

Einfluss mechanischer Kräfte auf das Wachstum durch Intussusception bei Pflanzen

Autor(en): **Fankhauser, J.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern**

Band (Jahr): - **(1874)**

Heft 828-878

PDF erstellt am: **18.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-318894>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

J. Fankhauser.

~~~~~

**Einfluss mechanischer Kräfte auf das  
Wachstum durch Intussusception  
bei Pflanzen,**

---

**Einleitung.**

In der nachfolgenden Arbeit soll auf Grund einer Menge von Thatsachen gesucht werden, viele von den bekannteren pflanzlichen Wachstumserscheinungen auf mechanische Ursachen zurückzuführen. Dieser Versuch steht nicht einzig da; es ist nur ein Beitrag zu den umfassenderen Arbeiten, wie sie hauptsächlich von Nägeli, Sachs und Hofmeister uns vorliegen.

In den meisten von diesen Arbeiten finden wir ein grosses Gewicht auf die Membran der Pflanzenzelle gelegt. Obschon dieselbe bei der Gestaltung der Pflanze gewiss eine wichtige Rolle spielt, ist es doch auch sehr wahrscheinlich, dass das Wesentlichste der Pflanze, das Protoplasma, bei den Gestaltungsvorgängen in erster Linie in Betracht zu ziehen ist. Von diesem Gedanken aus ist die Arbeit auch unternommen.

Da aber diese Arbeit den Charakter einer vorläufigen Mittheilung trägt, und daher auch möglichst kurz und knapp gehalten ist, so mögen einige Behauptungen etwas zu nackt dastehen und als zu bestimmt ausgesprochen erscheinen.

Ich finde es für zweckmässig, zunächst diejenigen mechanischen Kräfte zu untersuchen, wie sie jedem Protoplasma, jeder Membran und ihren Theilen zu-

kommen. Von diesem ersten Abschnitt werde ich dann übergehen auf diejenigen gestaltenden Faktoren, welche einen specifischen Entwicklungsgang eines Pflanzentheils oder einer ganzen Pflanze bedingen, um dann schliesslich noch einige allgemeine Bemerkungen daran anknüpfen zu können.

## I. Die mechanischen Kräfte der Pflanzenzelle im Allgemeinen.

### *a. Molekularkräfte des Protoplasmas.*

In jeder lebenskräftigen Zelle enthält das Protoplasma hauptsächlich zweierlei Bestandtheile, Eiweissstoffe und Fette (Oele). Dieser Grundmasse können nun noch die verschiedenartigsten Einlagerungen beigegeben sein. Das Ganze ist durchtränkt von der Nährflüssigkeit, die, hauptsächlich aus Wasser bestehend, die Nährstoffe für die wachsenden Pflanzentheile in gelöster Form mit sich führt. Die Fette und Oele dagegen machen hievon eine Ausnahme, da sie sich mit Wasser nicht mischen.

Die erste Hauptfrage, die wir zu beantworten suchen, lautet: Auf welche Art dringt die Imbibitionsflüssigkeit in das Protoplasma und seine Theile ein? Hier sind zunächst zwei Fälle auseinander zu halten, nämlich das Eindringen des Wassers in lösliche und in unlösliche Theile.

Die Frage, in welcher Weise das Wasser in lösliche Protoplasmatheile eindringe, lässt sich allgemein so stellen: Welches sind die Ursachen, die eine Lösung zu Stande bringen?

Eine der ersten Ursachen, die hier mitwirken, sind die, der Temperatur proportionalen, Bewegungen der Wassermoleküle. Durch die

Stösse und Püffe, welche die an den zu lösenden Körper angrenzenden Wassertheilchen ausüben, können die Moleküle desselben auseinander getrieben werden. Es ist denkbar, dass die genannte Ursache allein die Moleküle des festen Körpers zu sprengen vermag; es können aber, wie wir sehen werden, noch andere, die Lösung begünstigende Ursachen mitwirken.

Erscheinungen, welche die angegebene Ansicht stützen, sind namentlich zwei anzuführen: 1) die meisten Körper lösen sich leichter in heissem als in kaltem Wasser, 2) spricht die fast gleichartige Vertheilung der Moleküle in der Flüssigkeit dafür. Auch entgegenwirkende Kräfte vermögen diese Vertheilung nicht zu hindern; namentlich auffällig ist es, wie specifisch schwerere Körper sich, entgegen der Schwere, in allen Flüssigkeitsschichten ausbreiten. Die Theilchen des gelösten Körpers müssen in der Weise in der Flüssigkeit vertheilt sein, dass ein Gleichgewicht der freien Bewegungen der Moleküle eintritt.

Eine zweite Ursache des Eindringens von Nährflüssigkeit in die lösliche protoplasmatische Masse ist die *Capillarität* derselben. Die Eiweisstoffe werden von Wasser benetzt und die Adhäsion an denselben ist grösser, als die Cohäsion des Wassers.

Eine dritte Ursache ist die Anziehung der einzelnen Moleküle des Protoplasma für die Imbibitionsflüssigkeit. Diese Anziehung ist zunächst eine Massenanziehung. Um aber das Eindringen des Wassers in das Protoplasma vollständig zu erklären, ist es nothwendig, noch eine specifische Anziehung der Eiweisstoffe für Wasser anzunehmen. Man bezeichnet diese Kraft mit dem Worte „chemische Anziehung“.

Sind die Theile des Protoplasma unlösliche, so

überwiegen die Cohäsionskräfte derselben. Alle die angegebenen Kräfte, die chemische Anziehung, die Massenanziehung, die Capillarität, und besonders die, aus der Wärme hervorgehende eigene Kraft der eindringenden Flüssigkeit, vermögen die Moleküle des Protoplasma nicht zu theilen, sondern nur um ein gewisses Mass auseinander zu rücken. In diesem Fall ist der Körper unlöslich, aber für Nährflüssigkeit imbibirbar. In obigem Fall ist er löslich.

Im Protoplasma sind nun sowohl lösliche als unlösliche Stoffe vorhanden. Auch die Löslichkeit, wie die Imbibitionsfähigkeit sind wiederum in verschiedenartigstem Grade gegeben. Das Protoplasma, auch wenn es bloss aus löslichen Theilen von verschiedener Löslichkeit bestehen würde, wird sich nicht wie eine homogene Flüssigkeit verhalten, allein es werden in ihm Eigenschaften von verschiedenartigen Flüssigkeiten combinirt sein.

Die Einlagerung der Flüssigkeit in die Grundmasse wird weiter in der mannigfaltigsten Weise modificirt durch die derselben eingelagerten Körper, seien diese fester oder flüssiger Natur (Fettkörnchen, Oeltröpfchen, Chlorophyllkörner etc.) Die Einlagerungen, namentlich wenn es feste Körper sind, werden einerseits dadurch, dass die protoplasmatische Masse an ihnen adhärirt und andererseits durch ihre gegenseitige Adhäsion das Eindringen von Flüssigkeitsmolekülen erschweren. Protoplasma mit vielen Einlagerungen wird also weniger geeignet sein, Flüssigkeit aufzunehmen, als relativ homogenes, reines Protoplasma.

Nach dem Gesagten können die Moleküle der protoplasmatischen Grundsubstanz durch die Wassertheilchen gesprengt werden oder nicht. Diese Trennung kann

noch modifizirt werden durch denselben eingelagerte Substanzen. Der Gehalt an Imbibitionsflüssigkeit wird daher in den einzelnen Theilen des Protoplasmas ein sehr verschiedenartiger sein. Die wasserreichen Stellen erscheinen gewöhnlich heller und brechen das Licht weniger, während die verhältnissmässig wasserarmen Theile weniger durchsichtig sind und das Licht stärker brechen. In grösseren Massen von lebenskräftigem Protoplasma kann man bei stärkerer Vergrösserung solche Verhältnisse deutlich sehen. In Conidienträgern von verschiedenen Mucor-Arten sieht man in günstigen Fällen z. B. das Protoplasma differenzirt in ein Netz von dichterem Protoplasma. In den Maschen dieses Netzes findet man helleres, wasserreicheres Protoplasma.

Lässt man nun zu einem solchen Conidienträger allmähig Wasser zufließen, so findet man, dass gerade an diesen hellern, wasserreicheren Stellen die Flüssigkeit Lücken reißt, welche bestrebt sind, Kugelform anzunehmen. Es sind dieses die Vacuolen. Die Vacuolen entstehen also an den wasserreichsten Stellen des Protoplasmas oder überhaupt da, wo die Flüssigkeit am leichtesten eindringen kann. Wie hier im Versuch, so geschieht das Gleiche vielfach in normaler Weise in pflanzlichen Zellen.

Welche Bedeutung bei der Vacuolenbildung die Einlagerungen besitzen, kann man durch folgendes Experiment deutlich machen. (S. Fig. 1.) Man lässt Protoplasma aus Vaucheria-Schläuchen allmähig in Wasser treten. Es sucht sich dasselbe in sphäroidische Ballen zu formen. In dem einen oder andern Ballen findet man Gruppen von an einander haftenden, Chlorophyllkörnern, dazwischen helles Protoplasma mit wenigen

Einlagerungen. In diesem letzteren entstehen nun die ersten Vacuolen (vergl. die Abbildungen in: Sachs, Lehrbuch der Botanik, IV. Auflage, pag. 42.).

Die Stellen, wo sich Vacuolen bilden, enthalten lösliche Substanzen. Keine der genannten Kräfte des Protoplasmas vermag die Continuität von unlöslichem Protoplasma aufzuheben, und nur die eigene, sprengende Kraft der Wassermoleküle kann in löslichem Protoplasma Lücken bilden.

Sehr stark wird die Wassereinlagerung modifizirt durch feste Membranen, welche das Protoplasma einschliessen (Zellhaut). Schon durch die Adhäsion des Protoplasmas an der Membran wird die, derselben angrenzende, Schicht verdichtet. Aber die Wassereinlagerung wird nicht nur dadurch, dass dieses anliegende Protoplasma dichter ist, erschwert, sondern die freie Bewegung sowohl der Wassermoleküle, als auch der Protoplasmatheilchen wird gestört durch die feste Wand, an der sie abprallen, und indem sie selber den neu gegen dieselbe anstürmenden Molekülen entgegentreten. Aus den gleichen Gründen wird die Einlagerung in Winkeln oder Ausbuchtungen der Zellhaut erschwert, weil hier die Moleküle sich gegenseitig noch mehr in den Weg treten. Im Innern einer Zelle wird die Einlagerung eine viel leichtere sein, da sich die Moleküle besser ausweichen und neue Theilchen zwischen die vorhandenen eindringen können.

Diese grössere Beweglichkeit der inneren Theilchen können wir sogar durch das Mikroskop sehen, wenn wir wasserreiches Protoplasma z. B. aus dem Conidienträger eines Mucor in Wasser austreten lassen. Dasselbe formt sich, aus nachher anzugebenden Gründen zu einem sphäroidischen Körper, dessen peripherische

Theile verhältnissmässig dichter sind, als die innern und verhalten sich wie eine dünne Membran. Dieselben sind nun, wenn das Protoplasma wässerig genug ist, in jener eigenthümlichen Bewegung, die man als Brown'sche Molekularbewegung bezeichnet. Diese ist im Innern der Protoplasmanasse sehr deutlich, nimmt nach der Peripherie ab und hört in derselben gänzlich auf. Entreisst man durch wasserentziehende Mittel dieser Masse allmählig von ihrem Imbibitionswasser, so schwindet diese Bewegung ebenso allmählig, und hört, wenn das Protoplasma eine gewisse Dichtigkeit erlangt hat, vollständig auf.

Die Dichtigkeit des Zelleninhaltes würde also, wenn nur die angegebenen Bedingungen in Betracht kommen würden, von aussen nach innen abnehmen. Allein wir finden in den meisten Fällen in der Zelle einen Kern differenzirt, der verhältnissmässig eiweisshaltiger ist, als seine Umgebung. Vielleicht ist diese Bildung eines Zellkerns, zum Theil wenigstens, auf die Lagerung der verschiedenartigen Substanzen des Protoplasmas nach ihrem verschiedenen specifischen Gewicht zurück zu führen. Die peripherische Schicht des Kernes ist verhältnissmässig dichter, als ihre Umgebung, und so werden wir finden, dass auch hier durch die Adhäsion des Zellinhaltes am Kern die Einlagerung von Wasser erschwert wird. Wenn daher Vacuolen sich bilden, so werden diese in einer Zone liegen, welche sich zwischen der peripherischen dichten Schicht (Primordialschlauch) und dem Kern und der ihm adhären den Schicht befindet.

Ist das Protoplasma frei, oder von einer Substanz umgeben, welche spezifisch leichter ist, als es selbst, so treten Erscheinungen an demselben auf, welche nach



einer Richtung hin diejenigen wiederholen, die an durch Zellmembranen eingeschlossenem Protoplasma, sich kundgeben. Jede freie Protoplasma-masse sucht nach Art einer Flüssigkeit Kugelgestalt anzunehmen, da sich die einzelnen Moleküle desselben möglichst zu nähern suchen. Aus diesem Grunde aber werden die Theilchen einer Flüssigkeit, respektive des Protoplasmas, welche eine gekrümmte Oberfläche bilden, nach dem Mittelpunkt derselben hindrücken. Je stärker gekrümmt die Oberfläche eines Protoplasma-balls ist, desto grösser ist das Bestreben der oberflächlichen Theilchen, sich in eine Ebene zu lagern, und desto stärker wird dieser Druck nach Innen in einer gleichen Ausdehnung an der Krümmungsoberfläche sein. Der Druck wird relativ stärker an kleineren Protoplasma-bällen; wir sehen desshalb, dass sich kleine abgerundete Protoplasma-massen in einer relativ wasserreichen Grundmasse wie feste Körper verhalten (Chlorophyll-körner, Zellkern etc.). Eine Erscheinung, die auch eine Ursache in der Eigenschaft gekrümmter Flüssigkeitsoberflächen hat, ist die Verminderung des Volumens einer Protoplasma-masse, wenn diese sich ab-rundet, oder noch mehr, wenn sie sich in mehrere kleinere, abgerundete Massen spaltet. Es tritt dann sehr häufig Wasser aus denselben aus, oder es wird in die entstehenden Lücken Zellstoff ausgeschieden.

Die zweite Hauptfrage soll sich mit der Betrachtung derjenigen Erscheinungen beschäftigen, welche bei der Vermehrung der protoplasmatischen Theile zu Tage treten, oder mit andern Worten, es wäre zu untersuchen, in welcher Weise aus der eingedrungenen Imbibitionsflüssigkeit neue feste Moleküle zwischen die schon vorhandenen eingeschoben werden. Die Ein-

lagerung neuer Moleküle bedingt zum Theil das Wachstum des Protoplasmas; allein auch die Wassereinlagerung wird ein solches herbeiführen, wenigstens nach dem jetzt geläufigen Begriff des Wachstums (vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik IV. Auflage, pag. 741).

Alle Thatsachen weisen darauf hin, dass relativ dichtes Protoplasma vorzüglich neue Masse einlagert, während wässriges diese Eigenschaft in geringerem Grade besitzt. Ob die Bildung dieser neuen Moleküle aus der Imbibitionsflüssigkeit dort stattfindet, wo ihre Einlagerung geschieht, ist sehr wahrscheinlich und es würden daher die chemischen Prozesse vorzüglich in dichtem Protoplasma verlaufen<sup>1)</sup>.

Nach dem Früheren können wir aber noch beifügen, dass in dichtem Protoplasma neugebildete Substanz mehr zurückgehalten wird, als in wässrigem. Die Moleküle des dichten Protoplasmas sind einander mehr genähert, als diejenigen des wässrigen. Die Lücken in jenem sind enger als in diesem. Wenn daher einmal neue Moleküle in die engen Lücken des dichten Protoplasmas gerathen sind, so können sie nicht mehr leicht fortgespült oder weggesogen werden, da zudem noch die chemische und Massenanziehung hier eine bedeutendere sein wird, als in wässrigem. In diesem dagegen wird es den Einlagerungen eher gestattet sein, sich durch die Masse zu bewegen oder dieselbe sogar zu verlassen. Dichtes Protoplasma wird also, in gleichen Zeiträumen, bei glei-

---

<sup>1)</sup> Merkwürdig ist, dass gerade in dichtem Protoplasma wahrscheinlich die chemischen Vorgänge stattfinden, also da, wo die Einlagerungen unter höherem Druck stehen. Eine analoge Erscheinung haben wir in der Chemie, wo unter erhöhtem Druck viele Synthesen ausgeführt werden.

chen Ernährungsverhältnissen schneller an Masse zunehmen, als weniger dichtes, wässriges. Wir finden daher auch, dass Neubildungen von dichtem Protoplasma ausgehen.

Es wird nun weiter die Einlagerung von Imbibitionsflüssigkeit in dichtes Protoplasma eine schwierigere sein, als in wässrigem, da hier die Moleküle verhältnissmässig schon weiter von einander getrennt sind durch Flüssigkeitsschichten, und daher der sprengenden Wirkung der eindringenden Flüssigkeit die Arbeit dadurch erleichtert wird. Die, namentlich durch Flüssigkeitseinlagerung bedingte, Volumenzunahme des Protoplasmas, die Streckung, wird bei wässrigem Protoplasma schneller vorsich gehen, als bei dichtem.

Die schwierigsten Verhältnisse finden wir bei den Bewegungen des Protoplasma. Es sei daher auch nur für zwei derselben ein Versuch zu ihrer Erklärung gewagt.

Eine Erscheinung, die mit einer andern besprochenen einige Aehnlichkeit hat, ist die Bildung contractiler Vacuolen. Wir haben gefunden, dass die gewöhnlichen Vacuolen entstehen dadurch, dass die eindringende Flüssigkeit im Protoplasma Lücken bildet und zwar da, wo dieselbe den geringsten Widerstand findet und wo das Plasma die geringste Cohäsion besitzt. Die Vacuolenflüssigkeit sucht Kugelform anzunehmen, die umgebende protoplasmatische Wand ist also gekrümmt und ihre Theile drücken nach Innen. Die Vacuolenflüssigkeit wird daher immer unter einem bestimmten Druck stehen. Dieser Druck der Protoplasma wand wird im Allgemeinen um so mächtiger

sein, je stärker gekrümmt dieselbe ist. Derselbe resultirt aus dem Bestreben der Moleküle, sich möglichst zu nähern. Dieses Bestreben wird aber um so geringer, je grösser der Krümmungsradius, d. h. je grösser die Vacuole wird, und es werden die Moleküle der Vacuolenflüssigkeit in gleichem Mass immer weniger Widerstand leisten. Es ist nun denkbar, dass in bestimmt organisirtem Protoplasma ein Moment kommt, wo die protoplasmatische Wand der Vacuolenflüssigkeit nicht mehr Widerstand zu leisten vermag; es gibt einen oder mehrere Risse, durch welche das Wasser in das umgebende Protoplasma eindringt, welches verhältnissmässig weniger dicht ist, als die, die Vacuolen bildende Wand. Die Stelle aber, wo die Vacuole sich befand, würde in den meisten Fällen auch der geeignetste Ort sein, wo das Imbibitionswasser eine neue Lücke reisst, eine neue Vacuole bildet, die aber, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht hat, wieder platzt. Sehr interessant ist es, dass dieses Platzen der Vacuole um so schneller vor sich geht, je höher die Temperatur ist, vorausgesetzt, dass dieselbe die Natur des betreffenden Protoplasma nicht verändert.

Eine andere Erscheinung, die hieher gehört, ist die amöboide Bewegung des Protoplasmas. Die amöboiden Bewegungen vollziehen sich stets an freiem Protoplasma. Im Ruhezustand sucht dasselbe Kugelform anzunehmen; geht es aber in Thätigkeit über, so sehen wir einen oder mehrere Fortsätze aus der Peripherie hervorbrechen, die auch wiederum eingezogen werden können. Bildet sich namentlich ein Fortsatz aus, so rückt die weiter rückwärts liegende Masse nach und das Ganze kriecht auf seiner Unterlage dahin. Mit dem Austreiben und Einziehen von Fort-

sätzen geht eine Körnchenströmung im Innern der Masse Hand in Hand. Bildet sich eine Hervorragung, so sehen wir dabei zunächst das hyaline Protoplasma betheilt; es tritt aber sofort eine Strömung des Körnchen nach diesem Fortsatz ein, und zwar werden zuerst die zunächst liegenden davon ergriffen. Die Quelle der Strömung wird in dieser Weise immer weiter rückwärts verschoben und es kann sich dieselbe sogar in zwei oder mehrere Arme theilen. Wird ein Arm eingezogen, so wandern die Körnchen vom Fortsatz in die Masse hinein.

Die Erklärung, die ich hier gebe, schliesst sich an die Wassereinlagerung in das Protoplasma an. In jedem Protoplasma können wir Stellen verschiedener Dichtigkeit voraussetzen. An einer Stelle des peripherischen Protoplasmas geschehe die Einlagerung leichter, als an den andern Stellen des Umfangs. Die vermehrte Einlagerung bewirkt vermehrte Volumenzunahme, die sich durch Hervortreten einer Protuberanz an der Peripherie des freien Protoplasmas geltend macht. Hierbei muss der Widerstand der stärker gekrümmten Oberfläche des Fortsatzes überwunden werden. Ginge diese Wassereinlagerung weiter, so würde schliesslich an der betreffenden Stelle eine Vacuole entstehen, allein das benachbarte, dichtere Protoplasma sucht das Gleichgewicht wieder herzustellen, dadurch, dass die eingelagerte Flüssigkeit von demselben Theilchen abspaltet und in den Fortsatz führt. Die eingelagerten Körner werden passiv mitgezogen. Auf diese Weise wird der Strom rückwärts um sich greifen und die Theilung desselben ist nach dem Gesagten leicht zu erklären.

Das Finziehen des Fortsatzes ist zurückzuführen auf die Wirkung gekrümmter Flüssigkeitsoberflächen.

Ein Bild dieses Vorganges haben wir an jedem, auf Wasser schwimmenden Oeltropfen, den man in einen Fortsatz ausgezogen hat. Die am stärksten gekrümmte Fläche an der Spitze desselben wird ihn nach Innen drücken. Die nach Aussen concaven Stellen der Oberfläche am Ursprung des Fortsatzes werden übereinstimmend wirken. Kurz, die Form wird sich so lange verändern, bis die Oberfläche an allen Orten gleichmässig gekrümmt ist, daher Kugelform angenommen hat.

Das Nachschieben der rückwärtsliegenden Masse bei einer kriechenden Bewegung des Protoplasmas ist ebenfalls auf Wirkungen gekrümmter Oberflächen zurückzuführen.

Dass bei diesen Erscheinungen die Wassereinlagerung wesentlich in Betracht kommt, beweist erstens, dass die Beweglichkeit mit steigendem Wassergehalt, zweitens, dass dieselbe mit der Temperatur zunimmt, so lange das Protoplasma nicht durch die Wärme verändert wird, und drittens, dass durch Einlagerungen die Beweglichkeit erschwert wird.

Die strömende Bewegung des Protoplasmas, die Circulation und Rotation desselben, die Schwärmosporenbildung lassen kaum eine sehr hypothetische Erklärung zu. Es scheint aber, dass die verschiedenartige Einlagerung von Imbibitionsflüssigkeit auch hier eine wichtige Rolle spielt. Dabei können auch durch äussere Ursachen veranlasste Störungen Anlass zu solchen Bewegungen geben (Die Saftströmung nach dem Scheitel bei *Chara* und *Nitella*.).

#### *b. Molekularkräfte der Zellhaut.*

Die Structur der Zellhaut ist namentlich von Nägeli dargethan worden und die Molekularkräfte, die bei

ihrer Bildung zur Geltung kommen, sind von ihm in der gründlichsten Weise gewürdigt worden. (Vergleiche Nägeli, botanische Mittheilungen im Sitzungsbericht der k. bair. Akad. d. Wissensch. 1862. 8. März pag. 183 ff., Sachs, Handbuch d. physiologischen Bot. pag. 398. Sachs, Lehrbuch d. Bot. IV. Aufl. pag. 635, Hofmeister, Lehre v. d. Pflanzenzelle pag. 47 ff.). Die polarisirenden Eigenschaften, die Schichtung und Streifung der Membranen lassen auf eine Anordnung der Moleküle derselben schliessen, welche derjenige der Krystallmoleküle analog ist. Die Zellhäute bestehen aus unlöslicher, aber imbibitionsfähiger Substanz. Nägeli glaubt nun, die Anziehung der Moleküle für Wasser genüge zur Erklärung der Imbibition; allein es werden auch hier die eigenen, sprengenden Kräfte des Wassers zur Geltung gelangen.

Die Einlagerung der Nährflüssigkeit mit den, von ihr mitgebrachten Nährstoffen wird nun auch, wie bei dem Protoplasma unter den verschiedenen Bedingungen nach verschiedener Weise vor sich gehen. Die Einlagerung in dichten Stellen der Zellhaut wird eine andere sein, als in weniger dichten. Wir finden die Zellmembran häufig differenzirt in dichtere, wasserärmere und in weniger dichte, wasserreichere Schichten. Ebenso in dichte und weniger dichte Streifen. So lange nun die Cohäsion der Membranmoleküle nachtheilig einwirkt, werden die dichteren Stellen wie dichteres Protoplasma kräftige Nahrung aufsaugen und festhalten und daher auch eine zwar nicht raschere aber kräftigere Massenvermehrung bewirken. Wir finden daher Verdickungen der Zellhaut namentlich in das Zelllumen hinein mit diesen dichten Parthien in Verbindung.

Auch die in gekrümmten Oberflächen gelagerten Membranmoleküle werden, wie die Protoplasmamoleküle bestrebt sein, sich in eine Ebene zu lagern. Es werden daher solche gekrümmte Zellmembranparthien nach dem Mittelpunkt der Krümmung hindrücken. Wenn z. B. drei Membranlamellen sich in einem Punkte vereinigen (S. Fig. 2), wie wir dies bei drei in einem Punkte zusammenstossenden jungen Zellen finden, so wird jede Lamelle nach dem Zellumen hindrücken. Es suchen sich dieselben zu trennen und es wird deshalb in dem Punkte, wo sie zusammentreten, eine stets weniger dichte Membran sein, oder es kann sogar geschehen, dass die Lamellen dort auseinander weichen, so entsteht ein Intercellularraum. Auf diese Weise lassen sich die meisten Intercellularraumbildungen erklären (Vergl. Fig. 2.).

An einer gekrümmten Zellmembran besitzt die Membranschicht an der convexen Seite einen grössern Krümmungsradius, als diejenige der concaven. Die Letztere wird daher dichter sein als die Erstere (Beispiele: Cladophora - Conferva etc.). Wie sehr die Krümmungen der Zellhaut auf die Dichtigkeit derselben einwirken, lässt sich leicht an Zygnema- und Confervafäden zeigen. Man schneidet dieselben mittelst eines scharfen Messers oder einer Scheere in kleinere Stücke und lässt dann dieselben in Wasser weiter vegetiren. Wir sehen dann, dass an solchen Querwänden, die, wenn sie noch von beiden Seiten von dem turgescirenden Inhalt der Zelle beeinflusst werden, biconcav sind, die Wand nach einer Seite hin gekrümmt wird, sobald die eine angrenzende Zelle zerschnitten ist. Die Convexität geht nach der zerstörten Zelle. Die eine concave Fläche der frühern Querwand wird nun



zu einer convexen und die frühere, dichtere Schicht ist nun zu einer weniger dichten, wasserreicheren geworden; ja, sie kann sogar nach einiger Zeit in den gequellten Zustand übergehen.

Auch durch äussere Ursachen kann die Zellmembran in ihren Dichtigkeitsverhältnissen und Wachstumserscheinungen beeinflusst werden. Eine solche, für die Membran äussere Ursache, ist der Turgor des Zellinhaltes. Durch denselben werden, wenn keine andere Ursache entgegen steht, die Moleküle der Membran auseinander gezogen und es können sich desswegen Flüssigkeits- und feste Moleküle zwischen die vorhandenen leichter einlagern. Der Turgor des Zellinhaltes begünstigt das tangential Wachsthum der Zellhaut. Zu dieser Erscheinung gehört die oft angeführte Thyllenbildung.

Der äussere Druck auf die Zelle dagegen, z. B. der von benachbarten Zellen auf eine Gewebezelle, wird die Ausbildung der Membran derselben beeinträchtigen und in erster Linie dem Turgor entgegen wirken; oder es wird sich mit andern Worten in erster Linie die Wasserimbibition im Protoplasma verlangsamen und dadurch auch die Zerrung, und desswegen auch das tangential Wachsthum verringern. Beispiele, welche das Gesagte erläutern, bilden die Callusbildungen. Wird z. B. an einer Wurzel die Spitze nur wenig weggeschnitten, so dass an der Schnittfläche noch lebensfähige Zellen sind, so dehnen sich diese nun unter dem geringeren Drucke mehr aus, vermehren ihr Volumen rascher, wesshalb auch die Zellhaut in tangentialer Richtung schneller wachsen muss.

Fördernd auf die Ausdehnung der Zellhaut wirkt Zug. An einem jungen Internodium, z. B. von Sam-Bern. Mittheil. 1874. Nr. 851.

bucus nigra, suchen die negativ gespannten Zellen des Markes sich zu strecken und wirken daher zerrend auf die peripherischen, positiv gespannten Zellen. Diese werden also durch jene Zerrung schneller wachsen, als sie es von sich aus thun würden; dagegen werden die Markzellen durch die peripherischen in ihrem Wachstum behindert. Werden sie isolirt, so dehnen sie sich aus, während die peripherischen sich oft verkürzen.

Wenn durch irgend eine Ursache ein Flüssigkeitsstrom durch eine bestimmte Stelle einer Zellhaut passiert, so werden die Moleküle daselbst in ihrer Ruhelage gestört. Es werden durch diese Strömung Einlagerungen fortgeführt, und es geht Alles darauf hinaus, die Membranen an der betreffenden Stelle zu lockern. Diese Lockerung kann nun zweierlei zur Folge haben, entweder nimmt die Wand an dieser Stelle durch kräftige Wassereinlagerung rasch an Volumen zu, quillt oft auf (Querwände in Siebröhren), oder es kann die Wand hier weggeführt, resorbirt werden (Resorbtion der Querwände in Gefäßzellen, Resorbtion der Scheidewände zwischen Porenkanälen bei Tüpfelzellen, der Scheidewand bei Copulationsschläuchen der Conjugaten, Bildung H-förmiger Hyphen).

Da die Zellhaut sich aus dem Protoplasma aussondert, so werden die Eigenschaften desselben auch auf die Art und Weise der Ausbildung der Membran einen wesentlichen Einfluss ausüben. Dichtes Protoplasma hält seine Einlagerungen, also auch die zu Cellulose sich gestaltende Substanz zäher fest, als wasserreiches; es wird daher eine Membran, die an dichtes Protoplasma grenzt, langsamer an Masse zunehmen können, als eine Wand, die aus wasserreichem, aber noch kräftigem Protoplasma ihre Baustoffe saugen

muss. Wir sehen z. B. in fortwachsenden Axen, dass die jugendlichen, mit dichtem Protoplasma gefüllten Zellen mit dünnen, gleichartig verdickten Membranen umgeben sind, während Zellhäute rasch sich verdicken, obschon ihr tangenciales Wachsthum ein bedeutendes ist, wenn das Protoplasma eine gewisse Wässerigkeit erlangt hat. Diese Verdickungen betreffen oft nur einzelne Stellen der Zellhaut (Ring-, Spiralfaser-, Nutzzellen, etc.). Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass in einer Zelle, in welcher der protoplasmatische Wandbeleg an verschiedenen Stellen eine verschiedene Dichtigkeit besitzt, derselbe der Zellhaut auch verschiedene Wachsthumseigenschaften erzeugen kann. Nach diesem läge ein Theil der verschiedenartigen Ausbildung der Zellhaut schon in einer Differenzirung des Protoplasmas.

### *c. Zellvermehrung.*

Die Literatur über die Art und Weise der Zellvermehrung ist eine sehr weitläufige; diejenige aber, welche die Erklärung derselben sich zur Aufgabe nimmt, ist wenig umfangreich und sehr zerstreut.

Sowohl Zelltheilung als freie Zellbildung (von den andern mehr ausnahmsweisen Zellbildungen sehe ich hier ab) wird auf eine Tropfenbildung zurückgeführt. Namentlich sucht dies Hofmeister in seiner Lehre von der Pflanzenzelle, pag. 69 ff., darzuthun und weist darauf hin, dass, wenn das Protoplasma ein gewisses Volumen erlangt, es sich dann in zwei Theile spaltet. Es kann aber die Zellvermehrung oder vielmehr die Sonderung des Protoplasmas in zwei oder mehrere Ballen kaum nur als eine Tropfenbildung angesehen werden. Es wäre nicht abzusehen, warum ein Protoplasmaleib, in eine Zellhaut eingeschlossen, auf

den Gedanken käme, sich in zwei Massen zu theilen, ebenso wenig, wie diess eine eingeschlossene Flüssigkeit thun wird, so lange sie das Gefäss erfüllt.

Wenn sich ein Protoplasmaklumpen in zwei oder mehrere Theile spalten soll, so müssen zunächst zwei oder mehrere Anziehungscentra gegeben sein. Es muss durch irgend eine Ursache, z. B. bei der Zelltheilung das Centrum der Anziehung, aus dem ungefähren Mittelpunkt der Masse nach zwei, seitlich von diesem gelegenen Punkten verlegt werden dadurch, dass zu beiden Seiten sich mehr Masse befindet. Den Grund zu einer solchen Massenvertheilung in der Zelle finde ich in der Vertheilung der verschiedenen Substanzen des Protoplasmas nach ihrem spezifischen Gewicht und der verschiedenen Dichtigkeit des Protoplasmas an der Zellwand (respective Primordialschlauch) und in ihren Ausbuchtungen.

Bei der Zelltheilung tritt eine Sonderung des Protoplasmas einer Zelle in zwei Ballen ein, welche durch eine, an die Mutterzellwand sich anlehrende Membran geschieden werden. Um die Gründe deutlich zu machen, welche mich zu der oben geäusserten Ansicht geführt haben, will ich die Erscheinung der Zelltheilung an einem bestimmten Beispiele besprechen.

An einer cylindrischen Zelle irgend eines Confervenfadens, deren Längsdurchmesser grösser, als der Querdurchmesser des Cylinders ist, haben wir nach dem frühern dichtet Protoplasma an den Wandungen und vorzüglich in beiden Cylinderenden, und hier noch am ausgesprochensten in dem Winkel, wo Querwand und Cylinderaussenwand der Zelle zusammenstossen. Je mehr die Zelle sich streckt, desto grösser werden die Unterschiede der Dichtigkeit im Centrum der Zelle

und an den beiden Enden derselben. Zudem werden sich auch die specifisch leichteren Fette vorzüglich nach Aussen begeben, während die Eiweissstoffe, die für Wasser sehr imbibitionsfähig sind, mehr nach dem Mittelpunkt der Zelle gehen. In dieser Weise wird die Differenz der Dichtigkeit des Protoplasmas im Centrum und in den Enden der Zelle noch erhöht. Den Nachweis, dass in den Enden der Zelle mehr Masse und weniger Wasser, in der Mitte reichliches Wasser ist, kann man so leisten, dass man auf die Zelle allmählig eine wasserentziehende Substanz (z. B. eine leichte Zuckerlösung) einwirken lässt. Wir erhalten dann eine 8-förmige (Fig. 4), also in der Mitte eingeschnürte Gestalt des Zellinhaltes. Durch Auseinanderrücken dieser eigentlichen Massen des Protoplasmas kann es dahin kommen, dass sich das Uebrige um diese beiden Massen, als um zwei Massencentren, lagert. Aber noch eines wird bei der Bildung dieser Massen in den beiden Enden der cylindrischen Zelle mitwirken, nämlich die Art des Wachsthums der Membran. Die gekrümmte Cylinderfläche der Zelle drückt nach innen, und dieser Druck wird durch Einlagerung neuer Moleküle zwischen die vorhandenen, also dem Wachsthum der Zellwand in tangentialer Richtung hinderlich sein. Der Turgor der Zelle kann daher die gewölbte Wand leichter in der Längenrichtung auseinander zerren, also in dieser Richtung ihr Wachsthum begünstigen. Die Zelle wächst also vielmehr in die Länge, als in die Dicke, der Cylinder wird länger. Da aber die dichten Massen an den Enden des Cylinders haften, so werden sie bei der Streckung desselben immer weiter auseinander gerückt, während das weiter nach innen gelegene Protoplasma sich leichter mit Flüssigkeit imbibiren kann. So wird

auch durch dieses Wachthum der Zellhaut die Sonderung des Protoplasmas in oben ausgesprochenem Sinne begünstigt. Aus dem Letztern erklärt sich aber auch das allgemeine Gesetz, dass die Theilungswand senkrecht auf der Richtung des Wachstums steht. Wir können aber nach Obigem auch die Theilung der Zellen begreifen, bei welcher die Theilungswand parallel mit dem Längendurchmesser verläuft, z. B. bei Ulothrix-Arten und vielen Diatomeen. Bei letztern kommt aber auch noch die specifische Beschaffenheit und Lage der Membranhälften in Betracht.

Versuche, welche uns das Gruppiren der Moleküle in zwei oder mehrere Massencentra veranschaulichen, lassen sich mit Zygnema- und Confervafaden anstellen (S. Fig. 5). Lässt man von ersterem Genus Faden halb vertrocknen, bringt dieselben nach mehrmaligem Hin- und Herbiegen unter das Mikroskop, so findet man in vielen Zellen den Inhalt gleichartig vertheilt, in andern hat er sich in zwei gleiche Klumpen geschieden, die vielleicht noch adhären. In noch andern ist die Theilung der Massen eine sehr ungleiche. Hie und da finden wir auch mehr als zwei Ballen. Bringt man nun so behandelte Faden wieder in Wasser, so fangen die meisten an, wieder zu vegetiren, und hiebei zeigt es sich, dass die Massen, ob gleich oder ungleich, zwei oder mehr, sich trennen und zwischen sich eine Membran ausstossen. Ein solcher Faden besitzt nachher lange noch Zellen von verschiedener Mächtigkeit und Länge. Was nun die freie Zellbildung betrifft, so können wir, um dieselbe verständlich zu machen, an die Thatsache erinnern, dass durch Einlagerungen, Membranverhältnisse, etc., das Protoplasma in seinen verschiedenen

Theilen sehr ungleichmässig ist. So können wir uns bei einer verhältnissmässig grössern und wohl differenzirten Protoplasmamasse leicht den Fall denken, dass sich um eine oder mehrere dichte Portionen des Protoplasmas die übrige Masse vollständig oder nur theilweise gruppirt und sich um diese Klumpen eine neue Membran bildet, so dass nun in einer Mutterzelle eine oder mehrere neue enthalten sind.

Es wird nach dem Gesagten die Zellvermehrung eine Lagerung der Moleküle des Protoplasmas nach der verschiedenen Dichtigkeit und nach der Ungleichheit der Einlagerungen, entsprechend den Gleichgewichtsverhältnissen, anzusehen sein. Dass wirklich diese Gleichgewichtsverhältnisse hier wesentlich eingreifen, beweist der Umstand, dass hauptsächlich Zellen mit relativ ruhendem Protoplasma sich theilen, während solche mit bewegtem Inhalt, wo Theile verschiedener Dichtigkeit durcheinander gemischt werden, sich weniger häufig theilen (Zellen an Vegetationsspitzen, Zellen am Umfang einer Axe verglichen mit Zellen in weiter rückwärts und tiefer liegenden Gewebezellen).

Bei der Theilung kommt auch die Form der Zelle sehr in Betracht und es werden namentlich vorgezogene Winkel mit dichtem Protoplasma den Ort eines Massencentrums bilden können. So werden dann, um mit Cramer zu reden, „immer die vorgezogenen Winkel einer Zelle abgeschnitten.“ (Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Ceramiaceen, von Dr. C. Cramer, pag. 32. — Vergl. Fig. 3).

## II. Die bei dem Aufbau der Pflanze thätigen mechanischen Kräfte.

### a. *Einfluss eines Vegetationspunktes auf die Gestaltung der Pflanze (Strömung).*

Es gibt wohl kaum eine Pflanze, die sich nach allen Dimensionen gleichartig ausbildet, also, was die Gestalt betrifft, Kugelform annimmt. Wenn es überhaupt eine solche Pflanze gibt, so haben wir sie unter den niedersten Pflanzen, unter den niedern Algen und Pilzen zu suchen.

In den meisten Fällen finden wir aber eine, zwei oder mehr Stellen der Pflanze begabt, sich stärker auszubilden. Diese Stellen nennt man Vegetationspunkte. Ein solcher Vegetationspunkt erhebt sich meistens über die benachbarten Stellen der Pflanze, welcher er angehört. Er bezieht weiter seine Nahrung nicht sowohl aus seiner äussern Umgebung, als vielmehr aus den von ihm rückwärts liegenden Theilen der Pflanze. Der Vegetationspunkt wirkt saugend, und es wird daher ein Strom von Nährflüssigkeit aus den ältern Partien der Pflanze nach demselben stattfinden, wo kräftige Neubildungen vor sich gehen, also viele Baustoffe nöthig sind. Es wird ein solcher Strom in einfachen, an einem oder mehreren Punkten fortwachsenden Zellen entstehen, so gut wie in Zellfaden und Zellgeweben mit Scheitelwachsthum. Diese Strömung wird aber die rückwärts liegenden Zell-, resp. Gewebepartien in irgend einer Weise beeinflussen. Die Untersuchung über diesen Einfluss soll Aufgabe dieses Abschnittes sein.

Das Protoplasma an irgend einer vortretenden Spitze oder eines Gewebekörpers muss relativ dicht und ruhend sein. In einer Zelle, z. B. an einem Vaucheria-schlauch,



finden wir dies thatsächlich so (s. Fig. 6). Die Gründe dafür sind schon oben zum Theil angegeben worden. Die Adhäsion an der Membran, namentlich die am Ende des Schlauches gehinderte freie Bewegung, sind der Imbibition mit Wasser ungünstig. Hiezu kommt noch ein Drittes: Durch das Saugen der Spitze durchstreicht ein Strom von Nahrungssaft die hinter ihr gelegenen Stellen des Protoplasmaleibes; in ihr selber sind diese Strömungen gering oder null. Durch diese Strömung wird die Wasserimbibition begünstigt, und zwar um so mehr, je stärker diese Strömung ist. Aus diesen Gründen namentlich ist es zu erklären, dass die Vegetationsspitze dichtes, ruhendes Protoplasma besitzt, die rückwärts liegenden Theile wasserreicher sind, und zwar um so mehr, je weiter sie vom saugenden Scheitel abstehen. Aber nicht nur in Zellen, sondern auch in Gewebekörpern finden wir in der Spitze (S. Fig. 9) relativ dichtes Protoplasma, also am ausgesprochensten in der Scheitelzelle oder in den Zellen der Scheitelgruppe. Hier kann sich das Protoplasma am leichtesten nach den Gleichgewichtsverhältnissen lagern, das heisst die Zelltheilung ist hier begünstigt. Aber auch in den Zellen des Umfangs ist das Protoplasma weniger den Strömungen ausgesetzt, als dasjenige der Zellen des innern Gewebes. Wir treffen daher im Allgemeinen in wenig differenzirten Axen, wie z. B. im Stengel von Moosen, auf einem Querschnitt nach der Peripherie hin immer kleinere Zellen (Fig. 8).

Das am Scheitel befindliche Protoplasma wird gerade als ruhendes und daher dichtes sehr geeignet sein, seine Masse durch Einlagerung neuer fester Moleküle zwischen die vorhandenen zu vermehren. Es

saugt mit grosser Kraft die Baustoffe aus den rückwärts liegenden Gewebepartien. Proportional der Saugung bewegt sich ein Nahrungsstrom durch dieselben; je mehr sie vom Scheitel abstehen, desto mehr werden sie von der Strömung beeinträchtigt; jedoch werden sich die Strömungen leichter im Innern des Gewebes als im Umfang bewegen. Wir finden daher in den Gewebekörpern, die durch einen solchen Vegetationspunkt wachsen, seine Zellen, je mehr sie vom Scheitel abstehen, mit immer wässrigerem Inhalt gefüllt. Dieser Wassergehalt nimmt schliesslich in so hohem Grade zu, dass das Protoplasma seine Lebensfähigkeit verliert und abstirbt. Wenn diese Strömung die Imbibition der Nährflüssigkeit in der angegebenen Weise begünstigt, so müssen wir die besprochenen Verhältnisse in jedem Gewebe finden, welches mit einem saugenden Scheitel oder einer Zone fortwächst.

Wir nennen aber das Wachsthum, welches hauptsächlich durch Wassereinlagerung hervorgebracht wird, *Streckung*. Wir können desshalb die hieher gehörigen Erscheinungen noch anders in Worte fassen: das ruhende Protoplasma an der Spitze wird wenig durch Streckung an Volumen zunehmen, während dieses nach rückwärts immer mehr der Fall sein wird, so lange nicht hindernde Einflüsse die Streckung verlangsamen. Eines dieser Hindernisse ist namentlich das allmälige Absterben des Protoplasmas. Hindernd wirken auch die rasch sich verdickenden Zellmembranen und die Vacuolenbildung, welche der immer stärker werdenden Wasserimbibition parallel läuft. Die Streckung ist daher am Scheitel nur langsam, erreicht ein Maximum in einiger Entfernung vom Scheitel und nimmt dann all-

mällig ab, bis sie mit dem Protoplasma ihre Thätigkeit einstellt. (Vergleiche Sachs, Lehrbuch der Botanik, IV. Aufl., pag. 786 ff.)

Sind die Verhältnisse der Imbibition günstiger, so wird das Maximum und das Ende der Streckung näher dem Scheitelpunkt liegen, als im umgekehrten Fall. An Wurzeln sind dieselben der Spitze viel näher als am Stammende; wir müssen also für die Wurzel eine leichtere Imbibition voraussetzen. Die Ursachen dieses Unterschiedes sind wahrscheinlich sehr verschiedenartige. Eine solche mag in der Funktion der Wurzel liegen, wässerige Nahrung aufzusaugen; hiebei kommen gleich die peripherischen Zellen des Wurzelendes mit solcher in Berührung und das Strömen derselben durch sie hindurch erleichtert die Wasserimbibition in denselben. Im Stamm ist dieses nicht der Fall; hier ist der Inhalt der peripherischen Zellen verhältnissmässig dicht, also wenig imbibierbar. Ein zweiter Grund ist die verschiedene Natur des Gewebes in Stengeln und Wurzelenden. Das Wurzelgewebe ist plastisch. Diese Plasticität ruht hauptsächlich in den weichen Zellmembranen der Wurzelspitze. Der Turgor der Zellen derselben wird also hier ein verhältnissmässig leichtes Spiel haben, und die Entwicklung des Protoplasmas vom dichten zum wässerigen ist eher vollendet. Am Stammende dagegen sind namentlich die peripherischen Zellen mit dichtem Inhalt und dicken Membranen versehen. Hiezu kommen noch an luftumfluteten Stammenden die starken Cuticularbildungen. Die angegebenen Verhältnisse äussern sich in den Spannungserscheinungen von Stammende und Wurzel. Am Stamm sind die äussern positiv, die innern negativ gespannt. In der Wurzel finden wir entweder nur geringe oder keine solche

Spannungen, oder sie zeigen sich in entgegengesetztem Sinn.

Die grössere Streckung des vom Scheitel rückwärts liegenden Gewebes braucht sich aber nicht nur in der Richtung der Längsaxe auszudrücken, sondern es kann diess auch in radialer Richtung geschehen. In geringerm Maasse wird dieses Letztere immer der Fall sein; dehnen sich aber die Zellen rückwärts vom Scheitel viel rascher aus, als an demselben, so können sie ihn sogar überholen, und er liegt dann im Mittelpunkt einer kuchenförmigen Gewebepartie oder in einer kraterförmigen Vertiefung. Wenn sich zwei Stellen dieses Walles vorzüglich kräftig entwickeln, so kann dadurch eine Gabelung des Stengels herbeigeführt werden. (Vergl. folgenden Abschnitt.)

Wachsen an einer Axe die Gewebeelemente der Peripherie und die ihnen angrenzenden Schichten nicht gleichartig, so dass die Cylinderform derselben gestört wird, so können aus dem Umfang neue Auswüchse entstehen, die bei höheren Pflanzen immer eine bestimmte Natur haben und als Blätter, Haare, Seitenwurzeln und secundäre Axen bezeichnet werden; bei untern Pflanzen mit geringerer Differenzirung sind auch die verschiedenen seitlichen Auszweigungen nicht so scharf charakterisirt, wie bei jenen. In den allermeisten Fällen zeigt nun die seitliche Auswachsung eine andere Ausbildung als die sie tragende Axe, namentlich bezüglich der Schnelligkeit und der Richtung des Wachsens und der Form.

An einer cylindrischen Axe finden wir die gleichartigen Gewebepartien immer in einer Zone, welche senkrecht auf dem Längsdurchmesser derselben steht. Die in Bezug auf diesen Längsdurchmesser und den

Scheitel von unten nach oben aufeinander folgenden Gewebezonen zeigen unter sich verschiedene Eigenschaften, und zwar in allmäliger Stufenfolge. (Vergl. Fig. 10, m = Maximum der Streckung. 1, 2, 3, 4, etc., Zonen mit verschieden dichtigem Inhalt.) Gehen wir von der Zone aus, wo sich das Maximum der Streckung befindet, so haben wir hier in derselben Zellen, deren Inhalt kräftig Wasser einlagern kann. Gehen wir zu der folgenden, so ist diess schon weniger der Fall, und so fort bis zum Scheitel. Je näher demselben, desto weniger ist der Inhalt der Zellen auf der betreffenden Zone geeignet, rasch Wasser einzulagern, während er umgekehrt der wirklichen Zunahme von fester Substanz vorstehen kann.

Wenn nicht irgend andere Umstände eintreten, so würde eine Emergenz, die am Punkte des Maximums der Streckung entstände (wenn überhaupt hier eine Auswachsung entstehen kann) *rascher wachsen*, als eine solche, welche näher dem Scheitel entsteht, wenn es nur auf den Zellinhalt ankäme; denn der Inhalt ihrer Gewebemasse ist schon im Voraus geeigneter, Wasser aufzunehmen, sich zu strecken; als derjenige von solchem Gewebe, welches oberhalb dem Maximum entspringt. Kurz eine Auswachsung, rückwärts vom Scheitel entstanden, geht aus einer Zelle oder einem Zellencomplex hervor, deren Inhalt durch den Einfluss des Scheitels für Wassereinlagerung geeigneter gemacht worden ist, also sich leichter streckt; und es wird eben deshalb, wenn nicht andere Umstände mitwirken, der Charakter des Ursprungs auch auf das aus ihm Hervorgehende übertragen. Thatsächlich finden wir, dass eine seitliche Auswachsung an einer wohl ausgebildeten Axe mit kräftig saugendem Scheitel rascher an Vo-

lumen zunimmt, als die sie tragende Axe. Schöne Beispiele hiefür finden wir bei den höhern Algen, bei der Gattung Chara, dann auch bei vielen Ceramieen, z. B. Ptilota, Pterota, Bonnemaisonia, Chondrodon, etc. (Vergl. Cramer, Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Ceramieen, Taf. III, Fig. 2, 3; Taf. V, Fig. 3; Taf. VII, Fig. 1, 7; Taf. VIII, Fig. 4; Taf. IX, Fig. 14.) Bei den Moosen, Gefässcryptogamen, Phanerogamen, bei denen eine wohl ausgebildete Axe vorhanden ist, wachsen in der Regel die Blätter schneller als dieselbe (Knospenbildung). Noch rascher im Verhältniss wachsen die Haare. Bei secundären Axen kommen besondere Verhältnisse hinzu und diese machen daher von dem Gesagten eine Ausnahme.

Das Auswachsen einer neuen Bildung wird überhaupt von einer vermehrten Nährflüssigkeitsimbibition abhängen; durch die Fähigkeit des Protoplasmas, reichlicher Wasser einzulagern, wird der Turgor der betreffenden Zelle oder Zellgruppen grösser. Je weiter das Gewebe oder die Zellen vom Scheitel abstehen, desto leichter können sie eine neue Emergenz bilden. Aus diesem Grunde entstehen die seitlichen Emergenzen in akropetaler Reihenfolge.

Auch auf den Ort der Entstehung einer neuen Protuberanz hat die Saftströmung nach dem Scheitel einen bedingenden Einfluss. Diess sehen wir am deutlichsten an Zellaxen, die nur aus einer Zellreihe bestehen, welche letztere dann seitliche Axen bildet. (Beispiele: Cladophora, Ptilota, etc., s. Fig. 7.) An einer Cladophora sehen wir eine neue Zellreihe immer am obern Winkel einer Axenzelle entstehen; ebenso bei Ptilota, Pterota, etc. Das dichte Protoplasma findet sich in den Winkeln, welche von den Quer-

wänden und aus den Flächen gebildet werden. In Bezug auf den Scheitel könnten sowohl am obern, als auch am untern Ende der Zelle Neubildungen entstehen. Nun aber haben wir eine kräftig wirkende Scheitelzelle; es wird sich ein Nahrungsstrom von unten nach derselben hin durch die zwischenliegenden Zellen hindurch bewegen; es wird derselbe auch bestrebt sein, feste Theile nach dem dem Scheitel näher liegenden Ende der Zwischenzelle hinzuführen. Dieser Umstand wird eine Auswachsung begünstigen; Sollte aber ein Ast aus dem untern Winkel hervorwachsen, so entreisst der Saftstrom demselben die Nahrung. Es kann sich ein abwärts steigender Ast nur entwickeln, wenn sein Scheitel kräftiger wirkt, als der Hauptscheitel und die zwischen liegenden Zellen.

Bei Chara sehen wir deutlich, wie der aufsteigende Saftstrom wirkt. Die vom Scheitel durch eine Querwand abgesonderten Zellen theilen sich zunächst in zwei, in eine obere und eine untere. Die obere Zelle steht der Theilung und Astbildung vor, die untere dagegen theilt sich nicht mehr und streckt sich zum Internodium. Aus diesen Erscheinungen können wir entnehmen, dass die obere Zelle relativ dichtes, ruhendes, daher für Zelltheilung und Neubildung geeignetes Protoplasma besitzt, während die untere einen für Wasserimbibition fähigeren Inhalt hat. Am besten lassen sich die Thatsachen durch den Saftstrom nach dem Scheitel erklären, welcher in einer Zelle namentlich die festen Nahrungsstoffe aus dem untern Ende nach dem obern zu bringen sucht.

In Geweben wird sich die Sache allerdings compliciren, allein die Saftströmung nach dem Scheitel wird in den rückwärts liegenden Zellen den Inhalt in

deren oberes Ende zu tragen versuchen, wodurch hauptsächlich eine Theilung derselben quer zum Längsdurchmesser der Axe bedingt wird.

Mit den zuletzt beschriebenen Erscheinungen hängt auch die Richtung der neuen Auswachsung zusammen. Wählen wir als Beispiel den einfachsten Fall, die Astbildung an einer Zellreihe mit Scheitelwachsthum (Cladophora, s. Fig. 7). In Bezug auf die Hauptströmung wird die Richtung des Astes nach Oben (nach dem Scheitel hin) die günstigste sein; allein der Strom bedingt die Richtung desselben nicht direkt. An einer Cladophorazelle wächst der obere Winkel in eine Protuberanz aus. Diese ist nach oben scharf begrenzt durch die Querwand; es kann sich dieselbe hier in einem scharfen Winkel abheben, während sie sich nach unten allmähig in die Aussenwand der Zelle auszudehnen sucht. Dadurch bekommt die Protuberanz die bekannte Form (Fig. 7), welche nach oben stärker gewölbt ist. In dieser starken Krümmung wird aber auch das dichteste Protoplasma, also auch der neue Vegetationspunkt liegen.

An einem Gewebe (Axe) mit lateralen Neubildungen werden wir Aehnliches haben. Da wo die Zellen gerade Kraft genug gewinnen, um den peripherischen Druck zu überwinden und auszuwachsen, liegt die obere Grenze der Emergenz. Nach unten hin werden sich die Zellen um so kräftiger hervordrängen, je weiter sie nach unten liegen; da ihr Inhalt für Wasser um so imbibitionsfähiger wird, je weiter sie vom Scheitel und je näher sie dem Maximum der Streckung liegen. Würden keine hindernden Umstände eintreten, so könnte sich eine solche Emergenz bis über das Maximum der Streckung hinunter ausdehnen; allein schon



vorhandene ähnliche Bildungen (siehe nächsten Abschnitt) bedingen es, dass die Anhaftungsstelle einer neuen Emergenz am Stammorgan meist schon weit über dem Maximum der Streckung ihre untere Grenze erlangt. Die grössere Dichtigkeit des Protoplasmas in der obersten Partie der Auswachsung, die scharfe Grenze gegen die oberhalb gelegenen nicht auswachsenden Gewebezellen und das nach unten leichtere Auswachsen bieten ähnliche Verhältnisse, wie bei der Bildung einer seitlichen Verzweigung. Die seitliche Protuberanz wird ihr dichtestes Protoplasma, also auch ihr Wachsthum an einer, nach dem Scheitel gerichteten Stelle besitzen. Die Einwirkung des Saftstromes auf die Richtung neuer seitlicher Sprossungen sehen wir vorzüglich schön bei Blättern und Nebenwurzeln, aber auch bei Haarbildungen und sekundären Axen. Alle diese Bildungen wachsen nicht senkrecht auf die Längsrichtung des Mutterorgans, sondern sind aus dieser Richtung nach dem Scheitel hin abgelenkt. Die Richtung seitlicher Sprossungen wird zwar auch bedingt durch den Geotropismus, zum Theil auch durch den Heliotropismus. Allein die angegebenen Verhältnisse finden sich auch an horizontalen Axen, bei welchen der Geotropismus nicht gleichsinnig wirkt, wie der aufsteigende Saftstrom, und weiter tritt das Gesagte auch ein bei Abschluss des Lichtes.

Zum grossen Theil wird auch die Form seitlicher Gebilde durch den aufsteigenden Saftstrom bedingt. Der Inhalt der Zellen in jeder der, vom Scheitel aus gezählt, auf einander folgenden Zonen, wird für Wasser immer imbibitionsfähiger. Erlangen die Zellen die Kraft auszuwachsen, so sollte, ist die Axe in der ganzen Peripherie gleichartig angelegt, ein Ringwall entstehen,

in den allermeisten Fällen aber sind bestimmte Stellen mit kräftigeren Gewebeelementen ausgerüstet, und diese werden als Höcker sich von dem Umfang der Axe abheben (Fig. 9 Stelle bei  $\times$ ). Aber wir sehen dennoch, dass jede direkte seitliche Emergenz eine Neigung zu jener Zonenbildung hat, und sie dehnt sich daher von der am kräftigsten wachsenden Stelle nach rechts und links aus. Das Gebilde ist daher häufig ein flaches, in der Richtung von unten nach oben zusammengedrückt (Blatt.). Wenn blos eine Zelle auswächst, so kann dieselbe allerdings diese Verhältnisse nicht sehr wohl nachahmen; auch wenn blos eine isodiametrische Zelle aus der Epidermis eines Gewebekörpers hervorzuwächst, so wird vorzüglich die Form der Mutterzelle auf die Gestalt der Haarbildung einwirken. Abgesehen von diesen Ausnahmen finden wir bei seitlichen Sprossungen symmetrische Ausbildung, bilaterales Wachstum. Diese Bilateralität ist in erster Linie durch den saugenden Scheitel der tragenden Axe hervorgebracht worden. Die, in dieser Weise bilateralen Organe müssen immer seitliche sein, was auch ohne Ausnahme immer der Fall ist.

Es kann der Saftstrom nach dem Scheitel nicht nur einfache Organe, sondern ganze Organcomplexe beeinflussen. Es sollen die hieher gehörigen Vorkommnisse im Folgenden kurz besprochen werden.

1. Blattbildung. Seitliche Bildungen, die unmittelbar aus dem Axengewebe entspringen, sind die Blätter. Ein Punkt einer auf dem Längsdurchmesser der Axe senkrecht stehenden Zone wächst kräftiger als die benachbarten Punkte; derselbe ist die Blattspitze. Nach oben wird sich das neue Blatt von dem, dem

Scheitel näher gelegenen Gewebe scharf abheben. Nach unten hin wird es durch ähnliche Organe (Cotyledonen und ältere Blätter) in seiner allmäligen Abflachung gehemmt. Diese sind auch der Hauptgrund, warum nur ein Punkt, die Blattspitze, kräftiger auswächst (vergl. den nächsten Abschnitt). Das Blatt tritt zunächst mit seiner Spitze hervor, aber alsbald schliessen sich die auf derselben Zone befindlichen benachbarten Stellen an. Das Blatt verbreitert sich so in querer Richtung. Indem nun dasselbe an seinem Rande gleichmässig (ganzrandiges Blatt) oder ungleichmässig fortwächst, bildet sich ein flaches symmetrisches Organ aus. Nach dieser Art und Weise der Ausbildung entwickeln sich Nieder-, Laub- und Hochblätter.

Die Blätter, als direkte seitliche Gebilde, wachsen schneller, als die, sie tragende Axe und da ihre basiskope Seite ein rascheres Wachsthum besitzt, so wölben sich die jungen Blätter über dem Stammscheitel zusammen und es entsteht eine Knospe.

2 Symmetrische Ausbildung von Knospen, resp. Aesten, finden wir häufig an unsern Laubhölzern, wie an *Ulmus campestris*, *Alnus*, *Corylus* etc. Die Blätter stehen links und rechts von einer Ebene, welche wir uns durch den Zweig und die Mutteraxe gelegt denken können. Die Blätter sind in ihrer ursprünglichen Lage zum Zweig gedacht, auf der basiskopen Seite desselben mehr entwickelt, als auf der akroskopen. Das Blatt selbst wird dadurch asymmetrisch. Solche Bildungen finden wir auch bei den Blättern der Arten von *Tilia*. Die grössere Hälfte der asymmetrischen Blätter ist auch hier wieder nach der Unterseite des Trägers gerichtet.

Aehnliches finden wir ferner in der Ausbildung

von Blättern, z. B. bei der Proteacee *Gervillea robusta* bei Farrenkräutern aus der Gattung *Adiantum* etc. Bei allen unter 2 genannten Formenbildungen lässt sich der Grund auch in einer Saftströmung nach dem Stammscheitel finden.

3. Blüthenbildung. Ein ganzes Sprosssystem haben wir an der Blüthe. Diese lässt sich entweder durch mehrere Schnitte in symmetrische Hälften theilen (polysymmetrische oder regelmässige Blüthen), oder es ist nur ein solcher Schnitt möglich (symmetrische oder zygomorphe Blüthen), oder es ist eine solche Theilung überhaupt unmöglich (unregelmässige Blüthen). — Für uns kommen zunächst nur die symmetrischen Blüthen in Betracht. Bei diesen finden wir Ober- und Unterseite ungleich, rechte und linke Seite dagegen gleich. Beispiele liefern die Labiaten, Papilionaceen etc. Die Ebene, welche die Blüthe in zwei symmetrische Hälften theilt, geht durch den Längendurchmesser der Axe. Wir haben auch hier das durch den Scheitel veränderte Wachstum rückwärts von demselben als Ursache der oben und unten verschiedenartigen Ausbildung anzusehen. Sehr für die gegebene Erklärung der symmetrischen Blüthen spricht der Umstand, dass an Inflorescenzen, deren seitliche Blüthen symmetrisch sind, die Endblüthe, wenn eine solche überhaupt auftritt, regelmässig ist. Eine Bemerkung von Sachs (Lehrbuch der Bot. IV. Aufl. pag. 588) scheint mir hieher zu gehören. Er sagt: „ . . . . Es scheint, als ob die kräftige Entwicklung einer Hauptspindel des gesammten Blüthenstandes . . . . oft entscheidend wäre für die zygomorphe Bildung der Blüthen, wie die Labiaten, *Aesculus* und Scitamineen zeigen; eine ähnliche Wirkung scheint die Bildung einer kräftigen Scheinaxe sympodialer Inflorescenzen zu üben.“

Diejenigen zygomorphen Blüten, deren Mediane mit der Längsaxe der sie tragenden Stammorgane einen Winkel bilden, können nur zum Theil durch die Saftströmung nach dem Scheitel und den Veränderungen durch dieselbe erklärt werden. (Vergl. weiter unten.)

Die quere Symmetrie, wie bei *Corydalis* und *Fumaria*, soll im nächsten Abschnitt besprochen werden.

4. An Placentaen, die zahlreiche Ovula hervorbringen, die in einer bestimmten Reihenfolge entstehen, finden wir dieselben in der Regel alle nach der Seite hin gekrümmt, auf welcher die jüngsten sich bilden. Diese Erscheinung kann in vielen Fällen zum Theil auf den Einfluss einer kräftiger wachsenden Zone der Placenta zurückgeführt werden. Dieselbe würde die benachbarten Zellen in ähnlicher Weise alteriren, wie ein saugender Scheitel die von ihm rückwärts liegenden Theile. Zum Theil wirken hier auch die gekrümmten Oberflächen der Placenta ein. Ein Fall, der zeigt, in welcher Weise eine Vegetationszone wirken kann, ist mir von Sachs mündlich mitgetheilt worden. An einem Köpfchen von *Helianthus annuus*, bei welchem wahrscheinlich der eigentliche Scheitel verletzt worden war, entstand eine Gewebezone, die, an ihrem Umfange weiter wachsend, nun in Bezug auf das Köpfchen nicht mehr in centripetaler, sondern in centrifugaler Reihenfolge neue Blüten bildete, die auch in ihrer Stellung um 180° gedreht waren.

Eine weitere Erscheinung, die mit dem aufsteigenden Saftstrom zusammenhängt, ist die Bildung neuer Sprossungen in der Axel seitlicher Auswüchse. Bei Florideen finden wir im Winkel von secundären Trieben, namentlich, wenn dieser und der Haupttrieb in ihrer Entwicklung schon bedeutend fort-

geschritten sind, sogenannte Adventivsprosse entstehen. Beispiele bieten *Ptilota* und *Pterota*. (Vergl. Cramer physiologisch-systematische Untersuchungen über die Ceramieen. Heft I. Taf. III. Fig. 4 und 7. Taf. VI. Fig. 2.) Aber die gleiche Erscheinung haben wir auch bei allen Phanerogamen. Ein Ast entsteht immer nur im Blattwinkel.

Warum gerade diese Winkel für die Bildung sekundärer Axen geeignet sind, lässt sich durch die Saftströmung nach dem Scheitel der Hauptaxe und einer ähnlichen nach der sekundären Emergenz begreiflich machen. In dem Gewebe überhalb eines solchen Winkels wird durch die beiden Strömungen Nahrung angetragen. In dem Winkel der Stromtheilung wird daher das Protoplasma ruhend, dicht und also für eine neue Auswachsung geeignet sein.

Ferner scheint die erste Theilung der Befruchtungskugel im Prothallium der Gefässkryptogamen durch eine Saftströmung nach den jüngern wachsenden Parthien desselben bedingt zu sein. Bei Farrenkräutern liegt die erste Theilungswand quer auf einer Linie, welche von der Befruchtungskugel zum Scheitel des Prothalliums gezogen wird. Sie hat bei *Salvinia natans* eine entsprechende Lage. (Vergleiche Pringsheim: Zur Morphologie der *Salvinia natans* im Jahrbuch f. wissensch. Bot. III. 1863. Taf. I.) Bemerkenswerth ist auch, dass der zukünftige Stammscheitel der zweiten Generation nach dem Scheitel des Prothalliums, die primäre Wurzel auf der entgegengesetzten Seite der ersten Theilungswand entsteht.

Aber nicht nur die äussern Theile, sondern auch Gewebeinnere werden vielfältig in ihrer Ausbildung beeinflusst. Wenn bei Phanerogamen-Pflanzen aus

einer Axe die Spitze eines Blattes hervortritt und nun intensiver sich entwickelt, als die übrigen Blatttheile, so sehen wir bald auch das Gewebe in der Linie, welche die Anheftungsstelle des Blattes und die Spitze desselben verbindet, in eigenthümlicher Art verändert; die ursprünglich meristematische Beschaffenheit der Elemente bildet sich theilweise zu langgestreckten Zellen oder gar Gefäßen um. Wenn am Rand des Blattes eine neue Emergenz auftritt, so finden wir das Gleiche (s. Fig. 11.). Aber nicht nur in die Blätter hinein werden solche Gefäßbündel gebildet, sondern auch nach dem Scheitel von Axen, besonders von Wurzeln. In Stämmen sind die Gefäßstränge meistens für die Blätter bestimmt und gehen nach einem kürzern oder längern Verlauf im Stamme in diese hinein. Allein bei kräftig sich entwickelndem Scheitel kann sich nach demselben ein wirklich stammeigener Strang ausbilden, wie bei Selaginellen.

Alle diese wesentlich gleichen Erscheinungen lassen eine gemeinschaftliche Ursache vermuthen und am besten erklären sie sich durch den Nahrungsstrom nach einem fortwachsenden Scheitel. Zunächst wird die Nahrung, wenn wir uns ein ganz einfaches Meristem denken, je nach den obern Partien der Zellen desselben geschleppt. Die Theilung wird also da, wo die Strömung namentlich den Inhalt der Zellen in dieser Weise beeinflusst, zur Längsrichtung des Organes geschehen. Es werden aber die Querwände der weiter rückwärts liegenden Zellen durch den aufsteigenden Saftstrom beeinträchtigt, um so mehr, je weiter sie vom Scheitel abstehen und endlich können sie sogar durchbrochen und resorbirt werden. Sind also durch vorherige vorherrschende Theilungen einer Zelle in die Quere nach

dem Scheitel gerichtete Reihen von Zellen entstanden, so wird nun bei der Durchbrechung der Querwände eine Röhre, ein Gefäß dargestellt. Die Gefäße und ihre Verwandten sind es auch, welche ihre Wandungen zuerst verdicken, da hier durch die Saugung der Inhalt auch zuerst wässerig wird und daher leichter der umgrenzenden Membran Baustoffe abgeben kann. Die Strömung nach einer fortwachsenden Spitze ist also die eigentliche Ursache der Gefäßbündelbildung.

Am deutlichsten hat man die Verhältnisse bei den Blättern. Bei Farrenkraut-Blättern tritt mit jeder Theilung des Scheitels auch eine solche des zu ihr hinstrebenden Gefäßbündels ein, gleichgültig ob die neuen Wachstumsstellen als Fiederblättchen, Lappen, Zähne etc. hervorwachsen oder nicht. Wir können daher an der Vertheilung der Gefäßbündel bei Farrenkrautblättern ihre ganze Entwicklungsgeschichte ablesen.

Obschon die Blattspitze derselben sich oftmals dichotomisch theilt, so setzt doch immer abwechselnd der eine Theil derselben eine Hauptwachstumsrichtung des Blattes fort, so dass auf diese Weise ein sympodial aufgebautes Blatt mit sympodial ausgebildeter Mittelrippe entsteht. Wir sehen dieselbe durch das kräftigere Wachstum der Blattspitze auch kräftiger entwickelt, als die Seitenrippen.

Bei den Blättern der Monocotyledonen haben wir eine parallele Berippung. Die parallelen Längsrippen zeigen bei genauer Untersuchung häufig feinere Querrippen. Die ursprünglich parallele Anordnung der Rippen sagt uns, dass das zonenartig auswachsende und später scheidig umfassende Blatt ursprünglich nicht mit



einem kräftig wachsenden Scheitel versehen gewesen ist, sondern dass verschiedene Punkte des auswachsenden Randes auf direktestem Wege ihre Nahrung aus dem Mutterorgan, dem Stengel, bezogen haben. Auf diese Weise entstehen eine Anzahl annähernd parallel laufender Rippen, die namentlich an den untern Theilen des Blattes ihre Verlängerung finden, da bekanntermassen das Monocotyledonenblatt in denselben wächst. Das Gewebe zwischen je zwei Gefässbündeln kann durch die Vermehrung seiner Zellen noch beträchtlich an Masse zunehmen; sie werden dadurch von einander entfernt. Dieses Zwischengewebe kann nun von denselben aus auf eigenen Saftstrassen Nahrung beziehen, wodurch quere, meist in einem rechten Winkel von der Längsrippe abstehende Gefässstränge entstehen. Diese letztern können sich, von zwei benachbarten Längsrippen herkommend, begegnen und es kann durch beide eine Saftströmung von der einen schwächern zu der andern stärkern Strombahn der Längsrippen entstehen. So kommt eine wirkliche Ueberbrückung zwischen ihnen zu Stande. Da die Gefässbündel der Monocotyledonen sich früh schliessen, so entsteht zwischen zwei vorhandenen Längsrippen bei der Vermehrung des zwischen ihnen liegenden Gewebes oft eine sekundäre Längsstrombahn.

Am complicirtesten sind die Verhältnisse bei den Dicotyledonenblättern. Ihr verzweigtes Adernetz sagt uns in erster Linie, dass ausser einer Hauptwachsthumsrichtung, wie wir diess bei den Monocotyledonen gefunden, noch zahlreiche seitliche Wachsthumsrichtungen auftreten, dass wir also hier ein ganzes Verzweigungssystem haben, während dieses dort nicht der Fall ist. (Beispiele an Blättern von *Helleborus niger*.) Ent-

weder bleiben bei den Dicotyledonen die seitlichen Wachstumsrichtungen frei, selbständig, und dann haben wir ein zusammengesetztes Blatt. Nach jedem Scheitel geht eine Hauptsaftstrasse, eine Mittelrippe. Entwickelt sich die Blattanlage zunächst einheitlich und wachsen erst nachträglich neue Emergenzen hervor, so haben wir das einfache Blatt. Aber so lange freie Spitzen aus dem Blattrande hervorragen, haben wir auch immer ausnahmslos eine Hauptrippe nach der Spitze dieser Auswachsung hin. Da weiter der Inhalt der Zellen des Blattgewebes des Dicotyledonen seine kräftigen Eigenschaften nicht nur in der Bildung seitlicher Vorsprünge ausdrückt, sondern auch darin, dass in der Blattfläche gelegenes Gewebe noch lange kräftig fortwächst, so kommen auch hier mannigfaltige complicirte Gefässbündelverläufe und Anastomosen derselben vor. Wählen wir als Beispiel das Blatt der Steineiche. Nach der eigentlichen Spitze des Blattes geht die Hauptrippe; nach den Lappen, die aus den Seitenrändern des Blattes in frühester Jugend hervorbrechen, ziehen sich ebenfalls mächtige Saftstrassen, sekundäre Nebenrippen. So ist das Gefässsystem auch ursprünglich gestaltet; allein zwischen je zwei seitlichen Rippen wächst und vermehrt sich das Blattparenchym; von den nächsten Stellen der leitenden Gefässe ziehen die kräftigsten Partien desselben Nahrung an sich, und es entsteht ein kleiner Quergefässbündel. Sobald aber bei der ersten Anlegung dieser queren Gefässe der eine Gefässbündel, von dem ein Ast abgeht, welcher zu demjenigen der benachbarten Rippe hinüberzieht, eine kräftigere Saftströmung besitzt, so wird nun aus letzterer durch die beiden Querstränge eine Strömung zu jenem hinübergehen. Auf diese Weise bildet sich die Anastomose voll-

ständig aus. Solche Anastomosen wiederholen sich auf die mannigfaltigste Weise. Ebenso schöne Beispiele wie *Quercus* liefern *Corylus*- und *Alnus*blätter. Das Blattparenchym, das rings von anastomosirenden Gefäßbündeln begrenzt ist, bildet sich oft noch weiter aus und es bilden sich nach den kräftiger wachsenden Stellen desselben eigene Saftstrassen. So können denn auch Nerven entstehen, welche im Vergleich mit den ursprünglichen Nerven sogar eine entgegengesetzte Richtung besitzen (rückläufige Nerven). Schöne Beispiele für das Gesagte liefern viele Polypodiaceen (S. v. Ettinghausen, Beiträge zur Kenntniss der Flächenskelete der Farrenkräuter Taf. XIII bis XX).

Einfacher noch, als an höhern Pflanzen, finden wir die Einwirkung einer fortwachsenden Spitze ausgesprochen bei Moosblättern, bei welchen ein mittlerer Strang von Zellen in die gestreckte Form übergeht und eine mehr oder weniger entwickelte Mittelrippe bildet.

*b. Verhältniss zweier und mehrerer Vegetationspunkte und Zonen (Absaugung).*

Es lässt sich schon a priori ableiten, dass, wenn sich an ein und demselben Gewebesystem ein oder mehrere Vegetationspunkte aufthun, diese einander in verschiedener Weise beeinflussen können. Es findet hier ein Kampf ums Dasein statt; der mächtigere Scheitel reisst kräftiger Nahrung aus dem mütterlichen Organ an sich, als ein schwächerer und bringt dadurch diesen letztern in Nachtheil. Diese Verhältnisse werden uns durch mehrere sehr bekannte Erscheinungen erläutert. Wenn wir z. B. einen Birnbaum, der zur Herstellung eines Spaliers dienen soll, in die Breite ausdehnen wollen, schneiden wir ihm den Hauptvege-

tationspunkt weg; dadurch bewirkt der Gärtner, dass die Nahrung, welche der eigentliche Scheitel des Baumes für sich in Anspruch nahm, nun den seitlichen Sprossungen zu gute kommt; diese wachsen um so kräftiger und dehnen die Krone des Baumes in die Breite aus. Wollen wir aber umgekehrt den schlanken Stamm haben und den Baum oder die krautartige Pflanze rasch in die Höhe treiben, so schneiden wir so viel als thunlich von den seitlichen Axen weg. Ein wirkliches Schema für diese Verhältnisse bietet uns eine junge, gleichmässig gewachsene Föhre (*Pinus sylvestris*), wenn sie gerade ihre neuen Triebe entfaltet hat; wir sehen den Endtrieb am längsten entwickelt, dann folgen von oben nach unten die Endtriebe der quirlartig angeordneten sekundären Axen; sie werden von oben nach unten immer kürzer. Die tertiären Axen besitzen in Bezug auf die sie tragenden Aeste einen kürzern Endtrieb, auch sie werden gegen die Wurzel hin immer kürzer. Das Gleiche wäre von Axen höherer Ordnung anzuführen. Brechen wir an einem solchen Baum den obern Theil des Stammes weg, so entwickeln sich nun die obersten stehen gebliebenen Axen um so entschiedener; ja es kann sich sogar die Eine oder Andere von ihnen zum eigentlichen Stamm umbilden. Diese Verhältnisse findet man häufig bei unsern, namentlich im Freien stehenden Waldbäumen (vergl. die schematische Figur).

Es drängt sich uns zuerst die Frage auf, warum die obern Axen in stärkerer Maasse sich entwickeln, als die untern. Der ursprüngliche Scheitel ist der, in entgegengesetzter Richtung von der Wurzel gelegene, der oberste. Die seitlichen Axen sind erst nachträglich entstanden und als solche schon in ihrer Entstehung

vom Hauptscheitel beeinflusst. Sie würden stärker geworden sein als dieser, wenn sie sofort kräftiger Nahrung an sich gezogen hätten, als der Hauptscheitel. Für ihre Entwicklung nachtheilig ist auch ihre seitliche Stellung, da sie den Nahrungsstrom von der Wurzel ablenken müssen; dazu ist aber eine eigene Kraft erforderlich, der Hauptstrom wird sich leichter in der einmal angenommenen Richtung weiter bewegen. Wenn wir aber nun an dem ganzen System von Axen die untern mit den obern vergleichen, so sind diese letztern durch den Haupttrieb eher im Stande, von dem Hauptstrom etwas zu kriegen, als die untern, da für diese alle über ihnen liegenden Axen in ähnlicher Weise wirken, wie ein oberster Scheitel. Wenn eine untere Axe Nahrung will, so muss sie den Kampf gegen alle über ihr gelegenen saugenden Theile aufnehmen. Eine häufige Erscheinung ist es, dass an vielen in der Natur frei lebenden Bäumen die untern Axen nicht nur nicht mehr wachsen, sondern sogar absterben; dies ist die Selbstreinigung der Baumstämme. Es wird aber dieselbe für die obern Theile von Vortheil sein. Das sehen wir häufig an Rothtannen, von denen die einen einzeln, die andern im Wald in Gesellschaft stehen. An den sogen. Wettertannen unserer Alpen finden wir die seitlichen Axen zu sehr starken Aesten entwickelt, dafür wird aber auch die Tanne weniger hoch, ihr Hauptstamm ist deutlich kegelförmig. Tannen jedoch, die in ganzen Beständen wachsen, besitzen die unteren Triebe, die nicht nur von den obern zu leiden haben, sondern denen auch hauptsächlich Licht und Platz fehlt und deshalb bald zu Grunde gehen; die obern Triebe besitzen sowohl Platz als Licht; der Saft, den die untern Triebe weggesogen hätten, kommt nun ihnen zu gut. Die

Tanne wächst daher schneller in die Höhe, wird schlank und hoch.

Wie in obigem Beispiel mit den einzeln und gesellig lebenden Tannen, so finden wir auch häufig, dass nicht nur die obern auf die untern Axen, sondern auch umgekehrt die untern auf die obern einen Einfluss auf ihr Wachsthum ausüben, so dass in jenem Beispiel die Tanne mit starken Aesten bei gleichem Alter eine viel geringere Höhe erlangt, als die im Wald lebende. Bei sehr vielen Pflanzen zeigt sich, dass seitliche Bildungen das Hauptorgan beeinflussen. Cramer glaubt in seinen Untersuchungen über die Ceramieen, dass seitliche Tetrasporenbildung so auf die Enden der Hauptsprossen einwirken kann, dass diese nicht mehr unbegrenzt fortwachsen, sondern ihr Wachsthum ebenfalls mit Sporenbildung beschliessen. Noch viel bekanntere Thatsachen werden wir hieher zu zählen haben, z. B. die Endigung von Inflorescenzen. Axen schliessen gewöhnlich mit Blütenbildungen.

Es kommt nun sehr häufig der Fall vor, dass eine Blüthenspindel seitliche Blütenstände treibt, die nach dem obern Ende derselben immer schwächer werden, und es ist der häufigste Fall, dass eine solche Inflorescenz ohne eine eigentliche Endblüthe schliesst. Wir können uns diese Erscheinung sehr ungezwungen dadurch erklären, dass die untern seitlichen Axen auf die obern Theile für deren Ausbildung nachtheilig einwirken, und dass schliesslich eine Anzahl von solchen untern seitlichen Bildungen die eigentliche Axe aufhören machen kann. Nicht nur an Inflorescenzen, sondern auch an ganzen Pflanzen können ähnliche Bedingungen auftreten, welche eben den Grund dafür abgeben, „dass die Bäume nicht in den Himmel wachsen“ (Bei-

spiel: Junge, mit einer geringen Anzahl von Vegetationspunkten versehene und daher rasch wachsende Obstbäume, und ältere, mit unzähligen, aber langsam fortwachsenden Spitzen).

Falsche Dichotomieen, wie wir sie namentlich bei Gewächsen kennen, deren Stammscheitel mit mehreren Zellen fortwächst, gehören ebenfalls hieher. Wenn sich in Folge der kräftigern Entwicklung unterer resp. seitlicher, also älterer Gewebeelemente der Scheitel von denselben überflügeln lässt, so kann er sogar durch Einwirkung jener zu Grunde gehen. Häufig übernehmen zwei Punkte der seitlichen Bildung die Funktion eines Scheitels.

Auch das Aufhören der Blütenaxe kann zum grossen Theil auf die Absaugung durch die Blüthentheile zurückgeführt werden.

Eine ungeheure Anzahl weiterer Erscheinungen, die wir gewöhnlich unter dem Kapitel der Lehre von der Blattstellung zu lesen bekommen, gehört ebenfalls hieher.

Wie schon früher bemerkt, würde eine Pflanze, an der kein Punkt kräftiger wächst als die andern und sich zum Vegetationspunkt umgestaltet, Kugelform behalten. Eine Axe, an der alle Theile der Peripherie gleichmässig sich ausbilden, würde gleichförmig, cylindrisch bleiben; aber besonders an Axen höherer Pflanzen sind schon bei ihrer Entstehung Bedingungen gegeben, unter denen nicht alle lateralen Stellen gleichmässig fortwachsen, so dass also Höcker, neue Vegetationspunkte oder Zonen entstehen. Bei Dicotylen haben wir die Bildung von zwei Cotyledonen, bei Monocotylen die Bildung eines einzigen Samenlappens mit vertieftem Vegetationspunkt, dessen Umgebung ungleiche Verhält-

nisse zeigt. Bei Gefässkryptogamen sind schon (wie auch bei den Phanerogamen) die ersten Zelltheilungen der Art, dass die Ausbildung einer gleichförmig cylindrischen Axe dadurch sofort gestört wird (s. pag. 206). Wir finden nun bei den Dicotyledonen z. B., dass die ersten Blätter der Hauptaxe in den Lücken zwischen den Cotyledonen entstehen. Ueberhaupt bilden sich in den allermeisten Fällen die Blätter in der weitesten Lücke zwischen zwei vorhergehenden Blattorganen. Nach diesem wäre bei den Dicotyledonen die einfachste Blattstellung die decussate, complicirter die spiralige. Suchen wir zunächst die Frage zu beantworten, warum denn das neue Blatt in der weitesten Lücke, zwischen den nächstbenachbarten ältern Sprossungen derselben Axe entsteht. Hofmeister sucht in seiner Morphologie der Gewächse (pag. 508) den Grund in der grössern Dehnbarkeit der Oberfläche einer Axe; er sagt: „an denjenigen Stellen, welche den letzt zuvor gebildeten Sprossungen am nächsten liegen, hat jene Membran (die Membran der Aussenfläche), während der Entwicklung dieser Zweige oder Blätter schon eine beträchtliche Dehnung erfahren. Die Ausstülpung der freien Aussenfläche durch die Thätigkeit der von ihr umschlossenen Masse musste auch auf die nächste Umgebung der sich bildenden Protuberanzen zerrend und dehnend wirken. Die Dehnbarkeit wird hier fortan die geringste sein. Auf den Ort der Aussenfläche der betreffenden Zone, welcher den Grenzen der letztentstandenen Sprossungen am fernsten liegt, hat jene Zerrung am wenigsten gewirkt. Hier ist die Stelle des geringsten Widerstandes gegen das Streben zur Bildung einer neuen Ausstülpung; hier wird die neue Sprossung zum Durchbruch kommen, auch dann, wenn ihre, im Wesen



der wachsenden Masse begründete ursprüngliche Richtung in einem weitgeöffneten Winkel von dem (auf die Stengelachse bezogenen) Radius der dehnbarsten Stelle der Aussenfläche des Vegetationspunktes divergirt.“

Ohne hier in eine nähere Kritik dieser Hypothese einzugehen, scheint mir dieselbe den thatsächlichen Erscheinungen nicht sich vollkommen anzuschmiegen. Namentlich scheint mir durch dieselbe nicht erklärt, warum die Emergenzen sich so stark von einander abheben; man sollte auch eher glauben, dass gerade durch die Zerrung der Zellhäute deren Dehnung in tangentialer Richtung die Auswachsung von Gewebeelementen begünstigt wird, wofür auch die allmälige Abdachung von einer jungen Ausstülpung spricht, und dass die Stelle in der weitesten Lücke zweier älterer Ausstülpungen also am wenigsten zum Auswachsen geeignet sei. — Die Sache scheint mir auf einer Saugung der beiden vorhandenen Ausstülpungen zu beruhen, zwischen welchen die neue Auswachsung entsteht.

Haben wir an einer Stengeloberfläche zwei hervorgewachsene Emergenzen, so saugen deren Vegetationsspitzen Nahrung aus den rückwärts liegenden Theilen. Erheben sich die Vegetationspunkte nur noch wenig über die Oberfläche des Mutterorgans, so werden wir den Bezirk gleichmässiger Saugung mit Theilen einer Kugeloberfläche begrenzen können (s. Fig. 10.). Die Intensität der Saugung muss um so geringer werden an den weiter vom eigentlichen Vegetationspunkte abstehenden Stellen. Je näher Gewebetheile dem saugenden Scheitel liegen, desto mehr werden sie von der saugenden Kraft desselben zu leiden haben. Stehen an einem Axenende auf gleicher Höhe zwei Blattan-

lagen, so werden diese aus ihrer Umgebung Nahrung aufsaugen; je näher die angrenzenden Zellen, desto mehr wird ihr Inhalt ausgesogen. Es wird daher diejenige Stelle, welche von beiden Anlagen möglichst weit entfernt ist, also über der Mitte der von ihnen gebildeten Lücke sich befindet, am wenigsten von ihnen beeinflusst werden. Hier enthalten die Zellen relativ dichteres und kräftiges Protoplasma, welches also im Falleist, der neuen Protuberanz ihre Entstehung zu geben. Dieselbe wird so weit nach oben rücken, so nahe dem Scheitel der Axe zu stehen kommen, als das Protoplasma noch auszuwachsen vermag und wird sich auch nach dem Fröhern verhältnissmässig scharf nach dem Stammscheitel absetzen. Durch diese Wegsaugung wird nicht nur der Ort der Entstehung, sondern auch zum grossen Theil die Form einer neuen Auswachsung und namentlich die Gestalt der Anheftungsfläche derselben von den beiden ältern gleichartigen Emergenzen bedingt.

Sind die beiden Blätter, zwischen denen neue entstehen, auf gleicher Höhe und ist ihre Entfernung von einander am Umfange der Axe eine gleiche, so werden zwei neue Blätter gleichzeitig in den von ihnen gebildeten Lücken entstehen. Jene zwei Bedingungen sind jedoch wohl nie absolut rein gegeben. Es würde bei vielen Pflanzen die decussate Stellung der Blätter bald in eine spiralige übergehen, nach den im Folgenden anzugebenden Gründen. Das Festhalten an der decussaten Stellung muss daher auch von andern Faktoren abhängen. Hier ist namentlich Warmings Bemerkung zu beachten (In *Recherches: sur la ramification des phanérogames*), dass Blätter mit decussater Stellung am Rande einer Zone auswachsen, die auf gleicher Höhe

oder höher steht, als der eigentliche Scheitelpunkt. Durch die ungefähr auf gleicher Höhe stehenden, gegenständigen jungen Blätter kann eben einer ganzen Zone über denselben die Entstehung gegeben werden. Diese Zone wächst nun aber an zwei Stellen kräftiger aus und bildet zwei gegenständige, mit den vorigen gekreuzte Blätter, welche am Grunde durch dieselbe aneinander gekoppelt sind. Eine solche Zone ist sehr stark entwickelt an Blättern, wie wir sie z. B. bei *Lonicera Caprifolium* haben.

Sind dagegen die Bedingungen zu beiden Seiten einer neuen Blattanlage ungleich, so wird dieselbe nicht exakt über der Mitte der beiden ältern Protuberanzen zu stehen kommen. In den meisten Fällen haben wir eine ältere, tiefer stehende, mehr entwickelte und eine jüngere, höher stehende, weniger ausgebildete Blattanlage, wodurch die neue Protuberanz ungefähr auf jene Linie fällt, welche wir senkrecht auf den Mittelpunkt derjenigen Linie richten können, welche die Mittelpunkte der bestimmenden Blattanlagen verbindet. So kommt die neue Blattanlage näher über die ältere, als über die jüngere zu stehen (s. Fig. 9). Je nach Umständen wird jene mehr oder weniger von der genannten senkrechten abweichen können. Auf diese Weise bekommen wir nun die spiralige Blattstellung. So lange die Faktoren dieselben bleiben, wird die Spirale sich nicht verändern, im andern Fall wird sie niedriger oder steiler.

Ist die Axe, an der neue Blätter entstehen, sehr gestreckt, so wirken hauptsächlich auf die Entstehung des neuen Blattes nur die beiden nächsten ältern, sind aber die vorhandenen Blätter sehr gedrängt, ist die Axe selbst sehr verkürzt, so können auch mehr als zwei

an der Entstehung einer neuen Anlage bestimmend mitwirken. In diesem Fall wird die Spirale eine sehr complicirte (Beispiel: *Plantago major*).

Da nach Obigem auch bei decussater Stellung der Blätter die Verhältnisse der vorhergehenden, bedingenden nicht vollständig die gleichen sind, so sehen wir auch sehr häufig die Blattpaare einander ausweichen in der Weise, dass nicht die Blätter, aber die Paare in spiraliger Stellung sich befinden.

Das Hofmeister'sche Gesetz, dass neue Auswachsungen in der weitesten Lücke von benachbarten untern entstehen, ist eine allgemeine Formel für eine grosse Anzahl von Thatsachen; allein es ist kein Grund für die Entstehung einer neuen Protuberanz angegeben. Es wird aber in allen Fällen, wo nur die ältern Auswachsungen bedingend für eine neue mitwirken, das Gesetz ohne Ausnahme gelten. Die Ausnahmen, die Hofmeister selbst angibt, können zum Theil oder vollständig auf andere Ursachen zurückgeführt werden.

Da zwei benachbarte Ausstülpungen ihre benachbarten Stellen aussaugen, so wird bei sehr nahestehenden das zwischenliegende Gewebe später wenig mehr geeignet sein, neue auszuwachsen. Jede Emergenz hebt sich sehr scharf von der andern ab. Dieses ist nicht nur der Fall bei seitlichen Emergenzen von Axen, sondern auch bei solchen anderer Pflanzentheile, wie bei Blättern (Fig. 11).

Wie bei Laub- und Niederblättern, so kommt das angegebene Gesetz auch zur Anwendung bei der Stellung der Blüthen theile. Die allgemeine Regel für die Stellung derselben heisst: Die Glieder auf einander folgender Kreise einer Blüthe wechseln mit einander ab, sofern diese wirklich successiv entstanden sind. Die

Ausnahmen von dieser Regel fallen der Mehrzahl nach auf die Dicotyledonen, weniger auf die Monocotyledonen-Blüthen und gehören vorzüglich zu denjenigen Erscheinungen, bei denen die Glieder eines Kreises und diese selbst nicht in akropetaler Folge ihre Entstehung nehmen.

Die Zahl der Blüthentheile, auch von Kelch und Krone ist bei verschiedenen Pflanzengattungen eine verschiedene; jedoch sind namentlich für letztere Kreise die Zahlenverhältnisse sehr einfache. Die Zahlen sind 5, 4, 3 und ihre Multiplen.

Sehr einflussreich, namentlich auf die Stellung der Glieder des untersten Kreises der Blüthentheile, sind Stütz- und Vorblätter. Besprechen wir kurz die Hauptverhältnisse sowohl bei Di- als Monocotyledonen.

Es werden auf eine Zone um so mehr Glieder zu stehen kommen, je weniger die Anhaftungsstelle eines Gliedes des Kreises (Quirles) vom Anfang desselben beträgt. Bei Monocotyledonen finden wir, dass die Laubblätter zonenartig auswachsen, scheidig umfassen. Auch die Blüthentheile haben etwas Aehnliches. In den weitesten Lücken, zu beiden Seiten des oft scheidigen Stützblattes entsteht je ein Blatt und ebenso über diesem selber. Die dem Stützblatt zugekehrte Seite der Blütenanlage ist also geeigneter auszuwachsen, als die Oberseite. Die Anlage ist wie bei der Mehrzahl der Blüthen, in geringem Grade zygomorph. Die drei Theile umfassen nun die ganze Zone, auf der sie stehen. Weiter erzeugt die fortwachsende Blütenaxe auf gleicher Höhe drei neue Glieder eines Kreises, welche mit den vorhergehenden abwechseln. Bei vielen Monocotyledonen entstehen fünf solcher Cyklen. Bei unvollkommenen Monocotyledonenblüthen

springt die symmetrische Anordnung ihrer Theile noch mehr ins Auge; so bei der Grasblüthe. In dieser schwindet von den eigentlichen Perigontheilen das vordere Blatt, welches über dem breiten Deckblatt zu stehen käme. Bei solchen Monocotyledonenblüthen, bei denen das Deckblatt fehlt, steht im ersten Kreise immer ein Glied vorn; es kommt hiedurch oft eine viergliedrige Blüthe zu Stande (Gymnostachys).

Bei Dicotyledonen finden sich am häufigsten die Zahlen 4 und 5. Die normale Zahl ist 5. Besteht der Kelch, resp. der unterste Kreis der Blüthe aus fünf Stücken, so haben wir in den meisten Fällen folgenden Bildungsgang. Es entsteht zunächst in einem vorhandenen Deckblatt eine Blütenanlage, oder es kann dieselbe sogar vor dem Deckblatt entstehen. In beiden Fällen, in denen nur das Deckblatt vor den ersten Kelchtheilen gebildet wird, erscheint am häufigsten rechts oder links von dem Deckblatt ein Kelchtheil und dann ein solcher hinten und weiter ein dritter auf der noch freien Seite des Deckblattes. Wir haben nun drei Kelchtheile, zwei vordere und einen hintern, die successiv erscheinen, wie im angenommenen Fall, oder fast zu gleicher Zeit entstehen. Es schieben sich nun noch zwei neue seitliche Kelchtheile hinein, so dass der Kelch nun fünftheilig ist. Die Glieder der folgenden Kreise wechseln nun in der Regel ab, fehlt das Deckblatt, so verschmelzen die beiden vordern Theile und der Kelch wird vierzählig und so bei Cruciferen. Ausnahmen von den hauptsächlichsten Vorkommnissen sind bedingt 1) durch bilaterales Wachsthum der Blütenanlagen, wie bei Papilionaceen und Resedaceen; 2) durch Vorblattbildungen. Bei diesen kommt wieder das Gesetz ins Spiel, dass die nächstentstehenden Ausstülpungen in der

weitesten Lücke zwischen zwei vorhergehenden Vorblättern entstehen. Die Zahl der Blüthentheile in einem Kreise ist hier ebenfalls in der Regel fünf, ein neuer Fingerzeig für die Ansicht, dass diese Zahl sich hauptsächlich auf die Anheftungsstelle und namentlich deren Ausdehnung zurückführen lässt.

Wie schon der Vergleich der Blätter von Mono- und Dicotyledonen zeigt, besitzt das Protoplasma bei letztern eine längere Entwicklungsdauer als bei erstern, so dass durch dasselbe häufig selbständige Neubildungen ausgeführt werden. Auch in der Ausbildung der Blüten bei Mono- und Dicotyledonen scheint sich etwas Aehnliches bemerkbar zu machen. Bei erstern erscheinen die Kreise einer Blüthe successiv; was einmal angelegt ist, wird gewöhnlich durch keine weiteren Zwischenbildungen vermehrt. Bei Dicotyledonenblüthen dagegen findet sich häufig der Fall, dass die Ausbildung der Blüthe zurückgreift und zwischen schon vorhandene Kreise neue Kreise, zwischen vorhandenen Gliedern andere interponirt werden. Wir sehen bei Dicotyledonen auch häufig, dass eine Emergenz sich nicht sofort zu einem bestimmten Blüthenorgan umwandelt, sondern dass sie der Grundstock wird für eine Menge gleichartiger oder sogar ungleichartiger Bildungen. (Hypericineen, Primulaceen.). (Vergl. Payer, *Organogénie de la fleur*. Taf. I.)

Bei unvollkommenen Dicotyledonenblüthen finden wir oft etwas Analoges, wie bei den Monocotyledonenblüthen, z. B. bei den Amentaceen. Die schwach entwickelte Blüthenanlage wird hier durch die tragende Axe stark beeinflusst und bildet sich daher in hohem Mass zu einer symmetrischen Blüthe aus.

Eine etwas andere Erscheinung, die hieher gehört,

ist der Wechsel von Hoch- und Niederblättern. Sehr schön finden wir denselben bei Coniferen, namentlich bei Arten aus der Gattung Pinus, so bei *Psylvestris*, dann auch bei den Cycadeen. Dieser Wechsel von wohl entwickelten Laub- und tief stehenden Niederblättern beruht wieder auf einer Absaugung. Einfache Verhältnisse finden wir z. B. bei *Cycas revoluta*. Bei dieser Pflanze folgen auf eine Anzahl von gefiederten Laubblättern eine Menge von braunen, schuppenförmigen Niederblättern. Diese Periodicität kann am besten folgendermassen erklärt werden: Die Laubblätter, die namentlich für ihre Ausbildung sehr viel Nahrung nöthig haben, wirken mächtig auf den Stammscheitel zurück. Wir finden auch wirklich Pflanzen mit mächtigen dem Scheitel nahestehenden Blättern mit einem verhältnissmässig geringen Längenwachsthum des Stammes begabt. (Baumfarren, Palmen, Cycadeen.) Aber nicht nur auf das Längenwachsthum des Stammscheitels wirkt die kräftige Laubblattbildung ein, sondern ebenso stark auf die aus ihm hervorgehenden Stammbildungen. Ueber den stark entwickelten Laubblättern bilden sich bei *Cycas* immer nur Niederblätter aus. Durch die Bildung von solchen schwachen, seitlichen Gebilden kommt der eigentliche Scheitel wiederum zur Kraft und es werden nun wieder neue Laubblätter angelegt. Eine ähnliche Erklärung können wir auch auf complicirtere Fälle anwenden. An *Pinus sylvestris* haben wir Langtriebe, die nur schuppenförmige Blätter tragen, dagegen besitzen die Axillarknospen derselben nur ein geringes Längenwachsthum, erzeugen aber ihrerseits fünf lange, wohl ausgebildete, grüne Nadeln.

Die axylläre Knospenbildung überhaupt ge-



hört ebenfalls hieher. Eine Knospe, welche schon früh aus dem Winkel des jungen Blattes entsteht, erzeugt zuerst immer eine kleinere oder grössere Anzahl von Blättern, die auf einer niedrigen Entwicklungsstufe stehen bleiben, oft schuppenförmig und nicht einmal grün gefärbt sind. Sobald sich die Knospe kräftigt, gibt sie immer vollkommenen Blättern die Entstehung. Die Niederblätter gehen allmählig in Laubblattbildungen über (Beispiel: *Aesculus Hippocastanum*, *Acer Pseudo-Platanus* etc.). Die Knospenanlage wird zuerst sowohl durch das noch in seiner Entwicklung begriffene Blatt, als auch durch den nahen Stammscheitel beeinträchtigt. Sobald beide Faktoren aber weniger mehr einwirken, kann sich die Knospe kräftiger entwickeln und je mehr sie sich aus dem Mutterorgan hervorbildet, desto stärker kann ihr eigener Scheitel saugen. Die Winterknospen unserer Laubhölzer finden wir an dem basalen Theil gebildet von im Winter braun gefärbten Niederblättern. Im Frühjahr bricht die Knospe durch, durch den Auftrieb von wässerigem Saft aus der Wurzel dazu angetrieben und dehnt sich nun rasch mit allen ihren Theilchen aus. Diese rasche Volumenvermehrung beruht hauptsächlich auf einer Streckung der schon angelegten Gewebetheile, und namentlich der Blätter. Durch ihre starke Ausbildung wird die Umlegung von Winkelknospen oder ihre erste Entwicklung sehr stark beeinflusst und sie beginnen daher zunächst nur mit schuppenartigen Niederblättern. Dies ist nicht nur der Fall mit den Axillarknospen, sondern auch mit den Endknospen von Axen. Hier würden wir den gleichen Fall wie bei *Cycas revoluta* haben. Dass wirklich, namentlich die rasch sich ausbildenden Blätter auf die Bildung von solchen Knospen einwirken, kann man

z. B. an unsrer gewöhnlichen Eiche darthun. Man reisst an einem jüngern Exemplar, an einem eben austreibenden Spross die jungen Blätter weg; dann wächst die schon gebildete Endknospe aus und bildet nun allmählig während einer längern Dauer Laubblätter aus, ohne eine wirkliche Endknospe mit Niederblättern zu besitzen. Wir sehen diese Erscheinung häufig genug an jüngern Pflanzen, die noch kräftig treiben, von selbst auftreten. Die Endknospe macht dann schon in dem gleichen Jahre einen Entwicklungsgang durch, wie sie ihn sonst erst im nächsten Frühjahr begonnen hätte.

In diesen Abschnitt gehören schliesslich noch diejenigen Erscheinungen, bei welchen durch eine kräftiger wachsende Zelle oder einem solchen Gewebetheile andere Zellen oder Gewebetheile in ihrer Entwicklung vollständig verhindert werden. Der Embryosack ernährt sich auf Kosten der umgebenden Theile; der Embryo sucht seine Nahrung im Embryosack oder frisst die in demselben als Endosperm ausgebildeten Zellen. Auch von den bei den Keimzellen im Embryosack der Phanerogamen entwickelt sich in den meisten Fällen nur die Eine. Bei den Gymnospermen bildet sich in der Regel nur einer von mehreren angelegten Embryonen aus. Von zahlreichen Samenanlagen eines Ovariums entwickeln sich oft nur wenige, während die andern verkümmern. Alle diese Thatsachen können wir leicht durch die Annahme erklären, dass der kräftiger und auch später sich entwickelnde Theil die benachbarten, oft gleichartigen Theile ausnützt und sie so an ihrer eigenen Ausbildung hindert, sie sogar zerstört. — Auf gleiche Ursachen kann man noch eine grosse Anzahl von ähnlichen Thatsachen zurückführen, so die Erscheinung, dass häufig das sporentragende Farren-

blatt weniger oder kein grünes Blattparenchym entwickelt. Fernere Zusammenziehungserscheinungen, wie wir sie am Staubblatt der Phanerogamen vorfinden, gehören ebenfalls unter diesen Gesichtspunkt.

*c. Form der Scheitelzellen im Verhältniss zu der Gestaltung der Pflanzen.*

Unter I. c. haben wir gesucht, kurz darzuthun, welchen Einfluss die Form der Zelle auf die Theilungsweise derselben ausübt. Von derselben wird auch eine eigenthümliche Weiterentwicklung der Zelle abhängen. Auch die Scheitelzelle bei denjenigen Pflanzen, welche mit einer Zelle fortwachsen, hat eine bestimmte Form. Welchen Einfluss eine solche bestimmte Form der Scheitelzelle auf die von ihr abgeleiteten Zell- oder Gewebeelemente haben kann, ist schon vielfach beschrieben worden, und wir können es daher hier mit der Besprechung einzelner Beispiele bewenden lassen.

Die *Cladophora*, deren Scheitelzelle der Hauptsache nach Cylinderform besitzt, theilt sich nach den in dem Abschnitt über Zellenvermehrung angegebenen Gründen in querer Richtung, so dass wiederum eine ähnlich gestaltete Scheitelzelle und eine cylindrische, untere Zelle erzeugt wird. Wiederholt sich dieser Vorgang, so entsteht eine Zellreihe. Dieselbe wird, wenn sie neuen Sprossungen die Entstehung gibt, jene immer am oberen Ende der einzelnen Zellen des Fadens auswachsen lassen.

Haben wir an der Spitze eines Moosstämmchens eine Scheitelzelle von der Form einer umgekehrt dreiseitigen Pyramide und werden die Segmente der Zelle successiv parallel den drei Seiten derselben abgeschnitten, so erhalten dadurch die aus ihnen hervor-

wachsenden Blätter auch eine ganz bestimmte Lage. Sie sind am Stengel in drei Längsreihen geordnet. Auch die Form der blattbildenden Segmente wird diejenige der Blätter wesentlich beeinflussen; da weiter aus ganz bestimmten Theilen dieser Segmente neue Axen entstehen können, so wird auch diesen indirekt durch die Form der Scheitelzelle der Ort ihrer Entstehung angewiesen; auch bei Gefäßpflanzen finden wir mannigfache ähnliche Beispiele. (Vergl. Fig. 15.)

Wie schon bemerkt, hängt mit dem Vorhandensein einer einzigen Scheitelzelle auch die dichotomische Theilung der Axen von Thallophyten und höhern Cryptogamen zusammen; denn, theilt sich jene in ungefähr zwei gleiche Theile und besitzen beide ähnliches Wachstum, so hört damit der ursprüngliche Scheitel auf und die Dichotomie ist gebildet.

*d. Die Imbibitionsflüssigkeit und die Gestaltung der Pflanze.*

Lassen wir auf den Inhalt einer mit dichtem Protoplasma gefüllten Zelle ein wasserentziehendes Mittel einwirken, so löst sich derselbe von der umgebenden Membran los, zieht sich etwas zusammen und sucht sich zu einer Kugel von noch grösserer Dichtigkeit zu ballen. Machen wir das Gleiche mit einer Zelle, welche wässriges Protoplasma enthält, so schrumpft ihr Inhalt bedeutend mehr zusammen. Am wenigsten contrahirt sich die Membran, da sie die grösste Dichtigkeit besitzt. Wenn also durch irgend einen Umstand den imbibirten Substanzen Wasser entzogen wird, so ziehen sie sich um so mehr zusammen, je wasserreicher sie sind.

An den lebenden Pflanzen können auf verschiedene Weise ähnliche Erscheinungen erzielt werden. Hieher

ist in erster Linie die Verdunstung von Wasser an der Oberfläche zu zählen (Transpiration). Wenn aber aus dem im Vergleich zu der Membran stets viel wasserreicheren Protoplasma Flüssigkeit weggeht, so wird der Turgor der Zelle sinken und sogar schwinden. Das Gewebe (der Zellfaden oder die Zelle) wird schlaff, welkt. Es wird aber auch die Streckung bei dem Welken aufhören und die Zunahme der festen Masse wird wenigstens sehr abgeschwächt sein. Ein gewisser Grad von Imbibitionsflüssigkeit ist zum Wachsthum der Pflanze durchaus nothwendig (vergl. H. de Vries über die Dehnbarkeit wachsender Sprossen in den Arbeit. des bot. Inst. in Würzburg, pag. 519).

Wenn reichlich Wasser in den Zellinhalt eindringt, so sucht er entsprechend sein Volumen zu vergrößern, die Zelle turgescirt sehr stark. Dieser stärkere Turgor wird die umgebende Membran kräftig auszudehnen versuchen, sie wächst daher rascher in tangentialer Richtung, findet dadurch keine Gelegenheit, in radialer Richtung sich zu entwickeln und dieser Umstand ist nun wieder der Ausdehnung des Inhaltes günstig. Kann sich der Inhalt einer Zelle mit wenig Wasser imbibiren, so ist der Turgor ein schwacher, die Zellwand wird nicht gedehnt und kann sich daher auch in radialer Richtung entwickeln, sich verdicken. Der durch reichlichen Gehalt an Imbibitionsflüssigkeit kräftigere Turgor wird auch die Ursache sein, dass Zellen und ganze Gewebepartien leichter aus einem mütterlichen Gewebe hervowachsen. Nägeli sagt in seinen bot. Mittheilungen, Band II, pag. 120: „Eine Vermehrung der Wasserzufuhr allein, bei gleichbleibender Aufnahme der übrigen Nährstoffe, vergrößert die Pflanze und ihre Theile ohne Vermehrung der Trockensubstanz. Die Gewebe

werden grossmaschiger und weicher, die Stengel und ihre Internodien gestreckter, die Blattstiele länger, die Blattspreiten tiefer gelappt.“ — Die Wassereinlagerung wird zwar auch von dem Grad der Fähigkeit des Zellinhaltes abhängen. An Axen z. B. wird am Maximum der Streckung mit der geringsten Schwierigkeit Wasser eingelagert. Der Turgor der Zelle ist also hier am stärksten, was wir auch daran erkennen können, dass beim Welken diese Stelle sich am meisten contrahirt. Auch werden hier die Zellen am meisten der Dehnung ausgesetzt sein und können daher ein schwächeres Gerüst für die Axe bilden, als die verdickten Membranen unterhalb und die mit dichtem Protoplasma angefüllten Zellen oberhalb denselben. Ueberneigen z. B. von Blütenstielen findet also am häufigsten an dieser Stelle statt (Papaver, Sedum etc.).

Erscheinungen, welche auf den, durch die Imbibitionsflüssigkeit bedingten, Turgor zurückgeführt werden können, sind folgende:

1) Auswachsen von Epidermiszellen, z. B. von Wurzelhaaren bei reichlicherer Wasserzufuhr, welches bei weniger Wassergehalt unterbleibt.

2) Wurzeln wachsen aus Stecklingen nur dann hervor, wenn diese in Wasser gestellt und sonst sehr feucht gehalten werden; bei welken unterbleibt die Wurzelbildung.

3) Seitliche Emergenzen bilden sich bei grösserer Wasserzufuhr leichter und wachsen eher zu grösserer Selbständigkeit heran.

4) Das Austreiben der Knospen im Frühjahr beruht hauptsächlich auf Wassereinlagerung.

5) Pilze schiessen hauptsächlich bei Regenwetter aus dem Boden hervor.

6) Das Vergrünen von Blüten tritt hauptsächlich dann ein, wenn die Pflanze allzu sehr begossen wird, oder im Freien, wenn allzu häufiger Regen fällt.

Von grossem Einfluss auf die Imbibition und also auch auf den Turgor der Zellen wird es sein, wenn die ganze Pflanze von Wasser umgeben ist. Der protoplasmatische Inhalt der Zellen wird immer genügende Flüssigkeit finden; die Zellenmembranen wachsen unter dem kräftigen Turgor rasch in tangentialer Richtung. Wir finden die Axenorgane der Wasserpflanzen schlank, gestreckt; die Zellen haben ebenfalls eine bedeutende Streckung erlitten und sind verhältnissmässig wenig verdickt. Ein Beispiel, welches uns den Einfluss des umgebenden Wassers auf die Gestaltung von Pflanzen deutlich macht, haben wir am Protonema von Sphagnum. Im Wasser entwickelt es sich zu confervenartigen Fäden, ausser Wasser zu einem gelappten thallusartigen Gebilde. Ein hieher gehöriges Beispiel aus dem Kreise der Phanerogamen haben wir an *Ranunculus aquatilis*. Ausser Wasser wird derselbe weniger gestreckt. Die Blätter sind in weniger feine und lange Theile zerschlitzt. Ueberhaupt sind untergetauchte, dicotyledonische Pflanzen in der Regel mit zertheilten Blättern versehen.

Wassermoose bringen sehr selten Frucht, und solche, welche amphibisch leben, bilden eher ausserhalb des Wassers ihre zweite Generation aus, als im Wasser. Wir können diese Erscheinung auf die allzu starke Wasserzufuhr zurückführen, da die Sporenbildung immer ein Protoplasma von verhältnissmässig grosser Dichtigkeit voraussetzt.

*e. Druck und Zug als das Wachsthum hindernde  
und fördernde Faktoren.*

In jeder einzeln lebenden Zelle finden wir Druck und Zug (Zerrung) vereinigt. Der protoplasmatische Inhalt einer solchen Zelle drückt auf die Membran, dehnt sie so weit als möglich aus, wodurch ein tangentiales Wachsthum begünstigt wird. Dagegen übt die Membran auf den Zellinhalt einen Gegendruck aus, wodurch dieser sich nicht so weit mit Flüssigkeit imbibiren kann, als diess möglich wäre, wenn er frei für sich existiren würde. Allein auch im freien Zustand wird eine peripherische, dichtere (gekrümmte) Schicht der Primordialzelle auf die Imbibition im Innern einen analogen erschwerenden Einfluss ausüben.

Ist die Zelle an einer oder mehreren Stellen dehnbar, so wird dieselbe aus dem Umfang der Zellhaut hervorgetrieben werden können. Ein Beispiel hiefür haben wir an der Thyllenbildung. Durch die verschiedene Dehnbarkeit an verschiedenen Stellen der Zellhaut kann dieselbe sehr stark von der Kugelgestalt abweichen; allein auch hier ist nicht zu vergessen, dass die Stellen verschiedener Dichtigkeit wahrscheinlich zum grossen Theil von einer Verschiedenartigkeit des Protoplasmas selber bedingt werden.

In einem Gewebe, das aus ganz gleichen Zellen bestünde, deren Inhalt von sich aus gleich leicht Wasser einlagern würde, werden doch die innersten Zellen dies weniger leicht thun können, als die äussern, da eben dieselben den erstern im Wege stehen. Der Inhalt wird also unter diesen Umständen in den peripherischen Zellen wasserreicher. Der dadurch gesteigerte Turgor spannt die Membranen kräftig an, so dass



schliesslich die äussern Zellen ein grösseres Volumen besitzen, als die innern, in welchen auch der Inhalt dichter bleiben wird. Entsprechende Verhältnisse finden wir bei der Antherenbildung, sowie in der Ausbildung des Kernes einer Samenanlage. Hieher können wir wohl auch die ersten Regenerations-Vorgänge an nur wenig abgeschnittenen Wurzeln zählen, wie sie Prantl in seinen Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln (Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg pag. 546.) beschreibt.

An einer Stammaxe enthalten die Zellen der Peripherie an den noch kräftig wachsenden Theilen relativ ruhendes Protoplasma, welche Eigenschaft namentlich hervorgebracht wird durch die geringern Strömungen in der Peripherie, durch stärker verdickte Membranen der hier befindlichen Zellen, durch die Cuticularisierung der Aussenfläche und durch die hier stattfindende Transpiration. Die Zellen der innern Gewebe sind namentlich von dem Scheitel des Stammes beeinflusst. Ihr Inhalt würde da sicher an Volumen durch Wasserimbibition zunehmen und die ihn umgebenden Membranen strecken, wenn nicht die peripherischen Gewebepartien ihn daran verhindern würden. Diese inneren Gewebe (Mark) werden daher bestrebt sein, die äussern auszudehnen und es würden dieselben also unter der von jenen ausgeübten Zerrung rascher wachsen als sie dies von sich aus thun würden. Die innern Theile dagegen werden in ihrer Streckung durch die äussern beeinträchtigt. Es entstehen so Spannungen zwischen beiden, die man leicht darthun kann, indem man z. B. an einem noch kräftig wachsenden Internodium von *Sambucus nigra* das Mark von den peri-

pherischen Geweben isolirt. Das Mark streckt sich sofort und noch mehr, wenn man es in Wasser legt. Die äussern Gewebetheile bleiben gleich lang oder verkürzen sich sogar bei der Isolirung. Man bezeichnet die auf die letztern ausgeübte Zerrung als positive Spannung, das Zurückhalten der innern Gewebe durch dieselben als negative Spannung. Das Mark und die ihm verwandten Gewebe werden nicht nur eine Zerrung der peripherischen Gewebe in der Längsrichtung der Axe hervorbringen, sondern auch in radialer Richtung.

Aehnliche Zerrungsverhältnisse auf die peripherischen Gewebetheile werden auch durch erhöhtes Wachstum innerer Gewebeschichten (Verdickungsring) hervorgebracht.

In der Entwicklung von Blättern finden wir Druck und Zug als das Wachstum hindernde Faktoren angewendet. Die äussersten Theile eines Blattes, bei nicht ganzrandigen die Spitzen seiner Emergenzen, strecken sich zuerst (Blatt von *Vitis vinifera* und *Ampelopsis hederacea*), da sie von keinen Zellen umschlossen und so in ihrer Streckung beeinträchtigt werden. Die Streckung an einem Blatt muss nach dem Gesagten von den Blatträndern desselben gegen seine Basis fortschreiten, und es geschieht dies im Allgemeinen auch so. Allein bei Dicotyledonenblättern sind in das parenchymatische Blattgewebe ein complicirtes Netz bildende Gewebestränge von verhältnissmässig geringer Dehnbarkeit eingezogen. Das grüne Blattparenchym, welches in einer solchen Gefässbündelschleife liegt, wird daher gerade durch diese an seiner raschen Entwicklung gehemmt. Wir sehen daher auch, dass die innersten (ersten) Schleifen, deren paren-

chymatisches Gewebe am meisten in dieser Hinsicht zu leiden hat, nachträglich noch mannigfaltige Entwicklungsstufen durchmachen, bis endlich auch seine Zellen in das Stadium der Streckung eintreten.

Die Monocotyledonen besitzen Blätter ohne eigentliches seitliches Wachsthum. Die hervortretende Spitze streckt sich rasch und hört auf zu wachsen, während die unter Gewebedruck stehenden, von derselben rückwärts und der Basis des Blattes genäherten Zellen noch lange sich vermehren und erst in der Reihenfolge von der Spitze nach der Basis in den gestreckten Zustand übergehen.

Beispiele anderer Art, die ebenfalls unter diesen Abschnitt gehören, betreffen die Bewurzelung von Stecklingen. Hartes Gewebe, altes oder von Natur aus zähes, treibt sehr schwierig oder gar keine Adventivwurzeln. Das Gewebe, wenn es neue Wurzeln treiben soll, muss eine gewisse Weichheit besitzen; doch darf es auch nicht allzu weich sein, da sonst das Ganze sich dehnt oder abstirbt. Soll eine Wurzel sich bilden, so muss ein Punkt im Innern des Gewebes gegenüber den andern Gewebetheilen die Kraft besitzen, dieselben zu durchbrechen, wodurch eben oft ein neuer Vegetationspunkt gebildet werden kann.

Wenn eine Epidermiszelle auswächst, so wird sie nun in ihrer Ausbildung durch nichts anderes behindert, als durch ihre eigene Zellhaut. Wir finden es daher als Regel, dass sich der Inhalt einer solchen rasch, namentlich durch Wasserimbibition vergrößert und die Membran schnell dehnt. Dadurch erreicht er aber bald ein Stadium, in welchem er zu wässerig wird und sich nun nicht mehr weiter zu entwickeln vermag. — Er-

hebt sich aber aus der Axe ein seitlicher Auswuchs, und zwar nicht aus der Epidermis, sondern aus dem unter derselben gelegenen Gewebe (Periblem), so steht also hier die eigentliche Spitze wenigstens unter dem Druck der Epidermiszellen. Eine sofortige Streckung wird durch denselben verhütet. Allein da auch hier der Inhalt allmählig weniger dicht wird, so kommt auch für einen solchen Auswuchs (ein Blatt) der Moment der Streckung, welche also, wie oben angegeben, von aussen beginnt und gegen die Basis desselben fortschreitet. Solche Auswüchse mit gleichen Eigenschaften haben wir aber nicht nur bei höhern Pflanzen, sondern z. B. auch bei Algen (Chara, Ceramieen), bei welchen die Verhältnisse noch einfacher und klarer vorliegen. Erst wenn sich der Inhalt einer fortwachsenden Spitze wieder sammeln kann, also ein wirklicher Scheitel sich bildet, haben wir eine sogenannte Axe mit unbegrenztem Wachstum.

Wenn wir ein wachsendes Gewebe biegen, so werden die Zellen auf der convexen Seite auseinander gezerrt, ihre Membranen werden gedehnt; dagegen ist ihr Inhalt in seinem Bestreben, sich auszudehnen, nicht begünstigt. Auf der concaven Seite werden aber Membran und Inhalt zusammengedrückt. Es würde daher doch bei einer solchen Krümmung der convexe Theil für die Wasserimbibition geeigneter sein. Aehnliche Verhältnisse würden sich bei dem Biegen einer schlauchartigen Zelle einstellen.

Im normalen Verlauf des Wachstums einer Pflanze ist es häufig die Form einer einzelnen Zelle oder eines ganzen Gewebekörpers, welche ähnliche Verhältnisse, wie an willkürlich gekrümmten Organen, hervorbringen kann. Denken wir uns eine Zelle aus einem gekrümmten

Zellfaden, wie etwa die Enden der Ceramiceen oder die ersten primären lateralen Bildungen bei Charen, so wird die ungefähr scheibenförmige Zelle da, wo sie den grössten Längsdurchmesser besitzt, mehr protoplasmatischen Inhalt besitzen, als an der Stelle des kleinsten Längsdurchmessers. Aber es wird auch die Beweglichkeit des Inhaltes an der mehr erweiterten Stelle eine grössere sein als an der verengten (s. Fig. 14). Jene mehr erweiterte Partie wird daher rascher wachsen, da hier mehr und beweglicherer Inhalt ist, als an der entgegengesetzten Stelle. Ein ganzer Zellfaden, wie das Ende von *Ceramium rubrum*, wird sich also noch stärker krümmen, wodurch aber die Elemente, namentlich die Membranthteile an der concaven Seite, zusammengedrückt und daher in ihrem Wachsthum gehindert, die Stellen an der convexen Seite des Fadens durch diese Krümmung bevorzugt werden. Eine Strömung nach dem Scheitel eines so gekrümmten Fadens wird sich auch leichter durch die beweglicheren Theile des Protoplasmas bewegen, also der convexen Seite entlang, wodurch die Gegensätze zwischen dieser und der concaven Seite noch erhöht werden.

Bei Geweben sind die Verhältnisse ähnlich. Wenn z. B. ein Blatt auswächst, so sind schon der Anlage nach seine untern Partien geeigneter, schneller zu wachsen, sowohl durch den Inhalt der dortigen Zellen, als auch die durch den Stamm bedingte Form des Blattes. Das kräftigere Wachsthum der Unterseite des Blattes, die dadurch bewirkte stärkere Ausdehnung derselben, wird das Wachsthum der Elemente der Oberseite benachtheiligen. Die Blätter rollen sich nach oben und innen. Aber hier, wie auch bei den gekrümm-

ten Zellreihen, gleicht sich die Krümmung später aus. Der Grund liegt darin, dass bei der Krümmung das Protoplasma der concaven Seite dichter bleiben konnte, als auf der entgegengesetzten. Wenn die Verhältnisse auf der letztgenannten Seite anfangen, ungünstiger zu werden, kann dort das Protoplasma wenigstens noch so lange kräftiger wachsen und die Membranen dehnen, bis das Organ gerade gestreckt ist. Oft sehen wir die Krümmung sogar in die entgegengesetzte überschlagen.

Eine Reihe von Erscheinungen schliesst sich hier sofort an, ich meine die *N u t a t i o n e n*. An einem Stengel von *Allium Cepa* finden wir z. B. eine Bewegung seines obern Endes hin und her in einer Ebene ungefähr. Nehmen wir an, dass die eine Seite des Stengels, durch das Auswachsen eines Blattes vielleicht, auf der einen Seite kräftiger wächst, als auf der andern, so wird das Ende des Stengels nach der letztern hin bewegt werden. Die weniger kräftig wachsende Stelle des Stengels, welche jener entgegengesetzt ist, verdichtet aber ihr Protoplasma, und diess kann zu einer neuen Blattbildung Veranlassung geben, wodurch das Ende des Stengels nach der entgegengesetzten Seite bewegt wird. Es braucht aber diese Bewegung nicht mit der Bildung einer seitlichen Ausstülpung zusammenzuhängen, sondern eine einmalige Krümmung genügt, um solche Bewegungen des Stengels hervorzubringen, da jedesmal das Protoplasma der concaven Seite im Vergleich zu dem an der convexen dichter ist und dadurch den Grund zu einem Umschlagen der Krümmung gibt. — Ein Hin- und Herbewegen des Organs in einer Ebene wird erfolgen, wenn die Zonen der mit ungleich dichtem Protoplasma begabten Zellen quer auf dem Längendurchmesser des Organs stehen. Sind sie

zu demselben schief gestellt, so kann es Veranlassung zu rotirenden Bewegungen des Endes des Organes geben.

Vorausgesetzt, der Inhalt in allen Zellen eines Axengewebes habe das Maximum der Flüssigkeitseinspeicherung noch nicht erreicht, so werden die Zellen der convexen Seite eines gekrümmten Organes leichter auszuwachsen, als diejenigen auf der entgegengesetzten. Wir finden daher die Erscheinung sehr häufig, dass die Unterseite von gekrümmten Organen in der Hervorwachsung neuer Bildungen begünstigt ist.

Die Theile gekrümmter Zellen wachsen auf der convexen Seite der Krümmung in der Regel eher aus, als auf der concaven. Die schönsten Beispiele liefern uns die Ceramieen, deren Bau Cramer in seiner Arbeit (physiologisch.-system. Unters. über die Ceramieen, Heft I, und pflanzenphysiologische Unters. von C. Nägeli und C. Cramer, Heft IV) so ausgezeichnet klar dargethan hat. (Vergl. die angegebene Arbeit. *Ptilota*, Taf. II, Fig. 1 a, Taf. III, Fig. 1, 2 und 3, *Pterota* auf Taf. IV, Fig. 2 a, Taf. 5, Fig. 3 etc.) — Aber auch schon die Theilung der scheibenförmigen Zellen einer jungen Axe verhält sich entsprechend, da der kräftiger an Volumen zunehmende Inhalt der convexen Seite nach dieser hin auszuwachsen strebt. Die erste Theilungswand, welche dem Längsdurchmesser der Zelle parallel läuft, schneidet zuerst eine Partie auf der convexen Seite weg; die folgenden Theilungswände schreiten von dieser nach der concaven Seite hin. (S. Fig. 14 b.) (Vergl. Cramer, C. c., Heft IV, Taf. I., Fig. 2 und 3. — Das Gleiche finden wir auch bei *Chara*.)

Auf der Unterseite von Blättern finden wir Hervorbildungen häufiger als auf der Oberseite. Auf jener treten die Adern mehr hervor, hier finden sich bei allen

Landpflanzen hauptsächlich die Spaltöffnungen, Pilze treten hier häufiger durch; die Unterseite ist häufiger mit Haaren bedeckt, als die Oberseite; die Sporen bilden sich auf der Unterseite des Farrenblattes.

An Blättern mit hervorragenden seitlichen Sprossungen, welche ihrerseits weitere laterale Gebilde erzeugen, entstehen diese im häufigsten Fall auf derjenigen Seite derselben, die vom eigentlichen Scheitel abgekehrt ist (Fig. 11, bot. Blätter v. Umbelliferen).

Bei Blüthen ist es ebenfalls sehr häufig die Unterseite der Anlage derselben, welche am kräftigsten den seitlichen Neubildungen vorsteht (Zungenblüthen der Compositen).

Die Krümmungen eines Organes, welches seitlichen Bildungen die Entstehung gibt, können häufig ein Grund sein, dass letztere sich symmetrisch aufbauen. An einem gleichmässig gekrümmten Organ sind die Verhältnisse links und rechts von einer Ebene, die man sich durch alle Krümmungsradien gelegt denken kann, einander gleich; also ist hier auch kein Grund zu einem ungleichen Wachsthum der beiden seitlichen Sprossungen. Die grössten Ungleichheiten liegen an der Stelle des gekrümmten Organes, wo die Zone der Krümmungsebene dessen Oberfläche schneidet. Diese Verhältnisse kommen selten rein für sich vor, sondern sind mit den unter dem Abschnitt der Einwirkung eines Vegetationspunktes auf die von ihm rückwärts liegenden Gewebeelemente besprochenen Ursachen meistens combinirt. Wo Ausnahmen von der früher angegebenen normalen Stellung seitlicher symmetrisch gebauter Organe am tragenden Organ vorkommen, spielt nicht nur der saugende Scheitel, sondern auch Krümmung und Absau-



gung hinein. Hieher sind zu zählen die Blüten von Borragineen, Solaneen, Hippocastaneen etc. Ein reineres Beispiel ist die Bildung der quer symmetrischen Blüten von Fumaria und Corydalis. Bei diesen sind die Sporne nach der weitesten Lücke gerichtet, welche jüngstes und nächstjüngstes Laubblatt bilden. Die Axe der ganzen Inflorescenz wird dadurch über derselben am meisten begünstigt und die von ihr hervorsprossenden Blüten entwickeln alle nach dieser Richtung hin einen Sporn.

*f. Dünner- und Dichterwerden des Protoplasmas und das Wachsthum durch Intussusception.*

Schon im Anfang dieser Arbeit habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass schon relativ wässriges Protoplasma leichter neue Flüssigkeit einlagern kann als dichtes, dass aber letzteres vorzüglich die Vermehrung der protoplasmatischen Masse versehen wird. Wohl nie behält das Protoplasma während einer längern Zeit der Entwicklung gleiche Dichtigkeit, sondern wird entweder wasserreicher und stirbt allmähig ab, oder es wird nach und nach dichter und steht dann meistens der Reproduktion vor.

Die Ursachen, welche das Protoplasma allmähig wasserreicher werden lassen, haben wir besprochen, es sind die Saftströmung nach einem fortwachsenden Scheitel, die Absaugung, Verminderung des Druckes, Vermehrung des Turgor durch Wasserzufuhr, durch Wärme etc. Durch dann allmähig grössern Wasserreichthum wird häufig eine Zelle, ein Gewebe befähigt, Ausstülpungen zu bilden. Durch grossen Turgor werden neue Emergenzen rascher hervortreten und eher zu grösserer Selbständigkeit gelangen.

Das Dichterwerden von Protoplasma, hauptsächlich an Axengebilden, muss ebenfalls auf die Gestaltung der Pflanze einen bedeutenden Einfluss ausüben. Die Ursachen, welche ihrerseits das Protoplasma dichter machen, können verschiedener Natur sein, starke Einlagerung fester Körper oder sich wie feste Körper verhaltende Massen, wodurch die Dichtigkeit desselben vermehrt wird, oder vermehrter Druck, wie durch stärker verdickte Membranen, oder durch Saugung erzeugte Ruhe von schon angelegten Organen, oder durch vermehrte Assimilation grüner Pflanzentheile.

Was zunächst den ersten Punkt betrifft, die vermehrte Dichtigkeit durch zahlreichere Einlagerungen, so können wir uns dies am Besten an einem einzelnen Stammscheitel klar machen. Die Scheitelzelle besitzt von Anfang an kräftiges, stark saugendes Protoplasma. Dieses saugt seine Baustoffe aus den untern Gewebetheilen und lagert dieselben zwischen seine Moleküle ein. Bei diesem Saugen werden die dichtern Substanzen nach oben befördert, während in die Lücken von unten her wässrige Nährflüssigkeit nachrückt. Je kräftiger der Scheitel wird, desto stärker wird er seine Nahrung an sich ziehen und namentlich wird er auch neue, feste Einlagerungen bilden, und desto mehr werden in obigem Sinne die rückwärtsliegenden Elemente beeinflusst. Diese Kräftigung des Scheitels wird erstens dadurch begünstigt, dass er sich bei seiner weitem Entwicklung immer mehr von dem Muttergewebe abhebt und zweitens erhält bei der Theilung der Scheitelzelle in eine neue und in eine Segmentzelle die erstere doch immer Protoplasma der Mutterzelle, die neuen Einlagerungen gesellen sich daher zu den schon vorhandenen. In ähnlicher Weise werden sich

auch Scheitel, die mit einer Zellgruppe fortwachsen, verhalten können.

Wenn sich in einer Scheitelzelle die Wandung und namentlich deren freie Aussenfläche allmählig verdickt, vielleicht durch das Dichterwerden des Protoplasmas selbst, so wird diese fortschreitende Verdickung so einwirken, dass jenes sich auch aus diesem Grunde mehr und mehr verdichtet.

Wenn sich seitlich von einem Scheitel die Gewebe stark entwickeln, so können letztere denselben in seiner kräftigen Entwicklung hemmen und sein Protoplasma dadurch in ein mehr ruhendes und verhältnissmässig dichtes verwandeln. Auch finden wir häufig das Protoplasma eines Organes in ruhendem Zustand, so lange das Letztere stark von benachbarten, kräftig wachsenden Pflanzentheilen beeinflusst wird.

Weiter kann die Assimilation in grünen Pflanzentheilen gerade durch die Erzeugung von Substanzen, welche dem wachsenden Protoplasma als Einlagerung beigegeben werden, zu der Verdichtung des Protoplasmas beitragen.

Die hierher gehörigen Erscheinungen sind sehr mannigfaltig. Schöne Beispiele bieten uns die Laubmoose. Aus der Spore geht das auseinandergezogene Moosstämmchen, das Protonema hervor und erst aus diesem entwickelt sich die verhältnissmässig langsamer wachsende, beblätterte Axe. Bei Farrenkräutern entsteht aus der Spore das Prothallium wenig kräftig: es entwickelt sich aber an seinem Scheitel immer kräftiger bis zur Erzeugung der Befruchtungskugeln. Interessant ist, dass dieser Scheitel in abnormalen Fällen auf ungeschlechtlichem Wege unmittelbar in die zweite, weit kräftigere Generation übergehen kann. —

Der Embryo der Phanerogamenpflanzen bildet zunächst den Vorkeim und erst dann die Embryokugel. Jeder Spross einer Phanerogramen-Pflanze verdichtet sein Protoplasma allmähig bis es zur Blütenbildung kommt. Sehr beachtenswerth ist die Bemerkung von Warming (in den Recherches sur la ramification des phanérogames), dass sich gegen die Blütenbildung hin der ursprünglich hervortretende Stammscheitel allmähig verflacht oder sogar vertieft. Ein deutliches Beispiel von einem nach und nach langsamern aber kräftigeren Wachsthum haben wir an den Rhizombildungen von *Adoxa moschatellina*. Hier hängt die Erscheinung am wahrscheinlichsten mit der Assimilation der Blätter zusammen.

*g. Einwirkung der Wärme auf das Wachsthum durch Intussusception.*

Die Wirkungen der Wärme sind schon zum Theil unter I. angeführt worden. Die Wärme, als eine Bewegung der festen Moleküle, wird um so kräftiger einwirken, je stärker diese Bewegungen sind, d. h. je höher die Temperatur ist, vorausgesetzt, dass die Pflanze und deren Theile durch diese Erhöhung keinen Schaden nehmen.

Wir finden daher, dass das Wachsthum und namentlich die Streckung von Pflanzentheilen bei der Erhöhung der Temperatur zunimmt. Diese Zunahme läuft parallel der letztern bis zu einem Maximum, von welchem an dann die Wärme ihre nachtheiligen Einwirkungen beginnt.

Erscheinungen, welche hieher gehören, sind: 1) das raschere Pulsiren der contractilen Vacuolen bei höherer Temperatur als bei niedrigerer, was sich nach dem frühern (Abschnitt I) leicht erklären lässt.

2) Die Pflanzen der Tropen treiben häufig ins Kraut, während dabei die Blütenbildung eher leidet. Es ist aber schwierig, hier namentlich Einwirkung der Wärme und von genügender Feuchtigkeit, verbunden mit stärkerer Ernährung, auseinanderzuhalten.

3) Pflanzen, deren Früchte in gemässigten Zonen einen verhältnissmässig concentrirten Saft besitzen, werden in heissern Klimaten wässriger und voluminöser.

#### *h. Einwirkung des Lichtes auf das Wachsthum.*

Auf das Wachsthum durch Einlagerung neuer Moleküle zwischen die schon vorhandenen, seien diese gleicher Art wie die Masse oder gehören sie der Imbibitionsflüssigkeit an, hat das Licht einen wesentlichen Einfluss. Allein die Verhältnisse, die hieher gehören, sind schon so oft besprochen worden und sind so bekannt, dass ich über diesen Gegenstand nur wenig Worte zu machen brauche.

Auf irgend eine Weise wird die Intussusception durch das Licht bei den meisten Pflanzen verlangsamt. Es kann diese Verlangsamung vom Inhalt ausgehen (was mir, beiläufig gesagt, wahrscheinlicher ist), oder auch von der Membran. In beiden Fällen werden die Erscheinungen die gleichen sein. Wird der Inhalt der Zellen durch das Licht alterirt, wird der Turgor derselben desshalb vermindert, so wird der Membran verhältnissmässig mehr in die Dicke wachsen. Das Gleiche wird geschehen, wenn die Zellhäute direkt durch das Licht verkürzt würden.

Bei Abwesenheit des Lichtes finden wir die Axengebilde hauptsächlich sehr gestreckt, die Zellen sind ebenfalls gedehnt und ihre Häute wenig verdickt. Auch die Cuticularbildungen fallen geringer aus. Dieses wird

aber alles zu erklären sein durch die leichtere Einlagerung, namentlich von Nährflüssigkeit, neuer Theilchen in den Inhalt. Durch die grössere Volumenzunahme derselben wächst der Turgor der Zelle, die Wand dehnt sich in tangentialer Richtung aus und deshalb kann sie sich wenig verdicken. Durch die Zerrung aller Zellen wird auch die Cuticularbildung in Nachtheil kommen.

Unter dem Einfluss des Lichtes werden die Wirkungen durch die Intussusception geschwächt. Die Pflanze wird gedrungener, die Zellhäute derber, die Cuticale kräftiger. Bei einseitiger Beleuchtung wird die eine Seite durch den Einfluss des Lichtes beeinträchtigt und zwar um so mehr, je näher das auffallende Licht mit dem beschienenen Organ einen rechten Winkel bildet. Die hiedurch erzeugten Krümmungen werden als positiver Heliotropismus bezeichnet.

Diejenigen Erscheinungen, die als negativer Heliotropismus benannt werden und wo sich das einseitig beleuchtete Organ vom Lichte weg krümmt sind wahrscheinlich sehr verschiedenartiger Natur. Es spielen hier wahrscheinlich Ernährungserscheinungen vielfach hinein; auch scheint es mir, als ob in einigen Fällen der negative Heliotropismus als eine durch den positiven hervorgebrachte Nutation aufzufassen sei.

Das rasche Längenwachsthum bei etiolirten Pflanzen hat aber auf die Ausbildung seitlicher Gebilde einen bedeutenden Einfluss. Es wird auch der Inhalt der Zellen verhältnissmässig leicht durch Aufnahme von Flüssigkeit seine Lebensfähigkeit einbüßen. An etiolirten Pflanzen sehen wir die Axillarknospen meist nicht zur Ausbildung kommen (etiolirte Kartoffelkeime und der Sonne ausgesetzte ästige Kartoffelpflanze).

Die Monocotyledonenblätter, die sich gegenüber

dem sie tragenden Stamm mächtig entwickeln, wachsen nur in einer Richtung und dehnen sich daher in diese sehr rasch aus. Bei Blättern der Dicotyledonen finden wir den Blattstyl häufig gut entwickelt, dagegen haben die seitlichen Wachstumsrichtungen der Blattspreite gewöhnlich keine Zukunft. Auch wird das Protoplasma in den Zellen der Blattfläche, namentlich in dem Parenchym derselben eher in das Stadium der Streckung kommen, da Zellhäute und auch die Elemente der Gefäßbündel wenig Widerstand entgegensetzen.

*i. Einwirkung der Schwere auf das Wachstum.*

Die Einwirkung der Schwere auf das Wachstum drückt sich hauptsächlich darin aus, dass Organe, die in ihrer Lage mehr oder weniger von der Senkrechten abweichen, von der Schwere in der Weise beeinflusst werden, dass die einen dieser Organe sich abwärts krümmen (positiver Geotropismus), andere aber sich aufwärts zu richten suchen (negativer Geotropismus). Es beruhen diese Krümmungen bei positiv geotropischen Pflanzentheilen auf einem stärkern Wachstum der obern, bei negativ geotropischen auf einer relativ schnellern Ausdehnung der untern Seite. Das Maximum dieser verschiedenartigen Dehnung der Ober- and Unterseite fällt mit dem Maximum der Streckung zusammen, also da, wo die Intussusception, namentlich von wässriger Flüssigkeit, am leichtesten geschieht.

Die Schwere wirkt weiter auch um so energischer, je mehr das Organ von der Senkrechten abweicht, also bei horizontaler Lage desselben.

Die Wachstumserscheinungen sind in erschöpfendster Weise von Sachs (in den Arbeiten des bot. Inst.

zu Würzburg, Bd. I, pag. 385 und 584) dargestellt worden.

Bei den unter dem Einfluss der Schwere sich abwärts krümmenden Organen haben wir namentlich folgende Punkte ins Auge zu fassen :

1) Die Plasticität des jungen Gewebes an der Wurzelspitze.

2) In der letztern kommen nur schwache oder keine Spannungen zwischen innern und äussern Geweben zu Stande. Oefters sind vorhandene Spannungen in umgekehrtem Sinn im Vergleich mit denjenigen der Stamm-axen. Bei einer Spaltung der Wurzel krümmen sich die Theilungsstücke oft schwach einwärts.

Die erstere Eigenschaft kann eine Ursache abgeben, dass die Wurzel sich abwärts krümmt. An einer horizontal gelegten Wurzel wird die dem Zug der Schwere passiv folgende Spitze derselben zerrend auf die Oberseite derselben wirken. Die Einlagerung wird dadurch auf der Oberseite begünstigt, auf der Unterseite verlangsamt oder aufgehoben. Ist die Wurzel einmal theilweise gekrümmt, so kommen noch die unten angegebenen Gründe hinzu. (S. Fig. 13.)

Allein es kann diese Zerrung der aus plastischem Gewebe bestehenden Wurzelspitze nicht die alleinige Ursache sein; denn es zeigen sich die den positiv geotropischen Organen eigenen Wachsthumerscheinungen unter dem Einfluss der Schwere, wenn ihr eigenes Gewicht durch ein anderes contrebalancirt ist. Dieser Umstand veranlasst Sachs, die frühere Erklärung für die Wurzelkrümmungen (durch Zerrung des weichen Gewebes der Wurzelspitze) aufzugeben. (Vergl. Sachs, Lehrbuch der Bot., Aufl. IV, pag. 526.) Jedoch hängt mit jener Biegsamkeit des Gewebes noch etwas anderes



zusammen, welches die gleichen Erscheinungen zur Folge haben kann, wie die Zerrung der Wurzelspitze, auch dann, wenn die Wurzel unterstützt ist. Die weichen, einem Teige vergleichbaren Gewebezellen der Wurzelspitze werden bei horizontaler Lage, ich möchte sagen, zusammensinken. Es werden die Elemente der Oberseite auf diejenigen der Unterseite drücken, wodurch wiederum das Wachsthum durch Einlagerung auf der letzteren benachtheiligt und auf diesem Wege wieder eine Abwärtskrümmung der Wurzel eingeleitet wird. Nach dem Gesagten werden sich alle Pflanzentheile mit solchem weichem Gewebe unter der Einwirkung der Schwere abwärts krümmen.

Die Aufwärtskrümmung wird durch kräftigeres Wachsthum der Unterseite eingeleitet. Die Oberseite wird in dem ihrigen beeinträchtigt. Die negativ geotropischen Pflanzentheile haben ein paar Eigenschaften, die sie sehr von den positiv geotropischen unterscheiden und die namentlich zum Verständniss des Wesens des negativen Geotropismus von Belang sind.

1) Die Zellhäute, namentlich an den kräftig sich aufwärts krümmenden Stellen, bilden ein mehr oder weniger solides Gerüste, z. Th. mit Hülfe ihres relativ dichten Inhaltes.

2) Dieses Gerüst für den ganzen Stamm erhält durch die peripherischen, positiv gespannten Gewebe desselben grössere Festigkeit.

Denken wir uns einen luftumflutheten Stengel in horizontaler Lage. Infolge der Gravitation suchen alle Theile desselben nach unten zu sinken. Da aber der Stengel als solcher unterstützt ist, die Zellhäute, namentlich die peripherischen, ein festes Gerüste bilden, so werden nur die flüssigen und einer Flüssig-

keit ähnlichen Substanzen diesem Zuge wo möglich Folge leisten. Das Protoplasma wird in den Zellen, wenn die Adhäsion an den Wänden es gestattet, bei einem verhältnissmässig starken Grad der Wässrigkeit nach der untern Seite der Zellwand sinken; dagegen kann die Nährflüssigkeit, welche Inhalt und Membranen durchzieht, durch die Einwirkung der Gravitation nach unten gezogen werden und hiedurch hilft dieselbe der Intussusception auf der Unterseite, worauf diese rascher zu wachsen anfängt. Ist aber einmal der Anstoss zu einer Krümmung gegeben, so wirkt auch die convexe Seite nachtheilig auf das Wachsthum der concaven ein.

Dieses Hinuntersinken der Imbibitionsflüssigkeit in einem festen Gerüst wird aber noch einen grössern Effekt erzielen bei der gegebenen Construction einer Stammaxe. Aus den positiv gespannten Partien der Oberseite eines horizontalen wachsenden Stengels wird die Flüssigkeit gegen das Mark, dagegen von diesem wird dieselbe in die untern peripherischen Zellen gezogen. Von den beiden das Längenwachsthum hindern den Faktoren wird derjenige der Oberseite vergrössert, derjenige der Unterseite verkleinert.

Bei untergetauchten Pflanzen tritt der Geotropismus in weniger kräftigem Masse auf. Allein obschon das Wasser die Organe umgibt, so wird doch in einem relativ festen Gerüst die Nährflüssigkeit und namentlich ihre specifisch schwereren Theile nach unten gezogen durch die Einwirkung der Gravitation.

Auch Zellen können sowohl positiven wie negativen Geotropismus zeigen. Zellen mit weicher Haut und leicht beweglichem Inhalt werden positiv geotropisch sein. Negativen Geotropismus finden wir an Zellen

mit verhältnissmässig derber Zellhaut, der auch relativ dichtes Protoplasma anlagert. Sowohl bei luft- als von wasserumflutheten Zellen kann der negative Geotropismus ebenfalls durch ein Sinken von Theilen der Nährflüssigkeit in einem festen Gerüst erklärt werden.

### III. Schluss.

Werfen wir schliesslich noch einen Blick auf das Gesagte, so finden wir, dass die verschiedenen Faktoren in verschiedenem Grade das Wachstum durch Intussusception beeinflussen. Namentlich sind es diejenigen, welche von Aussen her auf die Pflanze einwirken, welche in geringerem Masse das Wachstum modificiren; mehr thun dies die mechanischen Kräfte, welche von der Pflanze selbst ausgehen. Schwere, Licht, Wärme, äusserer Druck und Zug, umgebendes Wasser verändern die Pflanze als solche nicht, sondern modificiren ihr Wachstum häufig nur soweit, dass sie sich diesen äussern Verhältnissen möglichst anschliessen kann. Auch hier gilt Nägelis Ausspruch (Botan. Mittheilungen Heft VI. pag. 121): „Aber alle diese Veränderungen bedingen noch keine eigentliche Varitätenbildung und führen auch nicht zur Racenbildung.“

Sehr wichtig sind dagegen die mechanischen Kräfte in der Pflanze. Wenn ein Vegetationspunkt auswächst, so wird dadurch das Protoplasma der rückwärts liegenden Zellen in der Art verändert, dass sie leichter austreiben und so seitliche Ausstülpungen erzeugen können. Der nach einem Scheitel aufsteigende Strom bedingt auch in den meisten Fällen das bilaterale Wachstum eines seitlichen Organs. Durch die gegenseitige Einwirkung gruppiren sich seitliche Organe nach einer bestimmten Regel etc.

Die Bildungen, die hinter dem Scheitel eines fortwachsenden Organes entstehen, können nun ihrerseits mehr oder weniger weit gehende Neubildungen erzeugen. Bei niederen Pflanzen bleiben die seitlichen Gebilde auf einer verhältnissmässig tiefen Entwicklungsstufe stehen und die Verschiedenheit, wenn eine solche auftritt, ist kaum oder wenig ausgeprägt. An höhern Pflanzen sind die lateralen Gebilde meist gut charakterisirt. Wir haben für die im Allgemeinen wohl unterschiedenen Arten derselben auch bestimmte Namen, wie Haar, Blatt, sekundäre Axe, Nebenwurzel, Allein eine Vergleichung der seitlichen Bildungen bei höhern und niedern Pflanzen belehrt uns, dass wir zwischen diesen und jenen keinen bestimmten Unterschied aufstellen können. Niemand kann die sichere Grenze zwischen Haar und Blatt angeben; niemand weiss anzugeben, wo das Blatt anfängt; kurz, es sind genau die bestimmten Bezeichnungen, wie Haar und Blatt, nur conventionelle (Streit über die „Chara - Blätter.“). Die Differenzen zwischen den verschiedenen seitlichen Organen treten um so deutlicher hervor, je selbständiger und kräftiger ein Scheitel sich ausbildet.

Dass aber wirklich die seitlichen Ausstülpungen von bestimmter Natur hauptsächlich nur durch mechanische Ursachen (Saugen des Axenscheitels) erzeugt werden, macht uns die Thatsache wahrscheinlich, dass wir bei Moosen an der I. Generation Blätter finden, die wir sonst immer an der geschlechtlich erzeugten zweiten Generation zu finden gewohnt sind.

Wir sehen also, dass ein bestimmter, der Pflanze angehöriger Faktor eine ganze Reihe von bestimmten Wachsthumerscheinungen bedingen kann. Die weitere Frage, die sich bei diesen Erörterungen stets aufdrängt,

ist die: wie ist dieser Faktor selber in das Dasein gedrängt, worin ist er selber begründet? Die Antwort wird immer auf einen weitem frühern Faktor verwiesen. Nehmen wir ein Beispiel. Bei *Cladophora* wächst aus der Spora eine cylindrische Zelle, die sich irgendwie festsetzt. Die Zelle theilt sich aus zwei Gründen hauptsächlich der Quere nach: 1) weil das Protoplasma in den Cylinderenden dichter ist, als in seinen mittlern Partien und 2) weil die cylindrische Membran sich weniger leicht in Richtung des queren Durchmessers, wohl aber in Richtung des Längendurchmessers der Zelle ausdehnen kann. Die fortwachsende Scheitelzelle theilt sich weiter aus gleichen Gründen wieder in querer Richtung; so entsteht ein Zellfaden. Durch die Strömung nach der Scheitelzelle entstehen die seitlichen Aeste immer am obern Ende einer Zelle des Fadens. Die Form, welche hauptsächlich durch Druckverhältnisse der Membran bedingt wird (s. Fig. 7), gibt der seitlichen Bildung eine nach oben (bezüglich des Scheitels) gerichtete Stellung.

Ein anderes Beispiel, welches uns noch klarer zeigt, wie sehr bei der Entwicklung der Pflanze sich das Eine immer auf das Vorhergehende stützt, gibt uns das Oculiren. Die Knospe (das Auge), welche zum Oculiren verwendet wird, ist unter ganz bestimmten Bedingungen an der Mutterpflanze gebildet worden. Bringt man dieselbe nun auf eine Pflanze von anderer Sorte, mit der sie aber verwandt ist, so entwickelt sie sich dennoch so, wie wenn sie auf der ursprünglichen Pflanze stünde, selbst bis in die kleinsten Einzelheiten, wie Behaarung, Zacken der Blätter etc.; die einzige Bedingung, die sie zu ihrer Entwicklung stellt, ist genügende Nährflüssigkeit aus dem sie tragenden Individuum.

Wenn wir die Entwicklung einer Pflanze rückwärts verfolgen, so kommen wir schliesslich auf ihren ersten Anfang zurück, auf die sie erzeugende Zelle. (Keimzelle, Befruchtungskugel etc.) Wir finden dann, dass die spezifische Entwicklung mit derselben gegeben ist; es muss dieselbe also scharf individualisirt sein.

Wenn wir nun aber umgekehrt das Zustandekommen einer solchen ersten Zelle verfolgen, so erkennen wir leicht, dass sie unter ganz bestimmten Umständen entsteht, daher etwas ganz Bestimmtes sein muss. Cramer sucht in seinen schönen Untersuchungen über die Ceramieen an verschiedenen Stellen nachzuweisen, dass die Tetrasporen (so bei Euptilota, Ptilota und Pterota) an ganz bestimmten Stellen entstehen. Sie werden nur dann hervorgebracht, wenn die erforderlichen Bedingungen gegeben sind.

Da aber die Faktoren zu einer bestimmten Bildung in der Pflanze selbst liegen, so ist es begreiflich, warum eine Pflanzenart unter so mannigfaltigen äussern Verhältnissen doch immer denselben Charakter bewahrt (anscheinende Constanz der Arten). — Hierin liegt ja auch das Wesen der Vererbung. Es kommt eine bestimmte Bildung, ein Keimling unter ganz bestimmten Bedingungen zu Stande, wird daher immer von dem Mutterindividuum seine spezifische Natur mitbringen müssen.

Ein einmal angefangener Entwicklungsgang kann schwer oder gar nicht modifizirt werden. Dagegen wenn gleich im Anfang andere Faktoren gegeben werden oder die frühern in anderer Weise eingreifen, so wird aus ihnen auch sofort ein Neues entstehen (Knospenvariation).

Aus den frühern Andeutungen kann weiter eine wirkliche Abänderung in einem Entwicklungsgang nicht

direkt durch äussere Ursachen zu Stande gebracht werden. Es müssen die innern Faktoren verändert werden. Jedoch können erstere einen Anstoss zu letztern geben, also eine Variation indirekt bedingen.

Aus dem Gesagten lässt sich auch noch ohne Weiteres ableiten, dass niedere Pflanzen, in denen verhältnissmässig wenige Faktoren bei ihrer Entwicklung sich bethätigen, weniger Aussicht auf eine Abänderung derselben haben, als höhere Gewächse, wo die Faktoren sehr zahlreich und complizirt sind. Ein jeder sorgfältige Mycologe oder Algologe wird uns sagen, dass die niedern Gewächse, wie Pilze und Algen, constanter seien als die höhern Gewächse. So spricht also diese Thatsache nicht gegen die Descendenz, sondern macht eine solche nur noch wahrscheinlicher.

~~~~~

J. Schönholzer.

~~~~~

## Ueber eine Anwendung der Formel von Cauchy.

~~~~~

I.

In einer Vorlesung im Sommersemester 1871 wurde von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Schläfli, eine grössere Anzahl bestimmter Integrale dadurch ausgewerthet, dass er den Integrationsweg zu einer einen Unstetigkeitspunkt umschliessenden Curve erweiterte und dann die bekannte Formel von Cauchy

$$\int \frac{F(x)}{x-a} dx = 2i\pi F(a) \text{ anwandte.}$$

