Die Wachstumsrichtungen einiger Lebermoose.

Von Dr. **B. Němec** in Prag.

(Mit 9 Figuren im Text.)

Die höheren Pflanzen (von den Moosen aufwärts) werden hauptsächlich durch zwei äußere Faktoren orientiert, nämlich durch die Schwerkraft und das Licht. Die übrigen Richtungsreize spielen eine sehr unbedeutende Rolle. Es gibt sehr wenige höhere, grüne Pflanzen, bei welchen weder die Schwerkraft, noch das Licht orientierend wirkt; es scheint, daß Viscum album, nachdem es das Keimungsstadium überschritten hat, das Beispiel einer solchen Pflanze vorstellt. Meist haben sie das Vermögen, wenigstens auf einen von den genannten Reizen zu reagieren, die Achsen sind meist sowohl geotropisch, als auch heliotropisch. Und wenn auch öfters am Licht der Geotropismus in Hintergrund tritt, so äußert er sich doch sehr deutlich im Dunkeln, besonders wenn da ein negativer Geotropismus auftritt. Aber auch plagiotrope resp. homalotrope Achsen, die sonst am Licht wachsen, reagieren im Dunkeln, wo sie ihren Plagiotropismus behalten können, sehr gut, wie wir das in meinem Institute an den Ausläufern von Ranunculus repens gesehen haben (Spisar 1905, pag. 13, 14).

Es sind Pflanzen bekannt, deren grüne Teile sich am Licht so verhalten, wie wenn dieselben gar nicht geotropisch wären, und doch zeigt ihr Verhalten im Dunkeln, daß sie einer geotropischen Reaktion wohl fähig sind. Das gilt besonders für die plagiotropen Pflanzenteile; es sei in dieser Beziehung auf die verschiedenen Blätter der Gefäßpflanzen hingewiesen. Man kann allerdings nicht ohne weiteres wissen, ob wirklich alle plagio-heliotropen Pflanzenteile geotropisch sind, es könnte denn sein, daß sie im Dunkeln desorientiert erscheinen würden. Ich weiß nicht, ob bei den Moosen und den Gefäßpflanzen Stämmchen und Äste bekannt sind, welche bloß heliotropisch wären und im Dunkeln ohne irgendwelche Orientation wachsen würden. Wenn oberirdische Achsen von Gefäßpflanzen und Stämmchen, Äste, sowie Thalli von Moosen im Dunkeln überhaupt wachsen, so haben sie sich in den bisher genauer untersuchten Fällen als geotropisch erwiesen, wobei sie

meist orthotrop sind, oder wenn sie plagiotrop bleiben, sehr steil schräg aufwärts wachsen, d. h. einen ganz kleinen Winkel mit der Lotlinie schließen. Das gilt bei Gefäßpflanzen häufig auch für Blätter, resp. die Blattstiele, besonders wenn die zugehörige Achse selbst keiner intensiven Verlängerung fähig ist, wie das z. B bei den Farnen, Cycadeen[1]) und anderen Gefäßpflanzen der Fall ist. Ich verweise in dieser Beziehung auf die neue große Arbeit von Mac Dougal (1903), wo man für das eben Gesagte verschiedene Beispiele finden wird.

Pflanzen, welche im Dunkeln wachsen würden, ohne einer geotropischen Reaktion fähig zu sein, könnten in mehreren Richtungen wichtige Aufschlüsse geben. Erstens in bezug auf die Frage nach der Art der Perzeption des geotropischen Reizes. Zweitens in der Frage nach der biologischen Bedeutung der Etiolierungserscheinungen. Sie könnten weiter gut die spontanen Nutationen der Pflanzen zum Ausdruck bringen, welche sonst unter dem Eindrucke von Richtungsreizen verdeckt werden.

Solche Pflanzen habe ich unter den Lebermoosen entdeckt und will hier einen kurzen Bericht über meine diesbezüglichen Erfahrungen erstatten. Seit längerer Zeit beschäftige ich mich mit dem Studium der Symmetrieverhältnisse sowie der Wachstumsrichtungen der Moose. Zahlreiche Arten wurden in bezug auf ihr Verhalten beim Lichtabschluß untersucht. Es lassen sich die untersuchten Moose in zwei große Gruppen einteilen. Einige Arten wachsen im Dunkeln fast gar nicht. Von diesen sei z. B. Hypnum cupressiforme, molluscum, Anomodon attenuatus, Pellia epiphylla, Metzgeria conjugata genannt. In die zweite Gruppe gehören Arten, welche auch unter Lichtabschluß wachsen können. Man kann auch hier zwei Gruppen unterscheiden. Einige Arten wachsen nur in den ersten Tagen nachdem sie ins Dunkel übertragen wurden, zeigen nur einen geringen und beschränkten Zuwachs, z. B. Plagiochila asplenioides, Fissidens adiantoides. Der Zuwachs beträgt bei der letzteren Art meistens etwa 1 mm, auch wenn die Pflanze mehrere Monate unter Lichtabschluß gehalten wird. Von Etiolierungserscheinungen zeigte diese Art keine Spur. In zahlreichen Versuchen verhielt sich auch die sehr verwandte Art Fissidens decipiens ganz ähnlich. Aber als ich einmal aus der Natur gebrachte Individuen im Herbst 1904 ins Dunkel übertrug, zeigten einige Pflanzen ein länger andauerndes Wachstum; sie

---

1) Ich habe von Farnen mehrere Versuche mit Blechnum brasiliense angestellt. Auch die im Dunkeln erwachsenen Blätter erscheinen plagiotrop, obzwar sie einen sehr kleinen Winkel mit der Lotlinie schließen. Ähnlich verhalten sich die Blätter von Cycas revoluta. Sie bleiben chlorophyllos, ihre Blättchen bleiben dauernd eingerollt.

wuchsen nämlich etwa einen Monat lang orthotrop aufwärts und erschienen blaß gelblichgrün, ihre Blätter waren ganz klein, die Internodien ein wenig gestreckt. Diese Pflanzen etiolierten also. Die zweite Abteilung bilden Arten, welche unter Lichtabschluß stark und ziemlich lange, zuweilen monatelang wachsen und etiolieren. Als Beispiel seien nachfolgende Arten angeführt: verschiedene Arten von Mnium, Dicranum scoparium (wird orthotrop und radiär), Hypnum crista castrensis, Hylocomium splendens, Bryum argenteum, Trichocolea tomentella, Lejeunia serpyllifolia, Lophocolea bidentata, Pellia calycina, Aneura pinguis, Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata, Preissia commutata, Fegatella conica, Corsinia marchantioides. Daß sich sehr nahe verwandte Arten ganz verschieden verhalten können, beweist der Fall mit Pellia calycina und epiphylla. Die erste Art wächst unter Lichtabschluß sehr schnell und lange, während Pellia epiphylla im Dunkeln überhaupt nicht wächst. Ich habe den Versuch im Sommer, Herbst und auch im Winter angestellt, mehrere Monate die Pflanzen im Dunkeln gelassen, sie zeigten kein Wachstum [1]).

Von den Moosen, welche im Dunkeln wachsen, erwiesen sich die meisten als geotropisch. Über die Art der Reaktion werde ich an einer andern Stelle referieren, hier sei nur erwähnt, daß jene Pflanzen, welche im Dunkeln ein ganz geringes Wachstum zeigen, wie z. B. Fissidens adiantoides, auch nur eine unvollständige geotropische Reaktion auszuführen imstande sind. Desto wichtiger ist der Umstand, daß es auch Moose gibt, welche im Dunkeln lange und ziemlich intensiv wachsen, ohne geotropisch zu reagieren. Es sind dies die Jungermanniazeen Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia. Die letztere Art habe ich auch fruchtend untersuchen können. Auch die Kapsel von Aneura pinguis ist nicht geotropisch, was besonders darum interessant ist, weil der vegetative Thallus selbst stark geotropisch reagiert.

Schon Schimper (1883, pag. 160) hat Versuche über das Etiolement von einigen Moosen angestellt. Er sagt, das Anthoceros laevis und verschiedene Laubmoose (Mnium affine, Hypnum-Arten) bei gänzlichem Lichtabschluß üppig weiter wachsen und lange, nur von ganz winzigen Blättern besetzte Zweige erzeugten, welche alle schön grüne Farbe besaßen.

---

1) Ich muß jedoch bemerken, daß ich die Pflanzen nicht mikroskopisch gemessen habe; es ist möglich, daß sie während der ersten Tage ein ganz geringes Wachstum aufweisen, das mit Hilfe von mikroskopischen Messungen festzustellen wäre. Jedenfalls kann der Gesamtzuwachs unter Lichtabschluß nicht 0,5 mm überschreiten.

Auch Goebel (1898, pag. 201) hat ein Wachstum von Jungermanniazeen unter Lichtabschluß beobachtet. Er bemerkt, daß bei einigen Jungermanniazeen mit stark longitudinal inserierten Blättern die Verschiebung dieser Insertion selbst bei etiolierten Sprossen nicht eintritt.

K. Bittner (1905, Sep., pag. 2 ff.) hat von Lebermoosen nur frondose Formen auf ihr Verhalten im Finstern untersucht. Von Laubmoosen hat sie hauptsächlich Mnium rostratum untersucht; sie gibt auch an, daß Sphagnum cymbifolium und Fontinalis antipyretica im Finstern nicht wachsen.

Ich finde jedoch keine Angabe, wie sich die Jungermanniazen im Dunkeln gegen die Schwerkraft verhalten. Nur Frank (1870) gibt an, daß sich Lophocolea bidentata im Dunkeln aufrichtet, wobei es sich sicher bloß um eine hyponastische Krümmung gehandelt hat. Er hat auch mit Marchantia Etiolierungsversuche angestellt.

Als ich systematisch das Verhalten der Moose im Dunkeln untersuchte, schien es mir zunächst, daß eben jene Moose ausgiebig und eine längere Zeit im Dunkeln zu wachsen vermögen, welche in ihrem Körper eine größere Menge von Stärke ablagern. Aber dies hat keine allgemeine Geltung, denn es stellte sich heraus, daß auch Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia ausgiebig im Dunkeln wachsen, obzwar sie keine deutlich nachweisbare Stärke in ihrem Körper ablagern. Außerdem besitzt Pellia epiphylla mindestens ebenso viel Stärke in ihrem Thallus wie Pellia calycina, und sie wächst doch nicht im Dunkeln.

I.

Ich will zunächst das Verhalten der Pflanzen im Dunkeln und am Licht besprechen, wobei nur einige Versuche in extenso, die meisten nur summarisch angeführt werden sollen. Zunächst soll Lophocolea bidentata besprochen werden.

In einem Versuche wurden am 27. März 1904 aus der Natur gebrachte Pflanzen von Lophocolea bidentata, die schräg aufwärts in einem lockeren Rasen wuchsen, ins Dunkle übertragen[1]). Am 5. April zeigen die Pflanzen deutliche Zuwächse. Sie sind meist hyponastisch gekrümmt, d. h. ihre Spitze ist hakenförmig oder sogar spiralig eingekrümmt, wobei die Unterblätter (Amphigastrien) an der konvexen Seite der Krümmung liegen. Zahlreiche Stämmchen wurden horizontal

1) Die Pflanzen wurden in bedeckten Glasdosen, deren Boden mit feuchtem Kieselsand bedeckt war, kultiviert. Die Dosen kamen in verschlossene Zinkgefäße und diese wurden in einen hölzernen, innen mit Zinkblech beschlagenen Dunkelkasten gebracht.

gelegt, andere mit ihrer Spitze abwärts orientiert. Am 8. April untersucht, zeigen sie gar keine geotropische Reaktion, auch die Hyponastie ist nicht mehr zu beobachten, die Pflanzen wachsen verschiedenartig gekrümmt in allen möglichen Richtungen. Diese Unregelmäßigkeit ist am 27. April noch größer. Die Pflanzen wurden bis zum 15. Juli 1904 im Dunkeln gelassen. Die Länge des etiolierten, in den verschiedensten Richtungen wachsenden Teiles betrug bis 16 mm. Zu bemerken ist, daß auch kein Hydrotropismus bei diesen Pflanzen festzustellen war.

Zu denselben Resultaten führten Versuche, welche ich im letzten Winter (1905/6) angestellt habe. Es wurden am 19. Dezember 1905 Pflanzen von Lophocolea bidentata ins Dunkle übertragen. Schon am 22. Januar 1906 zeigen sie ein deutliches Wachstum, der Zuwachs beträgt etwa 1—2 mm. Der neu zugewachsene Teil ist unregelmäßig gekrümmt, ich konnte keine Hyponastie erkennen. Am 7. Februar beträgt der Zuwachs schon 3—4 mm, die Endteile der Pflanzen sind nach allen Seiten gekrümmt. So ist eine Pflanze hakenförmig direkt nach unten gekrümmt, das Stämmchen wächst also nach unten. Andere wachsen ungefähr horizontal, jedoch zeigen sie in der horizontalen Ebene eine unregelmäßig spiralige Einkrümmung. Seltener wachsen die Pflanzen aufwärts. Am 17. Februar betragen die Zuwächse etwa 5—7 mm, an den Pflanzen läßt sich keine gesetzmäßige Orientation feststellen. In derselben Kultur befanden sich auch einige Mnium-Pflanzen. Dieselben wuchsen ganz streng negativ geotropisch aufwärts, in der von Schimper und Bittner angegebenen Form.

Die Pflanzen wurden in allen Versuchen in verschlossenen Glasdosen oder unter kleinen (10 cm hohen) Glasglocken kultiviert, so daß auf dieselben wohl eine gleichmäßige relative Luftfeuchtigkeit eingewirkt hat.

Bei typischen, am Licht wachsenden Pflanzen sind die Blätter in zwei Reihen angeordnet[1]), fast in einer Ebene ausgebreitet, stark schräg inseriert und herablaufend. Die Unterblätter sind immer vorhanden, sie sind ziemlich groß und tief gespalten, obzwar sie in den Einzelheiten ihrer Form recht variieren. Die Blätter sind ziemlich weit voneinander entfernt, so daß sie sich zuweilen mit ihren Rändern nicht einmal decken. Die Stämmchen sind lang, unter dem Scheitel verästelt. Entweder kriechen sie am Substrat oder wachsen (bei Vorderbeleuchtung) schräg aufwärts im lockeren Rasen.

Im Dunkeln werden bei etiolierten Pflanzen ihre Blätter bedeutend kleiner, wie das der Vergleich von Fig. 1 und 2 zeigt. Dabei nimmt

---

1) Vergleiche Velenovský, Die Lebermoose Böhmens, II, pag. 3, 4, 1902.

die Größe der Blätter entweder allmählich ab (Fig. 3), oder es können plötzlich beim Anfang des Etiolements sehr kleine Blätter erscheinen, denen dann wieder ein wenig größere folgen, welche natürlich immer noch beträchtlich kleiner sind als jene, die sich an normal beleuchteten Pflanzen entwickeln. Das letztere geschieht bei Pflanzen, welche beim Übertragen ins Dunkle zunächst auf eine längere Zeit ihr Wachstum einstellen, worauf sie dann plötzlich zu wachsen beginnen. Dabei geschieht es auch, daß die normale Endknospe überhaupt nicht weiter wächst, sondern durch adventive, nahe am Ende entstehende Zweige ersetzt wird. Wenn hingegen die Pflanzen nach dem Übertragen ins Dunkle keine längere Unterbrechung ihres Wachstums erleiden, dann werden auch allmählich kleinere Blätter erzeugt (Fig. 3), die dann häufig ein bestimmtes minimales Maß erreichen. So stammen die in Fig. 2 mit bezeichneten Blätter von einer Pflanze, deren etiolierter Teil 16 mm lang war; die Blätter selbst waren etwa 5 mm unter der Spitze inseriert. Sie dürften die kleinsten ausgewachsenen Blätter sein, welche ich an meinen etiolierten Pflanzen beobachtet habe. Die Unterblätter werden im Dunkeln ebenfalls kleiner als am Licht, aber anfangs verkleinern sie sich relativ nicht so sehr wie die Blätter selbst. Das erhellt gut aus dem Vergleiche der Figuren 1a und 3. Später werden aber auch die Unterblätter stark reduziert. An der bedeutend schrägen, fast longitudinalen Insertion der Blätter verändert das Etiolement nichts. Darin stimmen meine Beobachtungen mit jenen von Goebel (l. c.) überein. Die etiolierten Blätter stehen fast flügelförmig

Fig. 1.

Fig. 1a.

Fig. 1. Lophocolea bidentata von oben; 1a von unten.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 2. Völlig etiolierter, gegabelter Sproß von Lophocolea bidentata.

Fig. 3. Lophocolea bidentata. Übergang vom normalen zum etiolierten Teil.

von den Stämmchen ab, sie führen im Dunkeln keine auffallenderen Nutationen aus.

Bei zahlreichen Pflanzen, so besonders bei vielen Dikotyledonen, aber auch bei einigen Monokotyletonen (vergl. Mac Dougal 1903, Massart 1903) verlängern sich im Dunkeln sehr stark die Internodien, so daß die Abstände der Blätter oder der einzelnen Wirtel voneinander bedeutend größer sind als bei Pflanzen, die am Licht erwachsen sind. Ich habe auf diesen Punkt hin, dem auch eine ökologische Bedeutung zukommen kann, besonders geachtet und bei mehreren Pflanzen die Internodien gemessen, was am bequemsten dadurch geschieht, daß man die Entfernungen der Insertion einzelner Unterblätter voneinander bestimmt. Ich gelangte jedoch zu keinem bestimmten Resultate. Bei einigen Exemplaren waren die Abstände zwischen einzelnen Unterblättern am etiolierten Teile größer als am Licht, bei anderen war es umgekehrt; schließlich waren auch bei einigen gar keine durchschnittlichen Unterschiede vorhanden.

In der nachfolgenden Tabelle sind die Abstände zwischen den Unterblättern einiger gemessener Pflanzen zusammengestellt (in Millimetern), wobei die fett gedruckten Zahlen auf am Licht erwachsene, die übrigen auf etiolierte Teile sich beziehen. Bei den ersten drei Pflanzen war der Übergang von dem am Licht erwachsenen zum etiolierten Teile plötzlich erfolgt, bei den drei übrigen ist er allmählich gewesen.

I	II		III	IV	V	VI
1,03	**1,20**		**1,20**	**1,15**	**0,91**	**0,79**
1,00	**0,91**		**0,82**	**1,22**	**1,08**	**1,00**
0,98	**0,93**		**0,72**	**0,72**	**1,10**	**1,10**
1,00	**1,03**		0,53	**1,08**	**1,93**	**0,96**
1,03	**0,89**		1,08	**0,83**	**1,03**	**0,99**
0,48	**0,82**		1,22	**0,77**	**1,17**	**0,96**
1,15	0,48	0,48	1,20	**0,72**	**1,03**	**1,00**
1,44	0,67	0,53	1,18	0,60	**0,72**	**0,79**
1,42	1,22	0,60	1,17	0,60	**0,69**	0,48
1,22	1,08	1,22	1,25	0,55	**0,72**	0,43
1,20	1,10	1,05	1,13	0,50	0,60	0,61
1,00	1,10	0,96	1,22	0,60	0,36	0,60
1,18	0,96	0,72	0,73	0,74	0,53	0,68
1,20	1,00	0,60	0,34	0,72	0,67	0,60
1,06	0,72			0,98	0,69	0,68
1,08	0,26			0,89	0,69	0,60
0,57				0,83	0,67	0,48
0,34				0,60	0,69	0,71
				0,43	0,55	0,57
					0,45	0,48
					0,52	
					0,55	
					0,62	

Die zweite Pflanze (II) hat sich nach dem Übertragen ins Dunkle dichotomisch verzweigt. Die letzten zwei Internodien der etiolierten Pflanzen waren meist wohl noch nicht ganz ausgewachsen, daher ihre Kürze.

Bei zahlreichen Pflanzen gewahrt man, daß sie sich nach dem Übertragen ins Dunkel dichotomisch verzweigen, wobei jedoch ein Zweig meist kürzer bleibt und bald sein Wachstum einstellt oder viel schwächer wächst als der andere.

Sowohl bei diesen im Dunkeln kultivierten Pflanzen, als auch bei den beleuchteten, in Glasdosen am Fenster wachsenden Pflanzen handelt es sich bei der Verzweigung um eine Endverzweigung (Leitgeb 1875, pag. 22). Die jungen Seitensprosse sind von Anfang an schwächer als der Hauptsproß, ihre Auszweigung findet unter einem spitzen, gegen den Scheitel des Hauptsprosses offenen Winkel statt. An ihrer Basis ist keine Scheide zu sehen, die auf ihren endogenen Ursprung schließen ließe, ihr Gewebe geht ganz gleichmäßig in das Gewebe des Tragsprosses über. Leitgeb (1875, pag. 24) betont, daß derartige Seitenzweige bei Lophocolea bidentata selten vorkommen, was wohl für die Verhältnisse, unter denen Lophocolea in der Natur wächst, gelten wird. Die Aste, welche in meinen Kulturen entstanden, waren nicht an der Ventralseite inseriert, sondern an dem Seitenrande des Tragsprosses. Ihr erstes Unterblättchen erschien ebenfalls deutlich zur Seite verschoben (Fig. 4), woraus zu folgern ist, daß die Dorsiventralitätsebene des Seitenzweiges eine andere ist als jene des Tragstämmchens. Um eine wirkliche Dichotomie handelt es sich hier also nicht. Bei Pflanzen, welche an einseitigem Licht wachsen, orientiert der Seitenzweig seine Dorsiventralitätsebene natürlich nach den eben herrschenden Beleuchtungsverhältnissen, meist also ebenso, wie der Hauptsproß.

Fig. 4. Endverzweigung eines etiolierten Stämmchens von Lophocolea bidentata. U_1 = erstes Unterblättchen des „Seitenzweiges“.

Lejeunia serpyllifolia, mit zahlreichen Sporogonanlagen, wurde am 27. März ins Dunkel gegeben. Am 5. April läßt sich ein schwacher Zuwachs beobachten. Die Pflanzen sind hyponastisch gekrümmt. Am 27. April sind die Pflanzen ganz unregelmäßig gekrümmt, von einer regelmäßigen Hyponastie ist jedoch nichts zu sehen, obzwar natürlich hyponastisch gekrümmte Stämmchen unter den verschiedenartig gekrümmten Individuen auch jetzt vorkommen. Unterdessen haben sich

auch die Kapseln samt ihren Stielen entwickelt, die Kapseln öffnen sich auch im Dunkeln. Auch sie zeigen keine geotropische Orientation, sie wachsen im Gegenteil in allen möglichen Richtungen, obzwar sie meist gerade sind.

Sowohl die Stämmchen als auch das Sporogon sind frei von Stärke. In den Rhizoiden, die ebenfalls nicht geotropisch reagieren, sind im Endteile zahlreiche Eläoplasten vorhanden. Bei Lophocolea enthalten die ebenfalls ageotropischen Rhizoiden in ihrem Ende meist 2—3 Eläoplasten (seltener 1—4). Die ganze Pflanze enthält auch sonst keine leicht beweglichen, spezifisch schwereren Körperchen.

Weitere Versuche wurden mit Aneura pinguis angestellt. Die üppigen bandförmigen Thalli dieser im März 1904 bei Neu-Paka (Nordostböhmen) gesammelten Art waren mit ziemlich vielen, jedoch noch im Kelch verborgenen Sporogonanlagen versehen. Zahlreiche Thalli wurden am 27. März 1904 ins Dunkel an feuchten Sand horizontal gelegt (Temperatur 12—16° C.). Schon nach 48 Stunden sind ihre etwa 1 mm langen Endteile scharf orthotrop aufwärts gerichtet, wobei noch kein Anzeichen einer Verschmälerung des Thallus festzustellen ist. Hierauf wächst der Thallus, sich schnell verschmälernd, steil schräg aufwärts (nach weiteren 4 Tagen beträgt der Zuwachs schon durchschnittlich 1,5 mm). Der ursprünglich 5—7 mm breite Thallus ist am 7. April ungefähr nur 1,5—2 mm breit, doch noch immer deutlich abgeflacht. Am 13. April beträgt der schmal bandförmige Zuwachs 11—20 mm, er ist hellgrün, enthält ziemlich viele Chlorophyllkörner und im Grundgewebe der jüngeren Teile zahlreiche und im unteren Teile der Zellen angehäufte Stärkekörner. Doch ist der etiolierte Thallus keineswegs gerade, vielmehr schwach wellenförmig gekrümmt. Es scheint, daß sich der Thallus zuweilen epinastisch krümmt, hierauf jedoch geotropisch aufgerichtet wird. Jedenfalls wächst er nie orthotrop aufwärts, sondern steil plagiotrop. Die sehr kurz bleibenden Rhizoide (sie erreichen in feuchter Luft kaum die Länge von 2 mm) sind wohl ageotropisch, sie wachsen in allen Richtungen vom Mutterkörper ab.

Die Pflanzen besassen, wie schon erwähnt wurde, im Kelch verborgene Sporogone, welche jedoch, nachdem die Pflanzen ins Institut gebracht wurden, wo sie einer Temperatur von 12—16° C. ausgesetzt wurden, bald zu wachsen begannen. Es wurden nun am 27. März 9 Uhr vormittags zwei Sporogone an einen um die vertikale Achse rotierenden Klinostaten (Umlaufszeit 10 Minuten) horizontal gelegt[1])

1) In allen Versuchen (auch in denen mit Pellia) wurden die Sporogone samt einem mindestens 1 cm langen Stück des Tragsprosses abgeschnitten oder mit dem ganzen Tragsproß in Verbindung gelassen.

und der Apparat dicht ans Fenster gestellt. In der nachfolgenden Tabelle ist ihre Länge[1]), sowie das Datum der Messung (vm. = vormittags, nm. = nachmittags, m. = mittags) angegeben.

	I. Sporogon	II. Sporogon	Krümmung
27. März 9 Uhr vm.	11	10	horizontal gelegt
29. „ 9 „ „	12	10,5	deutlich aufwärts (um 20—25°) gekrümmt
30. „ 9 „ „	12,5	11	Die Krümmung bei I 45°, bei II 30°
31. „ 9 „ „	13	11	„ „ „ I 50°, „ II 43°
1. April 6 „ nm.	15	12,5	„ „ „ I 85°, „ II 70°
2. „ 6 „ „	35	14	„ „ „ II 75°
3. „ 6 „ „	55	39	
4. „ 6 „ „	—	66	

Beim ersten Sporogon war am 2. April nur an der Basis des Kapselstieles, und zwar in dem im Kelche enthaltenen Teile, die ursprüngliche Krümmung erhalten. Sonst befand sich der Stiel im ganzen in horizontaler Lage; er war allerdings schraubig gewunden, wobei die basale Windung am größten war, die übrigen viel kleiner (Fig. 5 a). Dieses Sporogon wurde mikroskopisch untersucht, es enthielt keine Stärke. Das zweite Sporogon war am 2. März stark aufwärts gekrümmt; diese Krümmung ist in der Nacht vom 2. auf den 3. April fast völlig verloren gegangen. Der Kapselstiel ist schraubenförmig gekrümmt, im ganzen jedoch horizontal (Fig. 5 c). Von oben betrachtet zeigt er eine starke Krümmung nach rechts (Fig. 5 b). Die Kapselstiele waren immer rechtswindend. Sie zeigen außerdem eine starke, am Verlaufe der Zellreihen erkennbare Torsion.

Gleichzeitig (27. März) mit diesen zwei Sporogonen wurden zwei andere horizontal auf feuchten Sand gelegt und ins Dunkel gegeben. Sie zeigen zunächst eine langsame Streckung, der dann ebenso wie bei den vorigen Exemplaren eine sehr rasche definitive Verlängerung folgt, wie das aus der nachfolgenden Tabelle zu ersehen ist.

	I. Sporogon	II. Sporogon	Krümmung
27. März 9 Uhr vm. ursprüngliche Länge	12 mm	10 mm	horizontal gelegt
29. „ 6 „ nm. . . .	19 „	11 „	keine Aufwärtskrümmung
30. „ 9 „ vm. . . .	39 „	11,5 „	„ „
31. „ 9 „ „ . . .	45 „	12,5 „	„ „
2. April $8^3/_4$ Uhr vm. . .	—	15,5 „	„ „
2. „ 12 „ m. . .	—	16 „	„ „
2. „ 6 „ nm. . .	—	17 „	„ „
3. „ $8^3/_4$ „ vm. . .	—	32 „	„ „

1) In Millimetern, von der Basis des Kelches bis zum Scheitel der Kapsel.

Vor der raschen definitiven Streckung waren beide Sporogone gerade, sie verblieben in der ursprünglichen horizontalen Lage ohne eine Aufwärtskrümmung aufzuweisen. Sie behielten im ganzen diese Lage auch nach der Streckung, obzwar sie wieder schraubig gewunden erschienen.

Die Sporogone erweisen sich als stark positiv heliotropisch und führen schon kurz bevor die Kapseln aus dem Kelch herauskommen bei dauernd einseitiger Beleuchtung die entsprechenden Krümmungen prompt aus. Geht die rasche definitive Streckung am Tage vor sich, so erscheinen einige Stiele fast gerade, andere zeigen ganz schwache Windungen. Diese fallen viel stärker aus, wenn die Streckung in der Nacht erfolgt, wobei die Stiele auch unregelmäßige Krümmungen aufweisen können (Fig. 5 d).

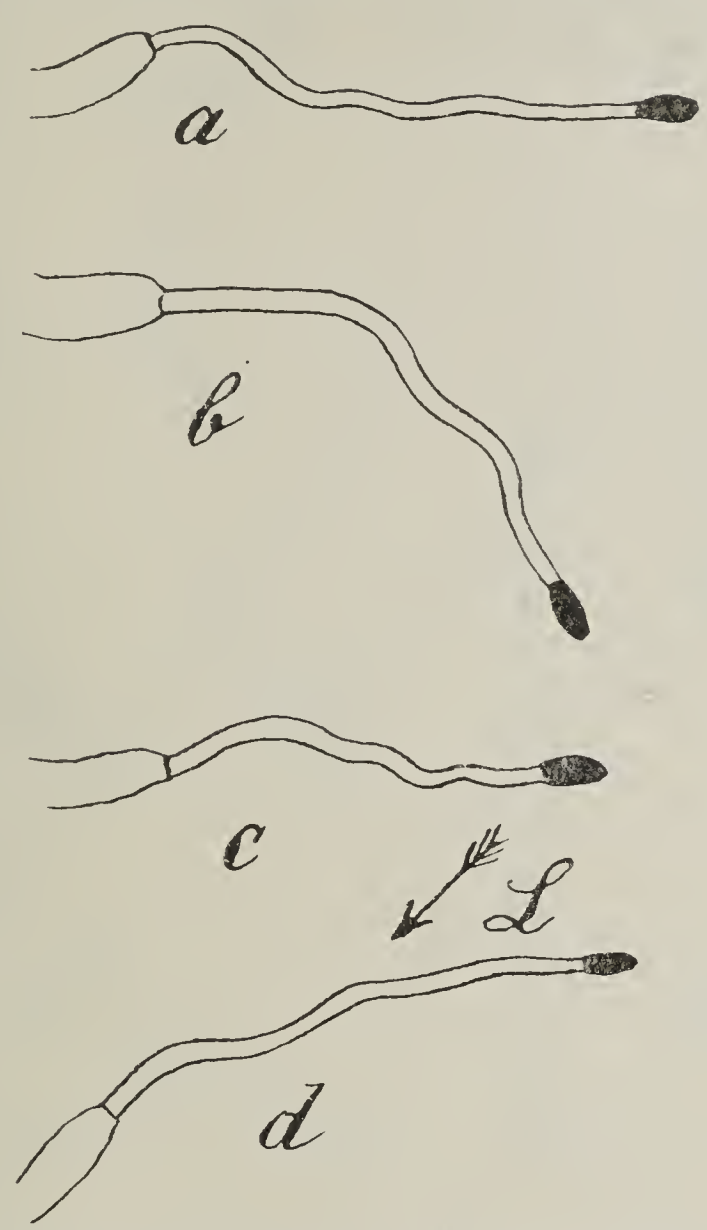

Fig. 5. Sporogone von Aneura pinguis. L = Richtung des stärksten Lichtes. Näheres im Text.

Die von mir mikroskopisch untersuchten Sporogone von Aneura besassen keine Stärke. Nur in den allerjüngsten, noch im Kelch ganz verborgenen Anlagen fand ich im Stiel eine sehr spärliche Stärkemenge. Dagegen besitzen die Thalli dieser Pflanze reichliche Stärke, welche in den jüngeren Teilen sehr gut unter dem Einfluß der Schwerkraft beweglich ist.

Zum Vergleiche mit Aneura pinguis wurde das Verhalten der Sporogone von Pellia calycina untersucht. Die in der kalten Abteilung meines Gewächshauses kultivierten Pflanzen entwickelten im Februar 1905 äußerst reichliche Sporogone, so daß ich zu zahlreichen Versuchen mit vorzüglichem Material versehen war.

Ich werde zunächst einige Versuche chronologisch anführen. Am 20. Februar wurden 9 Uhr vormittags Sporogone mit 4—7 mm langen Stielen ins Dunkle horizontal gelegt. Am 21. Februar 9 Uhr vormittags sind alle schwach (etwa um 15—25°) nach oben gekrümmt. Ihre Zuwächse betragen 1—2,5 mm. Am 22. Februar sind einige noch stärker

aufwärts gekrümmt, andere liegen ganz horizontal. Alle sind sehr schwach gewunden, von oben sieht man, daß der Endteil meist seitwärts gekrümmt ist. In Fig. 6 a und 6 b ist die Richtung und Form der Sporogone dargestellt. Ihre Länge betrug 1—2,6 mm. Am 23. Februar 9 Uhr vormittags erscheinen sie um 10—20 mm länger, ihre Aufwärtskrümmung hat nicht zugenommen, wohl jedoch die schraubige Windung und Torsion.

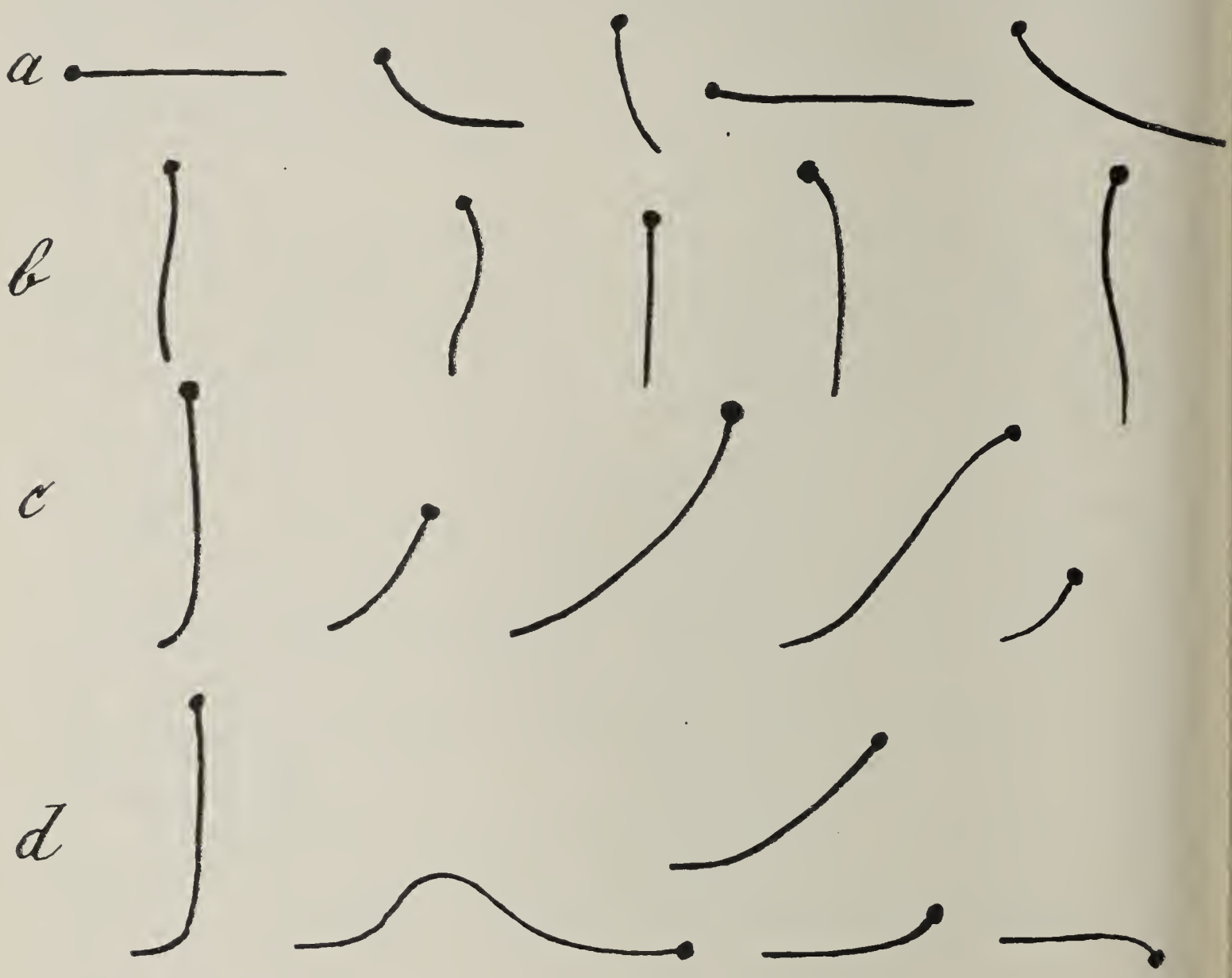

Fig. 6. Sporogone von Pellia calycina. Näheres im Text.

Es wurden dann, da bei den Sporogonen auf einen schwachen Geotropismus geschlossen werden konnte, die Kapselstiele mikroskopisch auf den Stärkegehalt untersucht. 4—7 mm lange Stiele enthalten in ihrer ganzen Länge und in allen Zellen reichliche Stärke, die jedoch in der Zelle meist diffus verteilt ist. Längere Stiele enthalten bloß in ihrem oberen, der Kapsel näher gelegenen Teile diffus verteilte Stärke. Einzelne Entwicklungsstadien enthalten bloß in der oberen Hälfte oder im oberen Drittel, Viertel, Fünftel Stärke, ausgewachsene Stiele enthalten keine Stärke mehr. Obzwar, wie gesagt, die Stärke

meist diffus in den Zellen verteilt war, ließ sich doch in einigen Zellen, besonders in den äußersten Rindenzellen (in der ersten unter der Epidermis gelegenen Zellschicht), eine Anhäufung der Stärkekörner im physikalisch unteren Teile der Zellen beobachten. Die Verhältnisse waren etwa die, wie sie L. Gius (1905) in der Stärkescheide s. str. der Blumenblätter von Clivia nobilis festgestellt hatte.

In den älteren Sporogonen sterben die zentral gelegenen Zellen

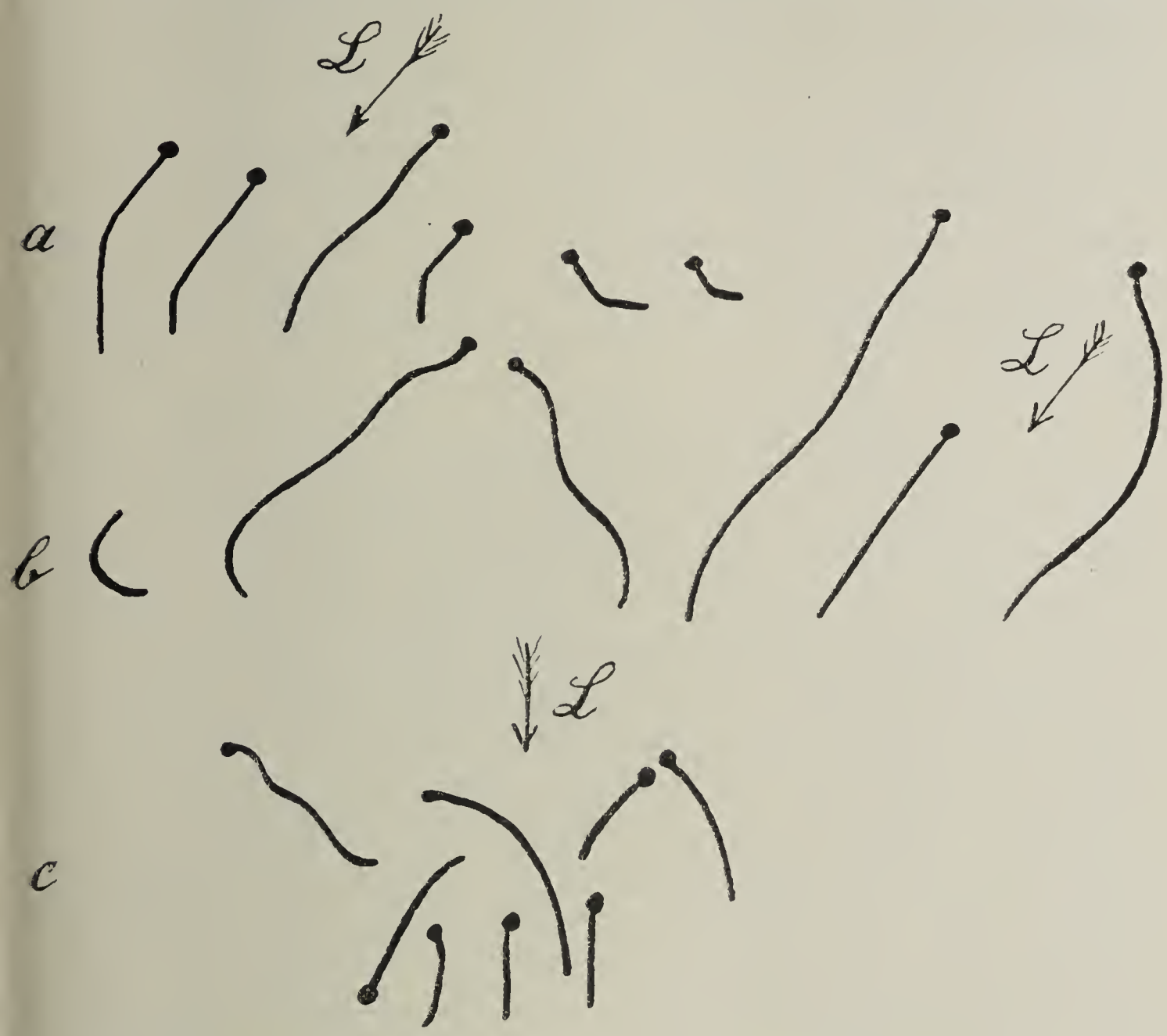

Fig. 7. Sporogone von Pellia calycina. L = Richtung des stärksten Lichtes. Näheres im Text.

ab, werden desorganisiert und bei der Torsion, wo die Sporogone bandartig abgeflacht werden, zusammengedrückt.

Dieser Versuch wurde wiederholt. Am 26. Februar wurden 10 Uhr vormittags 15—25 mm lange Sporogone ins Dunkel horizontal gelegt. Schon am 27. Februar $4^1/_2$ Uhr nachmittags sind alle aufwärts gekrümmt; am 28. Februar 9 Uhr vormittags erscheinen die meisten definitiv ausgewachsen, nur ein Sporogon ist ganz vertikal aufgerichtet, die übrigen sind schräg orientiert (Fig. 6 c). Gleichzeitig (27. Februar 9 Uhr vor-

mittags) wurden ähnliche Sporogone am Fenster einer dauernd einseitigen Lichtwirkung ausgesetzt. Um $4^1/_2$ Uhr nachmittags sind die meisten Sporogone streng positiv heliotropisch orientiert, zweie, die ursprünglich horizontal mit von der Lichtquelle abgewendeter Kapsel lagen, sind stark aufwärts gekrümmt (Fig. 7 a). Am 28. Februar 9 Uhr vormittags sind alle Sporogone streng positiv heliotropisch orientiert. Am 2. März sind sie schraubenförmig gewunden und, soweit sie ausgewachsen sind, unregelmäßig orientiert, so daß ihre ursprüngliche heliotropische Reaktion meist völlig verloren gegangen ist (Fig. 7 b), was besonders bei der Betrachtung von oben zu sehen ist (Fig. 7 c). Auch hier sind die Stiele rechts gewunden. Von den am 26. Februar ins Dunkel horizontal gelegten Sporogonen ist nur ein Exemplar völlig aufgerichtet, andere sind schräg aufwärts gekrümmt, andere horizontal oder sogar schwach abwärts gekrümmt; ein ausgewachsenes Exemplar ist schraubig gekrümmt und die Achse der Krümmung ist horizontal (Fig. 6 d).

Ich wollte mich weiter überzeugen, ob die Krümmungen, welche von den Sporogonen im Dunkeln ausgeführt werden, nicht vielleicht hydrotropisch sind. Es wurde auf den Boden einer Glasdose eine mit Wasser durchfeuchtete Torfplatte befestigt, auf diese dann Sporogone in horizontaler Lage angeheftet. Die Glasdose wurde dann umgekehrt auf eine Glasplatte im Dunkeln gelegt, so daß sich die Sporogone unter der Torfplatte befanden. Wenn es sich in den vorigen Versuchen um einen Hydrotropismus gehandelt hätte, so müßten die Sporogone jetzt abwärts gekrümmt sein. Der Versuch wurde am 28. Februar 10 Uhr vormittags angestellt. Am 28. Februar 4 Uhr nachmittags sind die meisten Sporogone gerade, einige schwach aufwärts (zur Torfplatte) gekrümmt. Am 1. März 9 Uhr vormittags sind einige Sporogone schwach aufwärts, andere schwach abwärts gekrümmt, einige aber ganz gerade. Um 4 Uhr nachmittags sind die meisten abwärts gekrümmt, einer gerade. Von oben betrachtet zeigen sie auch seitliche Krümmungen (Fig. 8 a, b). Am 2. März 9 Uhr vormittags sind alle aufwärts gekrümmt, soweit es ihnen natürlich die Torfplatte erlaubt hat. Doch sind sie auch seitwärts gekrümmt, die ausgewachsenen sind schraubig gewunden.

Dieser Versuch wurde noch einmal wiederholt, wobei a) wie im vorigen Versuche die Sporogone in horizontaler Lage unter einer Torfplatte horizontal angeheftet wurden, b) auf eine am Boden der Glasdose befindliche Torfplatte gelegt wurden, c) vertikal neben einer vertikal gestellten Torfplatte ($^1/_2$ cm von dieser entfernt), mit der Kapsel nach oben orientiert, gestellt wurden. Die Sporogone selbst waren ver-

schieden lang, der Versuch wurde im Dunkeln am 2. März 10 Uhr vormittags angestellt. Der Versuch a ergab ähnliche Resultate, wie der im vorigen Absatz beschriebene. Doch wurde eine Abwärtskrümmung nicht beobachtet. Im Versuche b wuchsen die Sporogone anfangs im ganzen vertikal aufwärts, am 3. März 9 Uhr vormittags waren unregelmäßige Krümmungen in verschiedenen Richtungen beobachtet, besonders ließ sich keine Orientierung zur feuchten Torfplatte feststellen (Fig. 8 c). Dasselbe war am 4. März 9 Uhr vormittags zu beobachten. Am 5. März 9 Uhr vormittags sind die Kapselstiele

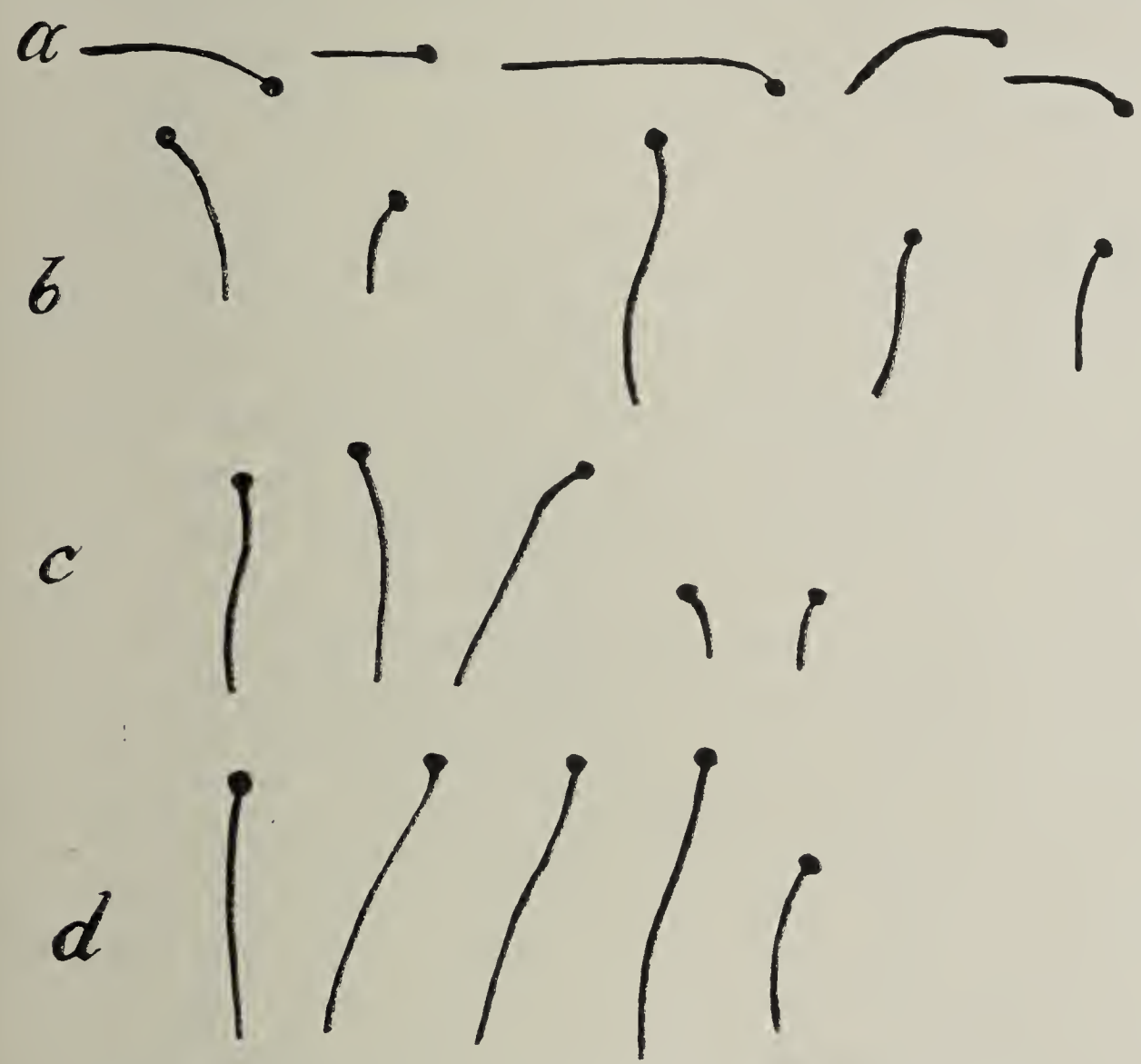

Fig. 8. Sporogone von Pellia calycina. Näheres im Text.

schraubig gekrümmt, ihr Endteil ist meist von der Torfplatte weg gekrümmt (Fig. 8 d). Im Versuche c war schon am 2. März 3 Uhr nachmittags eine schwache Aufwärtskrümmung, jedoch in Kombination mit Seitenkrümmungen zu beobachten. Am 3. März 9 Uhr vormittags waren alle Sporogone etwa um 45° nach oben gekrümmt; während der nachfolgenden 24 Stunden hat ihre Krümmung zugenommen, doch sind dann auch ganz unregelmäßig gekrümmte Sporogone zu sehen, was am 5. März 9 Uhr vormittags noch auffallender ist.

Auch heuer (1906) bildeten die im kalten Gewächshause meines Institutes kultivierten Pflanzen von Pellia calycina Sporogone, so daß ich einige Versuche nochmals anstellen konnte. Die Sporogone erwiesen sich wiederum als sehr gut heliotropisch reizbar. Sie führen sehr leicht Überkrümmungen aus. Und zwar reagierten noch Pflanzen, die schon 60—70 % ihrer definitiven Länge erreicht haben und welche im Dunkeln keine geotropische Reaktion mehr ausführen. Die definitiv ausgewachsenen Kapselstiele waren bis 76 mm lang.

Ich habe einige Versuche angestellt, um zu erfahren, ob die Kapseln selbst für die heliotropische Reaktion irgend eine Bedeutung haben. Es hat sich gezeigt, daß dies nicht der Fall ist.

Ein Topf mit einer Kultur von Pellia calycina, welche zahlreiche 5—48 mm lange Sporogone besaß, wurde am 27. Februar 3 Uhr nachmittags aus dem kalten Gewächshause in eine Temperatur von 14—16° C. gebracht und ans Fenster gestellt. Am 28. Februar 9 Uhr vormittags sind alle Sporogone, außer den gänzlich ausgewachsenen, positiv heliotropisch gekrümmt. Der Mittelpunkt der Krümmung ist immer wenigstens einige Millimeter von der Kapselbasis entfernt. Es wurde nun zahlreichen Sporogonen entweder nur die Kapsel oder diese und ein 1—5 mm langes Stück der Seta entfernt. Den 7 mm langen Sporogonen wurde nur 1 mm, den längeren mehr von der Seta genommen. Es wurden nur 7—30 mm lange Sporogone operiert, um Gewißheit zu haben, daß die Pflanzen noch wachstums- und reaktionsfähig sind. Um $9^1/_2$ Uhr wurde der Topf um 180° um seine Längsachse gedreht, so daß die früher positiv heliotropisch gekrümmten Sporogone jetzt von der Lichtquelle abgewendet erscheinen. Um $11^1/_2$ Uhr sind die intakten ebenso wie die meisten operierten Sporogone genau positiv heliotropisch gekrümmt, von den operierten 9—12 mm langen Sporogonen, denen 2—3 mm von der Seta abgeschnitten wurden, sind einige positiv heliotropisch gekrümmt, andere wenigstens vertikal aufgerichtet. Es ließ sich feststellen, daß im ganzen die Krümmung bei den dekapitierten Sporogonen kaum merklich langsamer erfolgt als bei den intakten. Die ursprüngliche Krümmung ist ganz verschwunden. Am selben Tage um $2^1/_2$ Uhr nachmittags sind alle Sporogone entweder genau positiv heliotropisch gekrümmt oder die jüngeren zeigen eine Überkrümmung, so daß ihre Endteile sogar in horizontaler Lage sich befinden. Es wurden nun intakten und dekapitierten Sporogonen 3—6 mm lange Stanniolkäppchen aufgesetzt, der Topf ($2^3/_4$ Uhr nachmittags) wieder um 180° gedreht, so daß die Pflanzen von neuem heliotropisch gereizt wurden. Um $3^1/_2$ Uhr nachmittags sind alle noch wachsenden Sporo-

gone (es wurden 8—26 mm lange Sporogone zu dem Versuche verwendet) genau positiv heliotropisch gekrümmt. Einige 10—20 mm lange Sporogone wurden isoliert, mit 5—8 mm langen Stanniolkäppchen versehen und vertikal aufgerichtet. Es hat sich gezeigt, daß sich die Kapselstiele noch krümmen können, wenn ungefähr zwei Drittel der reagierenden Zone dem Lichteinfluß entzogen sind, allerdings wird da die Reaktion schon erheblich verlangsamt. Eine Verdunkelung der Kapsel sowie von 1—3 mm des oberen Teiles der Seta (bei 8—26 mm langen Kapselstielen) hatten keinen nennenswerten Einfluß auf die heliotropische Reaktion. Ebenso die Entfernung der Kapsel sowie des obersten Teiles der Seta, welcher für gewöhnlich an der Reaktion selbst nicht teilnimmt. Wenn hier durch die Dekapitation ein Wundshock erzeugt wird, so wird er wohl von sehr kurzer Dauer und sehr geringer Intensität sein.

Überblickt man die Resultate der mit Pellia calycina ausgeführten Versuche so muß man die Sporogone zunächst für stark positiv heliotropisch erklären. Sie vermögen ja schon in $7\,^1/_2$ Stunden die heliotropische Gleichgewichtslage vollkommen einzunehmen. Aber sie verlieren offenbar die heliotropische Orientierungsfähigkeit in der zweiten Hälfte ihrer definitiven Streckung, so daß stark gestreckte Sporogone ihre ursprünglich erreichte strenge Orientierung meist wieder ganz einbüßen.

Im Dunkeln zeigen die Sporogone meist eine Krümmung nach oben, doch ist zu betonen, daß nicht einmal ganz junge horizontal gelegte Sporogone die Vertikale erreichen, d. h. die Reaktion bleibt immer recht unvollkommen. Wie der Heliotropismus, geht auch die Fähigkeit zur Aufwärtskrümmung während der definitiven Streckung den Sporogonen verloren. Dabei führen die Sporogone autonome Nutationskrümmungen aus, welche schließlich mit einer schraubigen Windung verbunden sind. Jene Nutationen sind zunächst ganz unregelmäßig, so daß eine Aufwärtskrümmung durch eine Abwärtskrümmung abgelöst werden kann. Erst während der schnellen definitiven Streckung wird sie regelmäßiger und führt zu einer schraubigen Krümmung, welche jedoch auch nicht ganz regelmäßig ausgeführt wird.

Die Versuche, ob es sich bei der Aufwärtskrümmung um eine hydrotropische Reaktion handelt, haben ergeben, daß bei der Orientierung der Sporogone einer ungleichen Verteilung der Wasserdämpfe in der Atmosphäre keine nennenswerte Bedeutung zukommt. Wenn sich Sporogone von der feuchten Torfplatte wegkrümmen, so kann es sich um zufällig eben in dieser Richtung orientierte spontane Nutationen

handeln. Wenn die Sporogone in allen Richtungen nutieren können, so wäre es doch merkwürdig, wenn sie sich einmal auch von einem feuchten Gegenstande nicht wegkrümmen würden.

Wir kommen also zum Resultate, daß die Sporogone von Pellia calycina vor der definitiven Streckung stark positiv heliotropisch und nur schwach geotropisch sind. Jedoch nicht in dem Sinne, daß sie die heliotropische Krümmung schnell, die geotropische langsam ausführen würden. Das Merkwürdige ist, daß ihre geotropische Orientierung nie vollkommen ausgeführt wird, daß sie immer unvollständig und ungenau bleibt, auch wenn zum heliotropischen und geotropischen Versuche ungefähr gleich schnell wachsende Sporogone verwendet werden. Es ist weiter wohl einzusehen, daß es sich auch nicht um plagiotrope Organe handeln kann. Denn die Sporogone besitzen keine gesetzmäßige Ruhelage (in bezug auf die Lotrichtung). Sie sind physiologisch radiär, die ausgewachsene Seta erscheint jedoch von zwei Seiten abgeflacht. Man könnte den Sachverhalt so ausdrücken, daß der Geotropismus der Sporogone von Pellia calycina rudimentär ausgebildet ist.

Der Thallus von Pellia calycina wächst im Dunkeln sehr gut. Die schwachen, jedoch nie radiären etiolierten Thalli wachsen steil schräg aufwärts, wobei sie ebenso wie die etiolierten Thalli von Aneura pinguis wellenförmig verbogen erscheinen. Jedenfalls sind die Thalli stark geotropisch und führen sehr prompt die entsprechenden Krümmungen aus. Sie enthalten im Grundgewebe unter dem Scheitel reichliche leicht bewegliche Stärke.

In diesem Winter habe ich Gelegenheit gehabt, auch die Sporogone von Pellia epiphylla auf ihre Wachstumsrichtungen zu untersuchen. Die Pflanzen, welche im Oktober 1905 aus dem Freien ins kalte Gewächshaus gebracht wurden, zeigten im Winter reichliche Sporogonanlagen. Am 14. Februar 1906 waren noch alle im Kelch (der hier kürzer als bei Pellia calycina und Aneura pinguis ist) verborgen. Sie wurden in eine Temperatur von 12—15° C. überbracht, wo sie bald ein Wachstum zeigten.

Da mir reichliches Material zur Verfügung stand, so konnte ich verschiedene Versuche mehrmals anstellen. Hier will ich nur einige in extenso anführen, um die Wachstumsperiode zu demonstrieren; die übrigen sollen nur summarisch besprochen werden.

Zunächst wurden Sporogone (samt einem 1 cm langen Thallusstück) horizontal 1. auf den Klinostaten, 2. ins Dunkle, 3. in einseitig auffallendes Licht gelegt. Soweit die Sporogone ein deutliches Wachstum aufwiesen, zeigten sie am Klinostaten eine rasche Aufwärtskrümmung,

die etwa in 29 Stunden vollbracht erschien; im Dunkeln ging die Aufwärtskrümmung langsamer vor sich, es dauerte meist zwei bis drei Tage, bevor die Sporogone die Vertikale erreichten. Mit der größten Geschwindigkeit geht die Aufwärtskrümmung etwa im ersten Viertel der definitiven Streckung des Kapselstieles vor sich. Im Vergleiche mit den Sporogonen von Pellia calycina erreichen jene von P. epiphylla meist sehr regelmäßig die Vertikale, und wenn sie früh horizontal gelegt wurden, so können sie in dieser Lage sogar mehrere Tage verbleiben. Sobald das schnelle Wachstum der Streckungsperiode eintritt, geht jedoch diese Stellung sowohl am Klinostaten (mit vertikaler Achse und einseitiger Beleuchtung) als auch im Dunkeln verloren; es tritt meist zunächst eine ganz unregelmäßige Krümmung auf, die sogar zur Abwärtskrümmung der Seta führen kann, schließlich jedoch in eine schraubige (rechts gewundene), mit einer starken Torsion verbundene Krümmung übergeht.

Die Sporogone sind also bloß in der ersten Hälfte ihrer Streckungsperiode geotropisch und heliotropisch. Als heliotropisch erweisen sie sich jedoch noch zu einer Zeit, wo sie nicht mehr geotropisch reagierten. Es wurden Sporogone, die 7 Tage im Dunkeln kultiviert wurden, an einseitiges Licht (ans Fenster) gebracht. Dieselben waren 10, 12, 14, 18, 20, 24 mm lang. Die zwei ersten Sporogone waren vertikal aufgerichtet, die übrigen waren unregelmäßig gekrümmt. Während der Zeit von 9 Uhr vormittags bis $4\frac{1}{2}$ Uhr nachmittags führten alle Sporogone deutliche heliotropische Krümmungen aus. Man kann also sicher daraus folgern, daß die heliotropische Reaktionsfähigkeit in den Sporogonen von Pellia epiphylla die geotropische überdauert.

Schließlich wird aber auch die heliotropische Krümmung durch unregelmäßige Nutationen ersetzt, doch bleibt die ursprüngliche Orientation nicht selten auch an ganz ausgewachsenen Sporogonen erhalten.

In den nachfolgenden Tabellen sind Resultate von Wachstumsmessungen an je zwei Sporogonen mit der Angabe ihrer Krümmungen (d. h. ihrer Ablenkungen von der Horizontalen) zusammengestellt.

A. Am Klinostaten mit vertikaler Achse, $\frac{1}{2}$ m vom Fenster entfernt. Die Sporogone wurden am 15. Februar 1906 horizontal gelegt. In der zweiten und vierten Kolonne ist ihre Länge im Millimetern, in der dritten ihre Ablenkung von der Horizontalen angegeben.

Datum	1. Sporogon		2. Sporogon	
	Länge	Krümmung	Länge	Krümmung
15. Febr. 11 Uhr vorm. . .	6	horizontal	4	horizontal gelegt
16. „ 10 „ „ . .	11,5	80°	6	15°
16. „ 4 „ nachm. . .	12,4	95°	6,5	45°
17. „ 9½ „ vorm. . .	22	95°	7	50°
17. „ 3¼ „ nachm. . .	23	unregelmäßig	7,5	65°
18. „ 9½ „ vorm. . .	29	„	8	72°
19. „ 9½ „ „ . . .	31	„	8,5	85°
20. „ 10½ „ „ . . .	31	„	13	95°
21. „ 9½ „ „ . . .	—	—	21	unregelmäßig
22. „ 9½ „ „ . . .	—	—	22	„
23. „ 9½ „ „ . . .	—	—	22	„

B. Im Dunkeln, sonst wie in A.

Datum	1. Sporogon		2. Sporogon	
	Länge	Krümmung	Länge	Krümmung
15. Febr. 11 Uhr vorm. . .	6	—	6	—
16. „ 10 „ „ . .	7	30°	6,5	15°
16. „ 4¼ „ nachm. . .	7,5	45°	7	20°
17. „ 9½ „ vorm. . .	8	50°	7	25°
17. „ 3¼ „ nachm. . .	8,5	50°	7	25°
18. „ 9½ „ vorm. . .	9	75°	7,5	30°
19. „ 9½ „ „ . .	10	100°	9	60°
20. „ 9½ „ „ . .	15	unregelmäßig	12	90°
21. „ 9½ „ „ . .	18	„	15	unregelmäßig
21. „ 5¼ „ nachm. . .	25	„	22	„
22. „ 9¼ „ vorm. . .	25	„	22	„

C. Am einseitigen Licht. Die Pflanzen befanden sich am Fenster in bedeckten Glasdosen. Die Sporogone wurden horizontal senkrecht zum Fenster, mit der Kapsel der Lichtquelle zugekehrt gelegt. Das stärkste diffuse Licht fiel auf dieselben etwa unter einem Winkel von 45°.

Datum	1. Sporogon		2. Sporogon	
	Länge	Krümmung	Länge	Krümmung
18. Febr. 9½ Uhr vorm. . .	8	—	7	—
19. „ 9½ „ „ . .	9	20°	8	25°
20. „ 10½ „ „ . .	10	45°	9,5	35°
21. „ 9½ „ „ . .	28	45°	27	45°
22. „ 9½ „ „ . .	32	unregelmäßig	30	unregelmäßig
24. „ 9½ „ „ . .	39	„	35	„
25. „ 10 „ „ . .	39	„	35	„

Auch junge Sporogone, denen die Kapsel abgeschnitten wurde, können nachher eine ganz bedeutende Streckung erfahren. In meinen Versuchen erreichten dieselben die definitive Länge von 23—27 mm.

Auch können Kapselstiele, denen die Kapseln abgeschnitten wurden, gut heliotropisch reagieren, obzwar bei ihnen häufiger als sonst starke unregelmäßige Nutationen auftreten.

Es schien mir weiter, daß die Sporogone am Licht eine größere definitive Länge erreichen als im Dunkeln. Am Licht beträgt dieselbe nämlich bei den meisten Sporogonen mehr als 30 mm (bis 49 mm); im Dunkeln beträgt die Länge der Sporogone meist weniger als 30 mm, ja bei zahlreichen Individuen sogar weniger als 20 mm. Ich habe einige Sporogone mit schon aufgesprungenen Kapseln beobachtet, deren Stiele nur 15—16 mm lang waren. Junge (bis etwa 7 mm lange) Kapselstiele besitzen reichliche Stärke in ihren Zellen, welche sich in der zweiten, dritten und vierten Zellschicht (von außen gezählt) als Statolithenstärke präsentiert, denn sie häuft sich zum größten Teile in den physikalisch unteren Partien der Zellen an. Doch sammeln sich in den meisten Zellen nicht alle Stärkekörner unter dem Einfluß der Schwerkraftwirkung zu einem Haufen an, die kleineren können diffus in der Zelle verteilt bleiben. Später nimmt die Stärkemenge in den unteren Teilen der Seta ab, in den oberen bleibt sie zunächst unverändert. 10—12 mm lange Stiele sind im unteren Drittel hohl; die zentralen Zellen werden nämlich desorganisiert, es entsteht eine von wässeriger Flüssigkeit und Gasblasen eingenommene zentrale Höhlung. Es bleiben nur die äußersten vier Zellschichten (sehr selten noch hie und da die fünfte) intakt. Die zweite und dritte Zellschicht enthält reichliche, sehr schön bewegliche Stärke, von diffusen Stärkekörnern ist sehr wenig vorhanden. Die oberen zwei Drittel der Seta sind noch solid, enthalten in ihrer zweiten, dritten und vierten Zellschicht bewegliche, aber auch diffus verteilte Stärkekörner. 15—18 mm lange Stiele sind etwa in den unteren zwei Dritteln hohl. Dieser Teil enthält auch fast keine Statolithenstärke mehr, im oberen Drittel ist die Stärke meist diffus verteilt. Die Stärkekörner sind meist kleiner als in jüngeren Sporogonen. Sie werden wohl während der Streckung der Seta aufgelöst, was jedoch recht unregelmäßig vor sich geht. Zwischen fast stärkefreien Zellen können stark mit Stärke beladene verteilt erscheinen. 20—25 mm lange Stiele waren schon ganz hohl, enthielten entweder keine oder nur kleinkörnige, diffus verteilte Stärke. Dennoch können auch da vereinzelte Zellen mit ziemlich reichlicher Stärke vorhanden sein, ihre Stärkekörner sind jedoch unregelmäßig im Zelllumen verteilt. Ausgewachsene Sporogone enthalten keine Stärke mehr. Die Auflösung der Stärkekörner geht während der Streckung vor sich, welcher Vorgang, wie wir gesehen haben, schnell verläuft.

Das Wachstum der Sporogone von Pellia epiphylla hat schon Askenasy (1874) untersucht. Leider ist das Resultat seiner Untersuchungen, soweit mir bekannt, nicht in extenso publiziert worden. Er hat richtig beobachtet, daß das Wachstum der Sporogone in zwei Perioden zerfällt; während der ersten finden die Zellteilungen sowie die inneren Differenzierungen (samt der Sporen- und Elaterenbildung) statt. Der Kapselstiel erreicht in dieser Zeit nur die Länge von 1—2 mm. Hierauf folgt die Streckungsperiode, innerhalb deren der Fruchtstiel binnen 3—4 Tagen eine Länge bis zu 80 mm erreicht. „Gleichzeitig folgt durch stärkeres tangentiales Wachstum der äußeren Zellen die Bildung einer zentralen Lücke, später eine (wie bei allen Jungermannien) konstant rechts gerichtete Torsion des Stiels."

Askenasy hat auch die Auflösung und das Verschwinden der Stärke während der Streckung beobachtet. Auch wurde das Vorhandensein einer großen Wachstumsperiode festgestellt. „Lichtabwesenheit steigert die Länge der Fruchtstiele, welche für das Licht überaus empfindlich sind, so daß schon nach einer halben Stunde bei einseitiger Beleuchtung positive Krümmungen zu beobachten sind."

In meinen Versuchen erreichten die Kapselstiele maximal die Länge von 49 mm. Ihre heliotropische Reaktionsfähigkeit war wahrscheinlich nicht so groß, wie bei jenen Pflanzen, mit welchen Askenasy gearbeitet hat. In speziellen Versuchen wurde bei 10—12 mm langen Sporogonen, die vertikal gestellt und einseitig beleuchtet wurden, nach einer halben Stunde erst der Anfang einer positiven Krümmung beobachtet. Diese Versuche wurden bei einer Temperatur von 12—15° C. angestellt. Es scheint, daß die relativ niedrige Temperatur an der schwächeren Reaktionsfähigkeit meiner Pflanzen schuld ist. Die Versuche wurden im Institut ausgeführt, wo jedenfalls die Luft verunreinigt war. Es wurden daher analoge Versuche wie im Institut auch im Gewächshause ausgeführt. Die Krümmungen gingen hier ungefähr in derselben Weise wie im Institute vor sich, doch waren sie schneller. Die Temperatur betrug bei diesen Versuchen 21—23° C. An den kürzeren, 8—13 mm langen Sporogonen, welche heliotropisch gekrümmt waren, beobachtete ich da häufig, daß der Endteil des Kapselstieles (in der Länge von 2—4 mm) geotropisch aufwärts gerichtet war. Es erweisen sich also die Sporogone als ziemlich stark geotropisch.

Askenasy führt die Entstehung der zentralen, in sich streckenden Stielen auftretenden Lücke auf ein stärkeres tangentiales Wachstum der äußeren Zellen zurück, so daß dieselbe schizogen entstanden wäre.

Ich habe jedoch ganz sicher eine Desorganisation der zentralen Zellen beobachtet, so daß die Lücke unzweifelhaft lysigen entsteht.

Wenn in meinen Versuchen die Sporogone im Dunkeln nicht länger wurden als am Licht, sondern im Gegenteil kürzer, so kann das auf einem Zufall beruhen. Doch ist es auch möglich, daß Askenasy mit einer anderen Rasse gearbeitet hat als ich. Mit diesem Umstande wird man heutzutage wohl zu rechnen haben.

Wie schon hervorgehoben wurde, wachsen die Thalli von Pellia epiphylla im Dunkeln nicht. Dies Resultat wurde schon im Jahre 1904 erhalten, wo aus dem Freien gebrachte Thalli Ende Juni ins Dunkel auf feuchten Sand in Glasdosen gelegt wurden, die mit 35 cm hoher Glasglocke bedeckt waren. Da dieselbe nicht hermetisch die innere Atmosphäre verschloß, so ist anzunehmen, daß sich die Pflanzen in einer nicht ganz mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre befanden. Die Pflanzen zeigten keine Zuwächse und auch keine geotropische Reaktion. Sie verblieben im Dunkeln bis Ende Oktober 1904, also im ganzen vier Monate. Sie erschienen da noch immer grün und turgeszent, nur ihr ältester Teil war bräunlich und abgestorben. Diese Pflanzen wurden nicht auf ihr weiteres Verhalten am Licht untersucht. Andere, bei Adler-Kosteletz in Böhmen Ende Juli 1905 gesammelte Pflanzen wurden am 16. Sept. 1905 auf feuchten Sand in bedeckte Glasschalen gelegt und ins Dunkel gestellt. Sie zeigten kein Wachstum und auch keine geotropische Reaktion. Am 2. Jan. 1906, also nach $3^1/_2$ Monaten, waren einige Pflanzen in ihrem größten Teile gebräunt und abgestorben, die meisten erschienen jedoch ganz gesund, grün und turgeszent. Diese wurden ans Licht gegeben. Sie begannen nach etwa 10 Tagen zu wachsen und heliotropisch zu reagieren. Es muß daher das Licht eine Zeitlang auf die Sprosse wirken, ehe das Wachstum wieder ausgelöst wird. Am 27. Febr. betrugen die Zuwächse 6—7 mm.

Die auffallende Erscheinung, daß der vegetative Thallus von Pellia epiphylla im Dunkeln nicht wächst, steht nicht vereinzelt da. Denn es wirkt keineswegs die Abwesenheit des Lichtes allgemein als wachstumsfördernder Faktor. Und in dem von Wiesner (1897) entdeckten Fall der assimilierenden dorsiventralen Wurzeln von Taeniophyllum Zollingeri haben wir ein Analogon mit dem Thallus von Pellia epiphylla. Denn die erwähnten Wurzeln wachsen im Dunkeln überhaupt nicht. Wenn die Sporogone von P. epiphylla im Dunkeln wachsen, so ist das ein Beweis, daß derselbe Faktor in verschiedenen Organen einer Pflanze einen ganz verschiedenen Erfolg haben kann. Wo das Licht in den Lebensvorgängen der vegetativen Sprosse von P. epiphylla eingreift, wenn

es das Wachstum auslöst, wissen wir nicht. Die Untersuchung dieser Frage wird ein dankbares Objekt für weitere Forschungen sein. Ebenso die Frage, ob sich das Licht durch andere Faktoren ersetzen ließe.

Weder in der Natur noch in meinen Versuchen wirkte das Licht auf die Pflanzen kontinuierlich, vielmehr wurde die Beleuchtung durch die Nacht (wenn auch nicht gänzlich) unterbrochen. Es ist daraus zu ersehen, daß auch eine intermittierende Lichtwirkung das Wachstum der Sprosse von P. epiphylla im Gang erhalten kann. Es wäre sehr wichtig, festzustellen, welche minimale Länge die Beleuchtungsintervalle haben können, wenn noch das Wachtum vor sich gehen soll. Auch der Einfluß der Lichtstrahlen von verschiedener Brechbarkeit wäre zu untersuchen.

II.

Wir haben im vorstehenden Lebermoose kennen gelernt, welche sich im Dunkeln als absolut ageotropisch erwiesen haben. Ebenso verhält sich auch das Sporogon von Aneura pinguis. Es fragt sich, ob sich diese Pflanzen resp. Pflanzenteile wirklich immer, also auch am Licht, oder wenn sie der Einwirkung einer stärkeren Beschleunigungskraft ausgesetzt wären, als absolut ageotropisch zeigen würden.

Ich habe eingehender das Verhalten von Lophocolea bidentata am Licht untersucht. Soweit die Pflanzen einem genügend starken einseitigen Licht ausgesetzt sind, erscheinen die Stämmchen transversal heliotropisch. Sie verhalten sich so, wie wenn sie gar nicht geotropisch wären. Das darf uns aber nicht bestechen. Auch Fegatella conica reagiert bei genügend starker einseitiger Beleuchtung sehr prompt transversal heliotropisch, und doch zeigt ein einfacher Versuch, daß sie im Dunkeln ausgezeichnet geotropisch zu reagieren vermag. Ebenso wie bei Fegatella am Licht der Geotropismus scheinbar in Hintergrund tritt, könnte es auch umgekehrt sein und bei gewissen Pflanzen der Geotropismus sich nur am Licht zeigen, im Finstern könnte er unterdrückt sein. Wir haben jedoch für Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia alsolut keinen Grund zu einer solchen Annahme. Wenn die Pflanzen weder am Licht noch im Dunkeln irgend eine geotropische Reaktion auszuführen imstande sind, so kann man dieselben getrost als ageotropisch bezeichnen. Den Einfluß von größeren Beschleunigungskräften habe ich nicht untersucht. Dagegen habe ich es versucht, indirekt durch Versuche am Licht zu erfahren, ob die Pflauzen geotropisch sind oder nicht.

Dies scheint mir so möglich zu sein, daß man einige Pflanzen schräg von oben, andere ungefähr gleich gestaltete von unten be-

leuchtet. Man vergleicht dann die Geschwindigkeit der Reaktion bei beiderlei Pflanzen und untersucht, ob sie nicht schneller vor sich geht, wenn sich die Pflanze aufwärts krümmen muß, als wenn dies abwärts geschehen soll. Ähnliche Versuche hat mit Marchantia schon Sachs (1882) ausgeführt.

Die Versuchsanstellung erhellt aus den Figuren 9 *a* und 9 *b*. Die von oben beleuchteten Pflanzen (Fig. 9 *a*) müssen sich, um die diaheliotropische Gleichgewichtslage zu erreichen, nach oben krümmen. Die von unten beleuchteten (Fig. 9 *b*) müssen sich abwärts krümmen. Von Pflanzen, welche in Glasdosen seit September 1905 in einem ungeheizten Zimmer am Fenster kultiviert wurden und üppig wuchsen, wobei sie sich transversal heliotropisch verhielten, wurden etwa 1 cm lange Stücke abgeschnitten und an Torfplatten, mit der Dorsalseite zum Substrat

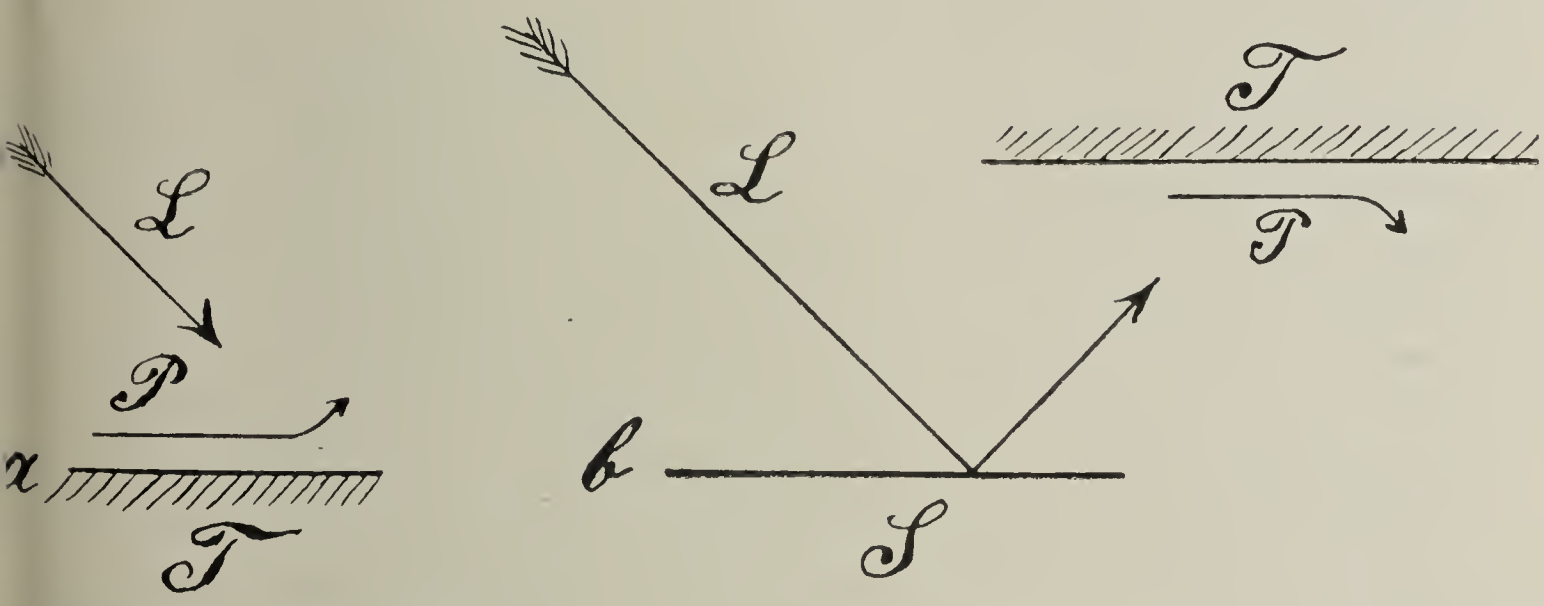

Fig. 9a u. b. Schema der Versuchsanwendung um die Reaktionen bei der Beleuchtung von oben (a) und unten (b) vergleichen zu können. T = Torfplatten, S = Spiegel, L = Richtung der stärksten Lichtstrahlen, P = Versuchspflanzen.

gekehrt, gelegt. Sie wurde einerseits normal von oben beleuchtet, andererseits wurde die Torfplatte umgekehrt und von unten beleuchtet. Beiderlei Sprosse waren mit der Spitze vom Licht abgekehrt. Die Reaktion verlief in beiden Fällen mit gleich großer Geschwindigkeit. Die von unten beleuchteten Pflanzen mußten sich abwärts krümmen (Fig. 9 *b*), um in die diaheliotropische Ruhelage zu gelangen, die von oben beleuchteten dagegen nach oben. Es könnte nun sein, daß die von unten beleuchteten Pflanzen, wenn Lophocolea plagiogeotropisch wäre, die Abwärtskrümmung langsamer ausführen würden als die von oben beleuchteten. Das habe ich nicht beobachtet. Allerdings ist ein negatives Resultat nicht entscheidend, viel wichtiger wäre ein positives. Das negative Resultat könnte nur besagen, daß am Licht die geotropische Reaktionsfähigkeit tatsächlich vollständig in Hintergrund tritt,

obzwar die Perzeptionsfähigkeit vorhanden ist. Wenn dem so wäre, so wäre zu erwarten, daß sie sich wenigstens im Dunkeln, wo doch die Pflanzen wachsen, äußern wird, was ebenfalls nicht der Fall ist. Man kann einfach sagen: unter keinen Umständen (auch im schwachen Licht nicht) erweisen sich die Pflanzen als geotropisch reaktionsfähig, wobei wir natürlich nur die Krümmungsreaktion im Auge haben; daß sie perzeptionsfähig sind, haben wir keinen konkreten Grund anzunehmen, und es ist dies auch höchst unwahrscheinlich.

Wir haben hier eine Pflanze, deren Stämmchen im Finstern völlig desorientiert ist. Sie wächst nicht ganz gerade, sondern verschiedenartig und unregelmäßig gekrümmt. Ein Autotropismus äußert sich nur anfangs in der für manche Fälle festgestellten Hyponastie, später verschwindet er wohl in der Streckungszone vollständig, da die etiolierten Pflanzen unregelmäßig gekrümmt erscheinen.

Anders verhält es sich mit Aneura pinguis. Der Thallus dieser Jungermanniazee erscheint im Dunkeln stark geotropisch, er verhält sich jedoch in genügend starkem Licht transversal heliotropisch. Daß er auch am Licht geotropisch ist, d. h. den Schwerkraftreiz perzipiert, erhellt daraus, daß er mit bedeutend veränderter Geschwindigkeit reagiert, wenn er von unten oder von oben beleuchtet wird, wo dieselbe Reaktion einmal im Sinne des positiven Geotropismus, das andere Mal im entgegengesetzten Sinne ausgeführt werden soll.

Das Sporogon reagiert im Dunkeln gar nicht geotropisch, nicht einmal so schwach, wie das für Pellia calycina bewiesen wurde. Wurden jedoch Sporogone am Klinostaten mit vertikaler Drehungsachse horizontal gelegt, so richteten sich dieselben auf. Da die Sporogone einer Beleuchtung von fortwährend sich verändernder Richtung ausgesetzt wurden, so scheint es, daß es sich bei der Aufrichtung der Sporogone von Aneura am Klinostaten um eine heliotropische Reaktion nicht handeln kann. Aber man muß in Erwägung ziehen, daß bei der gewöhnlichen Versuchsanstellung mit einem Klinostaten mit vertikaler Drehungsachse, wo der Apparat in der Nähe eines Fensters aufgestellt ist, die Richtung des stärksten diffusen Lichtes schräg zur vertikalen Achse des Klinostaten orientiert ist. Und wenn dann ein orthotropes Organ mit der Drehungsachse nicht parallel ist, so kann sehr gut eine heliotropische Orientierungskrümmung ausgelöst werden. Ich habe mich mit dieser Frage im Jahre 1903 und 1904 eingehend beschäftigt und habe unter Heranziehung von analogen geotropischen Versuchen in meiner vorläufigen Mitteilung über die Induktion der Dorsiventralität

bei den Moosen die Resultate meiner Untersuchungen in nachfolgenden Worten[1]) zusammengefaßt:

„Die Versuche, welche ich mit Moosen am Klinostaten ausgeführt habe, sind auch in mancher Hinsicht für die Frage nach der Bedeutung des Klinostaten interessant, sowie nach der intermittierenden Reizung. Es handelt sich zunächst darum, unter welchen Bedingungen am Klinostaten die Möglichkeit einer Orientierungsreaktion ausgeschlossen ist und ob auf demselben eine intermittierende Reizung möglich ist.

Es möge zunächst die Klinostatenachse vertikal sein, und es falle auf dieselbe ein einseitiges Licht unter dem Winkel von 45°. Die orthotropen, auf den Klinostaten horizontal gelegten Organe werden sich aufrichten und erreichen die Ruhelage erst, wenn sie vertikal aufwärts wachsen werden. Ist diese Reaktion bloß heliotropisch, oder bloß geotropisch, oder beides zusammen? Ein negativ geotropisches Organ könnte sich unter diesen Bedingungen aufrichten, auch wenn das Licht überhaupt nicht wirken würde; ein positiv heliotropisches Organ wird zu einer Aufwärtskrümmung um 45° gereizt, wenn sein Gipfel zur Lichtquelle gerichtet ist, zu einer Krümmung um 135°, wenn dieser von der Lichtquelle abgewendet ist. In den mittleren Lagen wird er ebenfalls zu einer schrägen Aufwärtskrümmung gereizt, und zwar einmal um 45° nach rechts, das andere Mal um 45° nach links. Die Resultante aller dieser Krümmungen kann bloß eine vertikale Aufwärtskrümmung sein. Tatsächlich krümmen sich in dieser Weise auch Organe, die geotropisch überhaupt nicht reagieren, so z. B. die Kapselstiele von Aneura pinguis, soweit sie im Kelch verborgen sind. Diese Organe sind stark positiv heliotropisch. Im Dunkeln wachsen sie in allen Richtungen, die wir ihnen geben, ohne geotropische Reaktion. Am Klinostaten mit vertikaler Achse (und natürlich bei einseitiger Beleuchtung) erreichen sie aus allen Lagen jene, wo sie dann vertikal aufwärts wachsen. Ähnlich verhalten sich am Klinostaten Pflanzen, welche aus den ungeschlechtlichen Brutkörperchen von Bryum argenteum erwachsen sind. Die Reaktion erscheint hier als Resultante aus in verschiedenen Richtungen wirkenden Reizen, analog einer Kräfteresultante. Daß eine solche resultierende Reaktion am Klinostaten möglich ist, beweisen Versuche mit positivgeotropischen Wurzeln. Die erwähnten jungen Sporogone von Aneura, bei denen es keine geotropische Reizbarkeit gibt, rotierten an einem Klinostaten, dessen Achse mit der Richtung

1) Ich habe diese Arbeit leider nur in einem kurzen deutschen Auszug veröffentlicht (Němec, 1904) und gebe hier daher eine wörtliche Übersetzung des betreffenden Absatzes aus meiner diesbezüglichen böhmisch verfaßten Abhandlung.

des Lichtes einen Winkel von 45° schloß. Analog ist der geotropische Versuch mit Wurzeln, welche wir im Dunkeln an einem Klinostaten kultivieren, dessen Achse mit der Lotrichtung einen Winkel von 45° schließt. Wurzeln, welche am Klinostaten senkrecht zu seiner Achse befestigt werden, zeigen unter diesen Bedingungen eine deutliche geotropische Reaktion; sie erreichen die Ruhelage erst dann, wenn ihre Spitzen parallel mit der Klinostatenachse wachsen. Bei diesen Reaktionen zeigen die Wurzeln, nachdem sie mit der Klinostatenachse ursprünglich beliebige Winkel geschlossen haben, keine Seitenschwankungen, sie werden zu keiner rhythmischen Reaktion gereizt, sondern reagieren genau nach der Resultante der Reizung.

Orthotrope Organe werden am Klinostaten nur dann zu keiner Orientierungsreaktion gereizt, wenn die Klinostatenachse mit der orientierenden Kraft einen rechten Winkel (90°) schließt. Wenn das Organ am Klinostaten parallel zu seiner Achse angebracht ist oder senkrecht zu derselben, so wird kein Anlaß zu irgend einer Reaktion gegeben; anders nur dann, wenn kein Unterschied zwischen der Reizung besteht, wo einerseits das Organ mit der Orientierungskraft den Winkel x und jener, wo dieser Winkel 180°—x beträgt; besteht ein solcher Unterschied, und Czapek, Fr. Darwin und Pertz[1]) nehmen einen solchen an und beweisen sein Vorhandensein für den Geotropismus der Wurzeln sowie für den Heliotropismus der Graskeimlinge, so kann auch eine Orientierungsreaktion am Klinostaten veranlaßt werden, wenn seine Achse mit der Orientierungskraft einen rechten Winkel schließt, wo jedoch das Organ schräg zu dieser Achse orientiert ist. Meine Versuche mit den Wurzeln der Erbse (Pisum sativum) und Bohne (Vicia faba) haben in dieser Beziehung zu einem negativen Resultat geführt. Vielleicht ist der Unterschied zwischen der Reizung in der Lage x und 180°—x zu klein, um am Klinostaten mit horizontaler Achse eine resultierende Krümmung der Wurzeln auslösen zu können.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei dorsiventralen Organen. Es ist klar, daß solche Organe bei diffuser Reizung reagieren können, ja zuweilen müssen, denn die Rückenseite wird anders gereizt als die Bauchseite[2]). Und am Klinostaten stehen die Bedingungen einer diffusen Reizung sehr nahe. Die Bauch- und Rückenseite wird zwar nicht gleichzeitig durch denselben Faktor gereizt, aber sie können da in regelmäßig aufeinander folgenden Intervallen gereizt werden. Dadurch ist

---

1) Vergl. Brzobohatý, K., in den Abhandlungen der böhm. Akademie, 1902.
2) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, pag. 356.

eine intermittierende Reizung herbeigeführt, und wenn der Unterschied zwischen der Reizung einerseits der Rückenseite, andererseits der Bauchseite gross genug ist, so kann eine Orientierungsreaktion erscheinen (Němec, 1904, pag. 21, 22)." Im weiteren habe ich meine Versuche mit dorsiventralen Laub- und Lebermoosen am Klinostaten summarisch angeführt, was uns hier nicht direkt interessiert.

Am wichtigsten ist für unsere Betrachtungen das Ergebnis (welches ich später auch für nichtgeotropische, jedoch heliotropische Pilze feststellen konnte), daß heliotropische Organe am Klinostaten mit vertikaler Achse und bei einseitiger schräger Beleuchtung [1]) sehr gut reagieren können, die zu einer Aufrichtung eines orthotropen heliotropischen, nicht geotropischen Organes führt. Denn erst in dieser Lage wird bei der Rotation das betreffende Organ allseitig gleichmäßig gereizt. Daher es keineswegs nötig ist, die Aufrichtung eines radiären Organes am Klinostaten unter den oben präzisierten Bedingungen für eine geotropische Reaktion zu erklären. Ein positiv heliotropisches und ageotropisches Organ wird eine solche Reaktion ebensogut ausführen können wie ein negativ geotropischer und nicht heliotropischer Pflanzenteil [2]).

Wenn wir diese Resultate auf das Verhalten der Sporogone von Aneura pinguis am Klinostaten applizieren, so müssen wir sagen, daß wir gar keinen Grund zur Annahme einer geotropischen Reaktionsfähigkeit bei diesen Organen haben. Die Sporogone wachsen im Dunkeln, ohne geotropisch zu reagieren, und am Klinostaten mit vertikaler Achse führen sie eine Reaktion aus, welche man mit guten Gründen als eine heliotropische auffassen kann, da sie sich bei dauernd einseitiger Beleuchtung als sehr stark heliotropisch erwiesen haben. Stellt man die Achse des Klinostaten schräg aufwärts parallel zu der Richtung des

---

1) Die Klinostaten werden meist an ein Fenster gestellt. Wenn man an den nicht beleuchteten Seiten den Klinostaten mit vertikal aufgestellten Spiegeln umgibt, so kann man sich einer diffusen Beleuchtung ein wenig nähern. Man wird wohl in der Zukunft auf Grund der Erkenntnis, daß am Klinostaten schon für orthotrope Organe eine Reizung, die zu orientierenden heliotropischen Reaktionen führen könnte, schwer zu eliminieren ist, nicht so häufig bestimmte Krümmungen als autonome Krümmungen oder als Nastien auffassen. In einem noch höheren Grad gilt dies für dorsiventrale Organe, für welche schon Noll, wie mir scheint sehr sachgemäß, die Möglichkeit einer Orientierungsreaktion am Klinostaten diskutiert hat.

2) In zahlreichen Versuchen wurde bisher auf diesen Punkt keine Rücksicht genommen. Man wird auch begreifen, daß auch plagioheliotrope und ageotropische Organe am Klinostaten sehr gut heliotropische Reaktionen ausführen können. Über die Reaktionen der dorsiventralen Laub- und Lebermoose am Klinostaten und am Zentrifugalapparat werde ich bald ausführlich referieren.

stärksten diffusen Lichtes und orientiert die Sporogone senkrecht zu dieser Achse, so krümmen sie sich so lange, bis sie gegen das Licht parallel mit der Klinostatenachse orientiert sind. Auch bei dieser Krümmung wird es sich lediglich um eine heliotropische Reaktion handeln.

Wir kommen schließlich zu den Sporogonen von Pellia. Es wurde durch unsere Versuche bewiesen, daß dieselben stark positiv heliotropisch sind, daß sie auch schwach geotropisch sind, außerdem jedoch sowohl im Dunkeln als auch im Licht autonome Krümmungen (welche schließlich zu einer schraubigen Windung, Torsion, führen) ausführen, durch welche besonders während der schnell erfolgenden Streckung die vorher erreichte Ruhelage wieder verlassen werden kann. In speziell mit Pellia calycina angestellten Versuchen konnte ein Hydrotropismus bei den Sporogonen nicht nachgewiesen werden. Die geotropische Reaktionsfähigkeit ist bei den Sporogonen von Pellia calycina geringer ausgebildet als bei P. epiphylla, obzwar sie auch bei dieser Art unvollkommen ist. Dagegen ist bei der ersteren Art der Heliotropismus stärker als bei der zweiten.

Im Dunkeln erreichen horizontal gelegte Sporogone von Pellia calycina fast niemals die Vertikale. Wenn sie dies am Klinostaten mit vertikaler Achse bei schräg einseitig auffallendem Lichte tun, so ist es höchst wahrscheinlich, daß dabei der Heliotropismus mitwirkt. Denn ein Fall, wo das Licht den Geotropismus eines heliotropischen Pflanzenteiles verstärken würde, ist nicht sicher bekannt; wir haben auch keinen Grund, dies für Pellia calycina anzunehmen. Horizontal gelegte Sporogone von Pellia epiphylla erreichen auch im Dunkeln die Vertikale, aber sie verlassen dieselbe später leicht infolge autonomer Nutation. Jedenfalls ist ihre geotropische Reaktionsfähigkeit vollkommener als jene von Pellia calycina.

Bei dauernd einseitiger Beleuchtung erreichen die Sporogone von Pellia epiphylla später und auch nicht so vollkommen die heliotropische Ruhelage wie P. calycina. Auch wird dieselbe von ihnen viel leichter wieder verlassen, und zwar schon zu Ende der ersten Hälfte der definitiven Streckung der Seta.

Die vegetativen Sprosse von Aneura pinguis und Pellia calycina reagieren ausgezeichnet heliotropisch, und zwar erweisen sie sich bei genügend starker Beleuchtung, bei genügend trockener Luft und bei genügend niedriger Temperatur als transversal (dia-)heliotropisch. Daneben sind sie auch stark geotropisch, was sich besonders an im Dunkeln kultivierten Pflanzen erweist, aber auch am Licht beweisen läßt. Beleuchtet man die Sprosse von unten, so führen sie bedeutend langsamer

alle Reaktionen aus, wo sie sich in geozentrischer Richtung bewegen müssen, als wo sie sich aufwärts krümmen können. Die etiolierten Sprosse wachsen auch im Dunkeln nicht völlig orthothrop aufwärts, man wird daher auch für die am Licht wachsenden Thalli kaum annehmen können, daß sie orthotrop negativ geotropisch sind. Ihre geotropische Ruhelage würde wohl auch da plagiotrop sein, und zwar wäre es wahrscheinlich eine schräg aufwärts gerichtete Richtung. Tatsächlich wachsen die Sprosse von Pellia calycina und Aneura pinguis am Klinostaten mit vertikaler Achse schräg aufwärts. Ob in dieser Richtung eine rein geotropische Ruhelage zu erblicken ist, erscheint nach dem oben über die Reaktionen am Klinostaten Gesagten recht fraglich.

Der Thallus von Pellia epiphylla verhält sich am Licht im ganzen ähnlich, wie für P. calycina und Aneura eben gesagt wurde. Er erscheint bei genügend starker Beleuchtung diaheliothropisch. Aus allen Richtungen kehrt er in die auf die Richtung der stärksten diffusen Beleuchtung senkrechte zurück, wobei auch die Torsion mithelfen kann. Ob er im Dunkeln geotropisch ist, läßt sich nicht entscheiden, weil er da nicht wächst und daher auch nicht reagieren kann. Es bleibt nichts anderes übrig, als auch hier aus seinem Verhalten am Licht indirekt auf seine geotropische Reaktionsfähigkeit zu schließen.

Es wurden am 22. Februar 1906 Pflanzen, welche in einem ungeheizten Zimmer in Glasdosen am Sand seit dem Herbst (16. Sept.) 1905 kultiviert wurden, horizontal einerseits an Torfplatten befestigt und nun *a* in normaler Lage (mit der Dorsalseite nach oben), *b* von unten (mit der Dorsalseite nach unten) beleuchtet. Der Versuch begann um 11 Uhr vormittags. Am 23. Februar, 10 Uhr vorm. sind in *a* die Pflanzen schwach aufwärts, in *b* ebenso schwach abwärts gekrümmt. Am 24. Februar, $9\frac{1}{2}$ vorm. sind in *a* die Pflanzen in ihren jüngsten Teilen schräg aufwärts gekrümmt, so daß dieselben nun senkrecht zum stärksten diffusen Licht orientiert waren. Gleich stark waren in *b* die Pflanzen abwärts gekrümmt. Am 29. Februar, $9\frac{1}{2}$ vorm. waren in *a* die jüngsten Pflanzenteile ebenso wie vor 24 Stunden gekrümmt, in *b* hat die Abwärtskrümmung ein wenig zugenommen, einige Pflanzen sind da sogar vertikal abwärts gekrümmt. Das ist leicht erklärlich. Sie werden nämlich schwächer beleuchtet als die Pflanzen in *a*, denn nur ein Teil des auf den Spiegel (s. Fig. 9*b*) auffallenden Lichtes trifft sie. Der Winkel, den schwach beleuchtete Pflanzen mit der Richtung des Lichtes schließen, ist kleiner als 90°, daher sich auch in unserem Versuche die Pflanzen in *b* mehr heliotropisch krümmen als diejenigen in *a*.

Aus dem Versuche ist zu ersehen, daß die Sprosse von Pellia epiphylla sich ebenso leicht heliotropisch aufwärts wie abwärts krümmen können. Es ist keine Erscheinung zu beobachten, welche vielleicht darauf schließen ließe, daß der Geotropismus die heliotropische Reaktion der Sprosse, wenn sie in einer bestimmten Richtung vor sich gehen soll, beschleunigen oder hemmen würde.

Ich habe noch einen Versuch angestellt, welcher die Frage beantworten sollte, ob sich vielleicht die heliotropische Reaktion schneller bei schwächer beleuchteten Pflanzen abspielen würde als bei stärker beleuchteten, wobei allerdings dieselbe in gleichem Sinne in bezug auf die Schwerkraftrichtung vor sich gehen würde. Es wurden a) Pflanzen 0,5 m vom Fenster entfernt in Glasdosen auf feuchten Sand horizontal mit der Dorsalseite nach oben, mit dem Scheitel vom Fenster abgekehrt, gelegt, b) andere in dieselbe Lage, jedoch 3,5 m vom Fenster entfernt. Die heliotropische Reaktion erfolgt im schwachen Licht eher später als bei stärkerer Beleuchtung. Man kann daher keineswegs die gleich schnell erfolgende Reaktion bei Pflanzen, die von unten, andererseits bei solchen, die von oben beleuchtet sind, so erklären, daß vielleicht die schwächere Beleuchtung der ersteren Pflanzen eine schnellere Reaktion hervorruft, welche jedoch durch den Geotropismus so gehemmt wird, daß sie etwa gleich schnell erfolgt wie bei den Pflanzen, welche von oben beleuchtet werden. Außerdem ist zu betonen, daß in analogen Versuchen mit Sprossen von Aneura pinguis, Pellia calycina, Fegatella conica, Marchantia polymorpha usw., welche sich bei ihrem Wachsen im Dunkeln als stark geotropisch erweisen, bei einer Beleuchtung von unten eine merkliche Hemmung der heliotropischen Reaktionen erscheint, bei welchen sich die Sprosse nach unten krümmen müssen. Aus diesen Beobachtungen folgt, daß sich an vegetativen Sprossen von Pellia epiphylla unter keinen Umständen eine geotropische Reaktionsfähigkeit äußert.

Zu bemerken ist, daß der Thallus von Pellia epiphylla reichliche Stärke schon in ganz jungen Teilen enthält, dieselbe ist jedoch diffus in den Zellen verteilt; ich konnte keine Ansammlung der Stärkekörner in der Schwerkraftrichtung bemerken. Hingegen besitzt, wie wir gesehen haben, das junge Sporogon dieser Pflanze reichliche Stärke, welche auch in zahlreichen Zellen unter dem Einfluß der Schwerkraft leicht beweglich ist.

Dies kann uns zum Ausgangspunkt dienen, wenn wir die Resultate unserer Versuche vom Standpunkt der Statolithentheorie besprechen wollen. Es wäre wohl überflüssig, wenn ich hier das Wesen dieser Theorie klar legen wollte. Das habe ich schon mehrmals an anderen

Orten getan. Nur eines will ich hervorheben. Es wurde mehrmals (Jost, Fitting) hervorgehoben, daß die Statolithentheorie ihren ursprünglichen Standpunkt verlassen hat, wenn sie zugestanden hat, daß auch im Zelllumen nicht gänzlich überfallende, ja in verschiedenen Lagen fast an derselben Stelle verbleibende Stärkekörner den geotropischen Reiz durch ihren Druck auslösen können. Wenn neuerdings Fitting (1905, pag. 728) von „Wandlungen" spricht, „welche die Statolithenhypothese schon in kurzer Zeit erfahren hat", so hat er wohl diesen Umstand im Sinne gehabt. Dagegen muß ich hervorheben, daß die Statolithentheorie in dieser Beziehung überhaupt keine Änderung erfahren hat. Überhaupt konnten manche Kontroversen vermieden werden, wenn man die Äußerungen der Begründer der Theorie aufmerksam beachtet hätte.

Ich habe nämlich in meiner, die Grundlagen meiner Auffassung der Statolithentheorie darbietenden Arbeit (1901, Sep., p. 98) nachfolgendes gesagt: „Was die Entdeckung und Untersuchung der perzeptorischen Organe (d. h. der Statocyten) bei den höheren Pflanzen erleichtert, ist die große Beweglichkeit der spezifisch schwereren und leichteren Körperchen in den Zellen je nach der Richtung der Schwerkraftwirkung zur Organachse. Doch ist eine solche Beweglichkeit nicht absolut für diese Vorrichtungen nötig, und es läßt sich eine Vorrichtung für die Perzeption des Schwerkraftreizes denken, bei welcher die spezifisch schwereren Körperchen gar nicht beweglich sind, sondern in einer festen Substanz eingebettet sind. Auch so können Druckunterschiede unter bestimmten Umständen in der Substanz entstehen" usw. Ich habe im weiteren auf die apoplasmatischen Körperchen im Endteile der geotropischen einzelligen Organe hingewiesen, welche vielleicht Statolithen vorstellen könnten, sowie hervorgehoben, daß intermittierender Druck, z. B. bei mechanischen Erschütterungen (l. c. Sep., pag. 100), perzipiert werden könnte.

Die Stärke der Statolithentheorie liegt darin, daß alle bis dahin eingehender untersuchten geotropischen Organe Körperchen enthielten, welche man als Statolithen deuten kann. Der überaus größte Teil dieser Organe enthält zudem leicht bewegliche Statolithen. Relativ unbewegliche Stärkekörner habe ich in den negativ, resp. positiv geotropischen Hauptrhizoiden (Němec, 1904, 17, pag. 59) einiger Moose festgestellt. Nach den vorläufigen Mitteilungen von Haberlandt weist Caulerpa prolifera ähnliche Verhältnisse auf. Jedenfalls stellt eine solche Vorrichtung eine niedere Differenzierungsstufe der perzeptorischen Struktur auf. Die Vorteile der leicht beweglichen Statolithen habe ich an anderer Stelle (Němec, 1904, 16, pag. 10, 11) hervorgehoben, neuestens wurden sie von

Haberlandt (1905) präzisiert. Da diese leichte Beweglichkeit sowohl für die Größe des Druckes der spezifisch schwereren Körperchen resp. für die Größe der Deformation des perzeptorischen Protoplasmas eine nicht unwesentliche Bedeutung hat, da sie weiter sicher auf eine spezifische Differenzierung hinweist, so ist es nicht ganz zwecklos. wenn man in Hand- und Lehrbüchern eben dieser Beweglichkeit Ausdruck gibt. Ob zur Ausführung des Druckes an das sensible Plasma die Statolithenkörperchen eine längere oder eine minimale Bahn durchlaufen müssen, ist doch ganz gleichgültig, denn in der Statolithentheorie handelt es sich um den Druck auf das sensible Plasma und nicht um die Bewegung der Statolithen an sich, die sie eventuell vorher ausführen müssen.

Lophocolea bidentata weist keine geotropische Reaktionsfähigkeit auf, was besonders deutlich bei ihrem Wachstum im Dunkeln zum Vorschein kommt. Sie enthält auch keine Statolithenvorrichtung. Weder der Kern noch die Plastiden oder die Eläoplasten erweisen sich unter dem Einfluß der Schwerkraft als leicht beweglich, noch sind sie so gelagert, daß sie direkt ohne Umlagerung auf die äußere Plasmahaut „dieses lebendigen und reizbaren Organes des Protoplasten“ (Pfeffer, 1901, pag. 221) einen Druck ausüben könnten. Dasselbe gilt von den Sporogonen von Aneura pinguis.

Dagegen besitzt der Thallus von Aneura pinguis ebenso wie jener von Pellia calycina reichliche, leicht bewegliche Stärke; diese Pflanzen reagieren tatsächlich sehr gut im Dunkeln geotropisch, und es läßt sich nachweisen, daß dieselben auch am Licht den Schwerkraftreiz zu perzipieren vermögen.

Wir haben jedoch gesehen, daß der Thallus von Pellia epiphylla weder am Licht noch im Dunkeln Reaktionen ausführt, welche auf eine Perzeption des geotropischen Reizes bei ihm schließen ließen. Die von mir untersuchten Pflanzen enthielten auch nur diffus verteilte Stärke. welche absolut keine Ansammlung im Sinne der Schwerkraftrichtung aufwies.

Die Sporogone von Pellia epiphylla enthalten etwa bis zur Hälfte der definitiven Streckungsperiode reichliche Statolithenstärke, sie reagieren auch bis zu dieser Zeit ziemlich gut geotropisch. Nachdem die Statolithenstärke verschwunden ist, sind sie trotz ihres weiteren Wachstums keiner geotropischen Orientation mehr fähig. Ihre heliotropische Reaktionsfähigkeit dauert länger als ihr Geotropismus.

Die Sporogone von Pellia calycina unterscheiden sich von jenen der Pellia epiphylla dadurch, daß sie in ihrem Stiel bloß diffus verteilte

Stärke enthalten. Sie erweist sich, soweit man nach ihren Anhäufungen schließen kann, als ziemlich wenig beweglich. Ein gewisser Grad von Beweglichkeit kann den Stärkekörnern dennoch nicht abgesprochen werden, denn in den subepidermalen Zellen sind in den meisten Zellen an den physikalisch unteren Wänden mehr Körner vorhanden, als in den übrigen Zellteilen. Doch muß hervorgehoben werden, daß dies nicht in allen Zellen geschieht. Nachdem die Stärke aus den Kapselstielen verschwunden ist, verliert dieselbe die geotropische, aber auch die heliotropische Reaktionsfähigkeit.

Die Sporogone von Pellia calycina sind stark heliotropisch, dagegen ist ihr Geotropismus recht unvollkommen. Das stimmt wohl mit dem Umstande zusammen, daß ihre Statolithenvorrichtung nicht vollkommen ist, denn wir haben gesehen, daß die Stärkekörner eine geringe Beweglichkeit zeigen. Jedenfalls ist der Geotropismus der Kapselstiele so schwach, daß er durch spontane Nutationen leicht überwunden werden kann.

Es muß noch etwas über die geringe Beweglichkeit der Stärkekörner in gewissen Zellen bemerkt werden, welche dennoch als Statocyten fungieren können. Die Zellen, welche in den Kapselstielen von Pellia calycina Stärke enthalten, besitzen eine große Zentralvakuole, der periphere plasmatische Wandbelag ist sehr dünn. Es ist nun leicht einzusehen, daß eben der enge Raum zwischen der Zellwand und der Vakuolenhaut die Beweglichkeit der Stärkekörner sehr beeinträchtigen kann, trotzdem das Plasma selbst dünnflüssig ist. Je mehr Stärkekörner die Zelle enthält, desto schwieriger und langsamer wäre wohl ihre einseitige Ansammlung. Dennoch können auch hier, wie nicht eingehender begründet zu werden braucht, durch einseitige Schwerkraftwirkung Unterschiede in der Größe des Druckes entstehen, den die Stärkekörner auf die äußere Plasmaschicht, mit der sie ja dauernd in Berührung sein können, ausüben.

Unsere Beobachtungen stimmen also mit der Statolithentheorie gut überein, obzwar sie keinen neuen Beweis für ihre Gültigkeit erbringen. Aber der Wert einer Theorie steigt, je mehr Tatsachen sie umfassen und von einem einheitlichen Standpunkte erklären kann. Somit hat auch die Feststellung von neuen Tatsachen, die in der Statolithentheorie ihre Erklärung finden, mögen es auch bloße anatomische Fakta sein, ihren unverkennbaren Wert; es sei in dieser Hinsicht z. B. auf die schöne Arbeit von Tischler (1905) hingewiesen.

III.

Die merkwürdigen Veränderungen, welche die meisten, besonders grünen Pflanzen im Dunkeln aufweisen, haben schon zahlreiche Forscher gefesselt, und es wurden nicht nur Versuche gemacht, dieselben kausal zu erklären, sondern auch vom teleologischen Standpunkte aus zu fassen. Am scharfsinnigsten und ausführlichsten ist dies von Godlewski (1889, pag. 484 ff.) geschehen. „Wir sehen also im ganzen," sagt er, „daß es für das Pflanzenleben überhaupt unrationell, ja sogar direkt schädlich wäre, wenn die Sprosse in der Entwicklungsperiode, welche sie unter der Erde, also in Dunkelheit durchzumachen haben, sich in gleicher Weise entwickeln als später, wenn sie bereits ans Licht gekommen sind." Sowohl das Kleinbleiben der Blätter als auch die Streckung der Internodien im Dunkeln, weiter die relativ kleinere Menge der zum Aufbau der Dunkelblätter verwendeten plastischen Substanz, sind sehr rationelle Erscheinungen. „Ebensogut wie bei den dikotylen Pflanzen ist auch die Entwicklung der Monokotylen in der Dunkelheit dem nämlichen Zwecke, möglichst bald das Licht zu erreichen, angepaßt." Mit Recht sagt Godlewski (1889, pag. 487), daß diese Auffassung der Etiolierungserscheinungen naturgemäß und selbstverständlich ist und mit allem, was man über die etiolierten Pflanzen weiß, übereinstimmt. Unter demselben Standpunkte werden wir auch die Stimmungsänderung der plagiogeotropen grünen Organe, welche im Dunkeln so häufig erfolgt, ebenso den strengen negativen Geotropismus, der die Organe meist orientiert, als sehr zweckmäßig erklären müssen. Denn dadurch wird den etiolierten Pflanzen die Möglichkeit gegeben, nicht aufs Geratewohl zu wachsen, sondern in einer Richtung sich zu bewegen, in welcher sie die größte Wahrscheinlichkeit haben, ans Licht zu gelangen.

Pfeffer (1901, pag. 99) nimmt einen ähnlichen Standpunkt wie Godlewski ein. Er sagt in dieser Beziehung: „Die Überverlängerung gewisser Blätter ist übrigens durchaus zweckentsprechend, um z. B. die Hervortreibung aus verdunkelnden Blattscheiden oder aus dem Boden dann zu beschleunigen und zu sichern, wenn die Zwiebel, der Same etc. von einer höheren Bodenschicht bedeckt sind. Für diesen Zweck ist auch die Überverlängerung der Internodien dann wichtig, wenn durch die Streckung dieser die Blätter an Luft und Licht zu bringen sind. Ferner ist es vorteilhaft, wenn im Dunkeln eine weitgehende Ausbildung der Blätter unterbleibt, die nur im Licht ihre funktionelle Aufgabe erfüllen können."

Schließlich soll noch Massart (1903, p. 67) angeführt werden, welcher unter dem teleologischen Gesichtspunkte die Art und Weise untersuchte, wie die Pflanzen aus der Erde — in der Natur z. B. im Frühjahr — ans Licht gelangen. Auch er findet in den verschiedenen Etiolierungserscheinungen zweckmäßige Reaktionen.

Es wird wohl interessant sein, das Verhalten der von mir untersuchten Lebermoose vom telelogischen Standpunkte zu betrachten.

Das Verhalten von Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia im Dunkeln ist unzweckmäßig. Denn die Pflanze wächst ganz desorientiert und krümmt sich ganz unregelmäßig, so daß einige Pflanzen direkt abwärts wachsen, andere horizontal, wobei sie sich spiralig einrollen können usw. Wenn wir es bei anderen Moosen, welche gemeinsam mit Lophocolea wachsen, als zweckmäßig bezeichnen, daß sie negativ geotropisch nach oben wachsen, und zwar entweder ihre Stämmchen oder wenigstens die Rhizoiden, so wird man doch nicht die völlige Desorientation der unter denselben Bedingungen wachsenden Lophocolea ebenfalls für zweckmässig erklären. Die Annahme, bei Lophocolea sei dadurch, daß ihre Sprosse in allen möglichen Richtungen im Dunkeln wachsen, die Wahrscheinlichkeit gegeben, daß einige unter diesen verschiedenen Richtungen ans Licht führen werden, kann kaum befriedigen, denn das Wachstum der Stämmchen ist so unregelmäßig, daß die meisten Exemplare die einmal verlassene Wachstumsrichtung wieder einschlagen und sich so gewissermaßen in einem Circulus vitiosus aufhalten. Anders wäre es, wenn die Sprosse in allen möglichen Richtungen, aber geradlinig wachsen würden. Dann wäre tatsächlich die Wahrscheinlichkeit gegeben, daß, soweit das überhaupt durch Wachstum möglich ist, einige Pflanzen das Licht erreichen werden. Weiter fällt bei Lophocolea bidentata noch der Umstand ins Gewicht, daß sie relativ sehr langsam wächst. In einer Kultur, welche am 19. Dezember 1905 ins Dunkel gestellt (bei 18 – 21 ° C) wurde und welche neben Lophocolea noch ein Mnium enthielt, waren am 27. Februar 1906 die etiolierten Teile von Mnium durchschnittlich 45 mm (einige sogar 53 mm), diejenigen von Lophocolea jedoch bloß 7, höchstens 8,4 mm lang.

Dabei ist auch die Erscheinung nicht zweckmässig, daß die Internodien von Lophocolea nicht regelmäßig länger im Dunkeln als am Licht ausfallen. Denn wie wir gesehen haben, verhält sich auch hierin die Pflanze recht unregelmäßig, und wenn sie gleich lange Internodien im Dunkeln bildet, wobei die gleiche Anzahl der hier unnützen Blätter auf irgend einer Strecke des etiolierten Stämmchens gebildet werden muß, wie am Licht, so ist darin wohl eine Materialverschwendung zu

sehen, obzwar dieselbe dadurch vermindert wird, daß im Dunkeln erheblich kleinere Blätter gebildet werden als am Licht.

Trotz alledem ist das Verhalten von Lophocolea im Dunkeln dennoch zweckmäßiger als dasjenige von Pellia epiphylla. Denn die Sprosse dieser Pflanze wachsen im Dunkeln überhaupt nicht, sie sterben dann von hinten allmählich ab; in meinen Versuchen waren allerdings noch nach einem viermonatlichen Aufenthalt im Finstern die meisten Sprosse nicht abgestorben. Diese Pflanzen wären aber sicher im späteren Verlaufe des Aufenthaltes im Dunkeln abgestorben. Ihr passives Verhalten im Dunkeln, wo sie nicht einmal aufwärts wachsende und sich nicht verzweigende, daher gewissermaßen etiolierte Rhizoide bilden, wie das z. B. Fissidens adiantoides und decipiens tun, ist höchst unzweckmäßig, denn es führt, wo durch äußere, rein zufällige Faktoren die Pflanze nicht ans Licht gebracht wurde, zu ihrem Tode.

Auch bei den Sporogonen von Aneura pinguis wäre es zweckmäßiger, wenn sie die Fähigkeit hätten, geotropisch zu reagieren, wie das diejenigen von Pellia calycina und epiphylla tun. Denn da sie im Dunkeln ganz desorientiert wachsen, so ist ihnen kaum die Wahrscheinlichkeit gegeben, in genügend zahlreichen Fällen ans Licht wieder zu gelangen. Dagegen ist ihr Heliotropismus ebenso wie derjenige der Sporogone bei Aneura, sowie der bei den untersuchten Pellia-Arten wohl zweckmäßig.

Obzwar neuerdings Treboux (1905) die älteren Angaben von Borodin (1868), Leitgeb (1876), W. Schulz (1902) über die Notwendigkeit des Lichtes für die Keimung der Moossporen bestreitet (unter den geprüften Arten führt er auch Pellia epiphylla an), so ist es doch sicher, daß das Licht die Keimung sehr fördert und beschleunigt. Treboux bemerkt selbst (l. c. pag. 400): „Vor allem fällt der begünstigende Einfluß auf, den das hell diffuse Licht bei fast allen Arten auf die Keimung der Moossporen ausübt.“ Und weiter: „Natürlich ist hier und im folgenden nur eine Beschleunigung im Beginn der Keimung und in der Entwicklung der ersten Keimungsstadien gemeint.“ Es ist sicher, daß auch bei diesem Sachverhalte es für das Moos vorteilhaft ist, wenn es die Sporen auf einen möglichst gut beleuchteten Ort aussäen kann, wozu der starke Heliotropismus der Kapselstiele wohl beitragen kann. Im schwachen Licht kann ja, wie Klebs (1893, pag. 648) sagt, die Bildung von Moosknospen am Protonema gänzlich ausbleiben, was für die betreffende Art jedenfalls mit einem großen Nachteil verbunden ist.[1])

1) Ich habe nachträglich mit den Sporen von Pellia epiphylla und calycina die Trebouxschen Versuche wiederholt und konnte seine Angaben bestätigen.

Denn je stärker die Sporen beleuchtet werden, desto besser und früher entwickeln sich die jungen Pflanzen. Das Licht hat ja für die Keimung selbst eine gewisse Bedeutung, weiter hängt die Bildung von normalen Pflanzen an dem Protonema von einer genügend starken Beleuchtung ab, wie das Leitgeb (1876), Klebs (1893), Schostakowitsch (1894) nachgewiesen haben. Es ist daher mit großem Vorteil verbunden, wenn sich das Sporogon zur Lichtquelle krümmt und die Sporen auf beleuchtete Orte aussäet.

Man kann die Resultate unserer Betrachtungen kurz so resumieren, daß sich zwar zahlreiche Pflanzen, für welche das Erlangen des Lichtes von irgendwelcher Bedeutung ist, im Dunkeln zweckmäßig verhalten, und zwar sowohl was ihre formative Tätigkeit als auch ihre Reaktionsfähigkeit betrifft, daß dies jedoch in anderen (wohl seltenen) Fällen nicht der Fall ist. Denn wir haben Pflanzen kennen gelernt, die sich im Dunkeln entweder ganz passiv, oder ohne irgend eine zweckmäßige Reaktion auf den Lichtmangel aufzuweisen, verhalten. Auch hier kann man von einer primären und allgemeinen Zweckmäßigkeit des Verhaltens der Pflanzen im Dunkeln nicht sprechen. Man könnte allerdings das nicht zweckmäßige Verhalten von Lophocolea, Lejeunia, Pellia epiphylla, Plagiochila asplenioides usw. so erklären, daß sie in der Natur äußerst selten Gelegenheit haben, ins Dunkle zu kommen. Sie besitzen keine tief unterirdischen Teile, welche unterirdischen Zwiebeln, Knollen und Rhizomen höherer Pflanzen analog wären. Die Ausläufer, welche z. B. Plagiochila besitzt, sind doch nicht ganz unterirdisch, vielmehr wachsen sie häufig in schwacher Beleuchtung. Es wäre bei ihnen also die Fähigkeit, zweckmäßig im Dunkeln sich zu verhalten, ziemlich unnütz. Doch spricht gegen diese Erklärung der Umstand, daß z. B. Pellia calycina, Fegatella, Marchantia usw. im Dunkeln etiolieren und in jeder Beziehung sich zweckmäßig verhalten[1]).

Die wichtigsten Resultate.

Die verschiedenen Leber- und Laubmoose verhalten sich im Dunkeln sehr verschiedenartig. Einige zeigen kein merkliches, andere ein sehr kurzes und ohne Etiolierungserscheinungen andauerndes Wachstum, andere schließlich wachsen im Dunkeln sehr stark und andauernd, wobei sie verschiedene Etiolierungserscheinungen ausweisen. Von diesen sind die

1) Trichocolea tomentella wächst mehrere Monate im Dunkeln, wobei sie orthotrop ist, obzwar sie am Licht stark plagiotrop und dorsiventral erscheint. Sie bleibt im Dunkeln fast unverzweigt, das Stämmchen wird immer dünner. Die Endknospe ist nicht eingekrümmt.

meisten geotropisch, sie wachsen im Dunkeln orthotrop oder sehr steil schräg (plagiotrop) aufwärts.

Von ageotropischen, im Dunkeln stark wachsenden Lebermoosen wurden Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia untersucht. Sie erscheinen im Dunkeln völlig desorientiert. In ihrem Stämmchen gibt es keine Stärke und auch keine andere Statolithen. Anfangs wachsen sie stark hyponastisch, später nutieren sie ganz unregelmäßig.

Die Sporogone von Aneura pinguis entbehren ebenfalls jeglicher Statolithenstärke, im Streckungsstadium enthalten sie überhaupt keine Stärke, im Dunkeln zeigen sie sich ebenfalls desorientiert. Dagegen sind die vegetativen Sprosse stark geotropisch und enthalten reichliche Statolithenstärke.

Die Sporogone von Pellia calycina können ebenfalls im Dunkeln wachsen, sie sind jedoch nur schwach geotropisch. Eine völlige Aufrichtung aus der horizontalen Lage führen im Dunkeln nur sehr spärliche Individuen aus. Während der definitiven Streckung verlieren sie ihren Geotropismus. Sie enthalten im Kapselstiele reichliche, aber meist nur diffus in der Zelle, zwischen der Zellwand und der Vakuolenwand, befindliche Stärke, die eine sehr geringe Beweglichkeit aufweist.

Die Sporogone von Pellia epiphylla sind dagegen stark geotropisch und führen die Reaktion prompt aus. Sie enthalten in den Kapselstielen reichliche, leicht bewegliche Statolithenstärke.

Die Sporogone der drei letzten Lebermoose sind stark positiv heliotropisch, am stärksten jene von Aneura pinguis und Pellia calycina, schwächer diejenigen von Pellia epiphylla. Die Perzeptions- und Reaktionsfähigkeit (ebenso wie die definitive Streckung der Kapselstiele) ist keineswegs an das Vorhandensein der Kapsel gebunden. Auch kann der oberste Teil des Stieles selbst abgeschnitten werden, ohne daß die heliotropische Reaktion dadurch gehemmt wäre. Der Wundshock ist hier, wenn er überhaupt vorhanden ist, nur kurz andauernd und schwach.

Am Klinostaten mit vertikaler Achse und einseitiger Beleuchtung ist eine heliotropische Reaktion gut möglich. Es handelt sich da nicht um eine Reaktion auf eine intermittierende Reizung, sondern um eine resultierende Reaktion auf eine kontinuierliche Reizung. Wenn sich horizontal auf einen solchen Klinostaten gelegte Sporogone von Aneura pinguis aufrichten, so kann es sich dabei um eine rein heliotropische Reaktion handeln. Positiv heliotropische orthotrope Organe befinden sich am Klinostaten mit vertikaler Achse und schräg von oben seitlich auffallendem Licht in einer stabilen Ruhelage, wenn sie aufwärts, parallel

mit der Klinostatenachse wachsen. Die zu dieser inverse Lage ist eine labile Ruhelage.

Die vegetativen Sprosse von Pellia calycina wachsen im Dunkeln sehr gut, und zwar steil schräg aufwärts. Sie reagieren ausgezeichnet geotropisch und besitzen reichliche Statolithenstärke. Pellia epiphylla wuchs im Dunkeln überhaupt nicht. Sie enthält bloß diffuse, unbewegliche Stärkekörner. Daß weder diese Pflanze noch Lophocolea bidentata am Licht geotropisch sind, wird dadurch wahrscheinlich gemacht, daß sie gleich schnell die analogen heliotropischen Reaktionen ausführen, mögen dieselben in der Richtung aufwärts oder abwärts vor sich gehen, was aus dem Vergleiche der Reaktionsgeschwindigkeiten bei Pflanzen hervorgeht, die einerseits von oben, anderseits von unten beleuchtet wurden.

Das Verhalten der vegetativen Sprosse von Pellia epiphylla, Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia, sowie dasjenige der Sporogone von Aneura pinguis im Dunkeln muß als unzweckmäßig betrachtet werden.

Nachtr. Anmerkung. Ich habe nachträglich die Etiolierungsversuche mit Lophocolea und Pellia epiphylla im Gewächshaus und auch im Freien ausgeführt, jedoch mit demselben Resultate wie im Laboratorium selbst.

Literaturverzeichnis.

1. Askenasy (1874), Über das Wachstum der Fruchtstiele von Pellia epiphylla. Bot. Ztg. 1874, Bd. XXXII.
2. Bittner, K., Über Chlorophyllbildung im Finstern bei Kryptogamen. Österr. bot. Zeitschr. 1905, No. 5.
3. Borodin, J. (1868), Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. Bull. de l'Acad. de sc. de St. Petersburg 1868, T. XII.
4. Fitting, H. (1905), Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Ergebnisse der Physiologie 1905, IV.

4a. Frank, A. B. (1870), Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen etc. Leipzig 1870.

5. Gius, L. (1905), Über die Lageverhältnisse der Stärke in den Stärkescheiden der Perigone von Clivia nobilis Lindl. Österr. bot. Zeitschr. 1905.
6. Godlewski, E. (1889), Über die biologische Bedeutung der Etiolierungserscheinungen. Biol. Zentralbl. 1889, Bd. IX.
7. Goebel, K. (1898), Organographie der Pflanzen, 1898—1901.
8. Haberlandt, G., Bemerkungen zur Statolithentheorie. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII.
9. Klebs, G. (1893), Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Zentralbl. 1893, Bd. XIII.
10. Leitgeb, H. (1875), Untersuchungen über die Lebermoose, Leipzig 1875, Heft II.

11. Ders. (1876), Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitzungsber. d. K. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Klasse, 1876, Bd. LXXIV.
12. MacDougal, D. T. (1903), The influence of light and darkness upon Growth and development. Mem. New York bot. Garden 1903, Vol. II.
13. Massart, Jean (1903), Coment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain. Bull. du jardin botanique de l'état à Bruxelles 1903, Vol. I.
14. Němec, B. (1901), Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. XXXVI.
15. Ders. (1904), Induktion der Dorsiventralität bei den Moosen. Abhandl. der böhm. Akademie Prag, 1904 (böhmisch). Résumé im Bulletin derselben Akademie.
16. Ders. (1904), Die Stärkescheide der Cucurbitazeen. Bull. intern. de l'Acad. des sciences de Bohême 1904.
17. Ders. (1904), Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVII.
18. Pfeffer, W. (1901), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1901, Bd. II.
19. Schimper, A. F. W. (1885), Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. XVI.
20. Schostakowitsch, W. (1894), Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora, Ergbd. 1894, Bd. LXXIX.
21. Schulz, N. (1902), Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Sporen der Moose, Farne und Schachtelhalme. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1902, Bd. XI.
22. Spisar, K. (1905), Über den Einfluß der Schwerkraft und des Lichtes auf kriechende Sprosse. Abhandl. d. böhm. Akad. Prag 1905 (böhm.).
23. Tischler, G. (1905), Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder gar nicht geotropischen Wurzeln. Flora 1905, Bd. XCIV.
24. Treboux, O. (1905), Die Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Licht. Ber. d. D. bot. Gesell. 1905.
25. Wiesner, J. (1897), Über Taeniophyllum. Sitzber. d. Kais. Akad. Wien, Math.-naturw. Klasse, 1897, Bd. CVI, I.

Prag, Pflanzenphysiologisches Institut der K. K. böhmischen Universität.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: 96

Autor(en)/Author(s): Nemec Bohumil Rehor

Artikel/Article: Die Wachstumsrichtungen einiger Lebermoose 407-450