein quantitativer. Die bei O. articulata nur mehr (oder besser erst) angedeutete

Rollungsperiode ist schließlich bei anderen Wickeln überhaupt nicht mehr zu finden, beispielsweise bei den übrigen angeführten Oxalis-Arten, den Geraniaceen, Linum, die nur mehr einfache positiv geotropische Nutationen aufweisen. Anfänge zu der ausgesprochenen Einrollung lassen sich sicher noch da und dort auffinden.

Nach diesen Feststellungen ist es vielleicht auch eher begreiflich, wenn ich auch für diese einfach geotropischen Nutationen, die immer in einer ganz bestimmten Symmetrieebene verlaufen, nach der auf p. 305 dargelegten Auffassung diesen Zusammenhang mit der Symmetrieebene auf einen mitwirkenden epinastischen Faktor zurückführe, wie er bei allen Einrollungen in verstärkter Form offensichtlich zutage tritt.

Nebenbei bemerkt erstreckt sich übrigens die prinzipielle Ähnlichkeit zwischen der Entfaltung von Oxalis und Drosera auch auf die Blätter. Sie zeigen in beiden Gattungen bei der Entfaltung regelmäßig hyponastische Einkrümmung bzw. Einrollung.

Unter den Sympetalen seien von den Familien mit sympodialen Infloreszenzen nur zwei herausgehoben, die Boraginaceen und die Solanaceen.

Boraginaceen.

Bei den Boraginaceen sind die Wickel im Knospenstadium eingerollt. Nach der Blütezeit bleiben die Stiele jedoch bei der Mehrzahl der Arten aufrecht. Immerhin ist eine postflorale Nutation bei einer größeren Anzahl zu finden. Sie erfolgt auch hier zu beiden Seiten der Sympodialachse schräg nach auswärts, beispielsweise bei Nonnea lutea, rosea, der danach benannten Lappula deflexa, Anchusa myosotidiflora, einer Reihe von Myosotis-Arten, z. B. Myosotis palustris und caespitosa, schwächer bei M. arvensis. Eine für die meisten kapselfrüchtigen Familien charakteristische Wiederaufrichtung ist mir nirgends bekannt. Wenn sich die Fruchtstiele von Symphytum-Arten nach der Blütezeit aufrichten, so ist darin eine Verspätung der gewöhnlich zur Zeit der Anthese erfolgenden Aufrichtung zu erblicken, da die Blüten bei Symphytum in der Knospenlage, also nickend bleiben; sie haben also eine gegenüber der normalen gehemmte Entfaltung. Besonders klar liegen die Verhältnisse bei Borago officinalis, die sich wie die oben genannten Gattungen verhält. Der Blütenstiel richtet sich zur Blütezeit nicht vertikal auf, er bleibt in der Verlängerung der Wickelachse, während er sich dicht unter dem Kelch nach abwärts biegt und die Blüte auf diese Weise in positiv geotropische Lage bringt. Die Pflanze hat ein gewisses historisches Interesse, als sie das Objekt lieferte für die erste Untersuchung eines Blütenstiels auf Geotropismus durch

Dutrochet i. J. 1837. Ein Blick auf VI, 39 wird ohne weiteres die frappante Übereinstimmung mit der Entfaltung der Commelinacee Tinantia erkennen lassen. Die Analogie ist eine vollkommene, was Knospen, Blüten und Früchte betrifft. Der einzige Unterschied ist in dem Fehlen der Wiederaufrichtung zur Reifezeit gegeben, worin ich aber eine prinzipielle Abweichung ebensowenig erblicken kann wie in dem Fehlen der Wiederaufrichtung bei Linum- und Helianthemum-früchten. Das für solche Wiederaufrichtungen charakteristische Wachstum ist bei keiner Boraginacee zu finden.

Bei der Reife fallen die Teilfrüchte durch die nickende Lage der Stiele sofort zu Boden. Für die Verbreitung derselben wird man diese Lage demnach wohl nicht als vorteilhaft bezeichnen können. Sehr wohl läßt sich die Nutation jedoch damit in Verbindung bringen, daß die genannten Formen durch die Sernanderschen Versuche fast alle als ausgesprochene Myrmekochoren festgestellt sind (1906) und daher in ihrer Verbreitung ohnedies gesichert sind. Erwiesen ist dies für Borago officinalis, viele Nonnea-Arten, Myosotis und Anchusa.

Durch Borago ist nun auch die Brücke geschlagen zu den eingangs ausführlich besprochenen

Commelinaceen,

an deren Verhalten jetzt im Anschluß an die anderen Wickelinfloreszenzen nur mehr erinnert zu werden braucht. Das unter den Commelinaceen einzig dastehende Beispiel von Tinantia erscheint jetzt nach den Erfahrungen bei den übrigen Familien als das normale, unveränderte, sowohl was die Einrollung des Wickels im präfloralen, als die Bewegungen der Blütenstiele im postfloralen Stadium betrifft. Auch die Krümmungsrichtung entspricht den gewöhnlichen Verhältnissen. Unter den Commelinaceen war sie nur deshalb etwas schwer erklärlich, weil eben die Ausgangspflanzen ein abgeleitetes Verhalten zeigten, was bei ihrer isolierten Untersuchung nicht erkannt werden konnte, sondern erst eine vergleichende Betrachtung der sympodialen Infloreszenzen an den Tag legte. Trotzdem wurde ihre Betrachtung zur Einführung gewählt.

Ähnlich wie Tinantia verhält sich noch Tradescantia; die Krümmungsebene ist dort nur scheinbar durch das Zusammenrücken der Blüten verändert, wie es schon die Entwicklungsgeschichte bewiesen hat. Bei den übrigen Gattungen dagegen, die dem Typus von Commelina folgen, ist die Krümmungsrichtung in eine neue Ebene gelenkt, nämlich bei Commelina, Rhoeo, Zebrina, Tradescantia commelinoides, Cochliostema, Palisota. Dies steht, wie wir bei allen Gattungen und Arten nachzu-

weisen vermochten, mit der bei diesen Infloreszenzen auftretenden Klinotrophie in engstem Zusammenhang, hat also ihre kausale Erklärung gefunden. Bei Tinantia ist diese neue Blütensymmetrie auch zeitweise vorhanden, hat sich aber noch nicht alleinige Geltung verschafft; sie verdient daher unser erhöhtes Interesse.

Solanaceen.

Bewegungen an Knospen-, Blüten- und Fruchtstielen sind fast bei allen Solanaceen, soweit sie überhaupt durch die Ausbildung von Blütenstielen ermöglicht werden, anzutreffen. Die Blüte kann aufrecht stehen oder nach abwärts gewendet sein. Bei Solanum-Arten u. a. nutiert gewöhnlich die Knospe durch eine bogige Krümmung des ganzen Stiels, während zur Blütezeit der Stiel bis dicht unter die Blüte gestreckt ist, wo durch eine scharfe Krümmung, wie bei Borago, die Blüte abwärts gekehrt wird. Nach der Blütezeit ist das Verhalten ein verschiedenes, je nachdem Kapsel- oder Beerenfrüchte zur Ausbildung kommen. Bei den beerenfrüchtigen Solaninen und Lyciinen ist es die Regel, daß die Fruchtstiele in der nickenden Lage verharren oder sich erst postfloral in dieselbe begeben. So ist es bei allen mir bekannten Physalis-Arten, den meisten Solanum-Arten (Sol. luteum, nigrum, dulcamara, aureum, lycopersicum, tuberosum, Balbisii usw.), Capsicum annuum, Saracha viscosa. War bei ihnen, wie es für Solanum geschildert wurde, der untere Teil des Blütenstiels aus der Knospenkrümmung gestreckt, so erfolgt die Nutation neuerdings mittels des ganzen Stiels, wobei die apikale Krümmung wieder rückgängig gemacht wird, so daß trotzdem wieder Vertikallage hergestellt ist (V, 27, X, 75).

Bei Solanum-Arten aus der Verwandtschaft von Solanum nigrum, wo die Blütenstiele umgekrümmt oder bogig abwärtsgekrümmt sind, biegen sich dieselben postfloral unter kräftigem Wachstum von der Basis an vertikal nach abwärts, ganz ähnlich wie bei Ipomoea- und Convolvulus-Arten (VI, 40). Der Unterschied hängt mit der Intensität des Wachstums, die gerade bei diesen Arten sehr groß ist, zusammen. Überhaupt ist es bei Solanaceen häufig anzutreffen, daß der Blütenstiel und mit ihm manchmal auch der Kelch (Physalis, Nicandra) postfloral ganz enormes Wachstum zeigen und ein Vielfaches ihrer ursprünglichen Länge erreichen.

Ausnahmen von den Beerenfrüchtigen, d. h. solche, deren Fruchtstiele sich postfloral aufrichten, kommen vor, so die bekannten Korallenkirschen von Solanum capsicastrum und pseudocapsicum, nach Hansgirg (1893) noch eine Reihe anderer Solanum-Arten.

Atropa Belladonna verhält sich nach meinen Beobachtungen verschieden, je nachdem es an sonnigen oder schattigen Standorten gedeiht. Auf sonnigen Waldschlägen, wo sie unter den Neuansiedlern bekanntlich fast regelmäßig auftritt, fand ich die Stiele der Beeren fast stets in der Sproßrichtung gerade gestreckt. In tiefschattigen Wäldern dagegen, wo die Zweige überhaupt viel ausgeprägter plagiotrop

sind und die großen Blätter sich in einer Ebene ausbreiten, sind die Fruchtstiele derart nach abwärts, somit in derselben Richtung wie die Zweige selbst gebogen, daß jede Beere unter ihr großes laubblattartigen β-Vorblatt zu liegen kommt, das dann ein schützendes Dach über derselben bildet, wie etwa das Tragblatt von Impatiens Noli tangere über seiner Blüte. Von oben ist an einem solchen Schattenzweige von einer Beere nichts zu sehen.

Die kapselfrüchtigen Solaneen haben dagegen so gut wie durchwegs eine aufrechte Stellung der Frucht. Keine oder keine nennenswerten Bewegungen zeigen dabei die schon bei der Anthese aufgerichteten Stiele von Petunia nyctaginiflora, Hyoscyamus, Datura Tatula und stramonium, Nierenbergia frutescens, Nicotiana-Arten. Andere richten sich erst postfloral negativ geotropisch auf, so besonders energisch die Fruchtstiele von Nicotiana glauca, die an den schlanken, biegsamen Zweigen dieser schönen Kletterpflanze gleich Christbaumkerzen stets in streng vertikaler Lage stehen, während die Blüten etwa horizontal gerichtet sind. Aber auch krautige Nicotianaformen zeigen, weniger auffällig, dasselbe, so Nicotiana Langsdorfii und der Bastard N. Sanderae. Die verschiedene Orientierung zur Blütezeit soll nach Vaucher (1841) bei Nicotiana mit Unterschieden in der Länge der Sexualorgane in Beziehung stehen.

Die Kapseln dieser Solanaceen öffnen sich alle an der nach oben gekehrten Seite durch Längsrisse oder Deckel und haben so die Möglichkeit einer langsamen Samenausstreuung durch den Wind. Auf die ganz abweichenden Verhältnisse in der Stellung und Öffnungsweise der Frucht von Nicandra physaloides wird in einer späteren Publikation in anderem Zusammenhange einzugehen sein.

Die Solanaceen haben fast durchwegs nicht nur in ihren Inflorescenzen, sondern auch den vegetativen Teilen, sympodial-wickeligen, nur selten (Datura) mehr dichasialem Aufbau. Wo eigentliche Infloreszenzen vorhanden sind, wie bei den Solanum-Arten, zeigen dieselben in ihren Krümmungen ein den bisher behandelten Wickeln analoges Verhalten, d. h. die Krümmung erfolgt zu beiden Seiten der Wickelachse schräg nach außen. So ist die Entfaltung des Wickels von Solanum Balbisii von der Knospe bis zur Frucht mit dem von Borago in allen Einzelheiten völlig identisch (V, 27; VI, 39). Auch die scharfe Abwärtskrümmung der Blütenstiele in den wenigblütigen Wickeln von Solanum nigrum und seinen Verwandten (VI, 40), ist prinzipiell damit übereinstimmend.

Diese Infloreszenzen stehen an der aufrechten Sympodialachse, wie es sich aus dem wickeligen Aufbau des Sproßsystems ergibt, in 2 um 90° divergierenden Reihen. Dieselbe Divergenz haben auch

die Symmetrieebenen. Wo die Infloreszenzen durch Einzelblüten ersetzt sind, sind es die Symmetrieebenen der Einzelblüten, die abwechselungsweise um 90° voneinander divergieren (vgl. Schema V, 28). Diese 90°-Divergenz kann natürlich nur dann vorhanden sein, wenn es sich um median-dorsoventrale Blüten handelt. Dies ist bei den Solaneen aber keineswegs immer der Fall. Bei Physalis Alkekengi fallen z. B., wie schon Goebel festgestellt hat (1907), die Symmetrieebenen der Blüten nicht mit den Medianen ihrer Tragblätter zusammen, sondern sind von der Hauptsymmetrieebene nach beiden Seiten auswärts gedreht, so daß der Divergenzwinkel bedeutend größer als 90° ist. Die Blüten sind nicht epitroph, sondern schräg klinotroph (Schema V, 29). In auffallendem Zusammenhang damit erfolgt auch die Krümmung der einzelnen Blüten in zwei um ca. 130—150° divergierenden Ebenen. Bei anderen Solaneen sind die Symmetrieebenen noch stärker gedreht, ähnlich wie bei den Commelinaceen, eine vergleichende Betrachtung würde sicher wie dort Zusammenhänge mit der Richtung der Bewegungen feststellen lassen.

Symmetrieverhältnisse und Krümmungsrichtung an wickeligen Infloreszenzen im allgemeinen.

Die Verhältnisse, wie sie im Schema V, 28 wiedergegeben sind, stellen die ursprünglichen dar, die sich ohne weiteres aus den Symmetrieverhältnissen des Dichasiums ableiten. Sie sind bei den orthotropen Sympodien streng gewahrt, weil bei ihnen jede Krümmungsrichtung in die vertikale Lage führt und keine Abweichungen durch Geotropismus möglich sind. Ein solcher aufrechter Wickel ist aber doch ausgesprochen dorsoventral, er hat, ganz ähnlich wie der von Goebel (1913, IV, p. 200) aufgestellte Acanthaceentypus unter den Monopodien, eine Symmetrieebene, die den genannten 90°-Winkel halbiert. Sind die Blüten klinotroph, so bleibt, wie auch immer die Stellung der einzelnen Blüten sein mag, die Hauptsymmetrieebene des Wickels unverändert (Commelina, V, 16, Physalis, V, 29). Wird ein solcher Wickel plagiotrop — und dies ist fast regelmäßig der Fall —, so ist es diese Ebene, in der sich der Sproß, bzw. die Infloreszenz niederlegt. In dieser Ebene erfolgen auch die Entfaltungsbewegungen, die die Infloreszenzachse ausführt, insbesondere die Einrollung im Knospenstadium. Die Symmetrieebenen der Einzelblüten bilden damit, falls sie mediansymmetrisch sind, einen Winkel von 45°. An aufrechten Sympodien stehen sie alle vertikal, auch an klinotrophen Blüten. Beim Übergang zum plagiotropen Wuchs werden

diese Ebenen aber aus ihrer vertikalen Lage gebracht, außer bei solchen, deren Blütensymmetrieebenen mit der Hauptsymmetrieebene zusammenfallen (Commelina). Es wäre den Blütenstielen also nicht mehr möglich, unter Beibehaltung ihrer Symmetrieebene in vertikale, positiv geotropische Lage zu gelangen. Positiver Geotropismus hat sich aber überall, wo Untersuchungen angestellt wurden, als Ursache solcher Nutationen herausgestellt. Zwei Auswege sind möglich: Entweder es richten sich die einzelnen Internodien des Sympodiums auf, mit anderen Worten, sie werden wieder orthotrop oder sie vollführen eine Torsion. Eine Torsion im Blütenstiel selbst habe ich normal nirgends beobachtet. Beide angeführten Wege sind teilweise zugleich verwirklicht an den stark plagiotropen Infloreszenzen von Oxalis carnosa, und zwar ohne weiteres sichtbar, wenn zwischen den einzelnen Blüten deutliche Internodien ausgebildet sind. Die Krümmung des Blütenstiels kann dann wie normal an der ersten Blüte, deren Symmetrieebene immer vertikal bleibt, symmetrisch nach der abaxialen Seite erfolgen. An schon äußerlich dorsoventralen Blüten, wie denen von Oxalis carnosa oder den Portulacaceen, ist dies ohne weiteres ersichtlich.

Ein Beispiel, wo die Vertikalstellung der Symmetrieebene nur durch Torsion, und zwar besonders kräftig und anschaulich, erfolgt, liefert die Scrophulariacee

Phygelius capensis,

bei der es sich allerdings nicht um eine postflorale Nutation, sondern um die Stellung der ausgesprochen zygomorphen Blüten handelt. Goebel hat (1920, p. 287) auf die eigenartige Resupination dieser Blüten aufmerksam gemacht, die durch das Überbiegen der Blütenstiele nach unten, nicht, wie gewöhnlich, nach oben zustandekommt (vgl. seine Abb. auf p. 288). Bei der Entfaltung dieser Blüten sind aber außer dieser Überbiegung auch sehr regelmäßige Torsionen des Stieles beteiligt. Die einzelnen Äste der Gesamtinfloreszenz stehen in den Achseln der dekussierten Tragblätter völlig horizontal ab. Sie sind analog den ganzen Infloreszenzen von Oxalis carnosa gebaut, d. h. aus den beiden Vorblättern der Endblüte entwickelt sich „exotroph“, also nach beiden Seiten schräg nach außen, je ein Wickel. In diesen Wickeln liegen nun der Anlage nach die Symmetrieebenen der aufeinanderfolgenden Blüten alternative horizontal (1., 3., 5. usw.) und vertikal abwärts (2., 4. usw.), was sofort klar wird, wenn man den im Fig. 36 wiedergegebenen Grundriß von Oxalis carnosa vertikal stellt entsprechend der horizontalen Lage dieser Teilinfloreszenzen. An der entfalteten Infloreszenz stehen aber alle Blüten mit dieser Ebene vertikal abwärts. Dies wird ermöglicht

durch Torsionen, die die einzelnen Glieder des Sympodiums vollführen. Dasselbe würde erreicht, wenn nur die Stiele der 1., 3., 5. usw. Wickelblüte die Torsion von 90° ausführten, also auf bedeutend einfacherem Wege. Da aber schon der untere, vor der Verzweigung gelegene Teil diese Torsion erleidet, wird die in ihrer Anlage vertikal orientierte zweite Blüte in horizontale Lage gebracht, so daß diese erst wieder durch eine Torsion ihres Sympodialgliedes, diesmal im entgegengesetzten Sinne vertikal orientiert werden muß. Auf diese Weise pflanzen sich diese Torsionen alternative nach rechts und links durch alle Internodien fort.

Solche Erscheinungen finden ihre beste, zwangloseste Erklärung mit der Annahme, daß neben dem positiven Geotropismus auch ein epinastischer Faktor in der morphologisch vorgezeichneten Ebene wirksam ist. Durch das Angreifen dieser beiden, für sich allein symmetrischen Kräfte nach verschiedenen Richtungen wird die Torsion erzeugt, weshalb ich hier von induzierter Asymmetrie sprechen möchte.

Bei den in den vorhergehenden Kapiteln behandelten Wickelinfloreszenzen sind diese Verlagerungen der Symmetrieebene sehr untergeordneter Natur, einmal, weil an einfachen Wickeln auch bei völlig horizontaler Lage nur ein Abweichen von 45° entsteht (weil sie sich in der Wickelachse abwärts biegen), und weil zur Zeit der Blütenstielbewegungen, die erst postfloral einsetzen, die Wickelachse meist nahezu aufgerichtet ist. Es sind dann die Verhältnisse annähernd wie bei den aufrechten Sympodien.

Den Solaneen in vielen Punkten recht ähnlich und daher an dieser Stelle zu erwähnen ist die Entfaltung der interessanten

Loasaceen.

Der morphologische Aufbau in dieser fast rein südamerikanischen Familie ist ein ungeheuer wechselnder.

Bei der durch ihre Drehfrüchte bekannten

Bloumenbachia Hieronymi,

deren Sprosse ein einfaches Monopodium mit dekussierter Blattstellung präsentieren, stehen die Blüten jeweils nur in der Achsel eines der beiden Wirtelblätter und zwar derart, daß ihre Verbindungslinie eine rechts- oder linksläufige Spirale darstellt (Spirotrophie). Im Knospenstadium ist dieses Monopodium ganz ähnlich wie ein Wickel eingekrümmt, und zwar senkrecht zur bzw. in der Ebene zweier Wirtelblätter. Bis zur Blütezeit ist der kräftig wachsende Blütenstiel völlig vertikal aufgerichtet bis dicht unter den Kelch, wo eine scharfe Krümmung die Blüte nach abwärts biegt. Nach der Blütezeit wenden sich die langen Blütenstiele in weitem Bogen nach abwärts, worauf die apikale, scharfe Krümmung allmählich ausgeglichen wird, so daß die Frucht abwärts gerichtet ist. Diese postflorale Krümmung erfolgt korrekt nach der abaxialen Seite der Blütenstiele an dem in seinem noch wachs-

tumsfähigen vorderen Teil aufgerichteten Sproß. Wie bei den Winkelinfloreszenzen folgen auch hier die Blütenstiele erst nach dem Ausgleich der präfloralen Einrollung ihren eigenen Symmetrieverhältnissen. Die alten unteren Partien des über 1 m Länge erreichenden Sprosses sind auf den Boden niedergestreckt, so daß schon dadurch für eine gewisse Verbreitung gesorgt ist. Außerdem sollen die kugelig zusammengerollten Früchte auch als Windroller funktionieren.

Bei den Dichasien von

Loasa tricolor,

die durch ungleiche Ausbildung der beiden Seitensprosse schon sympodiale Tendenz offenbaren, sind die Knospenstiele bogig abwärts gekrümmt. Sie richten sich ähnlich wie bei Bloumenbachia und Solanum zur Blütezeit auf, postfloral erfolgt eine neuerliche Nutation an der Basis des zu etwa doppelter Länge wachsenden Stieles unter Ausgleich der apikalen Krümmung, und zwar senkrecht zur Ebene der beiden Seitensprosse.

Dagegen richten sich bei Loasa vulcanica (u. hispida) die Blütenstiele postfloral dicht unter dem Kelch, also in der schon zur Zeit der Anthese gekrümmten Zone, auf, während der basale gestreckte Teil des Stieles auch postfloral unverändert bleibt. Der Aufbau von Loasa vulcanica ist ein rein sympodialer, und zwar wickeliger und entspricht in Verbindung mit dem orthotropen Wuchs völlig dem von Physalis. Von den beiden Vorblättern ist aber nur das sterile ausgebildet und an dem Sproß hochgerückt, so daß eine sehr eigenartige Stellung entsteht, indem an jedem Nodium eine Blüte und ein um 90° divergierendes Blatt entspringt, im ganzen also der Sproß eine blatttragende und eine blütentragende Seite aufweist. Der Divergenzwinkel von 90° ist unverändert erhalten (VIII, 56*b*).

Bei Cajophora lateritia schließlich bleibt die Frucht — wiederum eine Drehfrucht — völlig unverändert in der Lage der Blüte nach abwärts gerichtet.

Wenn an die Behandlung der wickeligen Infloreszenzen die in der Hauptsache dichasial aufgebauten

Caryophyllaceen

angeschlossen werden, so können uns dieselben, was die Krümmungsrichtung anlangt, bei der nahen Verwandtschaft der beiden Verzweigungsarten nichts prinzipiell Neues bieten. Die Krümmungen erfolgen, wie es schon bei Loasa tricolor angegeben wurde, ebenfalls nach der der Abstammungsachse abgekehrten Seite, also senkrecht zur Ebene der beiden Tochtersprosse.

In den beiden Unterfamilien der Silenoideen und Alsinoideen sind Nutationsbewegungen der Fruchtstiele nur bei den letzteren weit verbreitet.

Bei den mit Ausnahme von Cucubalus kapselfrüchtigen Silenoideen zeigt fast allenthalben Blüte wie Frucht eine aufrechte Stellung. Wo die Blüte nutiert oder wenigstens nicht aufgerichtet ist, stellt sich der Stiel postfloral aufrecht, wie etwa bei Silene nutans, otites, tatarica, fimbriata. Dies gilt auch von dem beerenfrüchtigen Cucubalus, was für solche Früchte neben den genannten Solanum-Arten

eine bemerkenswerte Ausnahme darstellt. Die Kapseln öffnen sich an der Spitze (und schließen sich bei Befeuchtung wieder), so daß eine langsame Aussaat durch den Wind gesichert ist.

Unter den Alsinoideen, die ebenfalls fast ausnahmslos kapselfrüchtig sind (Ausnahmen bilden die schließfrüchtigen Paronychieen), sind die postfloral erfolgenden, von Gelenken ausgeführten Nutationen von Stellaria media und Holosteum umbellatum, die zur Reifezeit wieder rückgängig gemacht werden, schon seit langem, bei Holosteum schon von K. Chr. Sprengel (1793, p. 80) beobachtet worden. Es handelt sich nach verschiedenen Untersuchungen um geotropische Krümmungen und Umstimmungen. Bei Spergula arvensis, die in gleicher Weise postfloral ihre Blütenstiele abwärts biegt, fand ich die Aufrichtung der reifen Früchte nur manchmal, in der Regel blieben sie in ihrer nickenden Lage (IX, 64).

Diesem „Stellariatypus" sei nun ein zweiter, der „Saginatypus" gegenübergestellt, bei dem die Nutation und Wiederaufrichtung zeitlich wie bei Stellaria, aber nicht von einem basalen Gelenk, sondern dem obersten Teil des Stieles ausgeführt wird (IX, 65a und b). So fand ich es bei Sagina procumbens, subulata und Linnaei und konnte es bei der ersten ebenfalls als geotropisch bedingt erweisen. Von Interesse war es dabei, die Wachstumsverhältnisse im Vergleich zu Stellaria in Erfahrung zu bringen. Bei Stellaria wächst postfloral, wie schon flüchtige Messungen zeigten, der basale Teil sehr kräftig, der übrige sehr schwach, nach oben abnehmend, während umgekehrt bei Sagina sowohl nach der Anthese, als bei der Reife der apikale Teil kräftig wächst, im übrigen Stiel aber ein Wachstum nicht nachzuweisen war. Die Lage der Krümmungszone ist also lediglich durch das verschieden verteilte Wachstum bedingt. Bei der Reife der Frucht erleidet der apikale Teil des Stieles von Sagina eine sehr beträchtliche Verdickung und nimmt blasse Färbung an. Wie bei Oxalis handelt es sich auch hier um eine Vergrößerung, nicht eine Vermehrung der Rindenzellen. Der Sklerenchymring des übrigen Stieles kommt in dieser Region dagegen nicht zur Ausbildung — alles charakteristische Gelenkeigenschaften (IX, 66 und 67).

Unter den übrigen Alsinoideen finden sich zahlreiche Formen, die dem Stellariatypus folgen, also die basale Gelenkkrümmung aufweisen, aber meist sind die Bewegungen undeutlicher, sei es, daß die Nutation nur teilweise ausgeführt wird, sei es, daß, wie bei Spergula, die Wiederaufrichtung fehlt. Sehr deutlich ist die Nutation immerhin noch bei Malachium aquaticum, Stellaria nemorum, graminea, verschiedenen Cerastium- und Spergularia-Arten.

Dies Verhalten leitet über zu einem dritten, einem gemischten Typus. Man findet bei zahlreichen Alsinoideen die postflorale Nutation teilweise ausgeführt vom basalen, teilweise vom apikalen Teil, und zwar ist die basale Krümmung verschieden kräftig auch an ein und derselben Pflanze, wonach sich dann die apikale Krümmung in ihrer Stärke richtet. Hierher gehört vor allem die Gattung Möhringia (M. muscosa, trinervia und ciliata), Stellaria Holosteum, Cerastium Sonticum und subtriflorum u. a.

Zweifellos besitzen sie alle postfloral positiven Geotropismus, der je nach der Wachstumsverteilung sich äußern kann, bei kräftigem Wachstum an der Basis nur dort, umgekehrt bei alleinigem Wachstum an der Spitze, bei geringer Wachstumintensität in beiden Zonen oder nur an der Basis. Ebenso ist der Mangel der Wiederaufrichtung bei der Mehrzahl der Formen durch Wachstumsmangel zu erklären. Wo ich kräftiges Wachstum zur Reifezeit antraf, erfolgt auch eine Aufrichtung zu dieser Zeit.

Schon Sprengels scharfer Beobachtung (1793, p. 261) ist es nicht entgangen, daß z. B. bei Cerastium vulgatum die Stiele sich wieder aufrichten, bei Malachium aquaticum dagegen nicht. Er sucht es damit zu begründen, daß bei Malachium mit seinen schlaffen Stengeln die Ausstreuung der Samen aus der Kapsel doch nicht so funktionieren könnte, wie bei Cerastium. Ein Vergleich reichlicheren Materials zeigt aber, daß eine derartige Beziehung nicht besteht. Übrigens dürfte eine solche „Erklärung“ wenig befriedigen, solange wir nicht wissen, daß Malachium auf andere Weise für seine Verbreitung gesorgt hat, was Sprengel leider nicht angegeben hat.

Zum mindesten bei der Mehrzahl der Alsinoideen fehlen die Einrichtungen für eine verzögerte Samenentleerung und die Windaussaat, wie sie die meisten Silenoideen in ihren periodisch sich öffnenden und schließenden („xerochastischen“), langgestreckten Kapseln besitzen. Dazu gesellt sich, wie wir sahen, noch vielfach sogar eine die Samenentleerung begünstigende nickende Lage der reifen Kapsel. Über ihre Verbreitungsbiologie ist mit Ausnahme der echt myrmekochoren, elaiosomführenden Möhringia muscosa (Sernander 1906, p. 42) so gut wie nichts bekannt. Jedenfalls aber haben sie in irgendeiner Form Ersatz.

Zu dieser postfloralen Nutation kann bei den Caryophyllaceen auch noch eine präflorale, ebenfalls positiv geotropische Nutation der Infloreszenzäste und Blütenstiele kommen. Der Ausgleich erfolgt unter Höhersteigen des Krümmungsscheitels bei ständig vertikaler Lage der Knospe (Spergula arvensis, Silene inflata, viridiflora). Die Richtung

dieser Krümmung ist in den einzelnen Infloreszenzästen, wie auch postfloral in den Blütenstielen, jeweils der Abstammungsachse abgekehrt, besonders anschaulich bei Spergula arvensis. In dem abwärtsgekrümmten Teil sind aber alle weiteren Verzweigungen in derselben Richtung gebogen. Ihren eigenen Symmetrieebenen folgen sie erst, wenn das unter ihnen liegende Internodium die Aufrichtung vollzogen hat. Es stimmt dies mit dem Verhalten der wickeligen Infloreszenzen überein, bei denen ebenfalls im präfloralen Stadium nur eine Krümmungsebene, die Hauptsymmetrieebene, besteht und die einzelnen Blütenstiele erst nach der Streckung ihren eigenen Symmetrieverhältnissen folgen; ganz ebenso bei den Monopodien der Loasacee Bloumenbachia. Übrigens ist das Verhalten der oberen Verzweigungen von Spergula arvensis, wo das Dichasium in reine Wickel übergeht, dem von Linum austriacum fast täuschend ähnlich.

Violaceen.

Die Blüten der Gattung Viola, die allein zur Untersuchung gelangen konnte, haben durch eine Krümmung des Stieles dicht unter dem Kelch eine mit der Bestäubung in Beziehung stehende schräg abwärts gerichtete Lage. Von Vöchting wissen wir (1882, p. 136 ff.), daß diese Lage geotropisch bedingt ist[1]). Die Blüten stehen einzeln in den Achseln von wechselständigen Laubblättern an aufrechten Sprossen oder bei den stengellosen Formen der Sektion Nominium auch direkt aus dem Rhizom entspringend, ganz ähnlich wie die (manchmal ebenfalls einblütigen) Infloreszenzen von Oxalis. Ihre Stiele sind durch eine dorsale Rinne deutlich dorsoventral, wodurch auch die Ebene bestimmt ist, in der alle Entfaltungsbewegungen sich abspielen.

Als Beispiel für das postflorale Verhalten diene

Viola canadensis,

eine weißblühende, nordarmerikanische Art mit aufrechten bis schräg aufgerichteten Stengeln, die systematisch zur Sektion Chamaemelanium gestellt wird. Die Blütenstiele senken sich nach der Anthese an ihrer Basis mittels eines vorläufig noch undeutlichen Gelenkes mehr oder weniger stark nach abwärts. Vertikallage des ganzen Stieles wurde nie beobachtet. Diese Krümmung erfolgt nur an aufrechten Stengeln in der Medianebene, bei schrägen Sprossen einseitig nach der nach abwärts gekehrten Seite. In diesem Falle führt der dorsoventrale Blütenstiel an der Basis eine leichte Torsion aus, welche die durch die Rinne

1) Bei einer Semperflorensform von V. odorata fand ich die Blüten im Oktober fast völlig aufgerichtet.

gekennzeichnete adaxiale Seite nach oben bringt. Die apikale, zur Blütezeit vorhandene Krümmung wird dabei teilweise rückgängig gemacht, eben soweit, daß die Frucht vertikal steht (VII, 43). Das diese Stellung auf positivem Geotropismus beruht, ist danach anzunehmen. Schon jetzt sind zwei Wachstumszonen vorhanden, außer dem basalen Gelenk der ganze über den Vorblättchen gelegene Teil des Stieles. In dieser Lage wird das Wachstum sistiert und wächst die Frucht heran. Bei der Reife setzt es neuerdings mit großer Energie ein, und zwar wiederum in zwei Zonen, wie bei Oxalis carnosa, in dem basalen Gelenk und einer apikalen Zone. Dabei wird auch hier das basale Gelenk gerade gerichtet, während die obere Wachstumszone sich scharf knieförmig vertikal aufrichtet (VII, 44). Das basale Gelenk und die Wachstumszone verdicken sich dabei gegenüber dem mittleren, nicht mehr wachsenden Teil ganz beträchtlich und verblassen. Beide Regionen zeigen dabei ausgesprochene Gelenkeigenschaften, die obere Zone nicht ganz so kräftig wie das Gelenk selbst: Mächtige Entwicklung der Rinde, Mangel des Sklerenchymringes und der Markhöhle, dafür reichlich Statolithenstärke in Mark und Rinde (VII, 45 a, b, c). Daß diese Aufrichtung negativ geotropisch ist, zeigt sich bei Horizontalstellung der Stiele.

Im präfloralen Stadium ist die Blüte der Violaceen meist sehr frühzeitig geneigt, und zwar schon als Knospe stets in der charakteristischen schrägen Blütenlage. Ursprünglich liegt der Krümmungsscheitel unterhalb der Vorblätter, später wandert er unter Streckung des unteren Teiles höher.

Viola canadensis ganz analog verhält sich Viola cornuta, bei der die basale Krümmung nur etwas schwächer ist, die apikale dafür um so stärker bleibt, bei V. Mundbyana fehlt die basale Krümmung ganz, statt dessen wird die apikale bis zur Vertikalen fortgesetzt, ferner V. tricolor, elatior, lutea, biflora, silvatica, calcarata. Allen ist gemeinsam positiv geotropische Vertikallage der jungen Frucht, bei verschieden starker basaler Krümmung, und Wiederaufrichtung bei der Reife. Die genannten Arten gehören außerdem den Sektionen Nominium, Melanium und Dischidium an, so daß dasselbe Verhalten jedenfalls bei allen wichtigeren Sektionen vorhanden ist. Für die Sektion Melanium gibt Wittrock (1904) allgemein die Aufrichtung an, Garke (Flora von Nord- und Mitteldeutschland) nennt sie außerdem für palustris, epipsila und uliginosa, Hansgirg (1893 p. 109) von V. multicaulis, alba, mirabilis, odorata, nevadensis, Willkommii, caespitosa, alpina, declinata. Für Viola canina hat sie übrigens schon K. Chr. Sprengel (1793, p. 399)

beschrieben. Sprengel hat sie auch schon in Beziehung gesetzt zu der Samenverbreitung. Die Samen werden, nachdem sich die drei Kapselklappen horizontal ausgebreitet haben, durch das Zusammenlegen der Klappenhälften, was nach Hildebrand (1873) durch die Austrocknung eines Stereidengewebes geschieht, der Reihe nach herausgequetscht und auf einige Entfernung fortgeschleudert. Wie bei Oxalideen und Geraniaceen geht also mit der Wiederaufrichtung der Fruchtstiele eine Schleudereinrichtung parallel.

Für die stengellosen Arten der Sektion Nominium, V. odorata, hirta, collina, sciaphila usw. findet sich in den Floren die Angabe: „Blütenstiele in der Fruchtzeit niedergebogen“ (Vollmann, Flora von Bayern) u. ä. Dies scheint sich zu beziehen auf die nach den chasmogamen zahlreich auftretenden, zu den eigentlichen kleistogamen überleitenden Blüten, die ihre Stiele schon zur Blütezeit niedergestreckt haben, und auf die kleistogamen selbst. Über deren Verhalten müssen mir erst weitere Versuche Klarheit schaffen. Die Früchte von wirklich chasmogamen Blüten konnte ich noch nicht beobachten. Nach Sernander (1906, p. 301) legen sich auch die aufrechten Blütenstiele postfloral passiv (!) durch das Gewicht der Früchte nieder. Dem wiederspricht aber die Hansgirsche Angabe von V. odorata (s. oben!). Wie dem auch sei, jedenfalls entwickelt sich bei diesen Arten die große Masse der Früchte an niedergestreckten Stielen dicht über dem Boden. Eine Fernverbreitung durch Ausschleuderung ist für sie unmöglich, einmal weil die Früchte in ihrer Lage auch bei der Reife bleiben (sie richten sich nicht auf, wie die kleistogam erzeugten Früchte von Oxalis acetosella), außerdem fehlt ihnen überhaupt der Schleudermechanismus.

Dafür sind diese Arten aber durchwegs ausgesprochen myrmekochor, ihre Samen besitzen große Elaiosome und werden auch nach den Versuchen Sernanders (1906, p. 54ff.) reichlich von Ameisen verschleppt. Man wird jedoch die niedergestreckte Lage ihrer Stiele oder gar die Reduktion der Schleudereinrichtung nicht als Anpassung an die Ameisenverbreitung betrachten können. Die große Verbreitung der Myrmekochorie auch unter aufrechten Pflanzen, selbst bei Schleuderfrüchten (Euphorbia) und bei Anemochoren (Centaurea usw.), ferner die häufige Erscheinung des passiven Umsinkens und des Verwelkens solcher myrmekochorer Pflanzen zur Reifezeit (nach Sernander!) spricht dafür. daß es sich um Reduktionen oder Hemmungen handelt, die durch die synzoische Verbreitungsweise ermöglicht, nicht aber dazu notwendig wurden, eine Auffassung, wie sie auch Sernander. der verdiente Myrme-

kochorenforscher, gelegentlich ausspricht (z. B. 1906, p. 393). Es finden sich übrigens auch unter den bestengelten, Samen ausschleudernden Viola-Arten myrmekochore, z. B. nach Sernander V. palustris, arvensis, tricolor, mirabilis, Riviniana. Seine Versuche (a. a. O. p. 135) zeigen aber, daß die bedeutend schwächere Myrmekochorie nicht mit dem aufrechten Wuchs, sondern der bedeutend schlechteren Entwicklung der Elaiosome zusammenhängt, weshalb diese Arten auch auf die Schleuderverbreitung nicht haben verzichten können. Das ursprüngliche Verhalten, auch der stengellosen Formen, ist aber zweifellos das mit Nutation und Wiederaufrichtung. Es findet sich daher auch noch bei einigen stengellosen Arten unverändert erhalten, z. B. bei V. primulifolia und Viola septentrionalis, nach Sernander auch bei Viola Patrini. Sie entbehren des Elaiosams und haben die normale Schleudereinrichtung.

Bei Viola primulifolia wird postfloral, während der Stiel sonst aufrecht bleibt, durch Fortführung der apikalen Krümmung die Frucht vertikal nach abwärts, bei der Reife unter besonders kräftigem Wachstum der oberen Stielpartie wieder aufwärts gerichtet. Die Aufrichtung erfolgt auch bei Viola septentrionalis, aber bei dieser Art zeigten die Stiele im postfloralen Stadium eine Nutation, die durch drei knieförmige Biegungen des Stieles die Frucht nach abwärts bis auf den Boden führten und die unwillkürlich an die Fruchtstiele von Oxalis acetosella erinnern. Auch bei der Aufrichtung ist die Ähnlichkeit vorhanden (s. dieses!).

Viola elatior ist insofern von Interesse, als die Stiele der kleistogam erzeugten Früchte, die am Sproß ober den chasmogamen während des ganzen Sommers entstehen und relativ zu diesen sehr kurze Stiele haben, bei der Samenreife doch noch die Aufrichtung durch kräftiges Wachstum ausführen und darin denen von Oxalis acetosella gleichen. Bei den kurzgestielten kleistogamen Blüten von Viola mirabilis und biflora fehlt überhaupt die Nutation, auch die der Knospen und Blüten, bei letzterer fand ich sie häufig, aber schwach ausgebildet.

Die Übereinstimmung in der postfloralen Entfaltung von Viola mit derjenigen von Oxalis ist nach dem Gesagten eine weitgehende, ja im Falle von Viola septentrionalis und Oxalis acetosella sogar eine verblüffend große. Den Grund hierfür müssen wir wiederum in einer bis zu einem gewissen Grade ähnlichen Organisation suchen. Diese spricht sich nicht nur in der Wuchsform der ganzen Pflanzen — teils stengelige, teils stengellose Kräuter — aus, sondern auch in den Symmetrieverhältnissen der Infloreszenzen, die den einblütigen mancher Oxalis-Arten entsprechen, ferner dem physiologischen Verhalten der Frucht — in beiden Fällen eine bis zur Reife wachsende, erst nach der Dehiszenz trocknende Kapsel — und der damit wohl im Zusammenhang stehenden Wachstumsverteilung (vgl. p. 145 ff.!). Dagegen ist der Versuch, in teleologischem Sinne die Übereinstimmungen durch Gleichheit der Lebens-

weise, andererseits die Unterschiede umgekehrt erklären zu wollen, völlig ergebnislos. Dabei stoßen wir auf Schritt und Tritt auf die von Goebel gewonnene Erkenntnis, daß die Lebenserscheinungen viel zu mannigfaltig sind, als daß wir sie aus der Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen erklären könnten.

Asclepiadaceen.

In der Gattung Asclepias führen mehrere Arten, von den mir bekannten Asclepias cornuti, die häufig kultivierte Bienenpflanze, und A. Fremonti, sehr auffällige, aber meines Wissens noch nirgends beschriebene Krümmungen aus. Die scheindoldigen, reichblütigen Infloreszenzen dieser stattlichen Pflanzen stehen extraaxillär fast völlig aufrecht an den hohen orthotropen Sprossen. Die Stiele der Blüten, die bei trockenem Wetter reichlich von Bienen besucht und bestäubt werden, biegen sich nach dem Abblühen scharf nach abwärts, und zwar alle ziemlich gleichzeitig und nach der dem Hauptsproß abgekehrten Seite. In diesem Stadium fallen die meisten Stiele ab und nur wenige, meist 1—2, entwickeln reife Früchte. Die jetzt noch kleinen Fruchtknoten wachsen nun ganz enorm heran und werden zu großen, ihre Stiele an Länge um das Doppelte bis Dreifache übertreffenden Balgfrüchten. Zugleich werden die schwachen Blütenstiele, die zur Zeit der Anthese die relativ kleinen Blüten kaum aufrecht halten können, äußerst kräftig und starr und vermögen so die Last der Früchte zu tragen; desgleichen die Infloreszenzstiele, die sich dabei in die Richtung des Hauptsprosses stellen. Die Früchte selbst stehen nicht wie ihre Stiele abwärts, sondern biegen sich nach deren Nutation scharf nach oben. Durch die beiden nach entgegengesetzter Seite gerichteten, je volle 180° betragenden Krümmungen kommt die Frucht wieder in vertikale Lage und wird außerdem ganz eng an den steifen Infloreszenzstiel angepreßt. Für die basale Krümmung wurde nachgewiesen, daß sie induziert ist (geotropisch). An 4 abwärts festgebundenen Infloreszenzen blieb die Krümmung aus (VII, 46). Die Aufrichtung der Frucht erfolgte trotzdem normal. Auch für sie ist es wahrscheinlich, daß sie auf geotropischer Induktion beruht. Ein Analogon haben diese schönen Entfaltungsbewegungen nur in der schon behandelten Oxalis corniculata und in Geranium- und Erodium-Arten (z. B. Erodium cicutarium). Da auch hier die Stellung der Frucht im Raume durch die Krümmung gar nicht geändert wird, kann als besondere Bedeutung nur eine „innere“, auf der Krümmung als solcher beruhende in Betracht kommen. Dabei muß man sich auch immer vor Augen halten, daß andere Asclepias-Arten, wie A. curassavica und incarnata,

die ebenso gebaut sind, die charakteristische Krümmung nicht aufweisen. Bei ihnen richten sich die Früchte mit den Stielen vertikal aufwärts. „Es geht so, es ginge aber auch anders“ gilt solange, als wir nicht tatsächliche, auf die Krümmung bezügliche Unterschiede zwischen den beiden Gruppen kennen.

Die gleiche eigenartige Doppelkrümmung ist auch bei anderen Asclepiadaceen, die alle ganz ähnlichen Infloreszenzbau besitzen, noch weiter verbreitet.

So stimmt Gomphocarpus physocarpus nach der in Engler Prantl[1]) gegebenen Abbildung völlig mit Asclepias cornuti in der Entfaltung überein. Die Notiz Schumanns über „merkwürdige konstante Krümmungen des Blütenstieles, derart, daß die Spitze der Teilfrüchte einen vollen Kreis beschrieb und die reife Teilfrucht sich nach oben richtete[2]), die er bei den Arten der Gattungen Gomphocarpus und Schizoglossum beobachtete, kann sich nur hierauf beziehen. Auch die Abbildungen von Calotropis procera[3]) und Daemia cordifolia[4]) lassen deutlich dasselbe Verhalten erkennen. Wie schon Asclepias cornuti und Fremonti innerhalb ihrer Gattung durch besondere Größe ihrer Früchte auffallen, so sind auch bei den genannten Gattungen, bzw. Arten, den Abbildungen nach zu schließen, die Früchte ausnehmend groß entwickelt, vielleicht eine durchgehende Korrelation.

Bei Vincetoxicum officinale, das ganz ähnliche Balgfrüchte wie Asclepias hat, krümmen sich die Fruchtstiele postfloral nach abwärts, ebenfalls unter kräftigem Dicken- und Längenwachstum, die Früchte aber führen keine Aufrichtung aus. Wenn eine Teilfrucht ausgebildet ist, steht diese etwa vertikal, anderenfalls spreizen sie kräftig auseinander.

Primulaceen.

Alle Primulaceen sind kapselfrüchtig. Trotzdem sind die Bewegungen der Fruchtstiele in keiner Weise einheitlich. Bei der Mehrzahl bleibt der Blütenstiel postfloral aufrecht bezw. er richtet sich erst auf, wenn die Blüte nach abwärts orientiert oder doch nicht aufgerichtet war. Letzteres Verhalten zeigen z. B. zahlreiche Arten der Gattung Primula z. B. Primula elatior, farinosa, officinalis u. a.), Cortusa Matthioli, Androsace elongata, Soldanella (alpina, pusilla, montana), Dodecatheon. Die Kapseln all dieser Pflanzen springen ähnlich denen der Silenen am oberen Ende mit hygroskopisch sich öffnenden und schließenden Zähnen, die von Soldanella mit sehr kleinen Deckeln auf, so daß in Verbindung mit der Elastizität der trockenen Fruchtstiele eine langsame Windaussaat gesichert ist. Primula elatior, officinalis und farinosa sind in Skandinavien sogar Wintersteher (Sernander 1906, p. 304).

---

1) Natürliche Pfl.-Fam.: Asclepiadaceen von Schumann, VII, 2, p. 234.
2) Ebenda, p. 204. Die Schilderung ist nicht sehr treffend.
3) p. 232.
4) p. 257.

Bei einer ebenfalls großen Anzahl von Primulaceen erfolgt jedoch auch umgekehrt eine postflorale, nicht mehr rückgängige Nutation der Blütenstiele. Beispiele hierfür sind: Anagallis arvensis und coerulea (wahrscheinlich auch alle anderen Arten), Lysimachia nemorum und nummularia, Asterolinum adoense, Hottonia palustris.

Unter den abwärts gerichteten Kapselfrüchten muß auch der Gattung

Cyclamen

gedacht werden. Die eigenartigen Einrollungen von Cyclamen europaeum, neapolitanum und Coum u. a. sind schon des öfteren beschrieben [1]) und gedeutet, zuletzt aber von Goebel (1920, p. 144), besonders in Verbindung mit der einfachen Nutation von C. persicum betrachtet und die Grundlosigkeit der bisherigen teleologischen Deutungen beleuchtet worden. Goebel hat darauf hingewiesen, daß die Einrollung sowohl symmetrisch in einer Ebene erfolgen kann, wie auch asymmetrisch schraubig. Im ersteren Falle haben wir ein im Vergleich zu C. persicum nur quantitativ verschiedenes Verhalten. Dem habe ich nur noch Ergänzendes hinzuzufügen. Bei streng symmetrischen Einrollungen findet man regelmäßig, wie bei den präfloralen Einrollungen von Allium ophioscordon und Drosera, daß die Windungen (hier oft 3—5 volle Umdrehungen) nach oben zu ganz regelmäßig immer enger werden, was ein langsames Zunehmen der Wachstumsdifferenz voraussetzt (VIII, 54a). Solche ausgesprochene Uhrfederwindungen fand ich bei Cyclamen neapolitanum, africanum, graecum und europaeum; bei letzterem unter 85 Früchten bei 20 völlig, geradezu mathematisch symmetrisch; bei den übrigen 65 bildete der Stiel die Form einer enggewundenen Drahtspule, wobei die einzelnen Windungen fest aneinandergelegt waren (VIII, 54b). Ich führe auch diese Spulenwindung noch nicht auf asymmetrisches Wachstum zurück. Wo sie nämlich auftritt, findet man regelmäßig die Windungen gleich weit bleiben, es fehlt die Abnahme des Krümmungsradius nach oben. Eine Einrollung in einer Ebene ist bei ihnen schlechthin unmöglich, sie müssen sich auch bei völlig symmetrischem Wachstum nebeneinanderlegen. Genetisch sind die oberen Windungen älter, die Einrollung schreitet im Stiel nach abwärts fort. Wo bei solchen spulenartigen Stielen die Windungen im oberen Teil enger werden, sieht man sofort die Tendenz zu einer symmetrischen Rollung. Eine dritte Möglichkeit ist die, daß die Windungen zwar gegen die Basis weiter werden, aber nicht hinreichend, um eine ausgesprochene Uhrfederrollung herbeizuführen. In diesem Falle entsteht eine „spirale

1) Vgl. z. B. Hildebrand, Bot. Zeitung, Leipzig 1895.

conique, dont les anneaux toujours plus étroits, sont terminés par la capsule“ (Vaucher 1841, III, p. 743) (VIII, 54c). Ganz dieselben Formen fand ich bei C. neapolitanum, graecum und africanum. Daneben kommen wohl auch wirklich asymmetrische Schraubenrollungen vor, wie bei Vallisneria oder Palisota, bei anderen Arten vielleicht noch häufiger, jedenfalls aber treten sie weit in den Hintergrund gegenüber dem hier geschilderten gewöhnlichen Verhalten. Die in systematischen Werken (Wettstein, Syst. Botanik; Garke, Flora) gegebenen Abbildungen reifer Früchte mit weit auseinandergezogenen Spiralen gehören aber nicht hierher, die zu dieser Zeit schon gewelkten und faulenden Stiele haben ihre natürlich gewachsene Rollung nicht mehr erhalten. Daß auch bei Cyclamen die Einrollung nur mit Epinastie, wenigstens unter ihrer Mitwirkung erklärt werden kann, scheint nur die geschilderte strenge Wahrung der Symmetrieebene anzudeuten. Die weitgehende Übereinstimmung mit den präfloralen Einrollungen gestattet auf das von Allium und Drosera Gesagte zu verweisen.

Besondere Beachtung verdient auch das Verhalten einer Primula-Art, nämlich der, wie der Name sagt, so gut wie stengellosen

Primula acaulis,

deren Postfloration ich leider zu beobachten noch nicht Gelegenheit hatte. Ihre Blütenstiele legen sich nämlich zum Unterschiede von den oben beschriebenen Arten postfloral auf den Boden nieder, wie schon Lehmann entdeckt („Pedicelli numerosi erecti . . . . . ., post florescentiam deflexi“ 1818, p. 31) und nach ihm Vaucher beschrieben hat: „Les calices défleuris sont redressés dans toutes les ombelles pédonculées, tandis que dans l'Acaulis à ombelles sessiles, les pédicelles se déjettent fortement pendant la maturation, et finissent par se coucher sur le terrain“ (1841, VIII, p. 737). Danach scheint die Krümmung eine aktive zu sein. Doch schreibt noch Sernander (1906, p. 305) von einem postfloralen „Erschlaffen“ und „Herabfallen“ der Blütenstiele[1]). Diese Frage muß daher offen gelassen werden. Sie ist auch nicht von grundlegender Bedeutung. Wichtiger ist, daß Primula acaulis zum Unterschiede von den aufrecht fruchtenden Arten mit ausgesprochen ballistischer Samenverbreitung ähnlich wie die bodenfrüchtigen Viola-Arten eine typische mit schönen Elaiosomen ausgerüstete Myrmekochore darstellt. Auch für Cyclamen europaeum wird Myrmekochorie von Hildebrand (1898) und schon Kerner (1811, V, p. 802) an-

1) Ich möchte aber diese Ausdrücke nur mit Vorsicht aufnehmen, da ich für das postflorale „zu Boden sinken“ von Triteleia uniflora z. B. (p. 271) sicher ebenfalls Wachstum und Aktivität beobachtet habe.

gegeben. Dieser Verbreitungsersatz mag wohl den beiden Pflanzen ihre postfloralen Extravaganzen ohne Schaden ermöglicht haben. Für Primula acaulis hat diese Ansicht schon Sernander (1906, p. 39ff.) als Beispiel für die phylogenetische Entstehung solcher Beziehungen überhaupt in äußerst klarer Weise ausgesprochen und als die „einfachste von den theoretisch möglichen Erklärungen“ bezeichnet. Nicht alle postfloralen Nutationen bei Primulaceen sind aber mit dieser Myrmekochorie verbunden. Für Anagallis mag vielleicht der niederliegende, weitausgreifende Wuchs, jetzt auch die anthropochore Verbreitung Ersatz liefern, für Hottonia die Wasser- und Tierverbreitung, für Lysimachia stehen Untersuchungen über Myrmekochorie noch aus.

Die Einrollungen von Cyclamen an sich haben aber mit der Myrmekochorie nichts zu tun, wenn man sie auch früher für das Einbohren der Früchte in die Erde verantwortlich zu machen suchte. Dies wäre doch viel leichter und besser durch eine einfache Abwärtskrümmung wie bei C. persicum möglich. Eine teleologische „Erklärung“ ist man hierfür bis heute ebenso schuldig geblieben, wie auf die Goethesche Frage, wozu sich das Schaf seine ursprünglich offenbar als Verteidigungswaffe funktionierenden Hörner „um die Ohren gewickelt habe“. Bei solchen ausgesprochenen „Dysteleogien“, wie sie z. B. auch die symmetrisch eingekrümmten Mammutzähne darstellen, hat man in der Zoologie von „einmal eingeschlagenen Entwicklungstendenzen“(Döderlein) gesprochen, die sogar zum Aussterben der betreffenden Formen führen konnten. Es sind lehrreiche Gegenstücke zu den Rollungserscheinungen an Pflanzenorganen, die den reinen Nützlichkeitslehrern schon lange einen Dorn im Auge bildeten. „Im organischen Leben wird“ eben „selbst das Unnütze, ja da Schädliche selbst in den notwendigen Kreis des Daseins aufgenommen, um ins Ganze zu wirken und als wesentliches Bindemittel disparater Einzelheiten“ (Goethe).

Kompositen.

In dieser Familie sind Entfaltungsnutationen, die sich bei der Beschaffenheit der Infloreszenz naturgemäß nur auf die Stiele der ganzen Körbchen erstrecken können, nicht sehr häufig, aber doch da und dort anzutreffen. Des öfteren diskutiert und untersucht wurden seit ihrer Entdeckung durch K. Chr. Sprengel (1793, p. 376) die postfloralen Bewegungen der Stengel von Tussilago farfara. Eine exakte physiologische Untersuchung verdanken wir Vöchting (1882). Sowohl Nutation als Wiederaufrichtung beruht nach ihm auf Geotropismus. Das ganze physiologische Verhalten stimmt in auffälligster Weise mit dem der Knospen

von Papaver, somit auch mit dem eingangs geschilderten von Allium neapolitanum überein. Es war daher von Interesse, ob auch die Wachstumsverhältnisse bei der Wiederaufrichtung mit denen übereinstimmen, wie sie bei der Aufrichtung der Infloreszenzen von Allium und überhaupt beim Ausgleich präfloraler Nutationen vorliegen.

Es wurden an verschiedenen Pflanzen die Schäfte vor Eintritt der Nutation zur Blütezeit in 10 mm lange Zone geteilt und täglich bis zur Fruchtreife, die nach 8—10 Tagen (unter besonders günstigen Wachstumsbedingungen) eintrat, nachgeprüft. Es ging daraus hervor, daß bei der Aufrichtung die maximale Wachstumszone, die hier am Ende der Blütezeit etwa in der Mitte des Stengels liegt ebenfalls höher steigt und nach oben zu die Krümmung ausgleicht. Auch der Krümmungsscheitel wandert aufwärts, indem zu der Zeit, wo sich die negativ geotropische Region nach oben ausdehnt, der Gipfel noch positiven Geotropismus besitzt. Dieser Typus der Wiederaufrichtung nutierender Fruchtstiele, der mit dem für präflorale Krümmungen charakteristischen vollständig übereinstimmt, reiht sich dem ersten an, der bei Fruchtstielen weit häufiger ist und den wir z. B. bei Oxalis, Viola, Alsineen, Claytonia usw. vorgeführt haben. Bei diesem letzteren wird das Wachstum für lange Zeit überhaupt sistiert, um plötzlich und gleichzeitig wieder einzusetzen.

Dem Verhalten von Tussilago folgen von Kompositen z. B. noch: Microseris Douglasii, Dimorphotheca aurantiaca, Venidium calendulaceum. Bei Senecio Veitchianus und Stenocephalus, wo die Körbchen an kurzen Stielen zu einer langen Traube vereinigt sind, biegen sich die Stiele postfloral ebenfalls nach abwärts, und zwar — wie nachgewiesen wurde — geotropisch. Eine normale Aufrichtung durch Wachstum führen die Stiele nicht mehr aus, erst bei der Austrocknung, die hier bei der Reife auch die Stiele der Körbchen ergreift, werden diese etwas gerade gerichtet.

Ganz dieselbe Erscheinung wie Tussilazo postfloral, positiv geotropische Nutation und Wiederaufrichtung, zeigen eine Reihe anderer Kompositen nur präfloral, während sie von der Blütezeit an keine Bewegungen mehr aufweisen. Hierher gehören Leontodon hastilis, Aster Bellidiastrum, Scorzonera eriosperma, Acroclinium roseum, Brachycoma iberidifolia, Lactuca perennis und Scariola. Bei den rispig zusammengesetzten Infloreszenzen erstreckt sich die Nutation zunächst auf die ganzen Infloreszenzäste, später nur mehr auf die Knospenstiele.

Hieran schließt sich eine dritte Gruppe, deren Körbchen sowohl präfloral, wie postfloral Nutationen zeigen, zur Blütezeit und bei der Fruchtreife aufrecht stehen. Beispiele liefern Cotula coronopifolia und Arctotis stoechadifolia.

Teleologische Deutungen liegen bis jetzt nur für die in erster Linie beobachtete Tussilago vor. So meint schon Sprengel (1793), daß durch die inverse Lage der Fruchtboden besser von der Sonne erwärmt und die Fruchtreife begünstigt würde. Durch die auf p. 383 geschilderten Versuche konnte ich aber von einer derartigen Begünstigung nichts

feststellen. Alle von späteren Autoren stammenden Deutungen stellen kritiklose „Schutzhypothesen“ dar, von denen als Beispiel nur das von Lindmann (1884) gegebene angeführt sei: „Men andämålt met lutningen kan ej vara annat, än att göra blomsamlingen under frukternas utbildningstid obemärkt samt på den öppna växeplatsen skydda dessa för väder och vind, för torka och nattfrost, ofta också för sakning, som deremot, bir välkommen, då frukternas, skola spridas, ty då rätar stjlken åter upp sig. Måhända är också det lutande läget en hoila för växten, da ingen särskild kraft tages i anspråck för tyngkraftens öfvervinnande“. Alles Annahmen, „species mixtae“, wie sie Goebel nennt (1920, p. 7), von denen keine auch nur durch eine Beobachtung gestützt ist.

Cucurbitaceen.

Bei den Cucurbitaceen mit ihren durchwegs beerenartigen Früchten, ist es das regelmäßige Verhalten, daß der Blütenstiel, und zwar nur der allein auch postfloral noch wachsende der ♀ Blüten, sich postfloral nach abwärts biegt und die Frucht in Vertikallage bringt. So geschieht es z. B. bei Luffa gigantea und aegyptiaca, Cucurbita maxima und pepo, Momordica Charantia, Benincasa cerifera, Echinocystis lobata und Wrigthii, Thladiantha dubia, Ecballium elaterium, die Beispiele ließen sich häufen. Die Nutation ist überall eine aktive, auch bei den großen Kürbisfrüchten von Cucurbita, Benincasa, sie tritt sofort nach dem Abblühen ein, wo einerseits die Frucht noch ganz klein und leicht, andererseits aber der Stiel relativ zur Größe der Frucht schon überaus kräftig ist.

Daß die Krümmungen geotropisch sind, ersieht man aus der Konstanz, mit der dieselben bei jeglicher Orientierung der Sprosse immer nach abwärts erfolgen, was bei den rankenden Pflanzen ohne weitere Versuche deutlich ist. Bei diesen ist auch, wenn sie zum Beispiel an Mauern emporklettern, nicht im geringsten ein Einfluß der einseitigen Beleuchtung auf die Richtung der Krümmung zu bemerken. Für die schweren Früchte etwa von Cucurbita pepo oder Benincasa cerifera ist die nickende Lage der Fruchtstiele die einzig mögliche, um ein vorzeitiges Abfallen derselben zu verhindern. Man könnte daher versucht sein, in der Krümmung der Fruchtstiele, wenn sie auch schon frühzeitig eintritt, eine Anpassung an die Größe der ausgebildeten Frucht zu erblicken. Dem ist verschiedenes entgegenzuhalten: 1. Die Nutation ist auch bei Früchten anzutreffen, deren Stiele wohl imstande wären, sie aufrecht zu tragen (Ecballium). 2. Eine postflorale, positiv geotropische Nutation ist bei Beerenfrüchten überhaupt eine weitverbreitete, bei den

Solanaceen z. B. die herrschende Erscheinung. Bei ihnen kommt das Gewicht der Frucht überhaupt nicht in Frage. 3. Wenn für die Früchte von Cucurbita, Benincasa usw. bei ihrer gegenwärtigen Größe eine andere Lage gar nicht möglich ist, so könnte diese Lage doch nur entstanden sein, als sie überhaupt noch kleiner waren, oder als ihre Stiele noch kräftiger waren und die Früchte auch aufrecht tragen konnten. Danach ist es natürlicher anzunehmen, daß die riesige Ausbildung der Früchte erst als Folge der nickenden Lage möglich war, ähnlich wie es Goebel auch für die großen Blätter von Anthurium-Arten gezeigt hat. Viele Cucurbitaceen sind mit ihren Früchten ohnehin an die Grenzen der Möglichkeit gegangen. Entweder sind die Früchte so groß, daß die immerhin kräftigen Stiele eben noch ausreichen, oder, wenn die Früchte relativ klein bleiben, können die Stiele sehr schwach und dünn ausgebildet sein, wie z. B. bei Echinocystis oder Thladiantha. Beides aber setzt die nickende Lage der Fruchtstiele voraus.

Ausnahmen von dem geschilderten Verhalten, d. h. Fehlen der Nutation, kenne ich von drei Gattungen, nämlich den kleinen Beeren von Bryonia, den ungestielten Früchten von Sicyos (z. B. S. angulatus) und bei Cyclanthera. Bei der letzten Gattung (beobachtet an C. explodens und pedata) stellen sich die Früchte nach der Anthese vertikal aufrecht, sie besitzen negativen Geotropismus, wozu sie durch die relativ geringe Größe ihrer Früchte und die kurzen, kräftigen Stiele befähigt erscheinen.

Eine spezielle Bedeutung erhält die Nutation bei

Ecballium elaterium,

der Spritzgurke, für die Samenverbreitung. Bei der Ablösung vom Fruchtstiel werden die Samen in der bekannten Weise an der Ansatzstelle des Stieles ausgespritzt (vgl. Kerner 1891, V, p. 771). Die inverse Fruchtlage bedingt es, daß die Samen nicht gegen den Boden, sondern in weitem Bogen in die Luft geschleudert werden. Es handelt sich bei dieser Nutation offenbar um eine Ausnützung, und zwar einer in der Familie fast allgemein verbreiteten Eigenschaft zu einem sehr leistungsfähigen Verbreitungsmodus. Dazu kommt aber noch ein weiterer ausschlaggebender Faktor, der meines Wissens in keiner Darstellung berücksichtigt ist. Die Frucht bleibt nicht in der nach der Blütezeit eingenommenen vertikalen Lage, in der die Samen vertikal ausgespritzt, also sehr schlecht verbreitet würden. Kurz vor der Reife beginnt der Stiel in seinem oberen Teil kräftig zu wachsen. Dadurch hebt er einerseits die Frucht weiter über das Blattwerk empor, andererseits bringt er sie auch in eine veränderte Lage. Die Wachstumsverhältnisse sind, ohne daß Messungen nötig gewesen wären, denen im

Stiel von Tussilago bei der Reife analog. Vor allem erfolgt sehr deutlich ein Höhersteigen des Krümmungsscheitels (V, 55), wenn es auch nicht zu einer völligen Aufrichtung des Stieles kommt. Zuletzt ist der ganze Stiel gerade gestreckt und nur in seinem allerobersten Teil dicht unter der Frucht schräg abwärts gerichtet. Die Frucht befindet sich in dieser 45°-Stellung zur Zeit der Ausschleuderung gleich einem Geschützrohr bei Bogenschuß in der ballistisch für Erlangung einer weiten Flugbahn absolut günstigsten Stellung — tatsächlich eine erstaunliche Leistung, durch die aber nur dasselbe erreicht wird wie an den stets aufrechten Früchten von Cyclanthera explodens durch die an Impatiens erinnernde Schleudereinrichtung.

Convolvulaceen.

Die postfloralen Nutationen von Ipomoea, die unter starkem Wachstum, besonders der charakteristischen Verdickung des Blütenstieles erfolgen, sind seit Vaucher des öfteren beschrieben worden. Bannert (1920) fand auch hierfür positiven Geotropismus als Ursache. Ich habe dem nur hinzuzufügen, daß auch in der Gattung Convolvulus das vollständig gleiche Verhalten bei einer größeren Zahl von Arten zu finden ist. Bei der Mehrzahl, zu denen insbesondere auch die zahlreichen sessilifloren Formen gehören, fehlt jede Nutation. Dagegen zeigen Convolvulus elongatus, siculus, alsinoides, penicillatus, fatmensis und pentapetaloides postfloral eine sehr scharfe Abwärtskrümmung an der Basis des Blütenstiels (wenn wir den unter den beiden Vorblättchen gelegenen Teil wie bei den mehrblütigen Infloreszenzen von Ipomoea als Infloreszenzstiel der einblütigen Infloreszenz bezeichnen wollen).

Diese Arten zeigen, wenn auch schwächer, die für Ipomoea charakteristische Verdickung des Blütenstiels. Schon Vaucher ist diese Beziehung in der bei ihm noch vereinigten Gattung Convolvulus aufgefallen und er hält „cette disposition à grossir et à se déjeter“ für eine „organisation primordial“ (1841, III, p. 430). Seine Vermutung, daß es nur die Arten mit mehrblütigen Infloreszenzen seien, bei denen die Nutation vorkäme, trifft aber nach dem Gesagten nicht zu. Die Kapseln reifen und öffnen sich in nickender Lage.

Eine Wiederaufrichtung erfolgt dagegen bei Convolvulus tricolor, aber nicht in der gewöhnlichen Weise erst bei der Reife. Die Blüten stehen einzeln in den Achseln der Laubblätter, ihre Stiele sind mit zwei Vorblättchen ausgerüstet, wie auch z. B. bei C. elongatus. Diese beiden Vorblätter sind aber meist deutlich auseinandergerückt und bilden keine scharfe Grenze im Stiel, womit es zusammenzuhängen scheint, daß sich der ganze Stiel einheitlich bei der Krümmung verhält. Er biegt sich nach dem Abblühen, das an der ephemeren, nur wenige Stunden geöffneten Blüten mittags 2 Uhr erfolgt, in großem Bogen — aktiv! — nach abwärts (Fig. 56 b), und zwar so rasch, daß am nächsten Morgen die Krümmung bereits ausgeführt ist. In dieser Lage wird die Krone

abgeworfen. Schon an den folgenden Tagen beginnt aber der Stiel sich langsam wieder aufzurichten, zunächst in seinem oberen Teil, so daß eine S-förmige Krümmung entsteht (VIII, 56 c). Bis zur Reife verlängert sich der ganze Stiel noch beträchtlich. In vielen Fällen bleibt ein ± kräftiger Rest der S-förmigen Krümmung überhaupt erhalten, meist aber tritt eine allmähliche Streckung des Stieles ein, der dann nur durch eine leichte Biegung unter dem Kelch die Frucht aufrecht stellt (d). Die alten Teile der Sprosse legen sich unregelmäßig auf die Erde nieder.

Die Pflanze weicht von der Regel besonders ab, weil die Nutation nicht wie gewöhnlich bis zur Reife erhalten bleibt, die Wiederaufrichtung nicht mit einem bestimmten Entwicklungsstadium die Frucht koinzidiert und von oben ihren Ausgang nimmt. Etwas einigermaßen Ähnliches, aber doch in seiner Art verschieden, haben wir bei der Liliacee Bulbine longiscapa kennen gelernt. Physiologisch müßte Convolvulus tricolor noch näher geprüft werden. Die Wiederaufrichtung scheint sicher auf negativem Geotropismus zu beruhen.

Die Frucht stellt bei allen Arten eine kugelige Kapsel dar, die erst sehr spät, beim völligen Austrocknen der Wand und auch des Blütenstiels, unregelmäßig aufspringt. Besondere Verbreitungsmittel sind mir nicht bekannt.

Leguminosen.

Es kann sich hier nicht um den Versuch handeln, die Entfaltungsbewegungen der Leguminosenblüten, die in ihren Einzelheiten, auch innerhalb der Gattungen, recht ungleichmäßig verlaufen, erschöpfend zu behandeln. Es seien nur die hauptsächlichsten Typen und die über den Rahmen der Familie hinaus interessierenden Einzelheiten herausgegriffen. Ausgegangen sei von der Gattung

Coronilla.

Bei fast allen mir bekannten Coronilla-Arten führen die Blütenstiele sehr charakteristische Bewegungen aus, die schon Hansgirg zur Aufstellung eines eigenen Coronilla-Typus veranlaßten. In den doldigen Infloreszenzen sind die einzelnen Blüten im Knospenstadium schon sehr frühzeitig, solange überhaupt makroskopisch Blüten zu unterscheiden sind, allseits nach außen eingekrümmt. Erst beim Aufblühen richten sie sich auf, so daß sie die für die meisten Papilionaceen charakteristische horizontale Blütenlage besitzen. Nach der Blütezeit werden die bis dahin zarten Blütenstiele kräftig und führen weitere Bewegungen aus. Dabei ist das Verhalten der einzelnen Arten kein einheitliches,

läßt sich aber in der Hauptsache in zwei Gruppen sondern. Bei Coronilla montana, coronata, minima (und nach Hansgirg auch eriocarpa) stellen sich die einzelnen Blütenstiele horizontal, die Hülsen selbst aber sind durch eine scharfe Krümmung des Stieles an der Ansatzstelle des Kelches vertikal nach abwärts gerichtet. Aus der Tatsache, daß bei horizontalem Festbinden der Infloreszenz die Blütenstiele alle, solange sie wachstumsfähig sind, sich horizontal, die Früchte vertikal stellen, geht hervor, daß die Stiele diageotropisch sind, die Hülsen selbst positiv geotropisch reagieren.

Dagegen konnte die Stellung der Knospen nicht durch veränderte Orientierung beeinflußt werden, sie scheinen ihre Krümmung, wenigstens in der Hauptsache, einem epinastischen Wachstum ihres Stieles zu verdanken.

Anders bei Coronilla varia (und nach Hansgirg C. cretica). Bei diesen richten sich, bei gleichem präfloralen Verhalten, die Hülsen nach der Blütezeit umgekehrt vertikal aufwärts. Die Stellung der einzelnen Blütenstiele ist dabei nicht einheitlich wie bei der ersten Gruppe, sondern strahlig, entsprechend ihrer Stellung in der doldigen Infloreszenz (VII, 47). Die Hülsen selbst stehen aber alle vertikal, indem bei den äußersten horizontalen Stielen der basale Teil der Hülse eine Aufwärtskrümmung ausführt. Die langgestreckten Hülsen verhalten sich demnach wie Stengelorgane, sie biegen sich negativ geotropisch auf. Man kann ihre Krümmung durch rechtzeitige Umkehrung von Infloreszenzen noch bedeutend verstärken, da sie immer wieder vertikale Lage anstreben (VII, 48). Die Angabe Hansgirgs (1893, p. 100), daß sich die Früchte der beiden letztgenannten Arten wie die von Coronilla montana verhielten und sich erst bei der Reife aufrichteten, ist den Tatsachen widersprechend. Eine nochmalige Aufrichtung bei der Reife ist mir bei Leguminosen überhaupt nicht bekannt und ist bei der Natur ihrer Früchte auch kaum denkbar (vgl. p. 371!).

Geotropische Krümmungen an der Frucht selbst,

wie sie bei Coronilla varia vorhanden sind, und besonders im Experiment deutlich wurden, sind auch anderweitig im Pflanzenreich an langgestreckten Früchten zu finden. Ganz ähnlich sind sie z. B. bei

Corydalis rosea, deren Blütenstiele ganz verschiedene Stellung im Raum einnehmen, so daß die an horizontalen und abwärts gerichteten Stielen sitzenden Schoten, die alle negativ geotropisch sind, in ihrem basalen Teil die Krümmung ausführen müssen.

Bei der Banane (Musa) stehen die einzelnen fleischigen Früchte an den nach abwärts gekehrten mächtigen Infloreszenzen scharf nach oben gebogen. Auch für diese Krümmung, der experimentell begreiflicherweise schwer beizukommen ist,

vermute ich als Ursache negativen Geotropismus, nach der meist vertikalen Lage ihres oberen Teiles und der je nach der Stellung an der Infloreszenz verschieden starken Krümmung der Frucht zu schließen (VIII, 62).

Bei Turritis glabra legen sich die langen dünnen Schoten wie bei vielen anderen Koniferen (z. B. Sisymbrium officinale) mit dem Blütenstiele nach oben dicht an die Infloreszenzachse an. Für Turritis wurde diese Bewegung durch Umkehrung ebenfalls als geotrophisch nachgewiesen. Geschieht dies rechtzeitig, so führen die noch wachstumsfähigen Schoten sehr energische Krümmungen aus, die zur Vertikalstellung führen.

Damit zurück zu den Leguminosen!

Bei Coronilla scorpioides (VIII, 61) biegen sich die sehr kurzen Blütenstiele postfloral scharf nach abwärts und stellen die Hülsen wie bei Coronilla montana vertikal. Die Hülsen selbst sind aber überdies im apikalen Teil vogelklauenartig eingekrümmt. Die konvexe Seite bei dieser Krümmung ist immer die Nahtseite der Hülse, beruht also, da auch eine Veränderung durch andere Orientierung nicht erzielt werden konnte, auf Epinastie.

Diese Krümmung leitet, wie schon im Namen angedeutet ist, über zu den viel ausgesprocheneren Hülsenkrümmungen in der Gattung (Scorpiurus).

Scorpiurus.

Bei Sc. vermicularis, deren schon zur Blütezeit wie die ganze Pflanze niedergestreckte und nur im vorderen Teil etwas aufgerichtete (einblütige) Infloreszenzstiele sich postfloral völlig horizontal auf den Boden niederlegen, verläuft diese epinastische Krümmung in $1—1^1/_2$ vollen Windungen streng in einer Ebene und ist daher nur quantitativ von der von Coronilla scorpioides verschieden (VIII, 59). Bei Scorpiurus subvillosus dagegen erfolgen diese Einrollungen asymmetrisch, dazu in mehreren, bis zu sechs vollen Windungen in Form einer gegen die Spitze enger werdenden Schraube (VIII, 60).

Die Abnahme des Krümmungsradius nach oben ist wie bei den eingerollten Stielen auch bei diesen eingerollten Früchten zu finden. Bei dieser Einrollung bleibt aber in allen Windungen die reichlich mit Weichdornen besetzte Nahtseite der Hülse auf der konvexen Seite. Die ursprüngliche Dorsoventralität spricht sich auch hierin aus. In der Mitte hat die Hülse regelmäßig einen deutlichen Umkehrpunkt, ähnlich wie eine Ranke, indem die basalen großen Windungen immer im Uhrzeigergegensinn verlaufen und plötzlich nach rechts umschlagen. Das Zustandekommen ist aber, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, ein anderes als bei den Ranken. In der ersten Periode, in der die engeren oberen Windungen gebildet werden, werden diese durch eine Bevorzugung der rechten Flanke im Wachstum gegenüber der linken nach links abgelenkt, im späteren Stadium, wo im oberen Teil die Windungen fertig gestellt sind und das Wachstum erloschen ist, während sich jetzt die großen basalen Windungen bilden, umgekehrt nach rechts durch eine Bevorzugung

der linken Flanke, so daß eine Gegenläufigkeit der basalen und apikalen Windungen resultiert. Die Hülsen von Scorpiurus öffnen sich übrigens, nebenbei bemerkt, nicht, ohne, wie die Gliederhülsen von Hedysarum, Coronilla-Arten u. a. in Stücke zu zerfallen.

Es wurden diese, auch schon teleologisch gedeuteten (epizoische Verbreitung) Fruchtkrümmungen nur angeführt, weil sie uns ein Gegenstück zu den Einrollungen der Knospen- und Fruchtstiele, etwa denen von Cyclamen, liefern, indem sie ebenso eine Reihe bilden, angefangen von den schwachen Einbiegungen über die symmetrisch-spiralige Einrollung zu den asymmetrischen Schrauben. Eine ähnliche Reihe führt zu den auf Hyponastie beruhenden asymmetrischen Einrollungen der meisten Medicagohülsen (s. darüber Goebel 1920, p. 228).

Postflorale Abwärtskrümmungen sind außer bei Coronilla unter den Leguminosen noch weit verbreitet, beispielsweise seien genannt: Ononis natrix, bei dem sich postfloral nur der über den Vorblättern gelegene Teil des Blütenstiels nach abwärts biegt (geotropisch!) und stark verdickt, Pisum sativum, Phaseolus multiflorus, Ervum lens, verschiedene Lathyrus-Arten. Ferner gehört hierher das bekannte Zurückschlagen der abgewelkten Blüten in den Köpfchen vieler Trifolium-Arten, von einheimischen, z. B. Tr. repens, hybridum, montanum, agrarium, procumbens, badium, nach Taubert (in Eugler-Prantl, Nat. Pfl.-Fam.) fast bei der ganzen Sektion Amoria und der ganzen Sektion Calycomorphum. Darwin (1881) hält diese Krümmung, die er bei Tr. repens beobachtete, für autonom-epinastisch, da sie an den abwärts gerichteten Infloreszenzen von Trifolium subterraneum in der gleichen Weise nach oben erfolge, hier übrigens, wie bei der ganzen Sektion Calycomorphum, auch an den rudimentären sterilen Blüten. Ich konnte bei Tr. repens durch horizontale und inverse Lage ebenfalls keine Veränderung erzielen. Sie stimmen darin mit den Knospen von Coronilla überein.

Bezüglich der geokarpen Leguminosen (Trifolium subterraneum, Arachis hypogaea, Voandzeia subterranea, Vicia amphicarpa) kann ich nur auf Theunes Arbeit und die dort zitierte Literatur verweisen. Nebenbei sei bemerkt, daß Abwärtsbiegungen der ganzen Infloreszenzen auch bei anderen Leguminosen nicht fehlen (Mimosa).

Eine postflorale Aufrichtung findet sich außer bei Coronilla varia z. B. noch bei Thermopsis montana, Oxytropis montana, Astragalus glycyphyllus (IX, 68), hier mit sehr konstanten Überbiegungen, die wohl auf das im oberen Teil früher sistierte Wachstum, vielleicht auch auf Hyponastie zurückzuführen sind, bei den blasig aufgetriebenen Colutea-ähnlichen Hülsen von Baptisia australis (X, 81), die durch ihre Aufrichtung dasselbe erreichen, was bei Colutea durch die Torsion der Hülsenbasis geschieht, nämlich eine Auswärtskehrung der Hülsenunterseite.

Bei einer Anzahl von Leguminosen stellt sich die Hülse konstant horizontal, z. B. bei Tetragonolobus siliquosus, sowohl an den niederliegenden Stielen in deren

Verlängerung als auch an aufgerichteten unter einem Winkel von 90°, ferner bei Lathyrus aphaca, dessen Hülsen am Ende hyponastisch aufgebogen sind, Lotus corniculatus, dem fertilen Hülsenteil von Arachis hypogaea. Bei dem Gewicht und der Länge der Hülsen bei Lathyrus aphaca und Tetragonolobus stellt das immerhin eine ansehnliche mechanische Leistung dar.

Nach der Behandlung der Hülsenfrüchte seien nun noch einige kurze Betrachtungen über die

Verbreitung der postfloralen Entfaltungsbewegungen bei den einzelnen Fruchtgattungen

angestellt.

Man pflegt die Früchte seit langem einzuteilen in Trockenfrüchte und Saftfrüchte, bei den ersteren unterscheidet man weiter in Schließfrüchte und Springfrüchte. Auch die Springfrüchte werden einheitlich zu den Trockenfrüchten gezählt, obwohl es für manche ganz offensichtlich ist, daß ihre Öffnung nicht erst bei der Austrocknung erfolgt (z. B. Schleuderfrüchte von Impatieus). Noch Kerner sagt (1891, II, p. 424) aber ausdrücklich allgemein von kapselartigen Früchten: „Ihr Samengehäuse ist zur Zeit der Reife in ganzem Umfange ausgetrocknet." Dagegen weist schon Pfeffer (Pflanzenphysiologie) darauf hin, daß zwar das Phaenomen des Aufspringens selbst ein physikalisches sei, daß aber doch das Zustandekommen der physikalischen Bedingungen ein physiologisches Problem darstelle. 1912 hat Guppy durch vergleichende Wägungsversuche für die Kapseln überhaupt andere Resultate bekommen. Er stellte zunächst fest, daß von dem Gesamtgewichtsverlust, den ein Same bei der Reife durch Wasserentzug erleidet und der insgesamt etwa die Hälfte des Frischgewichtes beträgt, sowohl bei der Beere als bei der Kapsel nur ein geringer Teil auf die Zeit vor der Reife bzw. vor der Kapselöffnung fällt. Sie erleiden den größten Wasserverlust erst an der Luft. Ein Leguminosensame ist dagegen bei der Öffnung der Hülse schon endgültig ausgetrocknet (p. 253). In weiterer Verfolgung dieser Tatsachen findet er, daß in der Kapsel „the dehiscence, however arising, corresponds with the maximum growth of the fruit" und kommt zu dem Satze: „The capsule dehisces and dries, the legume dries and dehisces" (p. 275). Von Kapseln studierte er speziell Viola, Stellaria, Arenaria, Iris, Primula und Scilla.

Diese Ergebnisse sind für uns von Wichtigkeit für die Beurteilung der sogenannten „postkarpotropischen" (Hansgirg) Bewegungen, d. h. der Wiederaufrichtung von Fruchtstielen bei der Reife. Solche Bewegungen, von denen die mir bekannten im vorhergehenden alle behandelt sind, kennen wir nämlich in allererster Linie von Kapselfrüchten

(Tinantia, Alsineen, Viola, Oxalis, Montia, Claytonia), es sind sogar davon weitaus die Mehrzahl Schleuderfrüchte, also solche, für die ein besonders lang anhaltendes Wachstum auch der Kapsel anzunehmen ist, wenn auch der Vorgang der Ausschleuderung selbst auf der beginnenden Trocknung beruht. Auch die Ablösung der Geraniaceenteilfrüchte von der Mittelsäule scheint mir physiologisch ein ganz ähnlicher Vorgang wie die Öffnung der Oxaliskapseln zu sein. Bei „Saftfrüchten" ist mir ein einziger Fall einer Wiederaufrichtung bekannt, Ecballium elaterium, wohl nicht durch Zufall wieder eine auch bei der Reife noch recht lebenstätige Schleuderfrucht, unter den Schließfrüchtigen nur die Aufrichtung einiger Kompositenkörbchen, bei denen das starke Wachstum mit den physiologischen Vorgängen im Fruchtboden und Involukrum, in Zusammenhang stehen mag. Wir können sagen, daß überall, wo wir ein kräftiges Wachstum bei der Reifezeit an nutierenden Fruchtstielen gefunden haben, auch eine Wiederaufrichtung eintritt. Ja manchmal ließ sich sogar an ein und derselben Pflanze zeigen, daß eine Wiederaufrichtung eintritt oder ausbleibt, je nachdem das starke Stielwachstum einsetzt oder nicht (Claytonia, Alsineen).

Für die Hülsenfrüchte, die nach den Feststellungen Guppys bei der Öffnung schon ausgetrocknet und abgestorben sind und die demnach zu dieser Zeit auch kein Wachstum der Stiele mehr aufweisen, ist das Fehlen der Wiederaufrichtung von vornherein selbstverständlich; in ähnlicher Weise bei den Schließfrüchten, bei denen mir kein Fall einer Wiederaufrichtung des Fruchtstieles bekannt ist.

Nun gibt es aber auch Kapseln, die bei der Reife in ihrer nickenden Lage verharren: Campanulaceen, Convolvulaceen, Cistaceen, Nemophila, Linum, Commelinaceen, Nicandra. Der Mangel der Wiederaufrichtung wäre auch bei ihnen auf das Fehlen des Stielwachstums zurückzuführen. Tatsächlich ist mir bei keiner ein Wachtum bei der Reife bekannt, bei vielen konnte ich es durch Messung als sicher fehlend nachweisen. Auch in der Öffnungsweise scheint sich dies auszudrücken, indem die Kapselöffnung wenigstens bei den meisten von ihnen (Campanula, Convolvulus, Ipomoea, Nicandra, Nemophila) erst beim völligen Austrocknen, ähnlich wie bei den Hülsen, erfolgt. Die Guppyschen Untersuchungen erstrecken sich auf solche Kapseln nicht. Nicht bei allen nickend bleibenden Kapseln muß aber hiernach die Öffnung erst nach den Austrocknen erfolgen. Es wäre denkbar, daß sich das Wachstum nur auf die Frucht, nicht den Stiel erstreckt.

In der postfloralen Nutation selbst aber läßt sich eine solche Beziehung zur Natur der Frucht nicht feststellen. Wir finden sie gleich

häufig bei Beeren- und Kapselfrüchten, auch bei Schließfrüchten. In diesem Stadium verhalten sich auch alle Früchte, Saft- und Trockenfrüchte, gleich hinsichtlich ihres Wassergehaltes, sie sind alle „Moist fruits“ (Guppy, p. 261). Wo dagegen schon die Blüte in nickender Lage sich befindet, läßt sich im allgemeinen sagen, daß eine postflorale Aufrichtung bei den Kapselfrüchten in der Regel, bei den Beerenfrüchten nur ausnahmsweise erfolgt (Cucubalus, einige Solanum-Arten).

Warum der zur Blütezeit bei der ersten Gruppe vorhandene negative Geotropismus bald in positiven umschlägt, bald erhalten bleibt, wird allerdings noch solange rätselhaft sein, als wir nichts Genaueres über die Natur des Geotropismus überhaupt wissen. Die Lösung dieses Problems wird der Experimentalphysiologie und der Vererbungslehre überlassen bleiben.

Die letzte vergleichend zu betrachtende Pflanzengruppe, die der

Wasserpflanzen,

sei eingeführt durch die Familie der

Nymphaeaceen.

Die Nymphaeaceen schicken von den hypogäischen Sprossen aus ihre Blüten etweder nur bis zur Wasseroberfläche empor oder aber sie heben sie auf mehr oder weniger langen Stielen über den Wasserspiegel. Mit einer einzigen Ausnahme, der Gattung Nelumbo, führen sie alle postflorale Bewegungen aus, durch die die Früchte in das Wasser befördert werden.

Bei den „schwimmenden“ Blüten geschieht das vielfach dadurch, daß sich der im oberen Teil immer aufgerichtete Blütenstiel postfloral auf das Wasser niederlegt, beispielsweise bei Nymphaea alba oder Nuphar luteum, Victoria. Bei Nuphar pumilum, dessen kleine gelbe Blüten etwas über die Wasseroberfläsche emporragen, ist diese Krümmung schon ganz beträchtlich. Daneben kommen aber auch sehr energische, bogige Abwärtskrümmungen vor, die die Frucht tief unter Wasser versetzen, so z. B. bei Nymphaea gigantea oder Brasenia purpurea (X, 72). Bei Brasenia gesellt sich dazu noch die allmähliche Tieferlegung des Hauptsprosses durch das Weiterwachsen an seinem oberen Ende nach dem Beispiel von Trapa natans. Zu dieser einfachen Abwärtskrümmung kann noch eine zweite entgegengesetzte Krümmung dicht unter der Frucht kommen, wodurch diese nach oben orientiert wird, aber dabei doch unter Wasser bleibt. Ganz besonders schön zeigte dies z. B. Nuphar advena, bei dem sich sowohl die Blüten während der Anthese als auch die Blätter über Wasser erheben (vgl. VII, 50). Auch bei

einer Gartenhybride der Gattung Nymphaea, deren Blütenstiele sich tief unter Wasser biegen, habe ich diese aufrechte Fruchtlage, natürlich unter um so schärferer Krümmung, beobachtet. Euryale ferox, die in seichtem Wasser gezogen wurde und chasmogame Blüten an die Oberfläche schickte, legte diese postfloral horizontal auf den Boden nieder, um aber dabei die Frucht selbst doch ständig durch die angegebene Krümmung in vertikaler Lage zu halten, ganz ähnlich wie die Körbchen von Taraxacum officinale an den postfloral niederliegenden Schäften[1]). Daß die letztere Krümmung auf Geotropismus beruht, ist äußerst wahrscheinlich. Die Abwärtskrümmung selbst aber müßte erst noch untersucht werden.

Besondere Beachtung verdient

Nymphaea candida.

Deren Blütenstiele, im übrigen völlig mit denen der ähnlichen häufigeren Nymphaea alba übereinstimmend, erleiden postfloral eine sehr auffallende schraubige Einrollung, durch die die Früchte tief unter Wasser, zuletzt bis nahe auf den Grund gezogen werden. Das Verhalten, das ich im Gebiete der Osterseen in Oberbayern entdeckte und an zahlreichen Exemplaren durchgehends antraf, entspricht vollkommen dem von Vallisneria spiralis; auch was die Stärke der Rollung betrifft, steht sie ihr nicht nach. Professor Glück bestätigte mir, dasselbe an Früchten von Nymphaea candida auch in anderen Gegenden fast regelmäßig beobachtet zu haben, bei N. alba nur sehr selten und dann nur andeutungsweise. Jedenfalls ist es ein Merkmal, das die beiden Arten ebenso sicher unterscheidet, wie die übrigen systematischen Diagnosen. In Abb. 3 sind zwei Pflanzen, eine noch blühende und eine mit zwei abgeblühten Stielen versehene, wiedergegeben. Bei der letzteren hat die Rollung erst begonnen, die

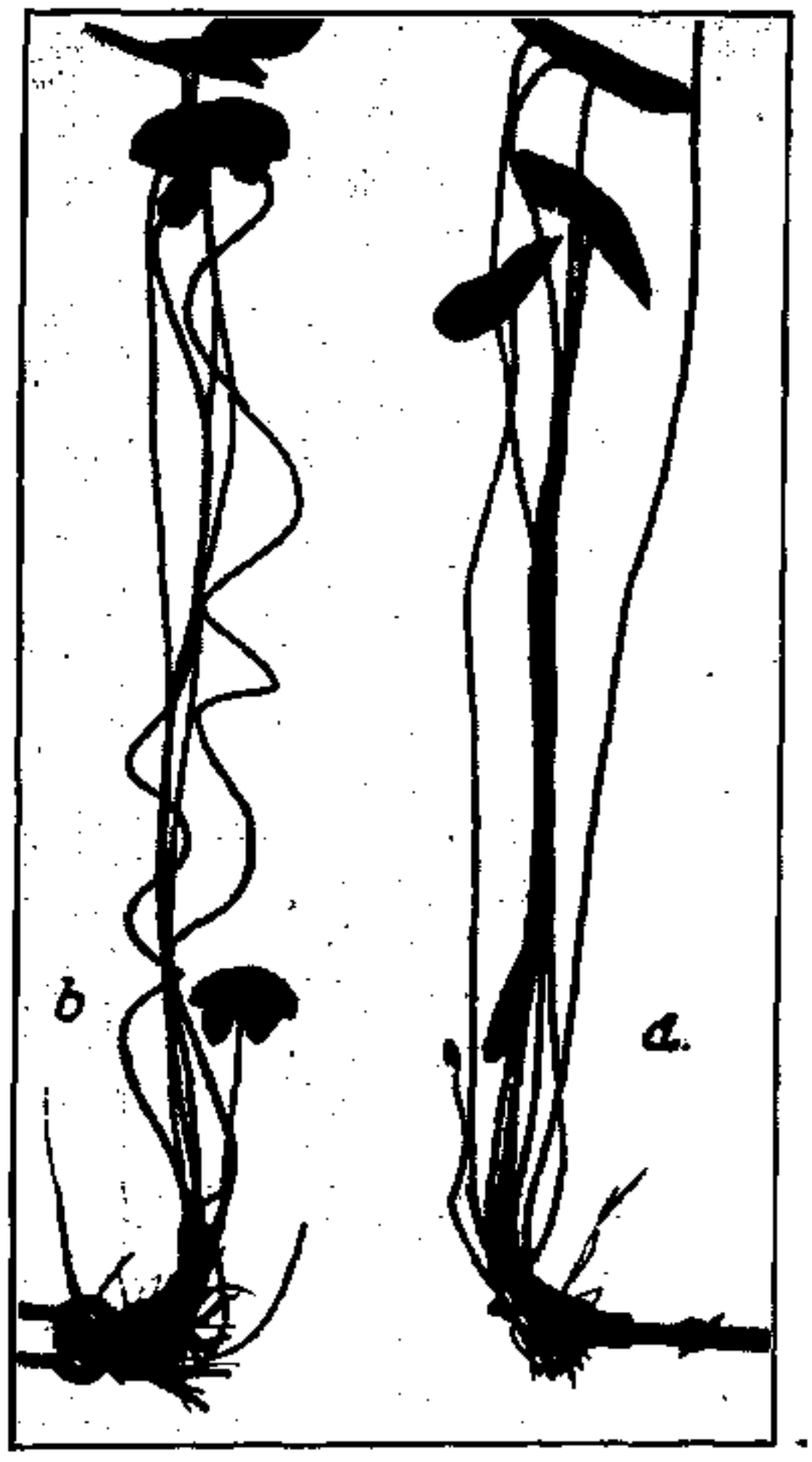


Fig. 3. Nymphaea candida. Blütenstiele bei *a* vor, bei *b* nach Beginn der Einrollung.

1) Vgl. Vöchting 1888, p. 177.

Windungen, die übrigens durch die hängende Lage bei der Aufnahme auseinandergedehnt sind, werden später noch bedeutend kräftiger zusammengezogen. Dagegen ist aus den Abbildungen in diesen Stadien auf den ersten Blick ersichtlich, daß die Fruchtstiele deutlich länger sind als die Blattstiele, was zur Blütezeit nicht der Fall ist. Man braucht auch nur solche Fruchtstiele vor der völligen Einrollung geradezustrecken, um sich zu überzeugen, daß sie dann regelmäßig weit über Wasser reichen, nicht aber vor der Einrollung.

Es ist das für die Beurteilung von Vallisneria im Auge zu behalten, für die erst Chatin und Goebel auch bei der postfloralen Einrollung Wachstum angenommen haben entgegen der alten Fabel von der Kontraktion des Stieles. Ich habe bei Vallisneria selbst mit Messungen wenig Glück gehabt. Während der kurzen Zeit, wo die Stiele noch streckungsfähig sind, ist das Wachstum sehr gering, die Stiele sind aber so leicht dehnbar, daß eine genaue Messung, auch mit Markierung, unmöglich war. Immerhin war eher eine Verlängerung als eine Verkürzung zu konstatieren.

Schwächere asymmetrische Einrollungen von Blütenstielen habe ich auch bei anderen Nymphaea-Arten beobachtet, recht deutlich z. B. bei Nymphaea stellata und coerulea und einer ganzen Anzahl von Gartenhybriden.

Eine völlig isolierte Stellung unter den Nymphaeaceen nimmt die Gattung Nelumbium ein, von der

Nelumbium nuciferum,

die indische Lotosblume, zur Beobachtung gelangte. Es erheben sich bei ihr nicht nur die Blüten, sondern auch die schönen Schildblätter hoch über das Wasser und auch die Früchte verzichten darauf, nach der Blütezeit zur Reife wieder ins Wasser zu gelangen. Eine postflorale Bewegung führt die merkwürdige Schein- und Sammelfrucht trotzdem auch hier aus. Es biegt sich der zur Blütezeit gänzlich aufrechte Stiel nach dem Abblühen wenig unterhalb der Frucht verschieden kräftig, meist nicht ganz bis zur Horizontalen, nach der Seite. Über die Natur dieser Krümmung wurde mir sofort Klarheit verschafft, als ich ihre Richtung beobachtete. Diese zeigte mit wenigen Ausnahmen nach Südosten bei Dutzenden von Früchten. Von Passanten konnte man dabei allen Ernstes die Ansicht hören, die Pflanze befriedige auf diese Art ein Sehnen nach ihrer südöstlichen Heimat, wohl auch nach dem Gelobten Lande, eine wahrhaft kuriose Auffassung des pflanzlichen „Liebeslebens“. Die schon ohnehin recht reichliche Lotoslyrik könnte von dieser Seite noch

erfolgreiche Erweiterung erfahren. In Wirklichkeit war in dem betreffenden Kulturhaus die Südostseite durch eine auf der Gegenseite befindliche Wand die stärkst beleuchtete. Es genügte daher ein mit einem Fenster versehener Pappezylinder, der nach Überstülpen das Licht in der Hauptsache von der Gegenseite einfallen ließ, um die fraglichen Empfindungen ins Gegenteil zu verwandeln. Die oben erwähnten Ausnahmen erklärten sich daraufhin aus Veränderungen des Lichteinfalles durch gelegentliche Überdeckung der Früchte von Laubblättern. Ob sich die Früchte auch in der Heimat der Pflanze in der Natur so verhalten, vermag ich nicht zu sagen. Fruchtansatz beobachtete ich nur an zwei Karpellen, alle übrigen Früchte hatten sich parthenocarp entwickelt. Die Scheinfrucht selbst mag infolge ihres reichen Chlorophyllgehaltes und ihrer ansehnlichen Oberfläche immerhin nebenbei beträchtlich assimilieren. So wird auch ihr eigenartig positiv-heliotropisches Verhalten, das sie mit Laubblättern und Blüten, meines Wissens aber mit keiner anderen Frucht teilt, verständlich. Daß dadurch die Samen leichter mit Assimilaten versorgt werden können als auf dem Umweg durch das Rhizom von den Blättern her, daß sie durch die schräge Lage vielleicht nebenbei auch besser erwärmt werden, ist wohl anzunehmen. Wenn die grünen, parthenocarp entstandenen Scheinfrüchte abwelken, streckt sich der Schaft wieder gerade. Es scheint dies jedoch nicht mehr auf Wachstum zu beruhen.

Menyanthaceen.

Echte Wasserpflanzen liefert uns in dieser Familie die Gattung Limnanthemum, von der zahlreiche Arten sehr schöne Entfaltungsbewegungen ausführen. Es sind diejenigen, deren Sprosse untergetaucht sind und die kompliziert sympodial aufgebauten Infloreszenzen[1]) an die Wasseroberfläche bringen. Dort werden sie mittels eines oder zweier Schwimmblätter in niedergestreckter, horizontaler Lage schwimmend erhalten. Das Verhalten ist nicht völlig einheitlich; als Beispiel für die eine Gruppe diente mir das schöne tropische Limnanthemum Humboldtii, das andere Verhalten kenne ich nur von dem einheimischen L. nymphaeoides, dem einzigen Vertreter der Sektion Waldschmidtia. Bei

Limnanthemum nymphaeoides

entwickelt sich die Infloreszenz aus zwei lateral stehenden, laubblattartigen Vorblättern, die auch als Schwimmblätter funktionieren. Die Knospenstiele stehen entsprechend der Lage des ganzen Sprosses in dessen Verlängerung horizontal und richten sich einzeln vor der Anthese zunächst im oberen Teil und dann fortschreitend nach unten auf, wobei sie sowohl positiv heliotropisch als insbesondere negativ geotropisch reagieren. Nach dem Abblühen der ephemeren Blüten legen

1) Vgl. Goebel, S., Ann. d. jard. bot. de Buitenzorg, vol. IX, p. 120 (1891) und Wagner, R., in Bot. Zeitung, 53. Jahrg., 1895, p. 197.

sie sich wieder annähernd horizontal, also in die Ausgangslage, auf das Wasser nieder (X, 83).

Auch bei

Limnanthemum Humboldtii

liegen die Knospen horizontal, aber diesmal der Sproßrichtung entgegengesetzt. Die Aufrichtung erfolgt wie dort und bei der postfloralen Niederkrümmung biegen sich die Stiele über die Knospenlage hinaus tief unter die Wasseroberfläche. Die entgegengesetzte Stellung der Blütenstiele hängt damit zusammen, daß von den beiden annähernd gleich stark entwickelten Vorblättern von L. nymphaeoides, die lateral stehen, das eine nur als Niederblatt entwickelt und nach oben gekehrt, das andere aber nach unten gekehrt und als äußerst kräftiges Laub- und Schwimmblatt ausgebildet ist. Dasselbe drängt die Infloreszenz schon sehr frühzeitig nach oben auf die Seite des Niederblattes, so daß der Anschein einer „cyma petiolo inserta“[1]) erweckt wird. Der Grund liegt also in der ausgesprochenen Dorsoventralität.

Auch die Blüten von L. nymphaeoides führen, wenn die Infloreszenz umgekehrt auf das Wasser gelegt wird, der neuen Orientierung gemäß ihre Bewegungen aus. Dies tun sie auch im Dunkeln und selbst dann, wenn sie in Gläsern kultiviert von oben mit Pappezylindern abgedunkelt und von unten beleuchtet werden, ließ sich keine Veränderung erzielen. Auch vollständiges Versenken zur Ausschaltung eines eventuell denkbaren Hydrotropismus hatte keinen Einfluß. Die Bewegungen dürften danach geotropisch sein. L. Humboldtii, das nie Frucht ansetzte, ließ sich in der postfloralen Nutation auch dadurch nicht beirren, daß die ganzen Blüten zur Blütezeit entfernt wurden.

Die

Butomaceen

seien hier an die Gattung Limnanthemum trotz ihres systematischen Abstandes unmittelbar angeschlossen, weil einer ihrer Vertreter, die prächtige, brasilianische

Hydrocleis nymphoides,

die nicht nur in ihrem Habitus und ihrer Lebensweise, sondern auch in ihrem morphologischen Aufbau Limnanthemum nymphaeoides ungemein ähnlich ist (X, 74), auch in ihren Entfaltungsbewegungen ein völlig analoges Verhalten aufweist, indem die aus der horizontalen Ausgangslage zur Blütezeit aufgerichteten Blütenstiele sich postfloral wieder horizontal auf das Wasser niederlegen. Die völlige Übereinstimmung erspart eine nähere Behandlung.

Eine sehr energische Abwärtskrümmung vollführen auch die Fruchtstiele der Butomacee

Limnocharis flava,

deren Infloreszenzen an langen aufrechten Sprossen hoch über Wasser gehoben werden (IX, 69). Durch das Gewicht der Früchte werden sie später allerdings meist auf das Wasser niedergelegt, wobei die Früchte häufig ins Wasser gelangen. Doch sind sie darauf keineswegs angewiesen, auch an der Luft bilden sie normale Früchte aus, die dann als Ganzes ins Wasser fallen, schwimmend verbreitet werden können (wobei ihnen ihre glatte, kugelige Gestalt zugute kommt), allmählich in ihre Teilfrüchte zerfallen und die schon in der Frucht keimenden Samen entlassen. Die Nutation der Fruchtstiele ist geotropischer Natur, sie erfolgt in jedweder Orientierung nach abwärts.

---

1) Grisebach in DeCandolle Prodromus IX.

Pontederiaceen.

Die Infloreszenzen von Pontederia azurea, Eichhornia crassipes, Heteranthera reniformis und zosteraeformis, aber auch zahlreiche andere, ähnlich vegetierende Vertreter dieser Gattungen krümmen sich postfloral, auch ohne daß Fruchtansatz eintritt, nach abwärts, so daß sie ins Wasser bzw. in den Schlamm versenkt werden (vgl. die Abbildungen in Goebels Entfaltungsbewegungen, p. 148/49). Die Krümmungen sind auch hier, wie durch Orientierungsversuche in horizontaler und vertikalinverser Lage an Eichhornia crassipes nachgewiesen wurde, positiv geotropisch. Schwächer wenigstens an den unbefruchteten Infloreszenzen des botanischen Gartens, aber immerhin sehr deutlich, zeigt dieselbe Nutation auch Pontederia cordata, deren Infloreszenzen hoch über das Wasser erhoben sind und auch durch die Krümmung nicht in dasselbe gelangen können.

In gleicher Weise hat Montesantos (1913, p. 10) die postfloralen Nutationen der

Hydrocharitaceen

Limnobium Boscii und Hydromistria stolonifera für positiv geotropisch befunden. Auch hier erfolgt die Nutation ohne die Befruchtung.

Dasselbe gilt für

Stratiotes aloides,

die sich beim Ausbleiben der Befruchtung, was auch in der Natur wegen des häufigen Fehlens der ♂ Pflanzen ganz gewöhnlich ist, ausgesprochen parthenocarp verhält, ja dann sogar die ausgewachsenen beeren- bis kapselartigen Früchte durch Schleimquellung zur Öffnung bringt und die allerdings tauben Samen entleert. Nach dem Abblühen wird die junge Frucht von dem kurzen, kräftigen, aber doch energisch wachsenden Stiel aus der Spatha heraus nach abwärts gekrümmt (VII, 51a und b). Dies geschieht in der durch die beiden Spathenblätter vorgezeichneten, auch in dem Querschnitt des Infloreszenzstiels sich äußernden Symmetrieebene (VII, 52).

Bei den völlig submersen Hydrocharitaceen, die entweder ihre ♀ Blüten an langen Stielen oder nur ihre Narben durch Streckung des Blütenhalsteiles an die Wasseroberfläche bringen, ist auch in dem postfloralen Verhalten ein Unterschied vorhanden. Den letzteren, bei denen kaum von einem Blütenstiel die Rede sein kann und die Frucht ohnedies ins Wasser versenkt ist, z. B. Elodea, fehlt eine Krümmung. Die ersteren langgestielten zeigen auffällige schraubige Rollungen. Für Vallisneria spiralis und Enhalus acoroides ist dies schon seit langem beschrieben (vgl. Lit. in Goebels Entfaltungsbewegungen), auch für einige afrikanische Bootia-Arten angegeben (Aschersons in Engler-Prantl, Natürl. Pfl.-Fam.). Ich habe es auch bei

Ottelia alismoides

sehr deutlich gefunden (IX, 70). Die kelchartig verwachsene Spatha wird hier von einem langen Stiel bis dicht unter die Wasseroberfläche

gebracht und von der Blüte bleibt auch der Fruchtknoten submers. Durch die Einrollung wird er noch etwas tiefer unter die Wasserobfläche versetzt. Auch hier ist ähnlich wie bei Nymphaea candida die Verlängerung des Stieles bei der Einrollung sehr deutlich. Der Querschnitt des Stieles ist ausgesprochen asymmetrisch, ungleichseitig dreieckig (IX, 70a). Die Spiralrollung ist übrigens bei Ottelia auch an den Blattstielen nicht selten zu finden. Von postfloralen Senkungen des Blütenstieles ähnlich denen von Limnobium, von denen Montesantos (p. 22) spricht, habe ich nichts beobachtet, halte es jedoch für möglich, daß auch solche Rassen existieren.

Potamogetonaceen und Aponogetonaceen.

Die Infloreszenzen, die zur Blütezeit sich negativ geotropisch aufrichten und sich über Wasser erheben, kehren postfloral durchwegs unter dasselbe zurück. Bei vielen Arten, deren Sprosse mehr oder weniger horizontal im Wasser fluten, legen sie sich postfloral wieder gerade auf das Wasser nieder, so z. B. bei Potamogeton natans, lucens, alpinus, coloratus. Daneben finden sich aber auch ausgeprägte, anscheinend positiv geotropische Nutationen, so bei P. crispus, perfoliatus, compressus, ganz besonders auffällig und kräftig bei P. densus, obwohl gerade die Ähren dieser Spezies ohnehin nach dem Abblühen tiefer unter Wasser gelangen (VII, 53).

Auch die häufig gabeligen Ähren der Aponogetonaceen, die zur Blütezeit aufrecht über das Wasser stehen, legen sich beim Abblühen von unten nach oben successive horizontal auf das Wasser nieder, wobei die blühende Region stets in aufrechter Lage bleibt.

Alismataceen.

In dieser Familie ist in erster Linie die, wie der Name sagt, schwimmende Elisma natans zu nennen. Von dem zarten, im Wasser horizontal flutenden Sproß ist auch hier nur die vordere, noch blühende Region aufgerichtet. Der abgeblühte Teil streckt sich horizontal und die einzelnen Fruchtstiele führen außerdem wie einige Potamogeton-Arten eine kräftige positiv geotropische Krümmung aus.

Von den übrigen Alismataceen, deren Infloreszenzen sich hoch über Wasser erheben, zeigen Alisma Plantago, Caldesia parnassifolia und Echinodorus keinerlei Nutationserscheinung. Von Sagittaria verhalten sich die Arten mit kurzgestielten ♀ Blüten ebenso, z. B. Sagittaria sagittaefolia und stenophylla. Dagegen biegen sich die Fruchtstiele von Sagittaria platyphylla, Montevidensis und pugioniformis (?) sehr deutlich nach abwärts, nach dem Verhalten einer horizontal festgebundenen Infloreszenz von S. platyphylla zu schließen, positiv geotropisch. Sagittaria natans, ein submerses Pflänzchen, das nur seine Blüten über Wasser hebt, stimmt in den Krümmungen mit Elisma natans überein. Ganz analog verhalten sich auch die Arten der Gattung

Ranunculus

aus der Sektion Batrachium, z. B. R. fluitans, divaricatus, flaccidus, fucoides, hederaceus, wahrscheinlich auch die übrigen Arten. Sie sind überhaupt in ihrem ganzen Habitus Elisma natans sehr ähnlich. Es sei nur noch angefügt, daß dieses (wohl ebenfalls positiv geotropische) Verhalten der Fruchtstiele auch sonst in der Familie

der Ranunculaceen anzutreffen ist, z. B. bei Ranunculus Ficaria, Anemone ranunculoides und nemorosa, blanda und appenina, Hepatica triloba. Von diesen sind Hepatica und Ficaria sicher, die genannten Anemonen sehr wahrscheinlich myrmekochor, Ficaria hat überdies noch vegetative Fortpflanzung. Anscheinend sind es also nur solche, die auf eine Fernverbreitung durch den Wind verzichten können, da sie durch Wasser- und Ameisenverbreitung Ersatz dafür besitzen.

Von sonstigen Wasserpflanzen verhalten sich z. B. Myriphyllum verticillatum und spicatum ebenso wie Aponogeton oder Elisma, indem sich der untere abgeblühte Teil der Infloreszenz nach oben fortschreitend auf das Wasser niederlegt, wohl auch Aldrovandia vesiculosa. Trapa natans und Callitriche repräsentieren einen Typus, bei dem die ungestielten oder ganz kurzgestielten Blüten, ohne eine Krümmung auszuführen, allein durch das Wachstum des Sprosses in das Wasser versenkt werden, indem dieser nie über den Wasserspiegel tritt. Während noch Trapa natans nur gelegentlich eine schwache Krümmung seines Stieles aufweist, biegen sich die länger gestielten Blüten von Brasenia und die Infloreszenzen von Potamogeton densus, die ebenfalls hierher zu zählen sind, trotzdem noch kräftig abwärts.

Zusammenfassung für die Wasserpflanzen.

Allgemein gilt diesen Tatsachen zufolge für die Wasserpflanzen:

Bei solchen Pflanzen, deren vegetative Organe untergetaucht sind oder auf dem Wasser schwimmen und deren Blüten zum Zwecke der Bestäubung an die Luft gehoben werden, werden diese fast stets sofort nach dem Abblühen wieder unter das Wasser gebracht (mit Ausnahme z. B. von Polygonum amphibium und wahrscheinlich den selten fruchtenden Utricularien und Hottonia palustris). Dazu sind verschiedene Wege möglich:

I. Ohne Bewegungen des Blütenstiels:
   Nur bei fast oder gänzlich ungestielten Blüten, bei denen aber die Frucht ohnedies ins Wasser gelangt, sei es durch das Wachstum der ganzen Pflanze (Callitriche, Trapa) oder dadurch, daß der Fruchtknoten selbst überhaupt submers bleibt (z. B. Elodea).

II. Mit postfloralen Bewegungen des Blütenstieles:
   1. Bei niedergelegten Sprossen unter Zurückkehren der Blüte in die (normale) Ausgangslage: Potamogeton-Arten, Limnanthemum nymphaeoides, Hydrocleis, Aponogeton, Myriophyllum.
   2. Dazu noch ausgesprochene (wohl überall positiv geotropische) Nutationen: Potamogeton-Arten, Sagittaria natans, Elisma natans, Batrachium-Arten, Limnanthemum Humboldtii, submerse Heteranthera-Arten.
   3. Bei aufrechter Lage des Sprosses durch postfloral auftretende Nutationen (von voriger Gruppe schwer zu trennen): Hydromistria, Eichhornia, Nymphaea- und Nuphar-Arten.

4. Spiralrollung des Blütenstiels (mit Übergängen zu Typus I (Ottelia, Bootia): Vallisneria, Enhalus, Bootia, Ottelia, Nymphaea.

Lückenlos schließen sich an diese submersen und schwimmenden Wasserpflanzen zunächst solche an, die auch vegetative Organe über Wasser erheben, die aber noch ihre Früchte unter Wasser bringen (z. B. Nuphar advena, Limnobium, Pontederia) und weiterhin diejenigen, die auch die Früchte über Wasser belassen (Sagittaria, Limnocharis, Pontederia cordata usw. mit Nutationen; Alisma, Caldesia usw. ohne solche).

Man kann das Versenken der Früchte unter die Wasseroberfläche in verschiedener Hinsicht als zweckmäßig betrachten. Sie sind auf diese Weise vor Vertrocknung geschützt, was sie auch tatsächlich bei dem Mangel anderer Schutzmittel großenteils nötig haben, sodann ist das Wasser für die durch Schleimquellung erfolgende Öffnung der Früchte unentbehrlich, auch sind die mechanischen Anforderungen an die meist recht zarten Stiele im Wasser geringer als in der Luft. Für all diese Eigenschaften müssen wir aber doch wohl annehmen, daß sie erst durch den Einfluß des umgebenden Mediums entstanden sind. Denn eine Frucht, die an der Luft vertrocknet, muß eben von Anfang an Einrichtungen besitzen, durch die sie ins Wasser gelangt, das letztere ist das Primäre, anderenfalls muß sie so gebaut sein, daß ihr ein Reifen auch an der Luft möglich ist. Ebenso wird ein Stiel, der seine Frucht nicht tragen kann, unmöglich sein, wohl aber kann ein kräftiger Stiel, wenn er sich ins Wasser begibt (oder überhaupt nickende Lage einnimmt), mechanisches Material entbehren und zarte Beschaffenheit annehmen. Er wird dann ohnedies dieselben Veränderungen erleiden, die auch andere Organe im Wasser durchmachen. Es wurde auch bei der Behandlung der einzelnen Familien, soweit sie auch Luftformen enthalten, darauf hingewiesen, daß sich postflorale Nutationen auch bei Formen finden, die dadurch ihre Früchte nicht unter Wasser bringen (Alismataceen, Butomaceen, Pontederiaceen, Ranunculaceen), für die man aber keinen Grund hat anzunehmen, sie seien aus schwimmenden Wasserpflanzen herzuleiten und hätten diese Eigenschaft von ihnen ererbt.

Diese Pflanzen jedoch, die alle Einrichtungen besitzen, die für die Verbreitung ihrer Samen sorgen (sei es, daß ihre Samen beim Abfallen doch ins Wasser gelangen oder bei Landpflanzen myrmekochor verbreitet werden), weisen auf einen indirekten Einfluß der Lebensweise hin, indem alle Wasserpflanzen durch die für sie viel sicherere Wasserverbreitung auf die für Landpflanzen charakteristischen Verbreiterungseinrichtungen die gewöhnlich aufrechte Lage der Frucht voraussetzen, verzichten

können. In diesem Sinne möchte ich die Nutationen auch der Wasserpflanzen nicht als gezüchtete Anpassungen an das Wasserleben betrachten, sondern ebenso nur als ermöglichte Umbildungen wie die Reduktionserscheinungen etwa bei parasitären Organismen oder die bekannten Beispiele für Organrückbildungen infolge Nichtgebrauchs [1]).

Wie weit verbreitet aber auch bei Landpflanzen postflorale Nutationen sind, haben wir im vorhergehenden gesehen. Verschiedene Umstände sind im Spiele, durch die dieselben auch bei ihnen ermöglicht werden: Endozoische Verbreitung (also speziell bei Beerenfrüchten), Myrmekochorie, Wiederaufrichtung bei der Reife, eine mit der Nutation veränderte Öffnungsweise bei Kapselfrüchten [2]). Eine ganze Reihe anderer Faktoren wären noch denkbar und sind vielleicht auch von Einfluß. Darüber werden aber erst weitere Beobachtungen Aufschluß geben können.

Was zum Schlusse noch die

Schraubenrollungen

bei den Wasserpflanzen anlangt, die nun schon aus fünf Gattungen und zwei Familien von Wasserpflanzen bekannt sind, so erstrecken sich dieselben lediglich auf solche Formen, die ihre Blüten resp. einblütigen Infloreszenzen vom Boden an langen Stielen bis an die Wasseroberfläche schicken, also solche mit besonders starkem Längenwachstum. Während wir aber bei den Schraubenrollungen der Knospen- und Fruchtstiele und der Früchte (Leguminosen) überall sehr deutliche Beziehungen und Übergänge zu den symmetrisch verlaufenden einfachen Nutationen feststellen konnten und demgemäß von diesen über schleifenförmige Überbiegungen zu den uhrfederartigen Einrollungen und weiterhin erst zu den eigentlich asymmetrischen Rollungen gelangten, konnten wir bei den Spiralrollungen der genannten Wasserpflanzen solche Übergänge nicht konstatieren. Hier sprechen alle Anzeichen dafür, daß wir die Brücke schlagen müssen, nicht zu den symmetrischen Krümmungen, sondern zu den Torsionen. Es nehmen ja auch die Schraubenrollungen von Vallisneria ihren Ausgang von einer kräftigen Torsion des Stieles. Das Ergebnis ist in beiden Fällen das gleiche, nämlich eine asymmetrische Spiralrollung, aber sie ist auf entgegengesetztem Wege erreicht. Wenn wir die engen Spiralen von Cyclamen immer weiter auseinanderziehen, kommen wir schließlich zu einem gestreckten, aber gedrehten

---

1) Vgl. dazu Nachtsheims Notiz (Naturwiss. Wochenschr. 1921, Nr. 45) über Augenrückbildung bei Drosophila!

2) Der letztere Faktor wurde einem gesonderten Bericht vorbehalten.

Stiel, wie ihn Vallisneria zur Blütezeit hat, und umgekehrt nähern sich die vollständig eingerollten Stiele von Vallisneria immer mehr den uhrfeder- oder spulenartigen Ausgangsrollungen von Cyclamen.

Eine Spiralrollung, die wie diejenige von Vallisneria von einer Torsion ausgeht, ist mir von Fruchtstielen von Landpflanzen nicht bekannt. Es ist dies aber kausal sehr wohl begreiflich. Vor allem fehlt eben diesen Fruchtstielen das übermäßige Längenwachstum, wie es die genannten Wasserpflanzen haben. Aber ein Spezifikum der Wasserpflanzen überhaupt ist diese Eigenschaft keineswegs, da ja Torsionen auch bei Landpflanzen sehr verbreitet sind, besonders auch bei stark gestreckten Organen (vgl. Goebel 1920, p. 183 ff.). So sind die Blatt- und Sproßrollungen von Juncus effusus f. spiralis denen von Vallisneria gleichzusetzen, außerdem z. B. die durch energisches Längenwachstum ausgezeichneten schlingenden Sprosse und Blätter.

Anhang.

Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung postfloraler Bewegungen.

Bei den meisten teleologischen Deutungen, speziell denjenigen, die sich auf den Schutz der Knospen, Blüten und Früchte beziehen, handelt es sich um die Lage der betreffenden Organe im Raum, speziell die nickende, gewöhnlich positiv geotropische Vertikallage.

Nun gibt es aber zahlreiche Entfaltungsbewegungen, bei denen die Lage dieser Organe gar nicht geändert wird, da für Veränderungen der einen Seite sofort wieder Ausgleichsbewegungen auf der anderen eintreten können (z. B. alle unter Höhersteigen des Krümmungsscheitels ausgeführten Bewegungen, die postfloralen Bewegungen vieler Geraniaceen, Asclepiadaceen, von Oxalis stricta und corniculata). Für solche Krümmungen könnte, wie Goebel für Erodium cicutarium sagt (1920, p. 139) nur eine Bedeutung in Betracht kommen, die „in der Krümmung als solcher“ liegt, also ein innerer, physiologischer Vorgang. Dieser könnte dann natürlich auch für andere, einfache Krümmungsbewegungen Geltung besitzen.

Die Grundlage für derartige, von mir ausgeführte Versuche, die gleichzeitig mit den anderen Untersuchungen angestellt werden, bildet eine Anschauung über den Reifungsprozeß, die Goebel schon seit langem vertreten und gelegentlich ausgesprochen hat (z. B. 1920, p. 91). Nach ihr beruht der Austrocknungsprozeß, der sich in reifenden Früchten und

Samen abspielt, nicht auf Transpiration, sondern auf Rückwanderung, auf Absaugung des Wassers durch die Pflanze. Gestützt ist diese Auffassung durch verschiedene Beobachtungen, besonders an Saftfrüchten und die Wägungen Guppys (1912, p. 241 ff.) an Beerenfrüchten geben eine volle Bestätigung, obwohl dieser Forscher auf das Problem der Rückwanderung selbst trotzdem nicht gekommen ist.

Es besteht nun die Möglichkeit, daß ein Zusammenhang existiert zwischen dieser Abwanderung des Wassers und den postfloralen Krümmungen, etwa derart, daß an kräftig gekrümmten Stielen die Wasserzufuhr aus dem Sproß abgeschnürt und der Austrocknungsprozeß dadurch beschleunigt würde. Es handelt sich also um Versuche mit vollständig fraglichem Ergebnis, deren eventueller negativer Ausfall nur über die Beziehungen zu den Krümmungen, nicht über das Rückwanderungsproblem selbst entscheidet.

Die Methode war dabei sehr einfach. Die Krümmung mußte auf irgendeine Weise an einer größeren, für einen Durchschnittswert ausreichenden Zahl von Früchten verhindert und diese mit normal belassenen verglichen werden. Ein dadurch verursachter Einfluß könnte sich einmal in der Reifedauer der Früchte, ferner in der Keimfähigkeit der Samen äußern. Es wurde daher womöglich beides beobachtet [1]).

Die Versuche erstreckten sich auf fünf Pflanzen, Tussilago, Stellaria media, Oxalis carnosa, Convolvulus tricolor und Tinantia fugax. Die Verhinderung geschah an den Gelenken von Oxalis und den kleinen Stielen von Stellaria und Tinantia durch Eingipsen, bei Tussilago durch Einbinden der Stengel in der Länge nach gespaltene Röhrchen von Bambushalmen. Bei Convolvulus wurden dazu einseitig gespaltene Stückchen von Getreidehalmen verwandt. Die letztere Methode hat den Vorteil, daß das Wachstum nicht verhindert wird, doch muß der Verband sehr häufig nachkontrolliert werden.

1. Tussilago farfara.

Hier konnte durch die Versuche zugleich entschieden werden, ob die Sprengelsche Vermutung von einer Bevorzugung der Früchte in nickenden Köpfchen durch stärkere Besonnung des Fruchtbodens Berechtigung besitzt.

Es wurden 28 Körbchen behandelt und mit ebenso vielen völlig gleich stark und gleich weit entwickelten normal belassenen verglichen. Nachdem zunächst sechs Paare in einem schattigen kühlen Nordhaus bei einer Reifezeit von 14—19 Tagen ohne wesentliche Differenz beobachtet worden waren, wurden die übrigen in einem

---

1) Ein ähnlicher Verhinderungsversuch, allerdings nicht quantitativ, wurde von Vöchting (188, p. 118) für die präflorale Nutation der Papaverblüten zur Feststellung einer eventuellen Bedeutung mit so gut wie negativem Ergebnis ausgeführt.

sehr warmen, sonnigen Südhaus bei einer Temperatur von ca. 25° kultiviert. Dadurch war die Entwicklungszeit auf 7—11 Tage heruntergesetzt. Für deren Bestimmung wurde der postflorale Verschluß und die Wiederöffnung des Involukrums bei der Reife gewählt.

Die Entwicklungsdauer verteilt sich auf die einzelnen Körbchen wie folgt:

6 Paare in kühler Temperatur			22 Paare in hoher Temperatur		
Entwicklungsdauer in Tagen	bei		Entwicklungsdauer in Tagen	bei	
	Normalen K.	Behandelten K.		Normalen K.	Behandelten K.
14	1	1	7	0	3
15	0	0	8	4	5
16	1	1	9	11	6
17	1	1	10	6	6
18	1	3	11	1	2
19	2	0			
Summe in Tagen	103	101		202	197

Insgesamt resultiert also eine Differenz von 7 Tagen, d. i. im Durchschnitt $^1/_4$ Tag, und zwar im Sinne einer Verkürzung der Reifezeit für die behandelten Körbchen und nicht, wie erwartet wurde, der normalen. Aber auch diese schwache Differenz beruht auf Zufall, wie eine Betrachtung der Differenzen in den einzelnen Vergleichspaaren ergibt. Diese Differenzen betragen bei zwei Paaren 3 Tage, und zwar in dem obigen Sinne. Sie fallen insoferne aus der Reihe, als sich die übrigen Differenzen nach dem Prinzip der Galtonschen Kurve um die Differenzen 0 gruppieren:

Differenz	2 Tage (—)	1 T. (—)	0 T.	1 T. (+)	2 T.	3 T.
bei × Vergleichspaaren	2	4	15	5	2	3

[— und + bedeutet Verkürzung bzw. Verlängerung bei den normalen Körbchen.]

Außerdem wurden die erhaltenen Früchte abgezählt und zur Aussaat gebracht. Sie keimten durchweg sehr rasch und so gut wie vollständig. Bereits am Tage nach der Aussaat hatten z. B. von 788 Früchten aus fünf normalen Körbchen 787 gekeimt, von 742 aus den fünf Vergleichskörbchen 741, also überall 100 %. Die Pflanzen wurden noch beobachtet, bis sie kräftig herangewachsen waren, ein merklicher Unterschied in ihrer Entwicklung war nicht vorhanden.

Auch die Zahl der entwickelten Früchte war bei den behandelten Körbchen nicht heruntergesetzt. Aus 10 behandelten wurden z. B. 1393, aus den 10 Vergleichskörbchen 1336 Früchte geerntet. Wer möchte da noch behaupten, die Nutation sei eine im Kampf ums Dasein erworbene Anpassung!

Bei

2. Oxalis carnosa

wurden die Versuche an vier ziemlich reichlich blühenden Pflanzen im März, April und Mai ausgeführt. Dabei wurde an etwa der Hälfte der Blüten die Krümmung durch Eingipsen des basalen Gelenkes verhindert, und zwar, um den Wechsel der Außenbedingungen völlig auszugleichen, die zur Anthese gelangenden Blüten abwechselnd behandelt und normal belassen. Sie waren auf Selbstbestäubung angewiesen. In dem Prozentsatz der unbefruchtet gebliebenen Blüten war keine merk-

liche Differenz vorhanden. Die Differenz von 41 behandelten Früchten gegen 46 normale rührt davon her, daß bei einigen Früchten der Verband von dem wachsenden Gelenk gesprengt wurde und diese daher unberücksichtigt bleiben mußten. Die an der Gelenkkrümmung verhinderten Fruchtstiele führten später die auf p. 330 geschilderte Krümmung im oberen Teil ihres Stieles aus (V, 26). Sie konnte jedoch gegenüber der viel schärferen Gelenkkrümmung vernachlässigt werden.

Die Entwicklungszeit der Früchte (vom Welken der Krone bis zur Öffnung der Kapsel) betrug zwischen 22 und 30 Tage. Im Gesamtdurchschnitt war die Entwicklungsdauer der behandelten Früchte gegenüber den normalen etwas verkürzt, um etwa $^1/_8$ Tag (26,02 gegenüber 26,35). Diese, wenn auch geringe Differenz beruht nicht auf Zufall, sie ist auch bei den Teilergebnissen der einzelnen Pflanzen mit Ausnahme der neutralen vierten vorhanden.

Da in der ersten Beobachtungszeit bedeutend günstigere Witterungsverhältnisse herrschten als in der späteren, meist regnerischen, kühlen Zeit, wurde auch der Durchschnitt der zeitlich ersten Hälfte mit der zweiten in Vergleich gesetzt. Der Unterschied ist ein ganz auffallender, er beträgt 2 Tage, also das 6fache der durch die Behandlung erzielten Differenz. Auch zwischen den einzelnen Pflanzen sind die Differenzen bedeutend. Die Reifezeit bei Pflanze I, einem älteren gedrungenen Exemplar mit kümmerlich entwickelten Organen ist um 2 Tage verkürzt gegenüber Pflanze II, die eine ausnehmend kräftige Entwicklung in allen Teilen zeigte.

Die geringe Bevorzugung im Versuch dürfte danach auf die stärkere Besonnung zurückzuführen sein, der die an der Krümmung verhinderten Früchte ausgesetzt sind. Auf eine Beobachtung der Keimung mußte verzichtet werden, da die Samen wegen der raschen Ausschleuderung nicht annähernd vollständig gesammelt werden konnten und eine Abnahme vor den letzten energischen Wachstumsvorgängen nicht vorgenommen werden durfte. In der Größe der Kapseln und der Samenzahl war ein merklicher Unterschied nicht zu beobachten.

3. Stellaria media.

Von 75 ursprünglich behandelten Blüten konnten 68 in Rechnung gezogen werden. Die Pflanzen waren in einem kühlen Nordhaus der Selbstbestäubung überlassen.

Unbefruchtet blieben von den 68 behandelten Blüten 17, von den 75 normalen 20.

Ergebnis: Die Entwicklungsdauer (11—15 Tage) verteilt sich folgendermaßen:

Entwicklungszeit von	11	12	13	14	15
	Tagen				
bei normalen Fr.	0	9	21	21	4
bei behandelten Fr.	1	12	18	19	0

Durchschnitt: bei behandelten Fr. 13,1 Tage.
„ normalen „ 13,7 „

An Samen wurden geerntet:
Aus den behandelten Fr. 331, pro Kapsel 6,5;
„ „ normalen „ 401, „ „ 7,3.

Die Entwicklungsdauer erscheint somit wieder etwas verkürzt bei den behandelten Früchten. Der etwas schlechtere Samenansatz dürfte wohl als Folge des Eingipsens, das für die kleinen Organe immerhin einen sehr gewaltsamen Eingriff darstellt, aufzufassen sein.

Zum größten Teil wurden die Samen zur Keimung ausgelegt. Diese blieb 11 Wochen hindurch völlig aus, bis dann, wie mit einem Schlage am 20. Aug. sowohl bei den Samen der normalen als der behandelten Früchte die ersten Keimlinge erschienen, und zwar:

von 226 normalen Samen 16 Keimlinge,
„ 155 behandelten „ 13 „

Leider war die weitere Behandlung wertlos, da infolge starker Verpilzung der Kulturen die Keimlinge bald eingingen und auch die weitere Keimung ausblieb. Immerhin ist die völlig gleichlange Ruheperiode und die gleiche Intensität, mit der die Keimung einsetzte, von Interesse.

4. Convolvulus tricolor.

Da die Versuche mit Convolvulus an Beetpflanzen im Freien angestellt wurden, blieben von 50 ursprünglichen Versuchspaaren nur 25 behandelte und 23 normale Früchte übrig.

Die Reifedauer betrug 24—30 Tage mit folgender Verteilung:

Reifezeit von	24	25	26	27	28	29	30
	Tagen						
bei normalen Fr.	2	11	4	5	0	1	0
bei behandelten Fr.	0	11	8	1	1	2	2

Im Durchschnitt bei normalen Früchten 25,7 Tage,
„ „ „ behandelten „ 26,2 „

Die Reifezeit erscheint somit durch die Behandlung um etwa $^1/_2$ Tag verlängert. Zu viel Wert ist dem jedoch nicht beizulegen, weil es bei der unregelmäßigen Kapselöffnung überhaupt unmöglich ist, die Reifezeit auf einen Tag sicher zu bestimmen.

An Samen wurden geerntet von normalen Früchten 81,
„ behandelten „ 91.

Davon hatten gekeimt:	Nach 5 Tagen,	nach 8 Tagen
81 normale	51	65
91 behandelte	52	52.

Die übrigen Samen keimten nicht.

Die starke Benachteiligung der behandelten Früchte bei der Keimung ihrer Samen (56 % : 80 %) ist um so unerklärlicher als die aus den behandelten Samen stammenden Pflanzen in kurzer Zeit bedeutend kräftiger entwickelt waren. Nach 4 Wochen wurden die noch erhaltenen 65 bzw. 50 Pflänzchen aus der Erde genommen und nach Reinigung in toto abgewögen.

Gewicht der 65 Pflanzen aus normalen Früchten : 28 g,
„ „ 50 „ „ behandelten „ : 35 g.

Der Unterschied ist also ganz bedeutend und dem Ergebnis der Keimung entgegengesetzt.

Bei den bisher behandelten Pflanzen war überall die postflorale Nutation verhindert worden. Abgesehen von den sehr unklaren Ergebnissen von Convolvulus tricolor ist bei keiner eine Benachteiligung durch die Verhinderung der Nutation zu konstatieren gewesen, in der Dauer der Reife sogar überall eine, wenn auch geringe Bevorzugung. Eine Beziehung zu dem Trocknungsprozeß der Frucht scheint danach nicht vorzuliegen.

Gleichzeitig mit diesen negativ verlaufenen Versuchen waren auch die auffälligen Wachstumsvorgänge untersucht worden, die sich bei der Wiederaufrichtung reifer Fruchtstiele, z. B. von Oxalis, Geraniaceen, Viola, Tinantia usw., abspielen. Für diese Vorgänge erschien es viel wahrscheinlicher, als für die gleich nach der Blütezeit erfolgenden Nutationen, daß sie mit dem Reifungsprozeß in Beziehung stehen. Sie fallen auch zeitlich völlig mit der Periode zusammen, in der nach Guppys Wägungen (1912, p. 253) der erste Wasserverlust (in Höhe von 18% für die Kapsel) stattfindet. Bei der vorgeschrittenen Zeit konnte nur noch eine solche Pflanze dem Versuch unterzogen werden, nämlich

5. Tinantia fugax.

Da es sich hier um die Wiederaufrichtung und das damit verbundene Wachstum handelt, wurde eine größere Zahl schon nutierender Fruchtstiele eingegipst und so an der Aufrichtung verhindert. Die erhaltenen Samen wurden gewogen und bei der Keimung beobachtet.

Die Wägungen wurden vorgenommen, nachdem die Samen 4 Wochen an der Luft getrocknet waren.

Die Wägung von 312 Samen aus behandelten Früchten ergab ein Durchschnittsgewicht von 0,005074 g.

Von 354 Samen aus normalen Früchten ein solches von 0,004907 g.

Das Übergewicht der behandelten Objekte in Höhe von 3,4% scheint nicht auf Zufall zu beruhen.

Teilwägungen ergaben nämlich immer ein ganz ähnliches Resultat, z. B. die Hälfte der beiden Gruppen ein Durchschnittsgewicht von 0,005064 bzw. 0,004890 g, d. i. 3,56% Überschuß für die behandelten Samen.

Die geernteten Samen wurden sodann bei der Keimung beobachtet; es hatten gekeimt:

	Nach 8 Tagen,	18 Tagen,	26 Tagen.
Von 290 Samen aus behandelten Fr.	3,8%	12,1%	15,2%
„ 354 „ „ normalen „	3,4%	9,3%	11,6%.

Somit eine auffallende Bevorzugung der behandelten Früchte.

Es ist höchstwahrscheinlich, daß die Gewichtsdifferenzen auf eine Differenz des Wassergehaltes und nicht der Trockensubstanz der Samen zurückzuführen sind, was dann wohl mit den Wachstumserscheinungen im Stiel und in der Kapsel zu dieser Zeit in Verbindung zu bringen

wäre. Genauere Feststellungen müssen späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Schon der Keimungsversuch zeigt aber, daß wir uns auch nach Feststellung solcher Beziehungen immer erst zu überzeugen hätten, ob tatsächlich für die Pflanze damit ein Nutzen verbunden ist.

Das Ergebnis der vorstehenden Untersuchungen stellt eine Bestätigung der von Goebel allgemein für die Entfaltungsbewegungen und weiterhin überhaupt für die Auffassung der Anpassungserscheinungen vertretenen Prinzipien dar[1]).

Die bisher vorliegenden teleologischen Deutungen haben überhaupt nur zum geringsten Teil in den tatsächlichen biologischen Verhältnissen eine Berechtigung gefunden.

In vielen Fällen gelang es statt dessen, kausal lediglich auf die Organisation zurückgehende Verhältnisse aufzudecken, z. B. die teleologisch auswertbare Richtung der Nutation bei den Commelinaceen oder die Wiederaufrichtung der Fruchtstiele bei der Reife.

Sodann kann eine Umkehrung des scheinbaren kausalen Verhältnisses zu viel einfacheren und natürlicheren Erklärungen führen, z. B. bei der Nutation der Cucurbitaceen und ihrem enormen Gewicht, den Entfaltungsbewegungen der Wasserpflanzen und ihrer hydrophilen Organisation.

Auf der anderen Seite fanden wir in der Art der Entfaltung auch unter systematisch ganz ferne liegenden Einheiten teilweise augenfällige Konvergenzen, die auch mit wenigstens annähernd gleichen Lebensbedingungen Hand in Hand gehen (Tinantia-Borago, Limnanthemum nymphaeoides und Hydrocleis, Vallisneria und Nymphaea candida; Batrachium und Elisma, Geraniaceen und Oxalideen, Oxalis acetosella und Viola septentrionalis). In all diesen Fällen liegt aber als Voraussetzung dafür immer eine weitgehende Übereinstimmung in der Organisation vor. Sie können bei ähnlicher Organisation unter ähnlichen Bedingungen entstehen, sind aber ebensowenig die unter den betreffenden Bedingungen einzig möglichen Lebensformen, wie die Stammsukkulenz der Kakteen und der Euphorbien nicht die einzig mögliche Lebensform der Wüste darstellt.

Daneben herrschen aber tatsächlich sehr weitgehende Beziehungen zwischen den postfloralen Nutationen und bestimmten biologischen Faktoren, z. B. dem Leben im Wasser, der Myrmekochorie und überhaupt der Samenverbreitung[2]). Der Vergleich hat aber gelehrt, daß es

1) Vgl. besonders K. Goebel, Organographie, Einleitung, 2. Aufl., Jena 1913 und Derselbe, Pflanzenbiologische Schilderungen, Einleitung, Marburg 1889.

2) Über einen weiteren derartigen Faktor wird gesondert zu berichten sein.

sich dabei ebenfalls nicht um Notwendigkeiten, sondern um Möglichkeiten handelt, Möglichkeiten, die die Organismen in ihrem ungestillten Bildungsdrang ausnützen zu einer erstaunlichen Lebens- und Formenfülle, nicht durch Überleben nur des Passendsten, sondern durch Überleben alles Lebensfähigen.

Die vorliegende Arbeit wurde in der Zeit vom Juli 1920 bis Oktober 1921 im botanischen Institut der Universität München ausgeführt unter Leitung von Geheimrat K. v. Goebel. Die Beobachtungen konnten größtenteils an dem reichen Material des botanischen Gartens angestellt werden, teilweise entstammen sie auch zahlreichen Wanderungen in der freien Natur, besonders in Südbayern.

Ich möchte es auch an dieser Stelle nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat v. Goebel, aus dessen Lebenswerk heraus die vorliegende Arbeit entsprungen ist, sowohl für seine auf allen Gebieten der botanischen Wissenschaft aus reichster Erfahrung schöpfenden Anregungen bei der Ausführung der Untersuchungen, als auch für seine ständige eifrige Anteilnahme an deren Fortgang den geschuldeten Dank auszusprechen.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1) Bannert, O., Über den Geotropismus einiger Infloreszenzachsen und Blütenstiele. Beitr. z. Allgem. Bot. I, 1918.
2) Clarke, Beiträge zur Morphologie der Commelinaceen. Flora 1904.
3) Darwin Ch., The power of movement in Plants. Übersetzt von Carus. Stuttgart 1881.
4) Delpino, Eterocarpia ed eteromericarpia nelle Angiosperme. Memoria del R. Accad. di Bologna 1894.
5) Eichler, Blütendiagramme I u. II. Leipzig 1875.
6) Fiori e Paoletti, Flora d'Italia.
7) Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wissensch. Bot. XLI, 1905, p. 233 ff.
8) Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und ihre teleologische Deutung. Jena 1920.
Ders., Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorie. Biol. Ztrbl. 1904.
Ders., Über die Symmetrieverhältnisse in Blüten. Wiesnerfestschrift 1907.
9) Guppy, H. B., Studies in Seeds and Fruits. An Investigation with the Balance. London 1912.
10) Hallermeier, M., Ist das Hangen der Blüten eine Schutzeinrichtung? Flora 1922.
11) Hansgirg, A., Von seinen zahlreichen Veröffentlichungen vor allem: Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag 1893.
12) Hildebrand, F., Die Lebensverhältnisse der Oxalis-Arten. Jena 1884.
Ders., Die Verbreitungsmittel der Pflanzen. Leipzig 1873.
13) Jacquin, Monographie der Gattung Oxalis. Wien 1794.
14) Kerner von Marilaun, Pflanzenleben I u. II. Leipzig u. Wien 1891.
15) Kohlbrugge, Historisch-kritische Studien über Goethe als Naturforscher. Würzburg 1913.

16) Lehmann, J. G., Monographia generis Primularum. Lipsiae 1818.
17) Lindman, C. A. M., Om Postflorationen och dess Betydelse såsom skyddsmedel för fruktanlage. Kongl. Svenska Vetenskaps-Acad. Handlingar, Bandet XXI, Nr. 4. Stockholm 1884.
18) Linné, K., Systema vegetabilium, 7 Bde. Herausgegeben v. Römer u. Schultes, Stuttgart 1817—30.
19) Michalet, M. E., Sur la floraison de la Sektion Nominium, de l'Oxalis acetosella et du Linaria spuria. Bull. de la Société botan. de France, VII, 1860.
20) Möbius, Über die Orientierungsbewegungen von Knospen, Blüten und Früchten. Stahlfestschrift Flora 1918 (111/112).
21) Montesantos, Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Hydrocharitaceen. Flora 105 (1913).
22) Öhlkers, F., Zur reizphysiologischen Analyse der postfloralen Krümmungen des Blütenstiels von Tropaeolum majus. Ber. d. Deutschen bot. Ges., Bd. XXXVIII (1921), p. 79 u. Bd. XXXIX (1921), p. 20.
23) Parlatore, F., Flora Italiana, Firenza 1852.
24) Rouy, Flore de France.
25) Schimper, A. F. W., Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika.
26) Schröder, Fragen und Untersuchungen aus dem Gebiete der experimentellen Morphologie. Mitt. des Verbandes techn.-wissenschaftl. Vereine Schleswig-Holsteins, 8. Jhrg., Heft 3. Kiel 1921.
27) Schulz, Helene, Über Korrelationen zwischen den Blütenteilen und den geotropischen Bewegungen der Blütenschäfte, nach Untersuchungen insbesondere an Papaver. Jhrb. f. wissensch. Bot., LX, 1921.
28) Sernander, R., Den Skandinaviska vegetationens Spridningsbiologie. Berlin-Upsala 1901.
Ders., Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren, Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar, Bd. XLI, Heft 7. Stockholm 1906.
29) Sprengel, K. Chr., Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793.
30) Theune, Er., Beitr. zur Biologie einiger geokarper Pflanzen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., XIII, 1917, p. 285.
31) Vaucher, Histoire physiologique des Plantes d'Europe. Paris 1841.
32) Vöchting, H., Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1880.
33) Wittrock, V. Br., Viola studier. Acta horti Bergiani. Bd. II, 1, 1897, Bd. II, 7, 1895.
34) Wydler, Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. Flora 1851.

Verzeichnis der Tafelfiguren.

Tafel IV.

1 Commelina benghalensis. Infloreszenz mit Hochblatthülle. *fr* Frucht der solitären Endblüte.
2 Commelina coelestis. Infloreszenz; die vordere Hüllblatthälfte entfernt. × geißelartiges Rudiment der Endblüte.
3 Rhoeo discolor. Infloreszenz, durch Entfernung der vorderen Hüllblatthälften sichtbar gemacht. Vgl. VII, 49!
4 Zebrina pendula. Einzelne Frucht mit Stiel; *K* Kelch; *Kr* Krone verwelkt.
5 Dasselbe. Junge Infloreszenz isoliert.
6 Dasselbe. Junge Infloreszenz mit Vegetationspunkt und vier Blütenanlagen.
7 Tradescantia lackenensis. Junge Infloreszenz mit drei Blütenanlagen. Vegetationspunkt fehlt bei ×.
8 Rhoeo discolor. Junge Infloreszenz.
9 Tradescantia lackenensis. Junge Infloreszenz.
10 Tradescantia navicularis. Einseitige Nutation der Fruchtstiele.

11 Dasselbe. Infloreszenz von oben. Anisophyllie!
12 Tinantia fugax. Infloreszenz von der Seite.
13 Dasselbe. Infloreszenz vom Rücken gesehen.
14 Dasselbe. Junge Infloreszenz; K_1, K_2, K_3 vgl. Text p. 301! Vgl. Fig. 8 u. 9.

Tafel V.

15 Tradescantia lackenensis } Schema der Infloreszenz.
16 Commelina coelestis }
17 Commelina coelestis. Querschnitt durch den Blütenstiel. *st* Statolithenstärke; *i* Interzellularen.
18 Palisota Pynaertii. Blütenstielquerschnitt.
19 Tradescantia geniculata. Teilinfloreszenz; *a* bei beginnender, *b* nach vollendeter Entfaltung.
20 Allium neapolitanum. Stengelquerschnitt.
21 Allium insubricum. Stengelquerschnitt.
22 Dasselbe. Infloreszenz zur Blütezeit.
23 Dasselbe. Inflorezsenz, die zu Beginn der Blütezeit aufrecht festgebunden worden war; Hülle entfernt.
24 Oxalis carnosa. Infloreszenz mit drei Blüten in Postfloration und einer in Anthese.
25 Dasselbe. Diagramm der Infloreszenz.
26 Dasselbe. Infloreszenz (in Postfloration), deren Blütenstiele sich wegen künstlicher Verhinderung der Gelenkkrümmung im oberen Teil gebogen haben.
27 Solanum Balbisii. Infloreszenz.
28 Schema einer sympodial-winkelig aufgebauten Solanacee in idealer 90°-Stellung der Blüten (Text p. 346).
29 Schema des Aufbaues von Physalis alkekengi. Die Pfeile deuten die Richtung der Blütensymmetrie an.

Tafel VI.

30 Cochliostema odoratissimum. Teilinfloreszenz.
31 Palisota Pynaertii. Die in der Figur rechte Seite der Teilinfloreszenz ist in Wirklichkeit nach unten gekehrt.
32 Bulbine longiscapa. Stadien der Entfaltung.
33 Oxalis carnosa. Wiederaufrichtung eines Fruchtstiels mit zugehöriger Wachstumsverteilung (nach Tab. p. 331).
34 Oxalis articulata. Junge Infloreszenz.
35 Oxalis stricta. Infloreszenz in Postfloration.
36 Oxalis corniculata. Infloreszenz mit zwei noch nutierenden und einem aufgerichteten Fruchtstiel.
37 Linum austriacum. Nutation der jungen Infloreszenz und der Fruchtstiele.
38 Claytonia sibirica. Infloreszenz mit allen Entfaltungsstadien der Blütenstiele.
39 Borago officinalis. Infloreszenz.
40 Solanum aureum. Infloreszenz fruchtend.

Tafel VII.

41 Allium pulchellum. Infloreszens zu Beginn der Blütezeit.
42 Oxalis acetosella. *a* chasmogam erzeugte Frucht in voller Nutation, *b* aus einer Übergangsblüte hervorgegangene Frucht, *c* reife Frucht einer chasmogamen Blüte (zur Vereinfachung an dieselbe Pflanze gezeichnet).
43 Viola canadensis. Postflorale Nutation bei verschieden starker Krümmung des basalen Gelenkes.
44 Dasselbe. Reife Frucht.
45 Querschnitte durch verschiedene Regionen des Stiels der reifen Frucht. *a* durch den mittleren, nicht mehr wachsenden Teil, *b* durch die apikale Wachstumszone, *c* das basale Gelenk. Im gleichen Maßstab. *st* Statolithenstärke, *sk* Sklerenchymring, *mh* Markhöhle.
46 Asclepias cornuti. Infloreszenz mit in inverser Lage entfalteter Frucht.
47 Coronilla varia. Infloreszenz fruchtend.
48 Dasselbe. Infloreszenz, postfloral in inverser Lage festgebunden, mit bogiger Aufrichtung der Hülsen.

49 Rhoeo discolor. Einzelne Frucht mit Stiel.
50 Nuphar advena. *a* Blütenstiel zur Zeit der Anthese, *b* postfloral.
51 Stratiotes aloides. Infloreszenz mit Frucht (*a* u. *b* von 2 Seiten gesehen).
52 Dasselbe. Querschnitt durch den Infloreszenzstiel.
53 Potamogeton densus. Sproßstück mit fruchtender Ähre.

Tafel VIII.

54 Cyclamen europaeum. *a* Frucht mit uhrfederartiger (symmetrischer) Einrollung des Stieles, *b* Frucht mit spulenartiger Stielrollung, *c* Frucht mit Stielrollung in Form einer „spirale conique“ (p. 359).
55 Ecballium elaterium. *a* Lage der Frucht nach der Nutation, *b* nach der teilweisen Aufrichtung bei der Reife.
56 Convolvulus tricolor. Stadien der postfloralen Entfaltung des Blütenstiels.
57 Oxalis acetosella. Sproß mit zwei kleistogamen Blüten und einer jungen Frucht.
58 Oxalis carnosa. Junge Infloreszenz.
59 Scorpiurus vermicularis. Hülse.
60 Scorpiurus subvillosus. Infloreszenz mit zwei ausgewachsenen Hülsen.
61 Coronilla scorpioides. Normal entfalteter Fruchtstand.
62 Musa Cavendishii. Teilinfloreszenz fruchtend.
63 Drosera rotundifolia. Junge Infloreszenz mit spiraliger Einrollung des Stieles.

Tafel IX.

64 Spergula arvensis. Infloreszenz mit Knospen und Früchten.
65 Sagina procumbens. *a* Postflorale Nutation, *b* Wiederaufrichtung bei der Reife der Frucht.
66 Dasselbe. Querschnitt durch den unteren Teil.
67 Durch die apikale Wachstumszone des Fruchtstiels bei der Reife. *sk* Sklerenchymring. Punktierung deutet die Verteilung des Chlorophylls an.
66 und 67 im gleichen Maßstab.
68 Astragalus glycyphyllus. Fruchtstand.
69 Limnocharis flava. Nutation der Fruchtstiele an einem niederliegenden Sproß.
70 Ottelia alismoides. Postfloral schraubig gerollter Infloreszenzstiel. *a* Querschnitt durch denselben.
71 Stellaria Holosteum. Postflorale Nutation der Blütenstiele.

Tafel X.

72 Brasenia purpurea. Sproß mit drei Blüten in Postfloration.
73 Die Entfaltungstadien von Allium senescens *(a)*, neapolitanum *(b)*, narcissiflorum *(c)* und insubricum *(d)* in Vergleich gesetzt.
74 Hydrocleis nymphoides, Infloreszenz.
75 Solanum aureum, Fruchtstand von oben gesehen.
76 Zebrina pendula. Infloreszenz. Hülle vorne entfernt.
77 Oxalis acetosella. Wiederaufrichtung eines Fruchtstiels. Schwarz die Wachstumszonen.
78 Tinantia fugax. In horizontaler Lage entfaltete Infloreszenz.
79 Tradescantia navicularis. Eine Infloreszenz *a* von der Plus-, *b* von der Minusseite gesehen.
80 Commelina benghalensis. Postflorale Nutation in horizontaler Zwangslage der Infloreszenz.
81 Baptisia australis. Fruchtstand.
82 Präflorale Entfaltungsstadien von Oxalis articulata.
83 Limnanthemum nymphaeoides. Infloreszenz.

Die römischen und arabischen Nummern in Klammern beziehen sich auf die Tafeln bzw. Tafelfiguren.