

Zweite Abteilung.

Physiologie.

Die Pflanze ist wie das Tier ein lebendes Wesen. Meist aus winzigen und höchst einfachen Anfängen entstehend, aus inneren Ursachen sich vergrößernd und in bestimmter Weise sich gestaltend, vollendet sie einen angeerbten Entwicklungsgang. Umgeben von einer Welt, die stofflich sehr verschieden ist vom eigenen Körper, erzeugt sie ihre besonderen Baustoffe aus den ihr gebotenen Rohstoffen. Sie ist dabei befähigt, die zu ihrem Leben günstigste Lage und Richtung ihrer Körperteile durch selbständige Bewegungen aufzusuchen. Wie alles Lebendige ist auch der Pflanzenkörper mehr oder weniger rasch vergänglich, aber ungeachtet der begrenzten Lebensdauer und Zahl der Individuen wird das Fortbestehen und die Ausbreitung der Arten ermöglicht durch ausgiebige Erzeugung gleicher Nachkommen.

Ernährung, selbsttätig gestaltendes Wachstum, Bewegungsvermögen und Fortpflanzung sind neben der Atmung die auffälligsten Erscheinungen, welche die Pflanze als lebendiges Wesen kennzeichnen und von leblosen Körpern scharf trennen.

Wie das Leben der einfachsten bestehenden Pflanzenarten zeigt, ist ein einzelliges Wesen zu allen diesen Lebensäußerungen befähigt. Bei Pflanzen jedoch, die sich aus vielen Hunderten oder Tausenden von Zellen dreidimensional zusammensetzen, können die einzelnen Zellen schon aus räumlichen Gründen unmöglich in einem gleichartigen Verhältnis zur Außenwelt stehen. Die Zellen im Innern des Zellenkörpers müssen da unter ganz anderen Verhältnissen leben und funktionieren als die, welche mit der Außenwelt in unmittelbarer Berührung und in direktem Austausch stehen. Demgemäß müssen die verschieden gelagerten Elemente sich auf eine verschiedene Lebensweise einrichten; sie müssen in verschiedener Art tätig sein oder, wie man sagt, sich differenzieren.

Die derartig notwendig gewordene Arbeitsteilung hat zur Ausbildung äußerer Organe und innerer Strukturen geführt, die in hohem Grade ihre Aufgaben im Dienste der ganzen Pflanze zu lösen imstande sind. Je nach den Verwandtschaftskreisen sind die Einrichtungen zwar sowohl in der Form als auch in der Wirkungsweise etwas verschieden; bei allen Pflanzen haben sich aber diejenigen Organe, welchen gleiche Verrichtungen zukommen, den leistungsfähigsten Formen so genähert, daß beispielsweise Wurzeln und Blätter der allerverschiedensten Pflanzen ähnliche Grundformen zeigen. Das beweisen schon die ganz allgemeinen Bezeichnungen „Blatt“, „Wurzel“, „Stamm“ und „Blüte“, deren einheitliche Bedeutung noch unbefangener im Volksmunde zum Ausdruck kommt als in der botanischen Fachsprache, die diese Begriffe aus formalen Gründen nachträglich schärfer umgrenzt und eingeschränkt hat.

Das ähnliche Aussehen und der ähnliche innere Bau gleichnamiger Teile deuten aber auf Funktionen und Aufgaben, die den Organen gemeinsam sind; die durchgängigen Abweichungen, die sich dabei in Gestalt und Ausbau zwischen ungleichnamigen Organen — wie Blatt und Wurzel — geltend machen, weisen andererseits auf ihre verschiedene spezifische Wirksamkeit für die Pflanze hin. Es liegt also schon in der verschiedenen morphologischen und anatomischen Ausbildung ein unverkennbarer Hinweis,

daß die Organe einer Funktion wegen da sind und daß sie nicht zufällige Ausgestaltungen des Pflanzenkörpers darstellen.

Die Eigenschaften und Verrichtungen der Organe bilden den Gegenstand für das physiologische Studium der Pflanzen. Es leuchtet aber ein, daß die Physiologie nur auf der Grundlage der Kenntnis vom äußeren und inneren Bau der Pflanzen verständlich wird, ebenso wie der Gang und die Leistungen einer Maschine erst durch die Bekanntschaft mit ihrer Konstruktion erklärlich werden. Die vornehmlichste und zuverlässigste Quelle physiologischer Erkenntnis ist aber das Experiment.

Es liegt in der Natur der Sache, daß die Physiologie zunächst die übereinstimmenden Momente in der Mannigfaltigkeit der Einzelercheinungen aufsuchen muß, die eben dadurch wesentliche funktionelle Bedeutung verraten. Umgekehrt muß die Systematik gerade die Abweichungen, also die Stammeseigenheiten verwerten, welche sich daneben geltend machen, weil gerade sie von der größten Wichtigkeit für die Erkenntnis der Verwandtschaften sind. So genügt es für das physiologische Verständnis der Blüten zu wissen, daß sie die Organe der sexuellen Fortpflanzung bei den höheren Pflanzen sind; es genügt zu wissen, daß die männlichen Zellen in Staubblättern ausgebildet werden, die sich öffnen und die Pollenkörner frei legen; daß die weibliche Zelle, in Samenanlagen eingeschlossen, durch die irgendwie erreichte Vereinigung mit einer männlichen Zelle des Pollenschlauchs zum Embryo, also zu einer jungen Pflanze heranwächst. Diese wichtigen Tatsachen sind bei allen Blüten dieselben; verschieden ist nur deren besondere jeweilige Einrichtung.

In gewissem Sinne kommen spezielle Ausgestaltungen freilich auch physiologisch in Betracht, sofern sie nämlich besonderen Verrichtungen dienstbar gemacht sind, wie sie in den Beziehungen der Pflanze zu ihrer Umgebung zur Geltung kommen (Bestäubung, Samenverbreitung, Wasserökonomie usw.). Diese speziellere Seite der physiologischen Betrachtung pflegt man als die biologische oder ökologische zu bezeichnen und faßt ihr Studium unter die Begriffe der Biologie, oder — da dieses Wort auch die allgemeinere Bedeutung der Lehre von den Lebewesen überhaupt gewonnen hat — noch besser als Ökologie, oder, wie es neuerdings geschieht, auch als Bionomie zusammen.

Physikalische und vitale Eigenschaften der Pflanzen. Allgemeine Lebensbedingungen.

Abgesehen von den mehr oder minder flüssigen Entwicklungsstadien einiger niederer Organismen, wie sie als Amöben und Plasmodien der Myxomyceten (S. 47) erwähnt wurden, hat man es bei den Pflanzen, trotz ihres hohen Wassergehaltes, mit festen Körpern zu tun. Die physikalischen Eigenschaften der festen Körper im allgemeinen kommen demnach auch bei dem Pflanzenkörper zur Geltung. Schwere, Festigkeit, Elastizität, Leitungsfähigkeit für Licht, Wärme, Elektrizität usw., das sind Eigenschaften, die der Pflanzenkörper mit anderen, auch den leblosen Körpern gemein hat. So wichtig diese Eigenschaften nun auch für das Bestehen und für das Leben der Pflanze zum Teil sind, so bedingen sie doch noch nicht das Leben selbst.

Die Lebenserscheinungen sind ausschließlich an das lebendige Protoplasma gebunden. Keine andere Substanz zeigt auch nur ähnliche merkwürdige und mannigfaltige Erscheinungen, die sich mit dem

Leben vergleichen ließen. Da die Physik und die Chemie sich absichtlich darauf beschränkt haben die Eigenschaften der leblosen Körper zu untersuchen, so wäre es natürlich ein fruchtloses Beginnen und ein Verkennen der Sachlage, die Lebenserscheinungen lediglich aus Befunden an leblosen Körpern, also aus sog. physikalischen und chemischen Gesetzen erklären zu wollen. Die physikalischen Eigenschaften der Luft, des Wassers, des Glases und einiger Metalle, die man bisher zu physikalischen Apparaten verwandt hat, können niemals Erscheinungen wie die Ernährung, die Atmung, das Wachstum, Reizbewegungen und Fortpflanzung erklären; es wäre eigentlich überflüssig dies hervorzuheben, wenn man nicht von Zeit zu Zeit in jenen Irrtum verfallen wäre das Leben aus bekannten physikalisch-chemischen Erscheinungen herleiten zu wollen.

Die Lebenserscheinungen können nur an lebenden Wesen studiert und ergründet werden und zwar durch sorgfältige Beobachtungen und kritisch angestellte Versuche. Dabei bleibt natürlich stets festzustellen inwieweit solche physikalische und chemische Eigenschaften, die allen Körpern jederzeit zukommen, bei den Lebenserscheinungen mitspielen und der Lebensführung dienstbar gemacht sind. Der Einblick in einfachere physikalische und chemische Vorgänge innerhalb des Organismus erscheint aber, obgleich er für die physiologische Erkenntnis nicht schwerer wiegt als die exakte Feststellung irgend einer vitalen Reaktionsfolge, deshalb besonders wünschenswert, weil es sich dabei um Erscheinungen handelt, mit denen wir hinsichtlich ihrer Ursache und Wirkung besser vertraut sind. Bei den eigentlichen Lebenserscheinungen ist das aber durchaus nicht der Fall. Es ist bei diesen von vornherein gar nicht abzusehen, welche Folgen eine bestimmte Einwirkung haben wird.

Setzt man das freie Ende eines biegsamen Stabes in horizontaler Lage dem Einfluß der Schwerkraft aus, so wird es sich infolge seines Gewichts bis zu einem bestimmten Punkte abwärts biegen. Dasselbe tut jeder Pflanzenteil auch und bei toten Pflanzenteilen, z. B. dünnen Stengeln, bleibt es dabei. Hat man zu dem Versuche jedoch einen lebendigen, wachsenden Stengel benutzt, dann zeigt sich in diesem eine Wirkung der Schwerkraft, die im Vergleich zu ihrer rein physikalischen Wirkungsweise durchaus überrascht: Der wachsende Teil des Stengels krümmt sich und richtet sich durch eigene Tätigkeit wieder auf; er bewegt sich dem Zug der Schwere gerade entgegen. Macht man den Versuch mit einer Pfahlwurzel, so wird diese, unter Entfaltung von Kraftäußerungen, die ihr Eigengewicht erheblich übertreffen, sich senkrecht abwärts krümmen; ein Rhizom dagegen würde seine wachsende Spitze unter allen Umständen wagerecht einstellen, wenn es durch sein Gewicht aus der Horizontalen gesunken wäre. Bei diesen drei Versuchen waren die physikalischen Bedingungen jedesmal die gleichen: Die Erdschwere wirkte auf einen horizontalen Pflanzenteil. Das Resultat fiel aber so verschieden wie nur möglich aus.

Die Erklärung für dieses auffällige Verhalten ist darin zu suchen, daß die Schwerkraft nicht bloß physikalisch auf die lebendige Substanz einwirkt, indem sie deren Gewicht veranlaßt, sondern außerdem noch in eigener Weise als ein Reiz, der innere Tätigkeiten des Pflanzenkörpers zur Auslösung bringt. In unseren Versuchen sind es die das Wachstum verursachenden Vorgänge und Kräfte, welche durch die Schwerkraft lokal gefördert oder gehemmt werden und so eine Wirkung hervorbringen, die mit ihrer bekannten physikalischen Wirkungsweise weder qualitativ noch quantitativ in einem erkennbaren Zusammenhang steht. Die lebendige Substanz wird von Reizwirkungen beherrscht; ihre eigenartige Reizbarkeit ermöglicht das, was wir Leben nennen.

Unter Reizbarkeit versteht man aber die uns im einzelnen zwar unbekannte, jedoch sicher vorhandene kausale Verkettung zwischen einer

gewissen Einwirkung und der eigenartigen lebendigen Rückwirkung des Organismus. Verschiedenartigkeit von Einwirkung und Rückwirkung liegt ja auch beim Gebrauche unserer Dampfmaschinen und Feuerwaffen vor. Der geringe Fingerdruck beim Abfeuern eines Geschützes steht mit den zerschmetternden Wirkungen des Geschosses ebensowenig in qualitativer und quantitativer Beziehung, wie die augenblickliche kleine Mühe des Dampf-hahnöffnens bei der Lokomotive mit der stundenlang dauernden Fortbewegung eines schweren Güterzuges. An einer ungeheizten Maschine ist die Arbeit des Hahnöffnens ohne Folgen; nur durch die Auslösung der in dem Maschinenkessel vorhandenen Spannkraft erhält dieser Eingriff die erwähnte großartige Wirkung. Bei unseren Apparaten kennen wir den inneren Zusammenhang zwischen der äußeren Einwirkung und deren Folgen; bei den Reizwirkungen des Protoplasmas kennen wir ihn nicht, denn die im Plasma sich abspielenden Auslösungen bleiben auch dem bestbewaffneten Auge unsichtbar. Wir haben aber trotzdem keine Veranlassung zu der Annahme, daß der innere Zusammenhang zwischen Reizursache und Reizwirkung in dem Plasma durch Vorgänge bewirkt würde, die der Materie an sich fremd wären und die sie erst unter dem Einfluß einer besonderen Kraft, der „Lebenskraft“, entfalten könnte. Früher glaubte man einmal, nicht nur die Lebensäußerungen, sondern auch die Stoffbildung in den Lebewesen nur durch die Wirkung einer besonderen Lebenskraft erklären zu können. Dieser Anschauung haben aber schon die Fortschritte der Chemie teilweise den Boden entzogen (vgl. S. 4, 5). Ganz abgesehen davon, daß die Lebensäußerungen die Annahme einer Lebenskraft heutzutage durchaus nicht verlangen, brächte es vielmehr die allergrößten Schwierigkeiten mit sich, die unendliche Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen auf die Äußerung dieser einzigen „Kraft“ zurückzuführen.

Wenn wir aber auch dazu kommen, eine besondere Lebenskraft aus der Physiologie auszuschließen und nur Wirkungen anzunehmen, die der Materie unter besonderen Umständen zukommen, so müssen wir doch der ganzen Eigenart der Lebenserscheinungen insofern Rechnung tragen, als wir eigentümliche innere Einrichtungen der lebendigen Substanz annehmen, die so beschaffen sind, daß sich gewisse Einwirkungen und Zustände mit bestimmten Lebensäußerungen irgendwie kausal verketteten. Es sind also jene besonderen inneren Einrichtungen, die das lebendige Protoplasma von anderen Substanzen unterscheiden und die auch die fundamentale Verschiedenheit zwischen lebendigem und totem Plasma bedingen. Dieser Annahme stehen aber keinerlei Bedenken entgegen, zumal schon einfachere Stoffe, ja chemische Elemente wie Schwefel, Phosphor u. a. in verschiedenen „Modifikationen“ mit grundverschiedenen Eigenschaften auftreten können. Bei lebendigen Organismen haben wir es mit einer reizbaren oder lebendigen Modifikation der plasmatischen Substanz zu tun und die Aufgabe der Physiologie besteht hauptsächlich darin, die Eigenschaften und Äußerungen dieser lebendigen Modifikation plasmatischer Substanzen zu erforschen.

Diese Eigenschaften und Äußerungen sind so eigenartig, daß sie eine tiefe Kluft zwischen der lebendigen und der gesamten übrigen Materie schaffen und daß wir uns keinerlei Vorstellung machen können wie auf unserem Planeten die lebendige Substanz aus lebloser Materie entstanden sein könnte. Die Annahme einer Deszendenz gestattet uns zwar, die Entstehung des Lebens auf der Erde in geologische Zeitalter zurückzusetzen, von denen uns wohl Jahrtausende trennen und von deren Charakter und Schöpfungsbedingungen wir keine Ahnung haben. Das aber können wir im Hinblick auf die Eigenschaften der lebendigen Substanz doch wohl

behaupten: Die äußeren Lebensbedingungen können damals von den heute auf dem Erdballe herrschenden nicht grundsätzlich verschieden gewesen sein; denn es ist eine höchst merkwürdige Eigentümlichkeit der Lebewesen, daß ihre Lebenstätigkeit, ja ihre ganze Existenz, nur zwischen auffallend engen Grenzen kosmischer Einwirkungen möglich ist. Die Lebensfähigkeit des pflanzlichen Plasmas erhält sich nur innerhalb verhältnismäßig enger Temperaturgrenzen; in noch viel engeren Grenzen bewegt sich seine volle Lebenstätigkeit. Ein Zuviel von Licht vernichtet sein Leben wie ein Zuwenig von Wärme, und es genügen unwägbare Mengen von gewissen sog. giftigen Stoffen, um in einem Augenblicke jenen geheimnisvollen Bau unwiederbringlich zu vernichten, in dem die Fähigkeit schlummert, unter günstigen Umständen ganze Welten zu bevölkern.

Trägt die lebendige Pflanze nun auch vornehmlich in sich selbst die Bedingungen für die Art und Weise ihrer Lebensäußerungen, so ist sie doch auch durch enge Wechselbeziehungen mit ihrer Umgebung verknüpft und abhängig von deren Zustand. Die Außenwelt liefert nicht nur die stoff-

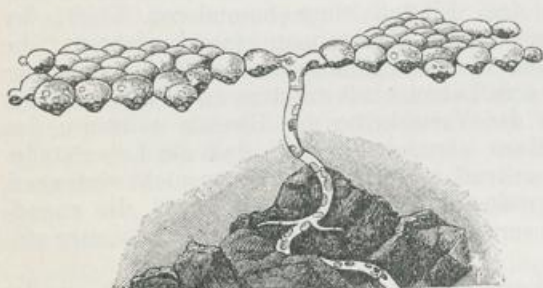


Fig. 172. Vorkeim von *Schistostega osmundacea*. Die linsenförmigen Zellen konzentrieren das spärliche Licht des Standortes auf die Chlorophyllkörper (vgl. Fig. 214).

liche Grundlage für den Pflanzenkörper, sondern spendet auch in Form von Bewegungen, zumal in Licht- und Wärmeschwingungen, Energie, die in mannigfachen Vorgängen im Getriebe des Lebens wieder nutzbar gemacht wird; die Einflüsse der Außenwelt wirken zudem als Reizursache, auf die das pflanzliche Plasma ständig mit Lebensäußerungen reagiert. Diese äußeren Einwirkungen

werden aber, wie erwähnt, nur bei bestimmter und eng begrenzter Intensität dem Leben nutzbar gemacht. Die untere Grenze für ihre Wirksamkeit bezeichnet man als das Minimum, die obere als das Maximum und hebt denjenigen Intensitätsgrad als das Optimum noch besonders hervor, unter dessen Einwirkung eine bestimmte Lebenserscheinung ihren Höhepunkt erreicht. Minimum, Optimum und Maximum, vornehmlich aber das Optimum bedeuten jedoch für den Organismus keineswegs unverrückbare Werte, sondern sie erweisen sich veränderlich einerseits mit der Dauer der Einwirkung, andererseits mit dem Ausmaß sonstiger Lebensbedingungen. Für die verschiedenen Lebensvorgänge innerhalb einer Pflanze sind die sog. „Kardinalpunkte“ aber auch meist verschieden.

Bei der Pflanzenwelt kalter Klimate liegen die Kardinalpunkte der Temperatur naturgemäß durchschnittlich viel tiefer als bei den Bewohnern gemäßigter oder gar tropischer Regionen, so daß die geographische Verteilung der Pflanzen in erster Linie von der Lage dieser Kardinalpunkte abhängt. Die höchsten Kardinalpunkte besitzen aber nicht die Vertreter der tropischen Pflanzenwelt, sondern kleine Algen und Bakterien heißer Quellen, die in dem dampfenden Wasser von 70–80° C. (welches Hühnereiß alsbald gerinnen läßt) ihre seltenen Lebensbedingungen finden, während einzelne thermogene Bakterien selbsttätig ihre Temperatur bis auf 70° C. und mehr steigern.

Gewisse Pflanzen verlangen zu ihrem vollen Gedeihen das ungeschwächte Sonnenlicht; andere dagegen, die sog. Schattenpflanzen, kommen nur im gedämpften Lichte des Waldschattens oder, wie das Leuchtmoos, im Dämmerlicht von Klüften und

Höhlen zu voller Entwicklung (Fig. 172). Das Lichtbedürfnis wechselt aber nicht nur bei verschiedenen Pflanzenarten und je nach Gewohnheit auch wieder individuell, sondern es kann sich das Optimum der Lichtwirkung bei demselben Einzelwesen mit der Entwicklung verschieben. Viele der tropischen Kulturpflanzen verlangen z. B. während ihrer Jugend Schatten und müssen daher durch besonders angepflanzte schattenspendende Bäume (*Albizzia moluccana*, *A. stipulata* u. a.) zunächst geschützt werden, während sie später die volle Tropensonne vertragen oder gar nötig haben.

Bei niederen Temperaturen, die um den Gefrierpunkt des Wassers liegen, tritt bei vielen Pflanzen eine Tötung durch Erfrieren ein. Empfindliche Pflanzen können aber schon erfrieren bei Temperaturen über 0° und lange bevor es in ihren Geweben zur Eisbildung kommt. Andere dagegen ertragen selbst die Eisbildung in ihrem Innern, die



Fig. 173. Bäume an der Seeküste Dänemarks. Links *Prunus spinosa*, rechts *Crataegus oxyacantha*, unter dem Einfluß des Seewindes in gleicher Weise mißgestaltet.
(Nach WARMING.) Aus SCHIMPER, Pflanzen-Geographie.

aber nicht in den Zellen selbst, sondern in den Intercellularen beginnt und gradweise (nach MEZ bis -6°) fortschreitet auf Kosten des sich mehr und mehr konzentrierenden Zellinhalts. Es gibt Pflanzen, die selbst aus gefrorenem Zustande lebendig auftauen, wie u. a. die, welche polare und hochalpine Regionen bewohnen. Bemerkenswert ist aber die Widerstandskraft niederer Organismen gegen extreme Kältegrade. In Versuchen PICRETS ertrugen Diatomeen längere Zeit eine Temperatur von -200°C. , und die verschiedensten Bakterien erwiesen sich nach Angaben von MACFADYEN u. a. widerstandsfähig gegen eine 6 Monate lange Einwirkung von 200° und selbst von 250° Kälte die mittels flüssiger Luft und flüssigen Wasserstoffs erreicht wurde⁽¹⁾.

Rascher Temperaturwechsel beim Auftauen wird von der Pflanze im allgemeinen besser ertragen, als ein häufiger Übergang zwischen Gefrieren und Auftauen. Demgemäß wird auch eine länger anhaltende strenge Kälte im allgemeinen besser überwunden, als eine geringere, die mit öfterem Auftauen wechselt.

Soweit das lebendige Reaktionsvermögen der Pflanze den rein physischen Einwirkungen entgegenarbeitet, bleibt es natürlich eine Frage der größeren

Kraftentfaltung, ob diese oder jenes zur Herrschaft gelangen. Einer im Verhältnis zur Schwerkraft tausendfach verstärkten Zentrifugalkraft gegenüber ist das pflanzliche Reaktionsvermögen ohnmächtig und das Bild Fig. 173 zeigt, in welchem Maße ständige starke Luftströmungen, wie z. B. scharfe Seewinde, die charakteristische Wuchsform von Bäumen gleichartig zu verändern und gänzlich zu verwischen vermögen⁽²⁾.

I.

Die Festigung des Pflanzenkörpers.

Eine der wichtigsten und notwendigsten physikalischen Eigenschaften des Pflanzenkörpers ist seine Festigkeit, denn ohne Festigkeit ist keine bleibende Gestaltung möglich. Die Pflanzen, die sich bei der zierlichsten Ausgestaltung und Gliederung ihrer Organe bis zu gewaltigen Höhen erheben und sich dabei in der Luft frei ausbreiten, sind aber ganz besonders auf die Festigung ihres Körpers angewiesen, weil es bei ihnen auf ein starres Festhalten der einmal gewonnenen Lage ankommt. Das Vermögen, nach gewaltsamen Störungen durch selbständige Bewegungen in die günstigste Lage zurückzukehren, ist bei einem Baum oder Strauch, ja schon bei erstarkenden Kräutern, auf die wachsenden Zweigspitzen beschränkt.

Welche Ansprüche an die Festigkeit und den Zusammenhalt der Teile bei Pflanzen gestellt werden, das leuchtet sofort ein, wenn man sich beispielsweise einen Roggenhalm vergegenwärtigt, der aus Hunderttausenden einzelner kleiner Bausteine (Zellen) zusammengesetzt, bei einer Höhe von 1500 mm kaum 3 mm Durchmesser an seiner Basis erreicht. Bis zu 3000 mm erheben sich die schlanken Schäfte des Pfeilrohrs bei einer Grundfläche von nur 15 mm Durchmesser. Die Höhe des Pfeilrohrs beträgt das 200fache, die des Roggenhalmes gar das 500fache des Grunddurchmessers. Dabei trägt aber der Roggenhalm an seiner Spitze noch die schwere Last der Ähre, der schlanke Palmstamm die schweren und im Winde noch wie Segel wirkenden Blätter (die bei der *Lodoicea Seychellarum* 7 m Länge und 3 bis 4 m Breite erreichen), wozu zeitweise noch die erhebliche Last der Früchte kommt.

Neben seiner Festigkeit und Stabilität verfügt der Pflanzenkörper aber auch noch über eine Eigenschaft, die wir unseren Bauten nicht entfernt in gleichem Maße geben können; das ist die außerordentliche Elastizität. Der Roggenhalm weicht der Gewalt des starken Windes aus, indem er seine Spitze bis zum Boden herabbeugt, er schnellert aber in die frühere Lage zurück, wenn die Wirkung des Windes aufhört. Die technischen Leistungen des Pflanzenkörpers sind also einzig in ihrer Art und sie sind höchst vollkommen für seine Bedürfnisse. Von dem festen und zugleich elastischen Baumaterial, welches die Pflanze sich herstellt, macht ja auch die Technik aller Völker den ausgedehntesten Gebrauch, indem sie Holz zu Stützen und Trägern, Bastfasern zu Fäden und Tauen verwendet.

Anders als bei holzigen harten Stämmen und Stengeln wird die Festigkeit bei jungen Pflanzenteilen und bei jenen, zumal niederen Pflanzen zeitweilig erreicht, in denen die festen und elastischen Holz- und Sklerenchymfasern fehlen. Der Hauptbestandteil (oft 90 und mehr Prozent) dieser Pflanzen bzw. Pflanzenteile ist flüssiges Wasser, das einzige Feste an ihnen sind die äußerst zarten, dünnen Membranen. Derartige Pflanzenteile erreichen aber trotzdem eine ansehnliche Festigkeit und Elastizität und zwar durch die elastische Spannung dieser Membranen.

Der Turgor. Wenn Luft oder Wasser in einen elastischen Schlauch unter Druck eingepreßt wird, dann dehnt sich seine Wand, der Schlauch wird länger und umfangreicher. Dabei ist der vorher schlaffe Schlauch um so steifer und fester geworden, je höher der Innendruck und je elastischer und dünner seine Wandung ist. Auf solchem Zusammenwirken elastischer Wandungen mit dehnenden Kräften beruht auch die Festigkeit und Elastizität der dünnwandigen Pflanzenzellen und aller aus solchen Zellen zusammengesetzten Organe. Der Innendruck kommt bei ihnen zustande durch osmotische Anziehung und Wechselwirkung zwischen den in den Zellen gelösten Substanzen und dem dargebotenen Wasser.

Sind lösliche Substanzen von ihrem Lösungsmittel durch eine für beide Teile durchdringbare oder permeable Scheidewand getrennt, so mischen sich beide Teile durch die Wand hindurch. Ist die trennende Wand für einen der Teile leichter durchdringbar als für den andern, so wird dieser eine in größerer Menge durchwandern als der andere. Falls die Trennungswand aber semipermeabel d. h. nur für einen der beiden Stoffe permeabel, für den andern undurchlässig ist, so wird der erstere durch die Wand zu dem zurückgehaltenen sich bewegen. Eine mit konzentrierter Kochsalzlösung gefüllte und in reines Wasser eingetauchte Schweinsblase läßt das Wasser rascher einströmen als die Kochsalzteilechen nach außen treten. Die Folge ist ein erheblicher Überdruck in der geschlossenen Blase, der sie prall auftreibt und zu einem harten Gebilde macht.

Der hier von der Kochsalzlösung erzeugte Innendruck wird in Pflanzenzellen bedingt durch die im Zellsaft gelösten Stoffe, also vornehmlich durch organische und anorganische Säuren und Salze, sowie Zuckerarten. Von diesen im Zellsafts gelösten Substanzen läßt das lebendige Protoplasma nichts nach außen durch — mit Ausnahme des Verkehrs der Zellen untereinander, wobei Stoffwanderung und Stoffaustausch in ausgedehntem Maße vorkommen —, sie werden, wie das ja auch bei den im Zellsaft gelösten Farbstoffen direkt zu beobachten ist, von dem Plasma im Innern der Zellen zurückgehalten. Diese Stoffe ziehen demnach das Wasser durch die Zellmembran und das Plasma einseitig und mit Gewalt an und erzeugen so einen Druck in der Zelle, der mindestens $3\frac{1}{2}$, häufig 5–10 Atmosphären, in einzelnen Fällen aber 15, 20 und mehr Atmosphären (in Cambiumzellen der Bäume bis 25, in den „Knoten“ der Gräser bis 40 Atmosphären) erreicht. Das sind Spannungen, die zum Teil weit über die Dampfspannung in unseren stärksten Maschinen hinausgehen. Durch diese Druckkräfte wird die Membran oft ansehnlich elastisch gedehnt, so daß die Zellen unter dem Einfluß dieses Innendruckes, des sog. „Turgors“, länger und umfangreicher sind, als es dem ungedehnten Zustand ihrer Membran entspricht.

Wird einer solchen turgeszenten Zelle irgendwie Wasser entzogen, dann vermindert sich der Innendruck, die elastisch gespannte Membran (deren Dehnung 10 und 20 % betragen kann) zieht sich zusammen, die Zelle wird kürzer und schmaler und verliert dabei ihre Festigkeit und Elastizität; sie wird weich und schlaff.

Dieser Zustand tritt unter natürlichen Verhältnissen ein, wenn eine krautige Pflanze durch Verdunstung mehr Wasser verliert, als ihr ersetzt werden kann. Man sagt dann die Pflanze welke. Eine welke Pflanze zeigt durch ihr Schlaffwerden aber deutlich an, daß sie sich nicht durch die Festigkeit ihres Zellhautgerüsts, sondern nur durch den inneren Wasserdruck aufrecht erhalten konnte; eine reichliche Zufuhr von Wasser läßt denn auch den früheren straffen Zustand alsbald wiederkehren.

Außer durch Verdunstung kann das Wasser den Zellen auch durch die gleichen Molekularkräfte entzogen werden, die den Druck in ihrem Innern erzeugen. Wird die Zelle von einer Lösung umspült, die ebenfalls anziehend auf Wasser wirkt, so wird je nach der wasseranziehenden Kraft der Lösung der Turgor der Zelle geschwächt oder ganz aufgehoben. Geht die Wasserentziehung weiter, so löst sich der Protoplastkörper von der Zellwand los und zieht sich mehr oder weniger kugelig zusammen. Auch bei dieser Wasserentziehung durch sog. Plasmolyse schwindet mit der Spannung der Zellwand die Festigkeit; die Zellen werden schlaff und welk (Fig. 174).

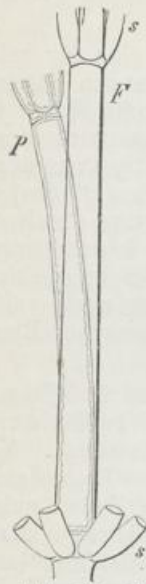


Fig. 174. Einzelliges Stammglied einer Nitella (Characeae) etwa 6mal vergrößert. *F* Frisch und durch Turgor gespannt. *P* Dasselbe nach zerstörtem Turgor, schlaff, kürzer und schmaler; das Plasma faltig von der Membran abgehoben. *ss* Seitenglieder.

Nichtmetallische organische Substanzen besitzen gleiche osmotische Wirkungen, wenn davon die gleiche Zahl von Molekülen im Liter gelöst sind. Ihre „äquimolekularen Lösungen“ sind „isotomisch“. Metallverbindungen wirken $1\frac{1}{2}$ -fach, 2- und $2\frac{1}{2}$ -fach kräftiger („isotomische Koeffizienten“) je nach der Dissoziation ihrer Lösungen zu Ionen.

Durch Überführen in reines Wasser kann, wenn nicht das Plasma von der Lösung gelitten hat, der frühere turgeszente Zustand wiederhergestellt werden. Ist das Plasma jedoch getötet, dann ist es vollkommen permeabel geworden und die Bedingung für einen einseitigen Überdruck ist zerstört. Frische, lebendige Scheiben der Zuckerrübe und der roten Rübe lassen, in reines Wasser gelegt, weder Zucker noch Farbstoff aus den unverletzten Zellen austreten. Wird das Protoplasma aber getötet, dann entweichen Zucker und Farbstoff in das umgebende Wasser; die Scheiben verlieren dabei ihre Festigkeit und werden schlaff.

Umgekehrt erhöht sich der Innendruck, wenn Pilze, Bakterien oder Seepflanzen in eine schwächer konzentrierte Nährlösung bzw. in Süßwasser übertragen werden, oft bis zum Platzen der Zellhaut (Plasmoptyse).

Die Plasmolyse hat insofern große wissenschaftliche Bedeutung, als sie erlaubt, den in Pflanzenzellen herrschenden Druck durch Vergleich zu messen. Wenn eine Salpeterlösung von bestimmtem Prozentgehalt einen osmotischen Druck von fünf Atmosphären erzeugt (eine einprozentige Kalisalpeterlösung entwickelt nach PREFFERS Untersuchungen einen osmotischen Druck von ca. $3\frac{1}{2}$ Atmosphären) und diese Lösung gerade hinreichend ist, den Turgor einer Pflanzenzelle aufzuheben (was bei vorher elastisch gedehnten Zellen sich durch das Aufhören der Verkürzung kundgibt), dann zeigt sie an, daß der Zellsaft annähernd mit derselben Kraft und bis zu einem gleichen Überdruck Wasser anzuziehen vermag. Auch die mechanischen Zugkräfte, die nötig sind, ein welkes oder plasmolysiertes elastisches Organ auf seine frühere Länge auszudehnen, können ein,

wenn auch nur ungefähres Maß für die im turgeszenten Pflanzenteil herrschenden Turgorkräfte liefern (3).

Bei der Turgorsspannung sieht man bekannte, rein physikalische Vorgänge, die Kräfte zur Festigung der Pflanze liefern. Der physikalische Hergang ist aber insofern abhängig von vitalen Leistungen der Pflanze, als nur das lebendige Plasma in Verbindung mit dem Bau und den Eigenschaften der Zelle die Bedingungen dafür herzustellen vermag. Auch bei Gelegenheit anderer physikalischer Leistungen wird doch immer wieder die primäre und wesentliche Bedeutung der vitalen Prozesse erkennbar sein, insofern sie es sind, welche die ersteren in den Dienst des Lebens zwingen, sie heranzuziehen, auszuschließen und abzuändern vermögen. So kann auch die lebende Pflanzenzelle ihren Turgor regulieren, erhöhen, herabsetzen, ja

plötzlich ganz aufheben. (Mit der Umwandlung von Glukose in Oxalsäure ist z. B. eine dreifache Erhöhung des osmotischen Drucks verbunden, und umgekehrt.)

Die Gewebespannung. Die durch die Turgorspannungen der einzelnen Zellen wesentlich bedingte Festigkeit parenchymatischer Gewebe wird noch erheblich verstärkt durch ähnliche Spannungen, die zwischen inneren und äußeren Gewebekomplexen, vornehmlich zwischen dem Mark und dem Haut- und äußeren Rinden-Gewebe ganzer Organe bestehen. Das Mark spielt in diesem höheren System gewissermaßen die Rolle des Zellsaftes, indem es an Volumen zu gewinnen strebt; die Außengewebe dagegen gleichen in ihrer Wirkung der elastisch gespannten Membran der Einzelzelle, indem sie von dem Markzylinder über ihre eigentliche Länge elastisch gedehnt werden.

Die Gewebespannung läßt sich leicht nachweisen, wenn man bei einem turgeszenten Sproß (z. B. einer Sonnenrose, oder einer Iva) einen Streifen der peripheren Gewebe abtrennt und das Mark für sich herauschält. Das Außengewebe wird sofort kürzer, das Mark sofort länger werden, als beide im Verande des Sprosses waren. Hatte das benutzte Sproßstück eine Länge von 50 cm, so wird der Außenstreifen z. B. auf 46 cm sich zusammenziehen, das Mark aber sich rasch und kräftig auf 60–70 cm verlängern. N. J. C. MÜLLER mußte einen Druck von $13\frac{1}{2}$ Atmosphären anwenden, um das isolierte Mark an seiner Ausdehnung zu verhindern.

Die natürliche Länge des intakten Sprosses ist also eine Gleichgewichtslage. Die zwischen Mark und Hautgewebe liegenden Rindenschichten vermitteln zwischen den Spannungsextremen allmählich den Übergang, indem ihre inneren Lagen wie das Mark zusammengepreßt, die äußeren wie das Hautgewebe gedehnt sind. Auch bei der Längsspaltung eines frischen markigen Sprosses kommt die Gewebespannung zum Ausdruck dadurch, daß sich die Längshälften nach außen krümmen, indem das Mark die längere konvexe, die Epidermis die kürzere konkave Seite bildet.

Selbst zwischen inneren und äußeren Gewebeschichten hohler Pflanzenorgane bestehen meist starke Spannungen. Sehr ausgeprägt zeigen sie sich beispielsweise bei den Blütenschäften des Löwenzahns (*Taraxacum officinale*). Herausgeschnittene Längsstreifen krümmen sich, zumal im Wasser, sehr energisch und rollen sich in engen Windungen auf. — Da Gewebespannungen überall dort auftreten, wo resistente, ungleich gespannte Gewebe miteinander im Verband stehen, sind sie in Pflanzen sehr verbreitet, auch da, wo sie nicht wie bei Stengeln und bei Blättern zur Fixierung der Gestalt beitragen. Längs- und Querspannungen treten insbesondere auch da auf, wo bei sekundärem Dickenwachstum neugebildete und wachsende Gewebe den Widerstand anderer zu überwinden haben. So wird die primäre, dann die sekundäre Rinde der Bäume durch den Kambialzuwachs stark gedehnt. Um den von einem Stamme abgelösten Rindenring, der sich tangential stark verkürzt, wieder schließend anzulegen, bedurfte es bei einem Versuche von KRABBE des Kraftaufwandes von 10 Atmosphären.

Die Meristeme der Vegetationspunkte weisen noch keine nennenswerte Gewebespannung auf, die erst während der Streckung der Gewebe ihren höchsten Wert erreicht. Haben die Organe ihre schließliche Größe erreicht, dann nehmen mit der Elastizität der Membranen und mit der Zellspannung auch die Gewebespannungen wieder ab. Die Aufgabe der Festigung übernehmen für die Folge besondere Zellverbände, die ihre Wände stark verdicken und verhärten und ein an sich festes Gerüstwerk bilden, etwa wie es das Knochenskelett der höheren Tiere darstellt.

Mechanische Gewebe (Stereome)⁽⁴⁾. Als **Skelettgewebe**, die starken Knochen oder feinen Gräten vergleichbar den Pflanzenkörper durchsetzen, dienen vornehmlich die dickwandigen Elemente des Holzes, die sklerenchymatisch verdickten Fasern des Grundgewebes und des Bastes, ferner auch Steinzellkomplexe. Die stark verdickten festen Wände dieser Gewebearten sind nicht selten noch durch mineralische Einlagerungen verhärtet. Der

Widerstand, den diese Gewebeformen dem Schneiden, dem Zerreißen und Brechen, dem Zerdrücken und scherenden Kräften entgegensetzen, verrät genugsam ihre Härte, Zähigkeit und Festigkeit. SCHWENDENERS Untersuchungen haben bestimmte Vergleichszahlen für ihre mechanischen Eigenschaften ergeben. Danach kommt die Tragfähigkeit der Sklerenchymfasern innerhalb ihrer Elastizitätsgrenze (ihr Tragmodul) im allgemeinen der des besten Schmiedeeisens gleich, sie erreicht bei einzelnen Pflanzen sogar die des Stahls. Dabei ist die Dehnbarkeit gegen 10—15mal größer als die des Schmiedeeisens. Beim Überschreiten der Elastizitätsgrenze tritt bei den pflanzlichen Stereomen freilich alsbald Zerreißen ein, während bei dem Eisen das Festigkeitsmodul erst bei etwa 3facher Belastung erreicht wird. Für die Bedürfnisse der Pflanze ist es aber von Bedeutung, daß bei ihr die Elastizitätsgrenze bis nahe an die Festigkeitsgrenze ausgedehnt werden konnte.

Wie die mechanische Widerstandsfähigkeit ihrer Substanz, so entspricht auch die Anordnung der Skelettgewebe im Pflanzenkörper ihrer besonderen

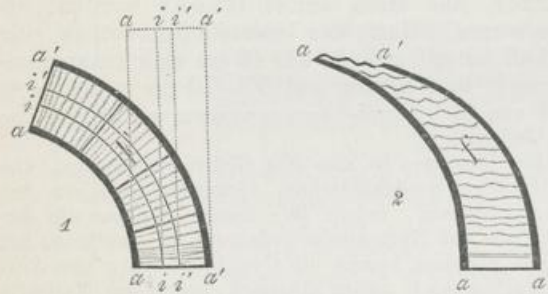


Fig. 175. 1 Längsschnitt durch einen elastischen Zylinder, vor der Biegung (punktiert) und nach derselben (ausgezogen). *f* Die Füllung. Vor der Biegung alle Längskanten gleich lang; nach der Biegung die Außenkante *a* verlängert, die Außenkante *a* verkürzt. 2 Bei unwirksamer Füllung *f* krümmen sich die Gurtungen *a* und *a'* leicht jede für sich, da sie dabei gleichlang bleiben können.

ten *a*, *a* und *a'*, *a'* des gebogenen Stabes die größten Längendifferenzen erfahren, während die Längsstreifen *i*, *i* und *i'*, *i'* im Innern nur wenig verlängert oder verkürzt werden. Wären die Skeletteile hier im Innern, bei *i*, *i'* ausgebildet, dann könnte mit Hilfe geringer Längendifferenzen derselben immerhin noch diese ansehnliche Biegung des Organs zustande kommen; je weiter sie aber nach außen liegen, um so mehr müssen sie gedehnt bzw. komprimiert werden, um so größeren Widerstand setzen sie demnach der Biegung entgegen. Von wesentlicher Bedeutung ist dabei, daß die Stereome, welche die Rolle der „Gurtungen“ übernehmen, durch eine widerstandsfähige, gleichfalls elastische „Füllung“ (Fig. 175, 1) in ihrem wirkamen Abstände und Verbande erhalten werden. Bei dem Fehlen solcher Füllung, die übrigens durch tangentialen Verband in hohlen Gliedern ersetzt werden kann, würde jede Stereomrippe für sich leicht zu beugen sein (Fig. 175, 2). — Bei aufrechten Stengeln und Blütenschäften, bei denen es auf Biegefestigkeit ankommt, findet man daher die mechanischen Elemente vorzugsweise außen angeordnet, oft sogar in vorspringende Kanten verlegt (Fig. 176, 1 und 2).

Aufgabe. Sie ist, wie SCHWENDENER zeigte, je nach den Ansprüchen, welche an die Biegefestigkeit, an Zug- oder Druckfestigkeit usw. gestellt werden, verschieden. Zur Erreichung der Biegefestigkeit ist die günstigste Anordnung der harten Gewebe die periphere. Wenn ein gerader prismatischer Stab gebogen werden soll, dann muß die konvexe Seite notwendig verlängert, die konkave mehr oder minder zusammengepreßt und verkürzt werden. Wie die nebenstehende Fig. 175 zeigt, müssen die äußersten Kan-

Bei Wurzeln, bei vielen Rhizomen und Stolonen, die sich zwischen Hindernissen durchwinden müssen, ist das Skelettsystem zentral angeordnet,

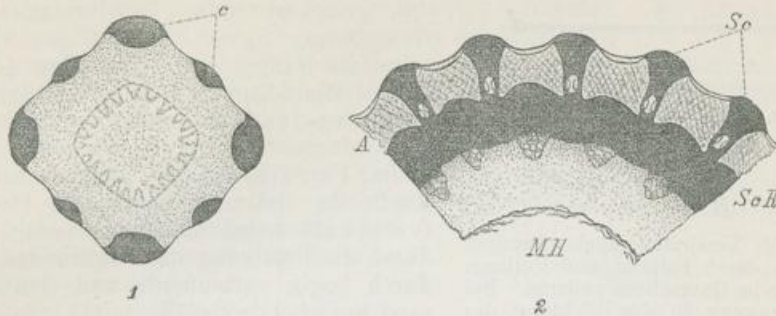


Fig. 176. Biegungsfeste Konstruktionen. 1 Querschnitt durch einen jungen Sambucus-sproß. *c* Kollenchymbündel. 2 Teil eines Halmquerschnittes vom Pfeifengras (*Molinia coerulea*). *Sc* Sklerenchymrippen. *ScR* Sklerenchymring als tangentialer Verband dazwischen. *A* Grünes Assimilationsgewebe. *MH* Markhöhle.

wo es, ohne die Seitenbewegungen zu beeinträchtigen, durch seine kompakte Lage stets als Ganzes beansprucht, seine volle Zugfestigkeit entfalten kann (Fig. 177). In den vornehmlich der Befestigung dienenden Wurzeln sind die Stereome entsprechend massiger entwickelt als in den hauptsächlich der Nahrungsaufnahme dienenden⁽⁵⁾.

Wo es ausschließlich auf Druckfestigkeit abgesehen ist, wie bei Samenhüllen (Pflaumenkernen, Hasel- und Walnüssen), aber auch bei gewissen subterranean oder submersen Pflanzenteilen, findet man Gewölbekonstruktionen aus Steinzellen oder aus Sklerenchymfaserzellen vor.

Die Stämme von Bäumen, welche die schwere und oft sehr ausgedehnte Krone zu tragen haben, werden auf Säulenfestigkeit beansprucht; sie

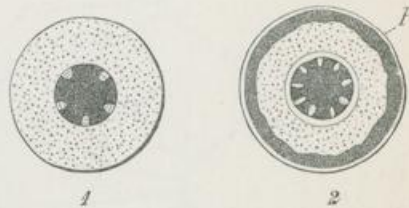


Fig. 177. Mechanisches Gewebe der Wurzeln. 1 Zentral angeordnet für Zugfestigkeit. 2 Neben dem zentralen Strang ein peripherer Mantel *P* für Druckfestigkeit. (Stützwurzel.)

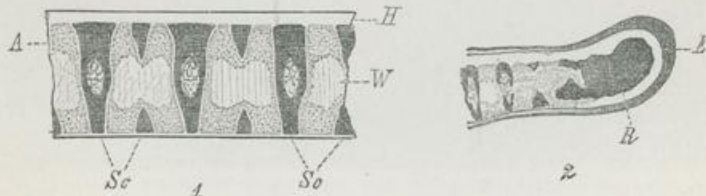


Fig. 178. Blatt von *Phormium tenax*. 1 Blattquerschnitt. *Sc* Sklerenchymplatten und -Stränge. *A* Grünes Assimilationsparenchym. *H* Hypodermis (Wasserspeicher). *W* Farbloses Mesophyll (innere Wasserspeicher). 2 Randpartie desselben Blattes. *E* Stark verdickte und gebräunte Epidermis. *R* Randbündel aus Sklerenchymfasern.

müssen zugleich dem longitudinalen Druck wie der Biegung widerstehen und demgemäß mechanisch ausgerüstet sein.

Blattspreiten sollen nicht nur gegen Durchbiegungen ausgesteift, sondern auch gegen die scherenden, auf eine Zerreißung der Blattoberfläche hinwirkenden

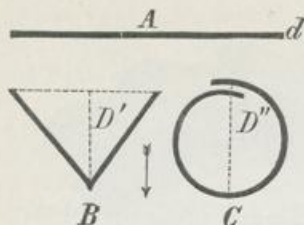


Fig. 179. Versteifung flächenförmiger Organe durch Faltung und Rollung. (Organe im Querschnitt gedacht.) Bei der Biegung in der Richtung des Pfeils kommt bei der ebenen Fläche *A* nur die Dicke *d*, bei dem gefalteten Organ *B* aber der Durchmesser *D'*, bei dem gerollten (*C*) der Durchmesser *D''* in Betracht.

Kräfte von Wind, Wasserbewegungen u. dgl. gesichert sein. Der erstgenannten Anforderung dienen die, auf der Unterseite als Träger vorspringenden Gefäßbündel (Blatt-Rippen, Blatt-„Nervatur“) als auch ober- und unterseits im Mesophyll angeordnete Stereom-Gurtungen (Phorium, Fig. 178, 1). Die gegen scherende Kräfte in Betracht kommende Schubfestigkeit wird dagegen vornehmlich durch die Festigung des Blattrandes, teils durch bogig verlaufende und den Blattrand begleitende Gefäßbündel, teils durch dem Rande folgende Stereomzüge und -Kanten erreicht (Fig. 178, 2). Wo beides fehlt, wird das Blatt regelmäßig leicht vom Winde zerfetzt, wie z. B. Bananenblätter im Freien.

Kollenchym. Alle stark verdickten und starren Skelettelemente haben die Fähigkeit zu wachsen eingebüßt und können daher keine Verwendung

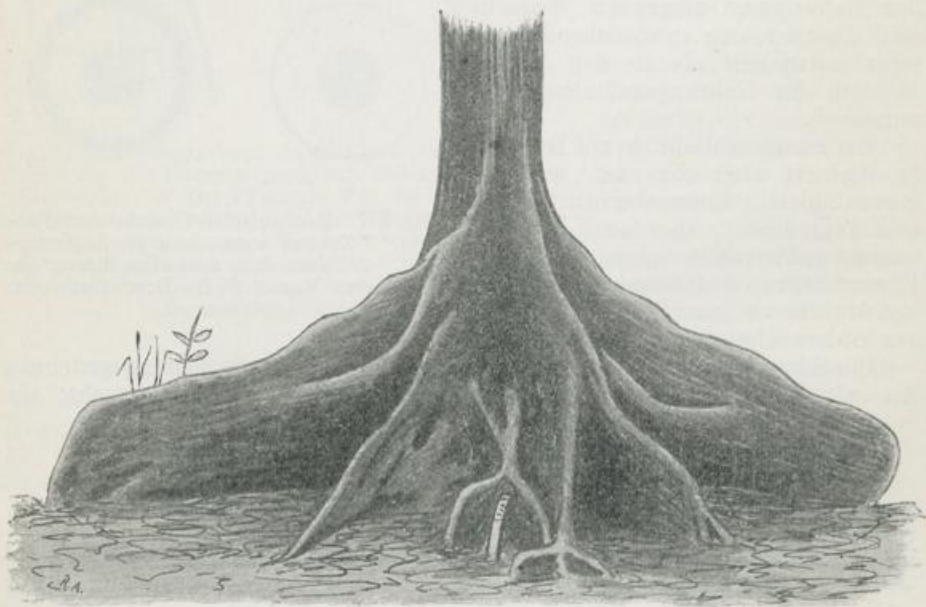


Fig. 180. Wurzelplankengerüst einer Stereulia. (Nach HABERLANDT.)
Aus SCHIMPER, Pflanzengeographie.

finden in Pflanzenteilen, die noch in lebhafter Streckung begriffen sind. Bedürfen solche Pflanzenteile außer der Festigkeit, welche Zell- und Gewebespannung ihnen verleihen, noch einer besonderen Verstärkung, so wird diese durch Kollenchym (S. 58) erreicht. Dieses Gewebe besitzt nach AMBRONNS

Untersuchungen trotz hohen Wassergehalts eine ansehnliche Festigkeit gegen Zerreißen und die Eigenschaft durch Zugkräfte leichter dauernd verlängert zu werden. Dabei gibt es dem Wachstum seiner Umgebung um so mehr nach, als es selbst am Wachstum noch aktiv teilnimmt. Es repräsentiert also sozusagen das Knorpelgewebe der Pflanzen⁽⁶⁾.

Die an Fig. 175 geknüpfte Betrachtung von dem mit der Entfernung von der Mittellinie wachsenden Biegungswiderstand läßt es selbstverständlich erscheinen, daß ein flächenartig entwickeltes Organ, wenn es in einer Ebene ausgebreitet ist, leicht gebogen werden kann, daß die Widerstände gegen die Biegung aber bedeutend (wie bei Wellblech) zunehmen, wenn das Organ gefaltet oder gerollt ist. Die so häufige Faltung und Rollung (Fig. 179) der Blätter erhöht demnach auch ohne Zuhilfenahme besonderer Gewebe ihre Steifigkeit bedeutend.

Neben der Festigkeit der Einzelorgane ist deren Anordnung, Ausbildung und Lage der Stabilität des Pflanzenkörpers als Ganzem dienstbar. Die Lage der Seitenäste, die bei ungestörter Entwicklung möglichst symmetrisch angeordnet werden, wird dabei durch aufwärts oder abwärts gerichtete Wölbungen, Kniebildungen oder elliptischen Querschnitt gewährleistet. Bei Koniferen wird dabei auf der Zugseite das zugfestere „Weißholz“, auf der Druckseite das durch massigere Ausbildung druckfestere „Rotholz“ gebildet⁽⁷⁾. Der exzentrische Bau geht bei den Wurzeln mancher tropischer Bäume so weit, daß sie das Aussehen schmaler brettartiger Strebepfeiler erlangen (Fig. 180).

An gebogenen Wurzeln entspringen die Seitenwurzeln ausschließlich auf den konvexen Flanken (Fig. 181) und verhindern durch diese Spannungsfestigung die Lockerung des Wurzelsystems, die notwendig mit einer Geradstreckung der gekrümmten Faser verknüpft wäre⁽⁸⁾.

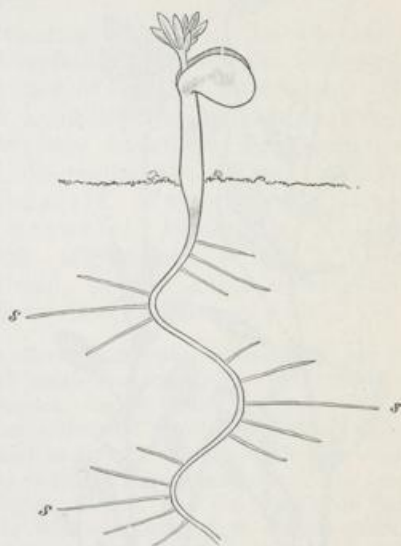


Fig. 181. Junge Lupine mit bogig gewachsener Hauptwurzel. Die Seitenwurzeln *s* ausschließlich auf den Konvexflanken entwickelt, als Spannfasern wirkend.

II.

Die Ernährung.

Unter Ernährung versteht man den die Körpersubstanz bereitenden Stoffwechsel. Ohne Ernährung, ohne Zufuhr von neuem Bildungsmaterial und seine Verarbeitung ist kein Wachstum und keine Entwicklung möglich, aber auch nicht einmal ein Verharren auf einem gegebenen Entwicklungszustand ist ohne ständige Ernährung erreichbar, denn die Lebensprozesse sind verbunden mit steten stofflichen Veränderungen, mit Umsetzungen und Ausscheidungen. Letztere gehen auch bei unterbrochener Nahrungszufuhr weiter, so daß ein lebendiger Organismus notwendig an Selbstverzehrung zugrunde

gehen, d. h. verhungern muß, wenn die verbrauchten Stoffe nicht wenigstens wieder ersetzt werden.

Die Bestandteile der Pflanzensubstanz. Über die in den Pflanzen vorkommenden Stoffe gibt die chemische Analyse die genaueste Auskunft. Es bedarf der Analyse jedoch nicht, um festzustellen, daß oft der weitaus größte Anteil am Gewicht dem Wasser zufällt, das die Pflanze durchtränkt. Wasser beansprucht als „Zellsaft“ nicht nur den größten Raum in erwachsenen Zellen, es durchdringt auch das Protoplasma, die Zellwände und alle organischen Gebilde. Durch Trocknen bei 110°–120° C. läßt sich dieses Wasser entfernen und es bleibt dann die Trockensubstanz der Pflanze zurück, die je nach dem Pflanzenteil oder der Pflanzenart einen größeren oder geringeren Betrag des Gesamtgewichts ausmacht. Bei holzigen Teilen kann sie bis 50% betragen, bei saftigen Kräutern erreicht sie nur 20 bis 30%, bei Sukkulenten und Früchten 5–15%, bei Wasserpflanzen, zumal Algen, gar nur 2–5% des Frischgewichts; alles übrige ist Wasser.



Fig. 182. Das Galmei-Veilchen, *Viola lutea* var. *calaminaria*, mit längeren Stengeln, kleineren Blüten und reicherer Verzweigung als die Grundform. Aus SCHIMPER, Pflanzengeogr. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

der lebenden Pflanze vorfinden. Die sehr zahlreichen Aschenanalysen, die von den verschiedenartigsten Pflanzen gemacht wurden, haben das Ergebnis geliefert, daß so ziemlich alle, auch die selteneren Elemente, in Pflanzen vorkommen können.

Außer den vier genannten sind es Schwefel, Phosphor, Chlor, Jod, Brom, Fluor, Selen, Tellur, Arsen (das u. a. mit Superphosphaten in den Kulturboden gelangt), Antimon, Silicium, Zinn, Titan, Bor, Kalium, Natrium, Lithium, Rubidium,

Bekanntlich ist die Trockensubstanz der Pflanzen verbrennlich; sie besteht in der Hauptsache aus sauerstoffarmen organischen Verbindungen, die durch Verbrennung zerstört und in anorganische Verbindungen, größtenteils in Kohlensäure und Wasser, zerlegt werden. Die Elemente Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff bilden die Hauptbestandteile der brennbaren Trockensubstanz; ihnen folgt der Quantität nach der Stickstoff, der vornehmlich aus dem Protoplasma stammt. Wie man bei der Holzfeuerung in Öfen oder bei dem Verbrennen von Kartoffel- oder Bohnenstroh auf dem Felde sehen kann, hinterlassen die Pflanzen nach der Verbrennung aber einen unverbrennlichen Rest als Asche. Das sind die mineralischen Bestandteile, welche in der Substanz der Pflanze enthalten waren, die aber während der Verbrennung Umsetzungen erfuhren und sich in der Asche in anderen chemischen Bindungen als in

Calcium, Strontium, Baryum, Magnesium, Zink, Kupfer, Silber, Quecksilber, Blei, Aluminium, Thallium, Chrom, Mangan, Eisen, Kobalt, Nickel, die man in Pflanzenaschen antraf.

Viele dieser Elemente finden sich freilich nur vereinzelt und zufällig, andere dagegen begegnen dem Analytiker fast in jeder Asche, so S, P, Cl, Si, Ka, Na, Ca, Mg, und Fe. Wie das bloß gelegentliche Vorkommen und Fehlen vieler Elemente schon andeutet, sind nicht alle in Pflanzen aufgefundenen Grundstoffe notwendig für die Ernährung; ihre Anwesenheit vermag wohl zuweilen einzelne Eigenschaften der Pflanzen zu verändern (stark zinkhaltiger Boden trägt sog. Galmeivarietäten, wie *Thlaspi alpestre* var. *calaminarium*, *Viola lutea* var. *calaminaria* [Fig. 182] u. a.), nicht aber über die ganze Existenzfähigkeit zu entscheiden.

Die eigentlichen Nährstoffe. Die chemische Analyse, die uns alle in Pflanzen überhaupt vorkommenden Stoffe vorführt, klärt uns also keineswegs darüber auf, ob diese für die Ernährung notwendig sind oder nicht. Nur sorgfältige Kulturversuche mit chemisch kontrollierten Nährböden können darüber Auskunft geben, und durch derartige künstliche Ernährung von Pflanzen ist es erwiesen, daß außer den, die verbrennliche Trockensubstanz vornehmlich bildenden Elementen Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, noch die Elemente Schwefel, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen im allgemeinen allen höheren Pflanzen durchaus unentbehrlich sind, so daß keine normale Entwicklung möglich ist, wenn auch nur eines dieser Elemente fehlt.

Pilze begnügen sich nach MOLISCH mit 9 dieser Elemente; sie benötigen nur ein Erdmetall, Kalk oder Magnesia. Eisen ist auch ihnen unentbehrlich. Andererseits genügen die genannten zehn Grundstoffe vollkommen, um die meisten grünen Pflanzen ausreichend zu ernähren, wenn es auch nicht zu verkennen ist, daß auch noch andere Stoffe und Stoffgemische der Pflanze nützlich und zu ihrem Gedeihen förderlich werden können, ohne gerade unentbehrlich zu sein. So gedeihen viele Pflanzen, z. B. der Buchweizen, besser, wenn ihnen Chloride zur Verfügung stehen, und die Kieselerde wirkt u. a. in hohem Grade nützlich durch die größere Widerstandsfähigkeit, die sie den Geweben verleiht. Auch hat man gefunden, daß die Gegenwart gewisser, an sich nicht wertvoller Stoffe auf die Aufnahme der echten Nährstoffe oft fördernd, gleichsam appetitanregend, einwirkt (vgl. S. 161). — Gifte fördern in minimalen Dosen oft das Gedeihen, wobei eine bessere Ausnutzung der verfügbaren Nährstoffe, eine Steigerung des „ökonomischen Koeffizienten“ eintritt, wirken aber oft schon schädlich bei Verdünnungen, die analytische Reaktionen nicht mehr ergeben. So tötet Kupfervitriol durch solche „oligodynamische“ Wirkung Spirogyren, aber auch Erbsen in Wasserkultur, schon in der Verdünnung 1:25000000⁹⁾.

Die Nährstoffe werden natürlich nicht als Elemente, sondern größtenteils in chemischen Bindungen von den Pflanzen aufgenommen. Der wichtigste Bestandteil, welcher die Grundlage jeder organischen Substanz bildet, der Kohlenstoff, entstammt bei grünen Pflanzen lediglich der Kohlensäure der Luft und wird vornehmlich durch die Blätter aufgenommen. Die anderen Stoffe werden fast sämtlich durch die Wurzeln dem Boden entzogen. Wasserstoff ist mit Sauerstoff im Wasser geboten, Sauerstoff außerdem frei in der Atmosphäre und gebunden in vielen Salzen und Oxyden. Stickstoff wird von höheren Pflanzen nur in gebundener Form, zumeist in Nitraten oder Ammoniak-Salzen, von gewissen Pilzen, Algen und Carnivoren aber auch in Peptonen, Aminosäuren, Amiden, selbst im Harnstoff, aufgenommen. Da das durch Bakterien aus organischen Abfallstoffen gebildete Ammoniak aber zum Teil von „nitrifizierenden“ Bakterien des Bodens und der Gewässer, und zwar durch Nitritmonaden in salpetrigsaure

und weiterhin durch Nitratbakterien in salpetersaure Verbindungen übergeführt wird, so kommt für die Pflanzen zumeist nur der so, oder durch anderweite Vorgänge „mineralisierte“ Stickstoff in Betracht⁽¹⁰⁾.

Bakterien sind überhaupt durch besondere, von denen der höheren Gewächse abweichende Beziehungen zum Stickstoff ausgezeichnet. Außer den oben genannten, durch ihre Nitrifikation den grünen Pflanzen nützliche Bodenbakterien kommen andere vor, welche Stickstoff mit Hilfe der Verarbeitung organischer Kohlenstoffverbindungen aus seinen Verbindungen befreien und ihn damit für die Ernährung der grünen Pflanzen unbrauchbar machen. Umgekehrt vermögen andere Bakterienformen, z. B. *Azotobacter*

chroococcum, *Clostridium Pasteurianum* und andere Arten der *Granulobacter*-Gruppe, zumal auch Gemische gewisser Bodenbakterien⁽¹¹⁾, den freien Stickstoff der Atmosphäre und der Gewässer in solche Bindungen überzuführen, die nicht nur ihnen selbst, sondern auch anderen Bodenorganismen und höheren Pflanzen als Stickstoffnahrung dienen können. Ob auch gewissen Fadenpilzen die gleiche Befähigung zukommt, ist noch nicht sichergestellt. J. KÜHN schließt aus dem Vergleich fortgesetzter Erträge ungedüngter und gedüngter Parzellen, daß im Boden eine ansehnliche Stickstoffbindung stattfindet, die nach WARM-BOLD z. T. von Mikroorganismen unabhängig ist⁽¹²⁾.

Schwefel und Phosphor bilden, ebenso wie der Stickstoff, wichtige Bestandteile des Protoplasmas. Sämtliche Proteinsubstanzen enthalten $\frac{1}{2}$ –2 % Schwefel. Schwefel findet im allgemeinen mit schwefelsauren Salzen, der von Pflanzen noch reichlicher aufgenommene Phosphor mit phosphorsauren Salzen, Eingang. Kali, im Gegensatz zu Natron ganz unentbehrlich zum Leben der Pflanze und, wie man glaubt, bei der Assimilation und bei den Synthesen der Plasmakörper hervorragend beteiligt, wird ebenfalls in Salzen und zwar bis zu 3, 4 und 5 % des Trockengewichtes eingeführt. Magnesia, wie das Kali bei den wichtigsten Synthesen mitwirkend, findet sich, an verschiedene Säuren gebunden, vornehmlich in Reservestoffbehältern (in Samen bis 2 %) und an den Vegetationspunkten (in Blättern nur bis $\frac{1}{2}$ %). Auch der Kalk wird in sehr erheblichen Mengen (2–8 %) in seinen vielverbreiteten Salzen aufgenommen. Er spielt im Stoffwechsel der grünen Pflanze eine wichtige Rolle, u. a. als Bindungsmittel für schädliche Nebenprodukte (Oxalsäure), auch als Trans-



Fig. 183. Buchweizen in Wasserkultur. I In Nährlösung mit Kali. II In Nährlösung ohne Kali. Beide gleich stark verkleinert, nach NOBBE.

portmittel⁽¹³⁾. Eisen ist in allen Pflanzen, oft nur in geringen Mengen, enthalten, ist aber trotzdem von der größten Wichtigkeit.

Die künstliche Ernährungsweise, die vor allen anderen geeignet ist, über den Nährwert eines Stoffes Aufschluß zu geben, ist die Methode der Wasserkultur (Fig. 183). Dabei zieht man die Pflanzen aus Samen oder kleinsten Stecklingen und läßt das Wurzelsystem statt in Erde sich in Wasser entwickeln. Dem benutzten destillierten Wasser (das nicht in kupfernen Apparaten hergestellt sein darf) fügt man die Nährstoffe in chemisch reinem

Zustande bei. Sind alle Nährstoffe in dem Wasser geboten; dann entwickeln sich darin auch Landpflanzen, z. B. Mais, Bohnen, Getreide, sehr gut und machen den ganzen Entwicklungsgang bis zur Reife ihrer Samen durch. Für eine Kohlenstoffverbindung braucht man dabei in der Lösung nicht zu sorgen, weil die Pflanze den Kohlenstoff nicht durch die Wurzeln, sondern mit ihren Blättern aus der Kohlensäure der Luft aufnimmt.

In destilliertem Wasser entwickelt sich die junge Pflanze vorerst zwar ebensogut aus dem Samen wie in der Nährlösung; das dauert aber nur so lange, bis der im Samen gespeicherte Vorrat an Nährstoffen erschöpft ist, dann verkümmert die junge Pflanze. Läßt man einen der Nährstoffe aus der Lösung weg, so entwickelt sich die Pflanze zwar besser als in reinem Wasser, aber auf die Dauer auch nicht normal. Versäumt man es z. B., der Nährlösung Spuren von Eisen zuzusetzen, so werden die jüngeren Blätter nicht mehr grün (obwohl der Chlorophyllfarbstoff selbst kein Eisen, dagegen stets Magnesium, enthält), sondern kommen fahlgelb („chlorotisch“) zur Entfaltung und sind so nicht in stande, die Pflanze zu ernähren. Ein Zusatz von Eisen läßt die chlorotischen Blätter aber in kurzer Zeit nachträglich ergrünen.

Die Form, in der die nötigen Nährstoffe geboten werden, kann wie die prozentische Zusammensetzung der Nährlösung (soweit sie nicht zu konzentriert ist) verschieden sein. Die Pflanze vermag diese Stoffe sehr verschiedenen Verbindungen zu entziehen und hat außerdem das Vermögen, dieselben in anderen Verhältnissen aufzunehmen, als sie ihr von außen geboten werden. Aus konzentrierteren Nährlösungen wird im allgemeinen die Aufnahme von Wasser bevorzugt, umgekehrt werden aus sehr verdünnten Lösungen vorzugsweise Salze aufgenommen. Auch übt die Anwesenheit gewisser Stoffe auf die Aufnahme anderer oft einen lebhaften, meist befördernden Einfluß aus. So fördern z. B. Kalksalze in der Nährlösung die Aufnahme von Kali- und Ammoniaksalzen; auf kalkreichen Böden vermögen dagegen „kalkscheue“ Pflanzen nicht zu gedeihen, sei es, weil die Aufnahme von Kali, Magnesia und Eisen sich hier stark herabgesetzt zeigt (*Castanea*, *Sarothamnus*), sei es, weil der Kalk an sich giftig wirkt (*Pinus Pinaster*, *Sphagnum*, *Drosera*). Andere, „kalkholde“ Pflanzen verlangen aber einen hohen Kalkgehalt des Bodens. — Zur Vermeidung der Giftwirkungen, wie sie nach Darbietung löslicher Phosphate ebenso wie auch löslicher Eisensalze auftreten, empfiehlt v. D. CRONE der Nährlösung folgende Zusammensetzung zu geben: Kalisalpeter 1 g; Ferrophosphat (bzw. ein Gemisch gleicher Teile von Ferrophosphat und Tertiärcalciumphosphat) je 0,5 g; Gips und Magnesiumsulfat je 0,25 g auf 1–2 Liter Wasser. Die ungelösten Pulver sind, nachdem die Wurzeln eine gewisse Länge erreicht haben, aufzurühren. In der v. D. CRONESchen Lösung entwickeln sich die Versuchspflanzen ungleich besser als in den bisher angewandten KNOOPSchen und SACHSSchen Nährlösungen. Die störende Entwicklung kleiner Algen wird sehr beschränkt⁽¹⁴⁾.

Das wichtigste Ergebnis künstlicher Kulturen ist, daß höhere Pflanzen nur die genannten zehn Elemente zu ihrer Entwicklung benötigen; alle anderen Elemente, wenn sie auch in großen Mengen in der Pflanze vorkommen, sind von untergeordneter Bedeutung für das Leben. Das gilt vom Natrium, das mit Chlor verbunden in gewissen Pflanzen vorherrscht und den Habitus der sukkulenten Salzpflanzen (*Halophyten*) (Fig. 184) bestimmt, vom Silicium, das als Kieselsäure in die Membranen der Schachtelhalme, Gräser und Cypergräser so reichlich eingelagert ist (bei Weizenstroh bis 70 %, bei Schachtelhalmen 70–97 % der Asche), daß nach dem Verbrennen ein festes Kieselskelett der Membran zurückbleibt. Die Härte und Festigkeit der Membran, die an sich etwa den Härtegrad 2 besitzt, wird durch diese Einlagerung wesentlich (bei der Epidermis der Schachtelhalme bis zur Härte 4 [Flußspat], bei den Früchten von Coix bis zur Härte 7 [Quarz]) erhöht, so daß Schachtelhalme zum Scheuern und

Polieren benutzt werden. Für Diatomeen, deren verkieselte Schalen als Kieselgur mächtige geologische Ablagerungen bilden, soll dagegen nach RICHTER die Kieselsäure unentbehrlich sein. Von rätselhafter Bedeutung sind die in Bambusrohren abgeschiedenen, als „Tabaschir“ bezeichneten Kieselknollen. Aluminium (Tonerde), das wie Kieselsäure überall im Boden reichlich vorhanden ist, wird, der gebotenen Form wegen, nur

selten aufgenommen (Lycopodien, Flechten, Leguminosen, Vitaceen). Einzelne Lycopodien enthalten aber so viel essigsaure bzw. weinsaure Tonerde, daß ihr Saft wie Färberbeize benutzt werden kann und die gleichen Tonerdesalze sind auch in Weinbeeren enthalten. In den Blattzellen von Symplocosarten (Alaunbäumen) ist Tonerde sogar klumpenweise gespeichert. Jod, im Meerwasser kaum in Spuren analytisch nachweisbar, wird von Meeresalgen trotzdem in Menge aufgespeichert, so daß sie lange Zeit das Material für die Jodgewinnung bildeten⁽¹⁵⁾.

Entbehrliche Aschenbestandteile können der Pflanze insofern nützlich sein, als sie die unentbehrlichen Bestandteile in allgemeineren Eigenschaften (als Basen zur Neutralisation von Säuren u. dergl.) vertreten und so die unentbehrlichen Stoffe für ihre speziellen, unersetzbaren Wirkungen in vollem Umfang disponibel machen. So kann Na das K, und Ca das Mg partiell ersetzen.

Daß die mineralischen Inhaltsstoffe der Pflanzen, von denen man früher angenommen hatte, sie entstünden als Produkt der Lebenskraft in der Pflanze selbst, wesentliche Bestandteile der Pflanzennahrung ausmachen, sprach zuerst BERTHOLLET 1803 aus; später betonte es C. SPRENGEL, dann auch LIEBIG. Exakt bewiesen wurde diese wichtige Tatsache aber erst durch WIEGMANN und POLSTORFF⁽¹⁶⁾.

Die tatsächliche Verteilung der wichtigsten Aschenbestandteile bei einigen bekannten Kulturpflanzen geht aus nachfolgend zusammengestellten Aschen-Analysen von E. WOLFF hervor, die zugleich zeigen, welche Ansprüche die genannten Ernteprodukte an den Boden stellen bzw. welche Stoffe sie demselben (neben Nitraten, die nicht als solche in der Asche erscheinen) entziehen⁽¹⁷⁾.

Man beachte in den oberen Reihen nachstehender Tabelle den großen Gehalt der Samen an wichtiger Phosphorsäure und

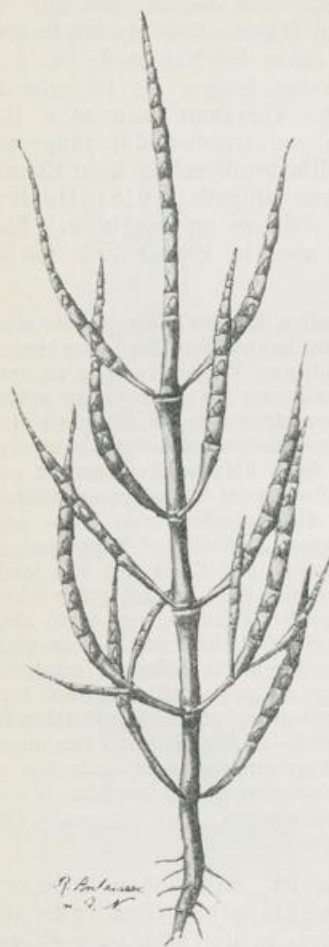


Fig. 184. *Salicornia herbacea*, eine ausgesprochene Salzpflanze. Aus SCHIMPER, Pflanzengeographie.

den im Verhältnis zum Stroh geringen Gehalt an unwichtiger Kieselsäure und an fast überall zugänglichem Kalk.

In ähnlicher Weise haushälterisch verfahren nach WILLE die Meeresalgen mit den Nitraten und Phosphaten des Meereswassers, nicht aber mit Kali und Magnesia⁽¹⁸⁾.

Bezüglich der mitgeteilten Zahlen ist noch zu bemerken, daß sie keine konstanten Verhältnisse ausdrücken, daß vielmehr die Zusammensetzung der Asche je nach dem Kulturboden wechseln kann. So schwankt u. a. der Kaligehalt des Klees je nach dem Boden zwischen 9–50 %, der Kalkgehalt des Hafers zwischen 4–38 %.

Pflanzenteile	Asche in 100 Tln. der Trocken- substanz	In 100 Teilen der Asche sind enthalten:									
		K ₂ O	Na ₂ O	CaO	MgO	Fe ₂ O ₃	Mn ₃ O ₄	P ₂ O ₅	SO ₃	SiO ₂	Cl
Roggen (Körner) .	2,09	32,10	1,47	2,94	11,22	1,24	—	47,74	1,28	1,37	0,48
„ (Stroh) . .	4,46	22,56	1,74	8,20	3,10	1,91	—	6,53	4,25	49,27	2,18
Erbsen (Samen) .	2,73	43,10	0,98	4,81	7,99	0,83	—	35,90	3,42	0,91	1,59
„ (Stroh) . .	5,13	22,90	4,07	36,82	8,04	1,72	—	8,05	6,26	6,83	5,64
Kartoffel (Knolle)	3,79	60,06	2,96	2,64	4,93	1,10	—	16,86	6,52	2,04	3,46
Weintraube(Beere)	5,19	56,20	1,42	10,77	4,21	0,37	—	15,58	5,62	2,75	1,52
Tabak (Blätter) .	17,16	29,09	3,21	36,02	7,36	1,95	—	14,66	6,07	5,77	6,71
Baumwolle(Faser)	1,14	36,96	13,16	17,52	5,36	0,60	—	10,68	5,94	2,40	7,60
Fichte (Holz) . . .	0,21	19,66	1,37	33,97	11,27	1,42	23,96	2,12	2,64	2,73	0,07

Die Stoffaufnahme⁽¹⁹⁾ muß bei Pflanzen in der Regel durch die feste Zellmembran hindurch stattfinden, und da diese keine Öffnungen besitzt, so ist eine Aufnahme fester Nahrung ausgeschlossen. Nur nackte Entwicklungsformen niederer Pflanzen (Amöben, Plasmodien) und viele Flagellaten sind imstande, gröbere Teile (organische und anorganische Körperchen) in ihr Plasma aufzunehmen bezw. wieder auszuscheiden.

Die lückenlose Umkleidung der Pflanzenzellen mit fester Membran gestattet nur gasförmigen oder gelösten (bezw. flüssigen) Stoffen den Eintritt in's Innere der Zellen. Da die Stoffe in diesem Zustande unserer Wahrnehmung aber leicht entgehen, so erklärt es sich, daß man erst im Laufe des achtzehnten Jahrhunderts die wichtigsten Tatsachen der pflanzlichen Ernährungsweise kennen lernte.

Von größter Wichtigkeit für die Ernährung ist die Durchlässigkeit der Zellmembranen für Gase, für Wasser und Lösungen. An der lebenden Zelle ist die Zellhaut von Wasser innig durchdrungen („imbibiert“) und dieses „Imbibitionswasser“ bedingt mit die physikalischen Eigenschaften der Membran, ihre Geschmeidigkeit, Elastizität und Dehnbarkeit. Die Menge des Imbibitionswassers bleibt in bestimmten Grenzen, so daß die Membran ihren Charakter als festen Körper nicht einbüßt.

Durch künstliche Eingriffe (Einwirkung von Kalihydrat, Schwefelsäure usw.) kann allerdings erreicht werden, daß die Membran durch eine Mehreinlagerung von Wasser zu gallertartigen Massen aufquillt oder in dünnen Schleim zerfließt. Solche Quellung ist eine gesteigerte Imbibition, die Imbibition der gewöhnlichen Membranen eine auf ein bestimmtes Maß beschränkte Quellung. Die Wände der Holzzellen nehmen etwa $\frac{1}{3}$ ihres Gewichts an Imbibitionswasser auf; die im normalen Entwicklungsgang verquellenden Membranen mancher Algen und einzelner Samen- und Fruchtschalen aber vielmal mehr als ihr eigenes Trocken-Volumen.

Von besonderer Bedeutung für die Nahrungsaufnahme ist es aber, daß die in die Membran eindringende Flüssigkeit nicht nur aus reinem Wasser besteht, sondern daß auch gelöste Stoffe leicht die Membran durchdringen und darin fortbewegt werden können. Zellwände, die für Wasser schwer oder gar nicht permeabel sind (cutinisierte Membranen), kommen für die Stoffaufnahme nur so weit noch in Betracht, als sie für Gase permeabel bleiben.

Um in das Innere der lebendigen Zelle zu gelangen, müssen die von außen osmotisch aufzunehmenden Stoffe aber auch von dem Protoplasma ein- und durchgelassen werden; sie müssen auf ihrem Wege in die Zelle zunächst die der Membran dicht anliegende äußere Hautschicht des Proto-

plasten passieren. Hier tritt den von der Membran unterschiedslos aufgenommenen Stoffteilchen aber lebendige Substanz entgegen, die keineswegs in gleicher Weise permeabel ist, vielmehr gewissen Stoffen den Eintritt vollständig verwehrt, anderen ihn leichter oder schwerer gestattet und überdies noch imstande ist, ihre Permeabilität für bestimmte Stoffe nach Umständen zu verändern. Hier bei der äußeren Hautschicht liegt also die wesentliche Entscheidung, ob ein die Zelle außen bespülender Stoff in das Innere gelangen kann oder nicht. Bei dem Übertritt der Stoffe aus dem Plasma in den Zellsaft vermag die Vakuolenwand wieder eine derartige, von der äußeren unter Umständen abweichende Auswahl zu treffen. Derselbe Einfluß der Grenzschichten kommt auch in Betracht beim Austritt von Stoffen aus dem Zellinnern. Durch diese von den Grenzschichten ausgeübte Wahl wird es ermöglicht, daß der Inhalt der Zellen stofflich so ganz anders beschaffen sein kann als ihre unmittelbare Umgebung. In dieser hochwichtigen Eigenschaft der Hautschichten ist die Ursache für das Wahlvermögen der Zellen zu suchen, das es bewirkt, daß verschiedene Zellen oder die Wurzeln verschiedener Pflanzen aus dem gleichen Nährboden ganz verschiedene Bestandteile sich aneignen. Aus demselben Erdgemisch vermag eine Pflanze vorzugsweise Kieselsäure, die andere vornehmlich Kalk, eine dritte Kochsalz zu ziehen. Besonders lehrreich in dieser Beziehung sind die Meeresalgen, die von einer Lösung umspült werden, die etwa 3% Kochsalz, dagegen wenig Kalisalze enthält. Trotzdem nehmen ihre Zellen verhältnismäßig wenig Kochsalz auf, dagegen sammeln sie reichlich Kalisalze, auch Phosphate, Nitrate und Jod an, also Stoffe, welche die chemische Analyse im Meerwasser wegen ihres äußerst geringen prozentischen Anteils kaum nachweisen kann. — So vermag auch *Penicillium glaucum* nur deshalb auf einer 21% Kupfervitriol enthaltenden Nährlösung zu gedeihen, weil wohl Nährstoffe, nicht aber das giftige Kupfersalz Eingang in die Zellen findet⁽²⁰⁾.

Für die osmotische Bewegung und Speicherung der Stoffe ist es von wesentlicher Bedeutung, daß die von außen in die Zellen diosmierenden Stoffe durch die Tätigkeit der Zelle Umwandlungen erfahren. Eine lokale Ansammlung von Zucker oder von anderen löslichen Reservestoffen in Früchten, Samen, Zwiebeln und Knollen wäre sonst nicht möglich, denn die ungehinderte Osmose müßte zu einer gleichmäßigen Verteilung der diosmierenden Substanzen innerhalb aller Zellen der Pflanzen führen. Wird der leicht diosmierende Stoff in gewissen Zellen oder Geweben aber in einen andern, nicht diosmierenden verwandelt, so kann fortwährend leicht diosmierender in die Zellen weiter einströmen, und das nicht diosmierende Umwandlungsprodukt wird darin gespeichert. Besonders deutlich wird dieser Vorgang bei der Umbildung von osmotisch wandernden Glukosen in unlösliche Stärke. Da die in Knollen und Samen eintretende Glukose beständig in dieses unlösliche Polysaccharid umgewandelt wird, so wird ständig neue Glukose in jene glukosearmen Zellen einströmen und ein großer Vorrat von Kohlehydrat sich dort ansammeln können.

Das Wasser und die Mineralstoffe.

Ohne Wasser kein Leben; die lebendigen Teile aller Lebewesen sind von Wasser innig durchtränkt; nur in diesem Zustande spielen sich überhaupt Lebensvorgänge in ihnen ab. Das Protoplasma, der eigentliche Träger des Lebens, ist in voller Lebenstätigkeit von schleimiger bis dünnflüssiger Konsistenz und in trockenem Zustande tot oder doch untätig.

In Samen und Sporen, die das Austrocknen bis zu einem gewissen Grade ertragen, erlöschen die Lebensfunktionen mit der Austrocknung und beginnen erst wieder bei der erneuten Durchtränkung der Zellen mit flüssigem Wasser.

Mit Ausnahme von gewissen Sukkulenteu, die ungeschädigt $\frac{9}{10}$ ihres Wassergehalts einbüßen können, werden die meisten Pflanzen schon durch die Wasserverluste bei starkem Welken, geschweige denn durch völliges Austrocknen getötet. Es ist daher als eine, besonderen Lebensbedingungen entgegenkommende Ausnahme zu bezeichnen, wenn ausgetrocknete Pflanzen bei Durchfeuchtung wieder zum Leben erwachen. So überdauern algerische Arten von *Isoetes*, ebenso wie die *Selaginella lepidophylla* der regenarmen Hochebenen Zentralamerikas, die monatelange Dürre in lufttrocknem Zustande. Der erste Platzregen aber läßt sie weiterwachsen. Ebenso vermögen Laub- und Lebermoose, Flechten und Algen, die auf Felsen und Baumrinden ihren Sitz haben, ohne Schaden völlig auszutrocknen. Samen und Sporen sind nach ihrer Ablösung von der Mutterpflanze stets dem Austrocknen ausgesetzt und ertragen das oft lange Zeit. Samenkörner von *Nelumbium*, die an 100 Jahre lang aufbewahrt wurden, sollen sich noch keimfähig erwiesen haben; desgleichen Moossporen, die 50 Jahre im Herbarium gelegen hatten. Die behauptete Keimung ägyptischen Mumienweizens beruhte aber auf Irrtum. — Manche Samen verlieren ihre Keimkraft im Trocknen erst nach einem oder einigen Jahren, manche schon nach Tagen, und wieder andere sollen ein Austrocknen überhaupt nicht vertragen. Dagegen ist für die Samen gewisser Wasserpflanzen vorheriges Eintrocknen zur Erlangung der Keimfähigkeit nützlich oder notwendig (*Eichhornia* u. a.). — Es muß aber hervorgehoben werden, daß Pflanzenteile auch im Zustande völliger Lufttrockenheit immer noch hygroskopisch gebundenes Wasser in ansehnlicher Menge (etwa 9–14%) enthalten; selbst über der Schwefelsäure des Exsikkators bewahren Samen wochenlang 6 und mehr Prozent Wasser. Sogar die Trocknung bei 110° oder durch absoluten Alkohol vertragen manche Samen und Sporen ganz gut⁽²¹⁾.

In der Pflanze spielt das Wasser aber noch eine mannigfaltigere Rolle als die der Durchtränkung und Aktivierung der Zellen. Es ist nicht nur mittelbar als Lösungs- und Transportmittel dem Stoffwechsel unentbehrlich, sondern auch unmittelbar dadurch, daß seine Substanz (die Elemente H und O) zur Bildung organischer Verbindungen verwandt wird; das hierzu benutzte Wasser (vgl. S. 184) kann als Konstitutionswasser bezeichnet werden. Zur Bildung von je 100 g Stärke oder Cellulose werden 55 g, zur Bildung der gleichen Gewichtsmenge Glukose 60 g Wasser in dieser Weise verbraucht. Wasser wird weiterhin zur Festigung der parenchymatischen Zellen durch den Turgor (siehe S. 151) benutzt. Es dient ferner dem Wachstum der Pflanzenzellen, die es in großen Mengen in sich aufnehmen und mit Hilfe seines Volumens sich vergrößern, ohne dazu eines großen Aufwandes von organischer Substanz zu bedürfen.

Ein weiterer wichtiger Dienst, den das Wasser der Pflanze leistet, besteht in der Einführung der Bodennährstoffe in den Pflanzenkörper. Werden zur Festigung und zumal zur Organvergrößerung schon ansehnliche Mengen Wassers im Pflanzenkörper festgehalten (bis zu 96% in saftigen Geweben), so passieren im Dienste der Nahrungszufuhr noch viel größere Mengen beständig den Körper der Pflanze, werden durch die Wurzeln aufgenommen und durch die Verdunstung der oberirdischen Teile wieder ausgeschieden. — Die Transpiration dieser Teile hebt deren Sättigung mit Wasser stets auf, veranlaßt und ermöglicht dadurch den Zustrom von den wasserreichen Wurzeln her und führt auch wieder zum Verlust der nachgerückten Wassermengen. Die dadurch veranlaßte Wasserströmung bezeichnet man deshalb als den Transpirationsstrom. Bei der Verdunstung können nur Wasserdampf und Gase aus dem Pflanzenkörper austreten. Da das von den Wurzeln aufgenommene flüssige Wasser aber auch Salze und andere nicht flüchtige Stoffe in Lösung enthält, so

bleiben diese bei der Verdunstung des Wassers in der Pflanze zurück und sammeln sich in ihr mehr und mehr an. Auf diese Zunahme der Mineralstoffe ist es bei dem Transpirationsstrom aber gerade abgesehen. Sie ist durchaus notwendig, denn das von den Wurzeln aufgenommene Nährwasser ist so arm an Mineralsubstanzen (es enthält kaum mehr feste Bestandteile als ein gutes Trinkwasser), daß die Pflanze zu wenig von diesen wichtigen Aschenbestandteilen erlangen würde, wenn sie nur so viel Wasser aufnehmen könnte, als sie in einem gegebenen Augenblick zu fassen vermag.

Die Einrichtungen der Pflanze, welche die Verdunstung des Wassers ermöglichen oder fördern, sind demnach vornehmlich der Ernährung dienstbar. Wäre die Transpiration zur Gewinnung der Mineralstoffe nicht im höchsten Grade nützlich, ja notwendig, dann würden bei den Pflanzen jedenfalls Vorkehrungen getroffen worden sein, um sie auf das geringste Maß zu beschränken. Erhöht doch die Transpiration das Wasserbedürfnis der Pflanzen im Vergleich zu ihrem bleibenden Wassergehalt ganz unverhältnismäßig, und setzt sie doch die Pflanzen dadurch in erhöhtem Grade der Gefahr des Welkens und Verdorrens aus. Trotz der damit verbundenen Gefahr des Vertrocknens ist aber die Transpiration durch verschiedene Einrichtungen sogar entschieden gefördert (s. S. 173 ff.).

Die Aufnahme des Wassers. Das von der Pflanze aufgenommene „Wasser“ ist also in Wirklichkeit eine sehr verdünnte wässerige Lösung, welche die verschiedensten Stoffe aus dem Boden und aus der Atmosphäre enthält. Kraft ihres Wahlvermögens (S. 164) trifft die Pflanze aber eine gewisse Auslese unter den gebotenen Stoffen dieses „Nährwassers“, wie es im folgenden bezeichnet werden mag.

Wasserpflanzen, doch auch niedere Landpflanzen, deren Vegetationskörper noch nicht oder nur wenig differenziert ist, auch Moose, vermögen Wasser und gelöste Stoffe überall an ihrer Oberfläche aufzunehmen. Gleiches gilt auch von manchen im Wasser lebenden Phanerogamen. Diese (*Utricularia*, *Ceratophyllum*, *Wolffia*) besitzen wie auch gewisse Hymenophyllaceen der feuchten Urwälder, die baumbewohnende *Tillandsia usneoides* und die Sonnentauflänzchen oft überhaupt keine Wurzeln. Die in den Boden eindringenden Wurzeln vieler submerser Pflanzen tragen aber zur Ernährung und zum Gedeihen dieser wesentlich bei.

Bei den Pflanzen des trockenen Landes, die Stämme und Blätter in freier Luft entfalten und die bei ihrem Wasserbedürfnis auf das im Boden kapillar festgehaltene Wasser angewiesen sind, sind Organe nötig, die sich in dem Boden ausbreiten, das dort festgehaltene Wasser aufsuchen und mit ihm in engste Berührung treten. Sie müssen das Wasser dem Boden kräftig entreißen und den oberirdischen Teilen zuleiten können. Die genannte Aufgabe erfüllt das Wurzelsystem der Landpflanzen, das neben der Wasserversorgung die mechanische Aufgabe der Befestigung zu lösen hat⁽²²⁾.

Umgekehrt wird lockerer Boden von den darin sich verzweigenden Wurzeln erfolgreich zusammengehalten, ein Umstand, den man technisch benutzt, um das Erdreich von Dünen, Dämmen, Abhängen oder Schwemmböden durch Anpflanzungen zu befestigen.

Die kleine Scholle Erde, die bei der dichten Besetzung aller geeigneten Standorte der einzelnen Pflanze zur Verfügung steht, wird von einem gut entwickelten Wurzelsystem durch zweckmäßiges Verhalten im höchsten Grade ausgenützt.

Beobachtet man die Bodenerschließung beispielsweise an einer keimenden Bohne oder Eiche, so findet man, daß die erstarkende Keimwurzel sofort senkrecht in immer größere Tiefen hinabgeht. Aus dieser Hauptwurzel, die wie ein Pfahl in den Boden eingetrieben wird, brechen dann Seitenwurzeln hervor, die entweder wagrecht oder schräg abwärts gerichtet den Boden rings um die Pfahlwurzel durchsetzen. Aus diesen Seiten-

wurzeln „erster Ordnung“ brechen ringsum wieder Seitenwürzelchen „zweiter Ordnung“ hervor, die von den ersteren nach allen Richtungen seitlich ausstrahlen und so die gelassenen Zwischenräume ausfüllen und der Ernährung dienstbar machen. In dieser Weise kann die Verzweigung des Systems noch weiter gehen, so daß in dem ganzen Wurzelbereich einer großen Pflanze auch nicht ein Kubikcentimeter Erde zu finden ist, der nicht von einem Wurzelästchen durchwachsen und ausgebeutet würde. Die Gesamtlänge aller dieser Fasern eines Wurzelsystems erreicht oft erstaunliche Maße, bis zu $\frac{1}{2}$ km bei einjährigem Getreide, bis mehrere Kilometer bei einem starken Kürbis.

Aber nicht alle Pflanzen bilden tiefgehende Pfahlwurzeln, wie Eiche, Weißtanne, rote Rübe, Luzerne u. v. a.; andere Gewächse beschränken sich mehr darauf, die oberflächlichen Bodenschichten mit einem seitlich reich verzweigten Wurzelsystem auszubeten (z. B. Kiefer, Getreidearten). Die Land- und Forstwirtschaft müssen darauf ebenso Rücksicht nehmen, wie auf das unbehinderte Gedeihen des oberirdischen Verzweigungssystems. Pflanzen, die verschiedene Bodenschichten ausnutzen, lassen sich ohne großen Nachteil nebeneinander und nacheinander in demselben Boden kultivieren. Zur Bepflanzung der öffentlichen Wege an Feldern wird man aus gleichem Grunde z. B. die tiefgehende Rüster der flach ihre Wurzeln ausbreitenden Pappel vorziehen müssen.

Besonders tief pflegen nach VOLKENS die Wurzeln von Wüstenpflanzen vorzudringen, die sich erst in jenen Tiefen, wo sie Wasser finden, reichlich verzweigen; aber auch bei einheimischen Pflanzen, wie dem Hafer, wird das Wurzelwachstum in mäßig trockenem Boden stärker gefördert als in feuchtem.

Zu der Durchsetzung des Bodens mit Wurzelfasern kommt die noch ausgiebigere und vor allem viel innigere Erschließung durch Wurzelhaare hinzu.



Fig. 185. Die Spitze eines Wurzelhaars mit Bodenteilchen verwachsen. Vergr. ca. 240.

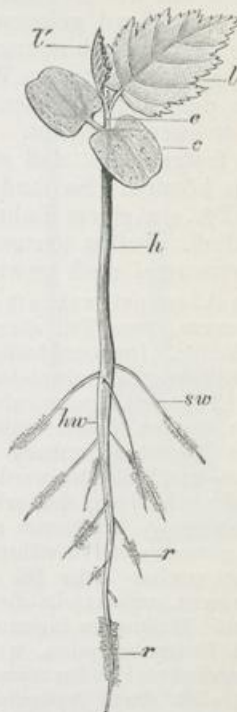


Fig. 186. Keimpflanze der Weißbuche, *Carpinus Betulus*. Bei *r* nahe den Wurzelspitzen die Region der Wurzelhaare.

Diese stehen äußerst zahlreich, dicht beieinander, und von der Wurzeloberfläche ringsum gerade ab, durchdringen die engsten Bodenkanälchen, umspinnen die kleinsten Bodenteilchen und legen sich ihnen so innig an, daß sie förmlich mit ihnen verwachsen (bzw. verklebt) erscheinen (vgl. Fig. 185). Obwohl nur eine mittlere Zellenstärke im Durchmesser erlangend und dem freien Auge nur als feine glänzende Linien erscheinend, erreichen die Wurzelhaare doch oft mehrere Millimeter Länge, so daß sie die wasseraufnehmende Oberfläche einer Wurzel sehr wesentlich vergrößern. Bei *Pisum*, wo etwa 230 Haare auf dem Quadratmillimeter stehen, wird nach F. SCHWARZ die behaarte Wurzeloberfläche durch sie auf das Zwölfte vergrößert.

Es ist bemerkenswert, daß die Wurzelhaare meist nur eine verhältnismäßig kurze Zone hinter der fortwachsenden Wurzelspitze bedecken. Kurze Zeit schon, nachdem sie ihre größte Länge erreicht haben und mit den Bodenteilchen in engste Berührung getreten sind, sterben sie wieder ab. Die Wurzeloberfläche erscheint dann wieder nackt (Fig. 186). Die älteren Wurzelteile beteiligen sich später nicht mehr unmittelbar an der Aufnahme des Nährwassers; sie umhüllen sich mit Kork, vermehren durch Dickenzuwachs ihre Leitungsbahnen und dienen dann fast ausschließlich der Fortleitung des aus den jüngeren Wurzelteilen ihnen zuströmenden Wassers. An den jungen Teilen beschränkt sich die Aufnahme des Nährwassers vornehmlich auf die behaarte Region oder bei unbehaarten Wurzeln auf eine entsprechend gelegene Zone.

Die innige Verbindung der jüngsten Würzelchen mit dem Boden gestattet ihnen selbst die dünnen Wasserhüllen sich noch nutzbar zu machen, die so fest an den Bodenteilchen anhaften, daß der Boden dem Auge und Gefühl schon trocken erscheint. Die letzten Prozente werden aber von dem Boden derart festgehalten, daß sie ihm auch von den Wurzeln nicht mehr entzogen werden können. So fand SACHS, daß eine Tabakpflanze in einer Ackererde 12%, in einem Lehm Boden 8% und in größerem Sande 1½% Wasser zurückließ. Selbst hartgefrorenem Boden oder Eisblöcken vermag aber die Pflanzenwurzel noch gewisse Mengen Wasser zu entziehen.

Die Absorptionskraft des Bodens beruht teils auf chemischen Bindungen und Umsetzungen, zum Teil aber auch wohl auf physikalischen Bindungen (durch Oberflächenkräfte). Die vornehmlich in tonigen, kalkigen und humosen Böden mit Tonerd-Doppelsilikaten sich abspielenden Umsetzungen haben zur Folge, daß hauptsächlich Kali- und Ammoniaksalze, aber auch Kalk- und Magnesia-Salze, sowie Phosphate festgehalten werden, indem erstere schwer lösliche Silikate oder Doppelsilikate bilden, während die Phosphorsäure hauptsächlich durch Kalk oder Eisen gebunden wird. Magnesia- und Kalksalze werden in anderen Böden nur wenig absorbiert; sie unterliegen, gleich den Chloriden, den sehr wichtigen Nitraten und z. T. auch den Sulfaten, stark der Auslaugung. So kommt es, daß von aufgegossener Kalisalpetrolösung das Kali im Boden gebunden bleibt, während Kalknitrat dafür in Lösung geht.

Eine gewisse Rolle bei den Umsetzungen im Boden spielen einerseits auch die Humussäuren, andererseits die Bodenbakterien, denen z. T. starke oxydierende oder reduzierende Wirkungen innewohnen. (Vgl. S. 160.)

Die Bodenabsorption, welche übrigens keine absolute ist und in verschiedenen zusammengesetzten Böden verschieden ausfällt (Sandboden absorbiert schlecht), wirkt sehr nützlich durch Aufspeicherung von Nährstoffen, die rasch in größeren Mengen aufgesammelt und dann allmählich in kleinen Gaben an die Pflanzen ausgeliefert werden können.

Als wasserhaltende Kraft wird die Fähigkeit des Bodens bezeichnet, das Wasser, vornehmlich kapillar, festzuhalten. Der von SACHS untersuchte Ackerboden hielt 46%, der Lehm 52%, der Sand nur 21% Wasser auf diese Weise fest.

Die jungen Wurzeln und Wurzelhaare scheiden außer der ausgeatmeten Kohlensäure, die zur Aufschließung des Bodens mit beiträgt, noch andere saure Substanzen aus, die von Bodenmineralien etwa soviel auflösen als in 1% Zitronensäure lösbar ist. Polierte Gesteinsplatten von Marmor, Dolomit, Magnesit und Osteolith, aber auch Elfenbein werden deshalb von darüber wachsenden Wurzeln so angeätzt, daß die Atzfiguren ein genaues Bild des Wurzelverlaufs darstellen. Pflanzen mit starker Säureausscheidung (Mais, Roggen, Hafer) machen daher weniger Anspruch auf einen schon aufgeschlossenen, guten Boden als solche mit schwacher (Weizen, Gerste) oder kaum merklicher Säurewirkung (Wiesengräser).

Das vom Wurzelsystem aufgesuchte und durch dessen chemische Einwirkung noch bereicherte Nährwasser wird in die Epidermis aufgenommen

und durch Wurzelrinde und Endodermis hindurch dem Zentralzylinder der Wurzel zugeführt.

Die Bewegung des Wassers im Pflanzenkörper. I. Der Blutungsdruck der Wurzeln. Welche Ursachen die Richtung und Stärke der Wasserbewegung durch die lebendigen und mit Wasser prall gefüllten Zellen der Wurzelrinde nach dem Gefäßbündel hin bedingen, das ist noch nicht ganz aufgeklärt. Die Tatsache selbst, daß das Wasser in die Gefäßbündel eintritt, unter Umständen sogar durch namhafte Druckkräfte hinein gepreßt wird, läßt sich aber leicht feststellen. Schneidet man nämlich eine starke Staudenpflanze dicht über der Erde ab und beobachtet die Schnittfläche, die zunächst abgetrocknet wurde, mit einer Lupe, so sieht man nach einiger Zeit aus den Gefäßbündeln, und zwar nur aus dem Gefäßteil derselben, Wasser hervorkommen; die Wunde „blutet“. Bei genauem Beobachten läßt sich feststellen, daß das Wasser lediglich aus den Gefäßen und Tracheiden selbst hervorquillt. Besonders reichlich ist der Wasseraustritt, wenn die Erde feucht und warm gehalten wird; er dauert dann je nach der Pflanze oft mehrere Tage bis Monate an und das ausgeschiedene Wasser beträgt unter Umständen bis zu einigen Litern und mehr (bis zu 1 l pro Tag bei der Rebe, bis 5 l bei der Birke, 10–15 (50) l bei Palmen). Es ist dies aber kein reines Wasser, sondern es hinterläßt beim Verdampfen reichlich sowohl anorganische als auch organische Rückstände.

Setzt man auf den Wurzelstumpf eine hohe Glasröhre mittels eines dicht schließenden Kautschukrohres auf, dann wird das ausgestoßene Wasser bis zu beträchtlicher Höhe darin hinaufgepreßt. Wie groß dabei die Druckkräfte sind, läßt sich leicht feststellen, wenn man ein Manometer auf den Stumpf aufsetzt (Fig. 187). Dessen Quecksilbersäule wird dann bei gewissen Pflanzen bis zu 50 und 60, unter günstigen Bedingungen aber bis zu 140 Centimeter (Birke) und weit höher emporgedrückt. Diese Druckkräfte vermöchten eine Wassersäule bis zu 6, 8 und 18 Metern zu heben. Da die lebendigen Zellen, die den Blutungsdruck bewirken, über weit höhere Turgorkräfte verfügen, so liegt in den beobachteten Druckhöhen keine überwältigende Leistung vor⁽²³⁾.

Beobachtet man statt der Druckwirkung die stündliche Ausflußmenge, dann läßt sich die merkwürdige Tatsache feststellen, daß die Wurzel vieler Pflanzen täglich zu bestimmten Stunden (nachts) mehr, zu anderen Stunden (tags) regelmäßig weniger Wasser ausscheidet (Perioden des Blutungsdrucks).

Da der Wurzeldruck über namhafte Kräfte verfügt, hat man einmal geglaubt den Auftrieb des Wassers bis in die Krone hoher Bäume durch ihn erklären zu können. Folgende Wahrnehmungen schließen diese Möglichkeit aber aus: Bei vielen Pflanzen erreicht der beobachtete Wurzeldruck nur sehr geringe Höhe oder fehlt ganz. Aber auch bei Pflanzen mit kräftigem Wasserauftrieb ist die vom Wurzeldruck gelieferte Wassermenge zuzeiten erheblich geringer als die bei der Transpiration verbrauchte. Bei einigermaßen starker Transpiration kommt der Wurzeldruck daher in der geschil-

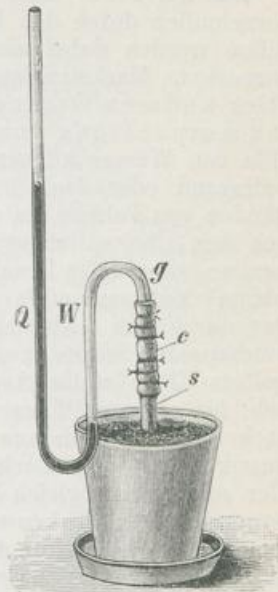


Fig. 187. Kräftige Ausscheidung von Wasser aus einem bewurzelten Stumpf der Georgine (*Dahlia variabilis*) durch Wurzeldruck. Auf den glatt abgeschnittenen Stumpf *s* ist mittels Kautschukschlauchs *c* das gebogene Glasrohr *g* aufgesetzt. Das aus der Erde durch die Wurzel aufgenommene Wasser *W* wird so kräftig ausgepreßt, daß es den Druck der Quecksilbersäule *Q* überwindet.

derten Weise überhaupt nicht zur Geltung. Wird eine kräftig verdunstende Pflanze am Wurzelstumpf abgeschnitten, so tritt aus diesem zunächst gar kein Wasser hervor, im Gegenteil, der Stumpf saugt dargebotenes Wasser begierig in sich auf. Erst nach seiner vollen Sättigung beginnt die Auspressung des Überschusses. Im Freien kommt der Wurzeldruck nur dann zur Geltung, wenn bei feuchter, kühler Luft, wie zumal des Nachts, die Transpiration sehr vermindert ist. Am günstigsten liegen die Umstände dazu im Frühjahr, wenn bei höchstem Wassergehalt des Holzes das transpirierende Laub noch nicht entfaltet ist. Bei Verletzungen des Holzkörpers quillt dann der „Saft“ aus Gefäßen und Tracheiden in Tropfen hervor.

Das „Bluten“ oder „Tränen“ beschnittener Bäume und Sträucher ist vornehmlich durch den Blutungsdruck der Wurzel verursacht; die Wurzelzellen werden dabei aber von den lebendigen Zellen des Stammes (Holzparenchym, Markstrahlen) unterstützt. Denn auch die lebendigen Zellen aller anderen Organe sind wie die der Wurzel unter Umständen zur Auspressung von Blutungswasser befähigt. Neben einer Überfülle von Wasser können Wundreize oder Heilprozesse bei der Erscheinung bedingend oder doch fördernd mitwirken, wie MOLISCH sowohl an Blütenständen von Palmen als auch an Bohrlöchern einheimischer Bäume feststellte. Aus dem Überwallungsgewebe der letzteren werden zwar nur geringe Saftmengen, aber unter Drucken bis zu 9 Atmosphären abgegeben. Bei *Schizolobium excelsum* auf Java fand FIGDOR einen Druck von 8 Atmosphären⁽²⁴⁾. Der durch den „Blutungsdruck“ ausgepreßte „Blutungssaft“ führt außer mineralischen Salzen zuweilen erhebliche Mengen von organischen Substanzen (gelöste Eiweißstoffe, Asparagin, Säuren, besonders aber Kohlehydrate) mit sich; bei einigen Pflanzen ist der Zuckergehalt dieses Saftes so groß, daß Zucker technisch daraus gewonnen werden kann (der Zuckerahorn Nordamerikas mit $\frac{1}{2}\%$ Zucker im Saft liefert ca. 2—3 Kilo von einem Baum) oder solcher Saft gleich Most oder Biermaische zu berauschenden Getränken vergoren wird: Birkenwein, Palmwein; die „Pulque“ der Mexikaner aus dem Schafte blühreifer Agaven, wobei ein einzelner Schaft in 4—5 Monaten an 1000 Liter Saft ausscheiden kann.

Auf wesentlich anderen Ursachen beruht es, wenn mitten im Winter an wärmeren Tagen, besonders bei Sonnenschein, Wasser aus Bohrlöchern oder anderen frischen Holzwunden von Bäumen austropft. Da liegt eine rein physikalische Erscheinung vor, die durch die Wärmeausdehnung der Luftblasen im Holz verursacht ist und die bei jedem winterlich frisch abgeschnittenen wasserreichen Holzstück, das man in den Ofen legt, beobachtet werden kann. Bei entsprechender Abkühlung wird die ganze Menge dieses Wassers natürlich wieder eingesogen.

Bei einzelnen Lianen besitzen die Gefäße solche Weite, daß sie das Wasser kapillar nicht festzuhalten vermögen und daß beim bloßen Abschneiden der Stämme trinkbares Wasser in ansehnlicher Menge, infolge seines Gewichtes, ausfließt.

II. Die Wasserbahnen der Pflanze. In den lebendigen Geweben, deren Zellen zeitweise mehr oder weniger Wasser zum Wachstum, zur Erhaltung oder Steigerung ihres Turgors benötigen, finden ständig kleine Wasserbewegungen statt. Dieser Wasseraustausch zwischen konkurrierenden Zellen erfolgt aber viel zu langsam, um die ansehnlichen Verdunstungsverluste ausgedehnter und hoch über dem Boden entfalteter Laubflächen zu ersetzen. Um das Wasser aus den Wurzeln rasch und in großen Mengen zu den Laubflächen zu befördern, bedient sich die Pflanze nicht des lebendigen Parenchyms, sondern der Gefäßbündel und zwar ihres Gefäß- oder Holzteils. Die Zellelemente, in denen das Wasser sich hier bewegt, besitzen kein lebendes Plasma mehr.

III. Der Transpirationsstrom. Daß sich der als Transpirationsstrom bezeichnete ausgiebige Wasserstrom bei holzführenden Pflanzen lediglich im

Holzkörper bewegt, ist eine lange bekannte Tatsache, die sich aus der Beobachtung ergab, daß Pflanzen, bei denen absichtlich oder durch Zufall die Rinde bis zum Holzkörper entfernt worden war, trotzdem frisch blieben. Das Bild Fig. 188, den *Essays of vegetable statics* von STEPH. HALES 1727 entnommen, zeigt einen dies beweisenden, — freilich in anderer Absicht unternommenen und ausgelegten — Versuch. An dem Aste *b* (Fig. 188) sind bei *Z* alle Gewebe bis auf den dünnen Holzkörper fortgenommen worden. Daß trotzdem die Blätter dieses Astes ebenso frisch bleiben wie die des andern Astes *c*, beweist, daß der Transpirationsstrom nicht durch die Rinde, sondern durch den Holzkörper sich bewegt. Entfernt man dagegen aus einem Zweige sorgfältig eine Strecke weit den Holzkörper und läßt die Rinde größtenteils im Zusammenhang, so welken die Blätter über der Operationsstelle so rasch wie an einem völlig abgeschnittenen Zweige. In krautigen Pflanzen besorgt der Gefäßteil der Gefäßbündel die Wasserleitung.

Eine verdünnte Lösung von Lithiumsalpeter, die man in der unverletzten Pflanze aufsteigen läßt, bewegt sich, wie man spektralanalytisch nachweisen kann, zunächst ausschließlich im Holzkörper, bevor sie von da in die anderen Gewebe seitwärts eintritt. Mit Hilfe dieser Lösung haben MAC NAB, PFITZER und SACHS auch die Geschwindigkeit des Transpirationsstromes festgestellt; je nach der Pflanze und den äußeren Transpirationsbedingungen ist diese verschieden groß, erreicht unter Umständen nahezu 1 m und kann bis zu 2 m und mehr in der Stunde betragen. — Die vorerst ausschließliche Färbung des Holzkörpers, die bei dem Aufsteigen von Farbstofflösungen beobachtet wird, kann aber die ausschließliche Beteiligung des Holzes an der Leitung des Transpirationsstromes wegen der verschiedenen Färbbarkeit der Gewebe nicht einwurfsfrei beweisen und vermag ebensowenig zur Bestimmung der maximalen Geschwindigkeit des Transpirationsstromes zu dienen, weil der Farbstoff der Lösung entzogen wird und dabei gegen das vorausseilende Wasser zurückbleibt. Doch läßt sich mit Hilfe aufsteigender geeigneter Farbstoffe, die das Holz färben, die aus anderen Versuchen bekannte Bahn des Transpirationsstromes deutlich hervorheben. (Stengel der *Impatiens parviflora*, panachierte Maisblätter, weiße Blütenblätter von Tulpen, Kamelien, Rosen, Philadelphia u. a.)

Entsprechend dieser Aufgabe der Gefäßteile findet man sie in Wasserpflanzen und Sukkulente, in denen die Transpiration fehlt bzw. nur schwach auftritt, sehr spärlich entwickelt. Die höchste und massigste Ausbildung erreichen dagegen die sekundären Gefäßteile als Holzkörper in den Landpflanzen, besonders bei Bäumen mit starker Belaubung. Es ist freilich nicht mehr das gesamte Holz eines dicken Stammes, welches der Wasserleitung dient; sie ist vielmehr stets auf die jüngsten Jahresringe beschränkt. Wo Kernholz gebildet wird, ist dieses von der Leitung ausgeschlossen.

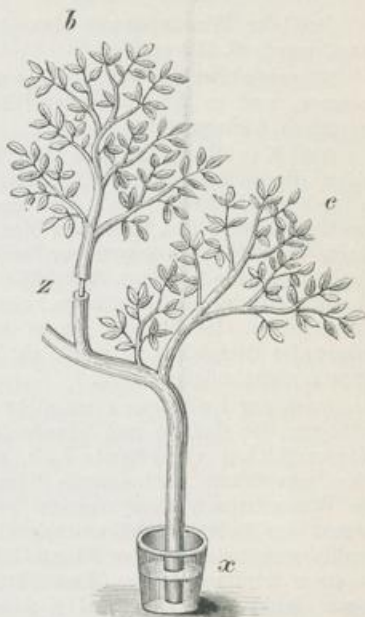


Fig. 188. HALES' Versuch, das Saftsteigen im Holze demonstrierend. Bei *Z* wurde der Holzkörper von der Rinde entblößt; trotzdem bleiben die Blätter des Zweiges *b* ebenso frisch wie die des unverletzten Zweiges *c*; *x* ein Gefäß mit Wasser. Faksimile aus HALES: *Vegetable Statics* 1727.

Über die bewegenden Kräfte des Transpirationsstromes ist man noch nicht im klaren. Die Transpiration schafft vor allem den Platz für nachkommendes Wasser. Durch Entnahme von Imbibitionswasser, das wieder aus dem osmotisch wirksamen Zellinnern ersetzt wird, macht sie auch Kräfte frei, die auf ein Nachrücken von Wasser aus den angrenzenden Leitungsbahnen hinwirken. Ob diese aber jeweilig zur Hebung der ganzen Wassermengen ausreichen, ist noch streitig. — Eine allseitig anerkannte, ausreichende Erklärung des vielumstrittenen Problems ist wohl angebahnt, doch bis heute noch nicht gegeben⁽²⁵⁾.

Daß der Wurzeldruck den Auftrieb während der Transpiration nicht besorgen kann, wurde S. 169 erörtert.

Diosmotische Strömungen verlaufen zu langsam, um hier in Betracht zu kommen, und es fehlt außerdem die für eine solche Bewegung notwendige Verteilung osmotisch wirksamer Stoffe.

Auf Kapillarität kann der Transpirationsstrom auch nicht beruhen. Erstens fehlen die zusammenhängenden Kapillaren in Nadelhölzern beispielsweise vollständig; in anderen Pflanzen sind sie nur auf verhältnismäßig kurzen Strecken gegeben. Zweitens stehen den konkaven Menisken im Holzkörper keine flacheren oder gar konvexen Wasserflächen gegenüber, wodurch erstere doch nur wirksam werden könnten. Auch würde die kapillare Steighöhe, die in Gefäßen und Tracheiden noch geringer ist als in gleich engen Glasröhren, nicht entfernt an die Höhe eines mittelgroßen Baumes heranreichen. Im übrigen nimmt die Bewegung kapillar gehobener Flüssigkeit mit zunehmender Steighöhe so rasch ab, daß eine ausgiebige Bewegung schon aus diesem Grunde nicht möglich wäre.

Auch der Luftdruck ist nicht die Kraftquelle der Transpirationsströmung. Zwar enthalten die Gefäße und Tracheiden lebhaft transpirierender Pflanzen neben kurzen Wassersäulchen verdünnte Luft, wie das Eindringen von Quecksilber in sie beweist, wenn unverletzte verdunstende Pflanzen unter Quecksilber durchschnitten werden. Da die Wasserbahnen aber ringsum gegen die Atmosphäre fest abgeschlossen sind, so kommt der äußere Luftüberdruck in diesem System gar nicht zur Geltung. Die Luftverdünnung innerhalb der Pflanze läßt aber auch keine solche Verteilung erkennen, die zu einer kontinuierlichen Wasserströmung Anlaß geben könnte. Wenn man außerdem daran denkt, daß der volle Atmosphärendruck einer Wassersäule von nur etwa 10 Metern das Gleichgewicht hält, daß das Wasser aber auch in die Kronen von über 100 m hohen Sequoien und von 155 m hohen Eukalypten leicht hinaufsteigt, und daß Zweige einer starken Saugung entgegen Wasser aufzunehmen vermögen (vgl. unten), so wird man die ganze Unzulänglichkeit des Luftdrucks übersehen.

Dem gasförmigen Aufsteigen in den Hohlräumen steht sowohl der anatomische Bau des Holzes, die Unterbrechung der Hohlräume durch Wassersäulchen wie auch die Temperaturverteilung in der Pflanze im Wege. Aber ganz abgesehen davon, wäre auch die eigentliche Aufgabe des Transpirationsstromes, die Beförderung der Nährsalze, auf diesem Wege nicht zu erfüllen.

Es lag bei alledem nahe, an eine Mitwirkung der lebendigen Zellen zu denken, die in dem Holzkörper überall verteilt sind, die auch allorts über namhafte osmotische Druckkräfte verfügen und zudem eine regulatorische Reizbarkeit in den Dienst dieser Funktion stellen könnten. STRASBURGERS Versuche, die ergaben, daß selbst die giftigsten Lösungen, die sofort alles lebendige Plasma abtöten, bis in die obersten Gipfel hoher Bäume befördert werden, schließen aber wenigstens die unmittelbare Mitwirkung der lebendigen Elemente aus.

JOLY, DIXON und ASKENASY suchten die unmittelbare Fortpflanzung der Transpirationssaugung bis zu den entferntesten Wurzelspitzen durch die Kohäsion des Wassers zu erklären. Die Tatsache, daß in den Wasserbahnen Luft- und Dampfblasen vorhanden sind, und der Umstand, daß eine Bewegung des Wassers seine gegen Zug sehr widerstandsfähige Kohäsion unter Umständen aufhebt, machen dieser Theorie vorläufig noch Schwierigkeiten, die sich nach neueren Versuchen von STEINBRINK aber verringert haben⁽²⁶⁾.

Die Untersuchungen haben jedoch übereinstimmend zu der Erkenntnis geführt, daß sich der Transpirationsstrom vorwiegend in den Hohlräumen der Gefäße und Tracheiden bewegt.

IV. Die Saugkraft transpirierender Sprosse. Ein abgeschnittener, in Wasser gestellter Sproß zeigt durch sein Frischbleiben an, daß er das Wasser bis in seine obersten Zweigspitzen zu heben vermag. Seine Saugkraft ist mit dieser Leistung aber nicht erschöpft: Luftdicht mit einem langen wassergefüllten Rohre verbunden, vermag er leicht eine Wassersäule von 2 Metern und mehr emporzusaugen. Wird das Ende des Rohres in Quecksilber gebracht, dann wird selbst dieses bis zu ansehnlicher Höhe gehoben. Kräftige, sonst unverletzte Koniferenzweige nehmen sogar unter der Saugung einer vollen Atmosphäre Wasser auf, sind also imstande das Quecksilber bis zu Barometerhöhe, mit Hilfe der Kohäsion des Wassers auch noch höher (bis zu 920 mm) zu heben, ohne zu welken. Bedingung für eine solche Saugung ist ein luftdichter Abschluß der Wasserbahnen, der in der Pflanze tatsächlich gegeben ist⁽²⁷⁾.

Die Abgabe des Wassers. Der die Nährsalze zuführende Wasserstrom wird nur dadurch in seiner Stärke unterhalten und ermöglicht, daß die Pflanze andererseits ständig Wasser verliert. Die Ausscheidung von Wasser erfolgt aber auf zweierlei Weise: durch Verdunstung und durch Ausstoßung in tropfbar flüssigem Zustande. Die gasförmige Ausscheidung durch Spaltöffnungen und Zellwände hindurch, die Transpiration, ist für Landpflanzen das ergiebigste Ausscheidungsmittel. Seltener und auch weniger leistungsfähig tritt die Tropfenausscheidung hinzu.

I. Die Transpiration. In der Umhüllung mit Cuticula, Wachs und Kork stehen der Pflanze sehr wirksame Mittel gegen Wasserverluste zur Verfügung. Eine mit dicker Cuticula und Wachs überzogene Kürbisfrucht erleidet, abgeschnitten, selbst nach Monaten keine erheblichen Wasserverluste, und ebenso verhält sich ein Apfel oder eine von dünner Korkschicht umhüllte Kartoffelknolle. Die grünen Ernährungsorgane sollen zur Konzentrierung der Nährsalze aber Wasser verdunsten; deshalb machen sie von solchen Einrichtungen nur wenig Gebrauch, sie werden vielmehr mit Einrichtungen ausgestattet, die die Verdunstung fördern.

Sämtliche Zellhäute lebender Organe sind mit Wasser durchtränkt, und wenn die Cuticularschichten der Oberhaut nicht zu stark entwickelt sind, so verdunstet auch aus den intakten Oberhautzellen stets etwas Wasser. Seine Menge ist natürlich um so größer, je größer die verdunstenden Flächen sind. Die flache Ausbreitung der Blätter begünstigt demnach die Transpiration. Die größte Förderung erfährt die Verdunstung aber durch die zahllosen Spaltöffnungen (Luftspalten), die die Epidermis durchsetzen und die den Wasserdampf, von dem die Luft der Intercellulargänge gesättigt ist, auch aus dem Innern der Pflanze austreten lassen. Diese Spalten besitzen zwar eine sehr geringe Weite (0,0006 mm und weniger), sind aber in so ungeheurer Zahl vorhanden (vgl. 89) und außerdem so zweckmäßig angeordnet, daß dadurch ihre Kleinheit wieder ausgeglichen wird. Ein einziges mittelgroßes Kohlblatt ist mit ca. 11 Millionen, ein Blatt der Sonnenblume mit ca. 13 Millionen Luftspalten versehen, so daß, bei den besonderen Diffusionsverhältnissen durch siebartig fein durchlöchernte Membranen (vgl. S. 186), eine sehr ausgiebige Verdunstung ermöglicht ist.

In den Luftspalten besitzt die Pflanze zudem eine Vorrichtung, um die Verdunstung zu regulieren. Die Spalten, die die Ausmündung der Intercellularräume bilden, sind von zwei Schließzellen umgeben (S. 88). Wie der Name schon andeutet, vermögen diese den Spalt zwischen sich zu schließen und dadurch die Verdunstung erheblich einzuschränken. Das Schließen und Öffnen des Spaltes erfolgt durch Turgorände-

rungen in den Schließzellen oder den benachbarten Epidermiszellen. Vermöge der eigenartigen Wandverdickungen, der Elastizität und seitlichen Anheftung der Schließzellen führen Turgorschwankungen in ihnen nämlich zu Gestaltveränderungen, derart, daß eine Steigerung der Turgeszenz die Zellen höher, eine Verminderung des Innendruckes sie aber flacher werden läßt. Der erste Vorgang hat demgemäß das Öffnen, der zweite den Verschluß des Spaltes zur Folge, wie das aus der untenstehenden Abbildung Fig. 189 ohne weiteres hervorgeht. Die sog. Nebenzellen (S. 89) der Schließzellen greifen bei manchen Pflanzen in diese Arbeitsleistung in verschiedener Weise ein. — Das Öffnen und Schließen des Spaltes erfolgt auf äußere wie auf innere Einwirkungen; dabei arbeiten aber die Spaltöffnungsapparate bei verschiedenen Pflanzenarten keineswegs immer in gleicher Weise, im allgemeinen aber doch so, daß sie sich bei eintretendem Wassermangel (noch vor Eintritt sichtbaren Welkens) oder bei Eintritt der Nacht schließen, sich dagegen öffnen, wenn lebhaft Transpiration für die Pflanze von Vorteil ist (im Licht, warmer feuchter Luft usw.). Auch die Quantität und Qualität der im Transpirationswasser gelösten Stoffe wirkt, wie auch die Natur der umgebenden Gase, auf die Öffnungsweite der Spalten ein. Ihre Weite und mit ihr die Verdunstung vermindert sich, wenn mehr Nährsalze als gewöhnlich zugeführt werden und deren Konzentration in schädlicher Weise zunehmen könnte. So feinfühlig ist der Apparat in verschiedener Abstufung aber nur bei Landpflanzen; bei Sumpf- und Wasserpflanzen reagiert er weniger prompt⁽²⁸⁾.

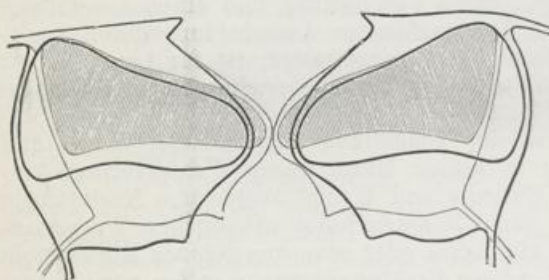


Fig. 189. Spaltöffnung von *Helleborus spec.* im Querschnitt. Die dicken Linien zeigen die Form der Schließzellen bei geöffnetem Spalt, die feineren Linien bei geschlossenem Spalt. (Nach SCHWENDENER.) Der Hohlraum der Zellen im geschlossenen Zustand wurde hier schraffiert; er ist sichtlich kleiner als bei geöffneten Schließzellen.

Die Spaltöffnungen sind vorzugsweise auf den Blattflächen zu finden; die Blätter sind demnach als Organe der Transpiration (und Assimilation S. 181) zu betrachten. Dies lehrt auch die außerordentlich reiche Verzweigung der wasserführenden Bahnen in den Blattflächen. Die beigegebene Abbildung Fig. 190 stellt die Nervatur, d. h. den Gefäßbündelverlauf in einem *Crataegus*blatte dar, wobei die feinsten Auszweigungen, die nur mikroskopisch sich verfolgen lassen, nicht einmal wiedergegeben sind. Durch dieses Zuleitungssystem kann jedem Quadratmillimeter das Nährwasser reichlich und unmittelbar zugeführt werden. Daß aber gerade die Blätter so reichlich damit versorgt werden, das hat seine bestimmte Ursache. Die Blätter sind nämlich die Laboratorien der Pflanze, in denen aus der Kohlensäure der Luft, aus Wasser und den Nährsalzen des Bodens die organischen Baustoffe hergestellt werden; deshalb findet hier auch die gleichmäßige Ausbreitung und die geförderte Eindampfung des Nährwassers statt. Die Leistungen der Blätter im Verdunsten des Wassers sind denn auch geradezu überraschend. Eine kräftige Staude, beispielsweise eine Sonnenblume von Manneshöhe, verdunstet an einem hellen Tage über ein Liter Wasser. Man hat berechnet, daß ein Morgen mit Kohlpflanzen in vier Monaten zwei Millionen Liter, ein solcher mit Hopfen drei bis vier Millionen Liter Wasser verdunstet. Für eine einzeln stehende Birke mit etwa 200000 Blättern berechnete VON HÖHNEL das verdunstete Wasser an einem heißen trocknen

Tage auf ca. 500 Liter, im Tagesdurchschnitt auf 60—70 Liter. Ein Hektar Buchenhochwald verdunstet im Durchschnitt 30000 Liter täglich⁽²⁹⁾.

Auf je 100 g Blattsubstanz berechnet, verbraucht in einer Vegetationsperiode die Rotbuche 75 Liter, die Tanne aber nur 7 Liter. Im Durchschnitt muß nach DIETRICH eine Pflanze für jedes Gramm Trockensubstanz, das sie bildet, 250—400 g Wasser verdunsten.

Transpirationsversuche. Die Verdunstung der Pflanzen, die sich, so lange kein Welken eintritt, unserer unmittelbaren Wahrnehmung entzieht, läßt sich mit einfachen Hilfsmitteln nachweisen und in ihrer Größe bestimmen. Zunächst ist das möglich durch Benutzung der Wage, die den durch die Verdunstung entstehenden Gewichtsverlust angibt. — Wird andererseits der transpirierende Pflanzenteil luftdicht in einen geschlossenen Raum (Glasglocke) eingeführt, in dem konzentrierte Schwefelsäure oder Chlorcalcium die Wasserdämpfe absorbieren, so hat man umgekehrt an der Volum- oder der Gewichtszunahme dieser Substanzen ein Maß für das von der Pflanze abgegebene Wasser. — Der Wasserverbrauch läßt sich aber auch unmittelbar sehen, wenn man das Wasser einer engen Röhre entziehen läßt. Der Wasserstand in einer solchen Röhre verschiebt sich weithin und zwar um so schneller, je enger diese ist. Ein entsprechend zusammengestellter Apparat (Potetometer) kann daher den Wasserverbrauch eines transpirierenden Zweiges sehr anschaulich vorführen.

Sehr schön läßt sich nach STAHL die maßgebende Rolle der Spaltöffnungen für die Transpiration durch die Kobaltprobe zeigen. Diese beruht darauf, daß das in wasserfreiem Zustande tiefblaue Kobaltchlorür durch Wasseraufnahme zu hellem Rosa sich entfärbt. Wird ein mit jenem Kobaltsalz getränkter und heiß getrockneter Filtrierpapierstreifen zwischen Glasplatten um ein Blatt gelegt, so entfärbt sich das Papier zunächst nur an der mit Spaltöffnungen besetzten Blattseite und zwar je nach der Öffnungsweite der Spalten schneller oder langsamer. Es kann daher das Kobaltpapier wie auch das seinerzeit von MERGET benutzte Eisenchlorid-Palladiumchloridpapier Verwendung finden, um die Öffnungsweite der Spalten festzustellen. FR. DARWIN benutzte ein feines Hygrometer, um daran die Schwankungen der Spaltöffnungsweite fortlaufend verfolgen zu können. BUSCALIONI und POLLACCI konnten an der Trübung aufgestrichener Kollodiumhäutchen, die alle Details der Blattoberfläche mikroskopisch erkennen lassen, feststellen, daß neben der Verdunstung aus den Spaltöffnungen eine schwache allgemeine Transpiration durch die ganze Oberfläche stattfindet⁽³⁰⁾.

Gewisse Pflanzen verdunsten in der Zeiteinheit mehr, andere weniger Wasser, was mit ihrer Flächenentwicklung und ihrer sonstigen feineren Organisation (Zahl und Weite ihrer Luftspalten, Cuticula, Kork, Behaarung) zusammenhängt. Aber auch ein und



Fig. 190. Gefäßbündelverlauf (Nervatur) in dem Blatte einer Crataegus. Lichtdruck in nat. Gr.

derselbe Sproß transpiriert nicht immer gleichmäßig; das kommt daher, daß äußere und innere Ursachen nicht nur die Weite der Spaltöffnungen verändern, sondern daß sie die Transpiration auch rein physikalisch ebenso beeinflussen wie die Verdunstung eines freien Wasserspiegels. Wärme, Trockenheit und Bewegung der Luft steigern die Verdunstung physikalisch, während Beleuchtung sie physiologisch fördert. Beide Momente wirken zusammen dahin, daß am Tage die Verdunstung im allgemeinen stärker ist als des Nachts. Pflanzen, die, wie *Impatiens parviflora*, an heißen trocknen Tagen leicht welken, werden daher nachts wieder frisch.

II. Ausscheidung flüssigen Wassers. Nicht so allgemein wie die Wasserabgabe durch Verdunstung ist die Wasserausscheidung in tropfbar flüssigem Zustand aus unverletzten Pflanzen. Beobachtet man die Pflanzen einer Wiese oder eines Gartens frühmorgens nach einer regenlosen, aber feuchtwarmen Nacht, dann sieht man an Spitzen und Rändern der Blätter glitzernde Wassertropfen sitzen, die langsam an Größe zunehmen, abfallen und durch neue Tröpfchen ersetzt werden, die also keine Tau-

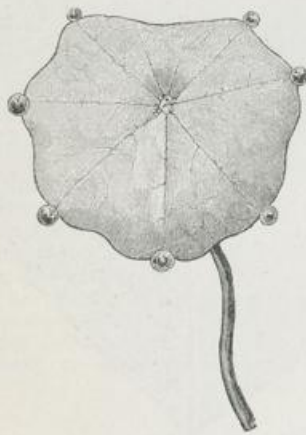


Fig. 191. Ausscheidung von Wassertropfen aus einem Blatte der Kapuzinerkresse (*Tropaeolum majus*).



Fig. 192. Harzthülle vom Stengel einer Wüstenpflanze (*Sarcocaulon*). Aus SCHIMPER, Pflanzengeographie.

tropfen sind, obwohl man sie meist mit solchen verwechselt. Diese Wassertropfen werden aus dem Blatte selbst abgeschieden: Beim Mais nahe der Blattspitze, bei *Alchimilla* an jedem Blättzähnehen, bei der Kapuzinerkresse an den stumpfen Ecken der Blattfläche, nach denen die sieben Hauptnerven hinlaufen (Fig. 191). Steigt dann die Sonne höher, wird die Luft relativ trockner, dann verschwinden die Tropfen, können aber alsbald wieder zum Vorschein kommen, wenn man eine Glasglocke über die Pflanze stülpt oder sonstwie die Verdunstung herabsetzt. Wenn dann die Pflanze durch die Wurzeltätigkeit wieder von Wasser strömt, wird das Übermaß von neuem in Tropfen ausgepreßt. Diese kommen entweder aus besonderen Wasserspalten (S. 90) hervor, in anderen Fällen jedoch aus gewöhnlichen Spaltöffnungen (Luftspalten), aus Grübchen der Epidermis, oder werden durch verschieden geformte Haare, bei *Datura* durch die Wände gewöhnlicher Oberhautzellen hindurch, ausgeschieden.

Durch künstliches Einpressen von Wasser in abgeschnittene Sprosse kann man die Tropfenausscheidung an Blättern ebenfalls hervorbringen.

Besonders auffallend ist die Tropfenausscheidung bei manchen großblättrigen Aroideen, an deren Blattspitzen das Wasser oft in kurzen Zwischenräumen abtropft. Bei *Colocasia nymphaefolia* kann es sogar auf kurze Strecken fortgeschleudert werden; dabei scheidet ein einziges Blatt zuweilen 190 Tropfen in der Minute, in einer Nacht oft $\frac{1}{10}$ Liter aus. Merkwürdigerweise wird bei *Spathodea*, einer westafrikanischen Bignoniacee, und einigen anderen Pflanzen der vom Kelch umschlossene Hohlraum, in dem sich die jungen Blütenteile entwickeln, ganz mit Wasser angefüllt. — Auch an einzelligen Pflanzen (Schimmelpilzen) ist oft eine reichliche Ausscheidung von Wassertröpfchen durch die Zellwand und die in einzelnen Fällen, wie z. B. auch bei Wasserpflanzen, leicht durchlässige Cuticula hindurch wahrzunehmen⁽³¹⁾.

Die an den jungen Organen meist sehr frühzeitig ausgebildeten wasserausscheidenden Organe, die HABERLANDT unter dem Namen Hydathoden zusammenfaßt (S. 90, 93), pressen zum Teil das Wasser selbsttätig aus, oder lassen es lediglich durchfiltrieren, wenn der Blutungsdruck in der Pflanze eine bestimmte Höhe erreicht hat und die Interzellularräume zu infiltrieren droht.

Die Ausscheidung flüssigen Wassers kann, indem sie auch unter ungünstigen Transpirationsbedingungen (*Lathraea*) einen Zufluß von Nährwasser aus den wasseraufnehmen-



Fig. 193. *Raoulia mammillaris* von Neuseeland. Polsterförmiger Zusammenschluß der Einzelpflanzen. Aus SCHIMPER, Pflanzengeographie.



Fig. 194. Australische Hartlaubpflanze, *Acacia marginata*, mit Phyllodien. Aus SCHIMPER, Pflanzengeographie.

den Organen ermöglicht, die Verdunstung in gewissem Sinne vertreten oder ersetzen. Ihre physiologische Bedeutung für die Pflanze deckt sich aber insofern nicht mit der Transpiration, als bei der Tropfenausscheidung fast immer mineralische oder organische Substanzen mit ausgeschieden werden. Diese Stoffe sind manchmal so reichlich im ausgestoßenen Wasser enthalten, daß sie nach dessen Verdunstung als kleine Krusten zurückbleiben (Kalkschüppchen der Steinbrecharten)⁽³²⁾.

Die mit dem Wasser ausgeschiedenen gelösten Stoffe spielen geradezu die physiologische Hauptrolle bei den Aussonderungen der Nektarien, bei den Verdauungsdrüsen der Insectivoren und beim Ausscheiden der klebrigen Narbenfeuchtigkeit. Dadurch, daß die ausgeschiedenen

Substanzen Wasser auch osmotisch aus den Zellen ansaugen, ist die Tätigkeit vom Blutungsdruck unabhängig gemacht. Einzelne Wüstenpflanzen (*Reaumuria*, *Tamarix* u. a.) scheiden so stark hygroskopische Salze aus, daß sich ihre Blätter auch, bei völliger Dürre ringsum, mit zahllosen Wassertropfen bedecken. — Von gewissen Pflanzen wird überschüssiges Wasser in hohlen Stammgliedern und Blattstielen abgeschieden (Kürbis) und bei Wassermangel aus diesen Reservoirien wieder verbraucht⁽³³⁾.

Besondere Einrichtungen der Wasserversorgung. In der Verschlüßfähigkeit der Spaltöffnungen besitzen die meisten Landpflanzen eine Einrichtung, die es ihnen ermöglicht, die Transpiration bei zeitweiligem Wassermangel zu vermindern. In Gegenden, wo der Wassermangel wochen- und monatelang die Regel bildet, wie in Wüsten, Felsinöden und anderen regenarmen Landstrichen, können aber nur Pflanzen ihr Leben

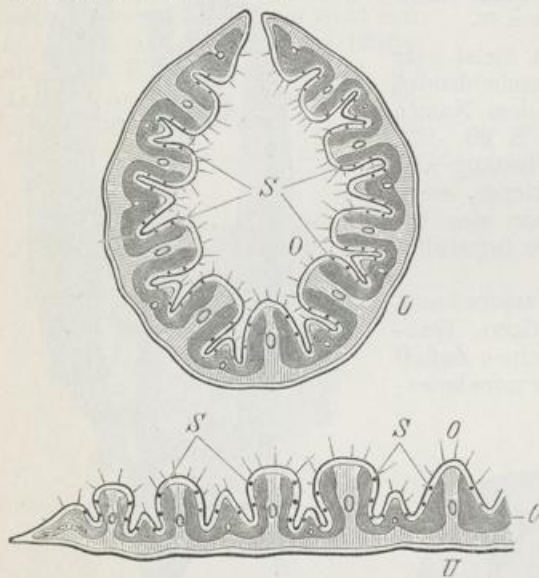


Fig. 195. Blattquerschnitte von *Stipa capillata*. Oben ein Blatt in geschlossenem Zustande, unten die Hälfte eines offenen Blattes. *U* Spaltöffnungslose Unterseite. *O* Oberseite mit Spaltöffnungen (*S*). *C* Chlorophyllhaltiges Assimilationsgewebe. 30fach vergr. (Nach KERNER v. MARILAUN.)



Fig. 196. *Veronica cupressoides*. Cypressenähnlicher Ehrenpreis von Neuseeland. Aus SCHIMPER, Pflanzengeographie.

fristen, die entweder ein völliges Austrocknen ohne Schaden ertragen (S. 165), oder die mit dem spärlich gebotenen Wasser lange Zeit hauszuhalten vermögen (Xerophyten). Das letztere ist nur möglich durch äußerste Einschränkung der Verdunstung und durch Ausbildung von Organen, in denen ein zeitweiliger Wasserüberschuß für die Zeit der Not aufgespeichert werden kann.

Als Schutzmittel gegen die Verdunstung dienen Kork und starke Cuticularüberzüge, ausnahmsweise auch Harzhüllen (Fig. 192), beschränkte Anzahl und geringe Weite der Spaltöffnungen, deren Verlegung in Höhlen und Einsenkungen, sowie mehr oder minder weitgehende Verstopfung der Spalte durch wachsartige Substanzen. Das Einrollen der Blätter (zumal der mit Luftspalten besetzten Seite), ihre Umhüllung mit Haarfilz, ihre Bedeckung mit Stern- und Schuppenhaaren, oder ihre senkrechte Stellung, die der vollen Besonnung entgeht, sind ebenso häufige Schutzmittel gegen starke Transpiration. Den wirksamsten Schutz gegen letztere bietet aber entschieden die Reduktion der transpirierenden Flächen, die sowohl durch Verkleinerung oder gänzliches Schwenden der Blattflächen, wie auch durch Zusammendrängen der Einzelpflanzen zu geschlossenen Polstern erreicht werden kann (Fig. 193).

Senkrechte Blattstellung oder der Ersatz der Blätter durch senkrecht gestellte verbreiterte Blattstiele (Phyllodien) zeichnet vor allem die Flora Australiens aus (Fig. 194). Dichte Behaarung dagegen überzieht z. B. die Blätter einiger südafrikanischer Proteaceen (*Leucadendron argenteum*). Einzelne Gräser (*Stipa capillata*, *Festuca alpestris*, *Sesleria tenuifolia* und *punctaria* u. a.) rollen oder klappen ihre Blätter zur Zeit der Dürre mit Hilfe besonderer Scharniere zu einer engen Röhre zusammen, in deren Innenraum die luftspaltentragende Blattfläche vor Verdunstung geschützt liegt (Fig. 195). Reduktion der Blätter ist eingetreten bei Ginsterarten und *Sarothamnus*, wie auch bei den cypressenartigen Koniferen, denen sich im Habitus eine neuseeländische *Veronica* eng anschließt (Fig. 196). Vollständiger Verlust aller Blattflächen liegt bei den meisten Kakteen vor, bei denen außerdem der Stamm zu einem Wasserreservoir angeschwollen ist. Diese als Sukkulenz bezeichnete Anschwellung hat sich auch bei den Bewohnern trockener Standorte aus anderen Familien eingestellt, so bei vielen Euphorbiaceen (Fig. 197), bei Kompositen (*Kleinia articulata*), *Asclepiadaceen* u. a. Man hat berechnet, daß die Verdunstung eines großen Kugelkaktus dank der sukkulenten Ausbildung nur den 6000sten Teil der Verdunstung einer gleichschweren Schlingpflanze (*Aristolochia Siphon*) beträgt⁽³⁴⁾. — Statt des Stammes können auch die Blätter selbst sukkulent entwickelt sein



Fig. 197. *Euphorbia globosa*, eine sukkulente Wolfsmilch. An den oberen kugeligen Sprossen sind die verkümmerten Blättchen zu sehen, die alsbald abfallen. Etwas verkleinert.



Fig. 198. Die Polarweide, *Salix polaris*, ausgewachsen, mit Früchten. Natürl. Größe. Aus SCHIMPER, Pflanzengeographie.

wie bei unserer Hauswurz und anderen Sempervivumarten, bei vielen Sedum-, Aloë- und Agave-Arten. Stamm- und Blätter sind dagegen gleichmäßig sukkulent bei manchen Mesembryanthemumarten. Als Wasserspeicher dient anderen Pflanzen das Parenchym von Stammknollen (epiphytische Orchideen) oder verdickte Wurzeln (Oxalideen). Viele epiphytische Bromeliaceen fangen als sog. Zisternenpflanzen das Regenwasser in ihren wasserdicht zusammenschließenden Blattrosetten auf und saugen es durch die Blattflächen ein, wie z. B. *Tillandsia*-Arten, zumal die wurzellose bartflechtenähnliche *T. usneoides*. Baumbewohnende Orchideen und Aroideen sammeln Regenwasser in einem Schwammgewebe, das sich durch Wucherung aus der Wurzelepidermis entwickelt (*Velamen radicum* S. 94). Andere epiphytische Orchideen, Aroideen und Farne (*Asplenium nidus* z. B.) bereiten sich ein schwammartig wirkendes Wasserreservoir, indem sie in ihren trichterartig zusammenschließenden Blattrosetten oder in Luftwurzelmassen Humus sammeln. In diese Komposterde wächst nach oben ein dichtes Geflecht von Nährwurzeln, das dem feuchten Humusneste Wasser und Nährstoffe entnimmt. Manche Frullanien (an Buchenrinde häufige Lebermoose) besitzen andererseits kapillare krugartige Wasserbehälter auf der Unterseite ihres Thallus (Fig. 386). Ein besonders merkwürdiger Fall liegt bei der epiphytischen *Dischidia Rafflesiana* vor, wo eine Anzahl der Blätter als tiefe Urnen mit schmaler Eingangsöffnung ausgebildet werden und Wurzeln der Pflanze in diese Behälter hineinwachsen und sich darin verzweigen. — Es erscheint

im ersten Augenblick widersinnig, daß auch Pflanzen, die wie die Mangrovebäume ganz im Wasser stehen, Schutzeinrichtungen gegen Transpiration besitzen. Da diese Bäume aber in Meerwasser oder stark brakigem Salzwasser wachsen, so ist erstens die Wasseraufnahme physikalisch erschwert, zweitens kommt es hier, wie bei anderen Halophyten (Fig. 184) auch darauf an, die Anhäufung allzugroßer Salzmenngen in den Geweben zu verhindern.

Im hohen Norden, wie auch in alpinen Regionen, wo der Boden, monatelang hart gefroren, der Pflanze das Wasser streitig macht, sind deshalb ähnliche Schutzeinrichtungen gegen starke Transpiration anzutreffen, wie in heißen Wüsten. Die dort häufige zwerghafte Ausbildung der Gewächse (Fig. 198) ist ebenso sehr ein Ausdruck der Beschränkung der Transpiration als gekürzter Vegetationsbedingungen im allgemeinen⁽³⁵⁾.

Die Aneignung (Assimilation) des Kohlenstoffs.

Wenn man bei Stoffen, die sämtlich notwendig sind zur Ernährung eines Organismus, überhaupt noch zwischen wichtigeren und unwichtigeren unterscheiden könnte, so müßte man den Kohlenstoff unstreitig für den wichtigsten unter den Nährstoffen einer Pflanze erklären. Alle und jede organische Substanz enthält Kohlenstoff; es gibt kein anderes Element, welches hier den Kohlenstoff zu ersetzen und Substanzen in so unübersehbarer Mannigfaltigkeit und Fülle zu bilden vermöchte, wie sie der Kohlenstoff in den Organismen sowohl als im chemischen Laboratorium schafft. Die ganze organische Chemie ist ja die Chemie des Kohlenstoffs. Die aus organischen Stoffen aufgebauten Organismen verdanken die Möglichkeit ihrer Existenz in letzter Linie also den Eigenschaften des Kohlenstoffs.

Daß die Pflanze wirklich Kohlenstoff, freilich in versteckter Form, enthält, das braucht nicht erst die chemische Analyse zu lehren. Jeder brennende Holzspan, jedes glimmende Streichholz zeigt durch seine „Verkohlung“ den Gehalt an diesem Stoffe an. Die Betrachtung eines Stückes Holzkohle, in welchem sich die feinste Holzstruktur erhalten hat, läßt weiterhin darauf schließen, wie gleichmäßig die Verteilung des Kohlenstoffs in der Substanz und wie vorherrschend seine Masse in derselben ist. Genaue Wägungen haben denn auch ergeben, daß der Kohlenstoff etwa die Hälfte des Trockengewichtes einer Pflanze ausmacht. — So sind auch die ungeheuren Steinkohlenmassen tieferer Erdschichten die verkohlten Überreste vorweltlicher Pflanzen; Braunkohle und Torf, bei besonderem Präparationsverfahren aber auch die Steinkohle, zeigen ihre Abkunft noch durch sehr deutliche makroskopische oder mikroskopische Strukturen an.

Woher kommt nun der Kohlenstoff in die Pflanze? Die „Humustheorie“, welche lange Zeit die Botanik und Landwirtschaft beherrschte, nahm an, daß der kohlenstoffreiche Humus des Bodens die Kohlenstoffquelle für die Pflanze sei, daß der Kohlenstoff also ganz wie die übrigen Nährstoffe durch die Wurzeln aufgenommen werde. Pflanzen, welche in humusfreiem Sande oder gar in der Wasserkultur kräftig wachsen und dabei ihre Trockensubstanz und demgemäß ihren Kohlenstoff mehren, beweisen jedoch klar, daß diese Humustheorie falsch war, daß der Kohlenstoff anderswoher kommen muß. Stammt doch auch der Kohlenstoff des Humus umgekehrt erst aus verwesenden Pflanzenresten. Die Entdeckung, daß der Kohlenstoff der Pflanze der Kohlensäure der Luft entnommen und durch die grünen Blätter gewonnen und in Kohlehydrate übergeführt wird, knüpft sich vornehmlich an die Namen INGENHOUS, SENNEBIER, THEOD. DE SAUSSURE und JUL. SACHS; sie fällt in ihren Anfängen in das Ende des achtzehnten Jahrhunderts. Diese Entdeckung ist eine der bedeutsamsten naturwissenschaftlichen Leistungen, denn es war gewiß nicht leicht den unsichtbaren Gas-

austausch mit der Luft als den wichtigsten Ernährungsvorgang der Pflanze aufzufinden, und es gehörte der Mut einer festen Überzeugung dazu, die Tausende von Zentnern Kohlenstoff, welche ein Walddistrikt in sich anhäuft, aus dem prozentisch äußerst geringen Kohlensäuregehalt der Atmosphäre (0,03 %) herzuleiten.

Der zeitlich und örtlich gewissen Schwankungen unterworfenen Kohlensäuregehalt der Luft (H. Brown fand im Juli 2,7–2,9 l, im Winter 3,0–3,6 l; dicht über dem Erdboden 12–13 l in 10000 l Luft) beträgt im Mittel 3–3 $\frac{1}{3}$ l in 10000 l Luft; diese wiegen etwa 7 g; davon sind aber $\frac{8}{11}$ des Gewichts Sauerstoff und nur $\frac{3}{11}$ Kohlenstoff. In den 10000 l Luft sind demnach nur etwa 2 g Kohlenstoff enthalten. In einem Baume von 100 Zentnern Trockengewicht sind ca. 50 Zentner oder 2500 Kilo Kohlenstoff angesammelt. Um diesen zu erlangen, muß der Baum also ca. 1250000×10000 l = etwa 12 Millionen Kubikmeter Luft von ihrer Kohlensäure befreit haben. Bei der Berücksichtigung solcher Zahlen findet man es begreiflich, daß die Entdeckung INGENHOUS' ungläubig aufgenommen, später ganz zurückgewiesen und vergessen wurde. Erst LIEBIG brachte sie in Deutschland wieder zur Geltung und heute steht sie über allen Zweifel erhaben da. Auch die angeführten Zahlen haben nichts ungeheuerliches mehr, wenn man andererseits bedenkt, daß trotz des geringen Prozentgehaltes der Atmosphäre an Kohlensäure sich der tatsächlich vorhandene Vorrat auf etwa 3000 Billionen Kilo berechnet, in welchen 800 Billionen Kilo Kohlenstoff enthalten sind. Dieser Vorrat würde auf lange Zeit für die Vegetation der Erde hinreichen, auch wenn der Luft nicht ständig große Kohlensäuremengen durch die Atmung von Organismen, durch Verbrennung von Holz und Kohle wiedergegeben und durch vulkanische Tätigkeit neu zugeführt würden. Ein erwachsener Mensch atmet täglich etwa 900 g Kohlensäure (245 g C.) aus, die ganze Menschheit, zu 1400 Millionen gerechnet, also allein schon etwa 1200 Millionen Kilo CO₂ (340 Millionen Kilo C.). Die aus sämtlichen Schornsteinen der Erde entweichende Kohlensäure liefert schon enorme Werte, da nach den Angaben von CREDNER jährlich 460000000000 kg Kohlen gefördert und, zu 1265000 Millionen kg Kohlensäure verbrannt, der Atmosphäre übergeben werden. Alle diese Quellen treten nach BEYERINCK aber zurück gegenüber der enormen Kohlensäure-Produktion der Boden-Mikroben bei den Verwesungsprozessen. — Den Pflanzen steht aber der ganze Vorrat des Luftmeeres zur Verfügung, da sich die Kohlensäure durch Diffusion und Luftströmungen immer wieder gleichmäßig ausbreitet.

Nicht alle Pflanzen und nicht alle Teile der Pflanze sind aber imstande, der Kohlensäure den Kohlenstoff zu entreißen. Nur die durch Chlorophyll grün gefärbten Teile sind zu dieser Tätigkeit befähigt, denn die Chlorophyllkörper selbst sind die Laboratorien, in denen sich dieser für die gesamte Lebewelt grundlegende chemische Prozeß ausschließlich abspielt. Aus diesen Laboratorien stammt der gesamte Kohlenstoff, der die organische Substanz aller Lebewesen zusammensetzt. Kein Tier ist imstande, das wichtigste Element seiner Körpersubstanz aus anorganischer Quelle zu gewinnen, sondern kann es nur in organischer Substanz aufnehmen, die in letzter Linie in Pflanzen erzeugt worden ist. Aber auch alle chlorophyllfreien Pflanzen, wie Pilze und vereinzelte höhere Schmarotzergewächse, sind bei ihrer Ernährung auf die fertige organische Substanz angewiesen, die von Chlorophyllkörpern ihren Ausgang nahm.

Die chlorophyllfreien Teile (Wurzeln usw.) grüner Pflanzen sind in ihrer Ernährung von den grünen Blättern abhängig, wie in den grünen Zellen selbst das farblose Protoplasma von der Tätigkeit der Chlorophyllkörper.

Die Gewinnung des Kohlenstoffs aus der Kohlensäure und seine Überführung in organische Substanz hat man schlechthin als die Assimilation der Pflanzen bezeichnet. Im weiteren Sinne und besonders für das Tierreich wird zwar das Wort Assimilation von allen Prozessen gebraucht, bei denen eine Umbildung der gebotenen Nährstoffe in die Körpersubstanz der Organismen stattfindet. Es hat sich aber in der Botanik die Gewohnheit

herausgebildet, daß unter „Assimilation“ speziell die Kohlenstoffassimilation der Chlorophyllkörper gemeint ist. Durch diese vollzieht sich jedenfalls der wichtigste Schritt; alle weiteren Synthesen vermögen nur auf dieser ersten Grundlage sich weiter aufzubauen.

Höchst bemerkenswert ist es aber, daß die Chlorophyllkörper nur mit Hilfe von Lichtschwingungen aus Kohlensäure und Wasser organische Substanz bereiten können (Photosynthese). Im Dunkeln assimiliert der Chlorophyllapparat nicht, auch wenn sonst alle Bedingungen gegeben sind. Mit eintretender Beleuchtung, die aus künstlichen Lichtquellen ebenso wie aus kosmischen Quellen stammen kann, beginnt erst die Assimilation und steigt in gewissen Grenzen proportional mit der Intensität der Beleuchtung. Ungünstige Bedingungen (Kälte, Gifte usw.) versetzen den Chlorophyllapparat für längere Dauer in Unwirksamkeit.

Die Lichtschwingungen des Äthers liefern die Energie zur Kohlenstoffumsetzung, so wie die Wärmeschwingungen die Energie zum Betrieb einer Dampfmaschine abgeben. Bei der Assimilation des Kohlenstoffs ist eine ansehnliche chemische Arbeit zu leisten und von den dadurch geschaffenen Spannkräften werden vornehmlich die Lebensvorgänge der Organismen unterhalten. Auch die durch unsere Dampfmaschinen erzeugten Kräfte sind auf die Assimilationsarbeit jener Pflanzen zurückzuführen, deren Holz oder deren verkohlte Reste unter dem Maschinenkessel verbrennen. Denn beim Verbrennen der reduzierten Kohlenstoffverbindungen zu Kohlensäure wird nur jene Arbeitsleistung wieder frei, die umgekehrt nötig war, die Kohlensäure in jene Brennstoffe überzuführen.

Zum Betrieb der Assimilationstätigkeit sind aber nicht alle Ätherschwingungen, die sich dem Auge als Licht bemerkbar machen, gleich befähigt. Wie die Strahlen verschiedener Wellenlänge, die das uns weiß erscheinende Mischlicht zusammensetzen, sowohl auf unser Auge als auch auf die photographischen Zersetzungen verschieden einwirken, so beeinflussen sie auch die Assimilation in ganz verschiedenem Maße. Man könnte vermuten, daß die sog. chemisch wirksamen Strahlen, also die blauen und violetten, die vornehmlich die Zersetzung der Silberhaloidsalze und anderer Verbindungen bewirken, auch im Chlorophyllkorn die wirksamen seien. Es hat sich aber herausgestellt, daß die stark brechbaren „chemischen“ Strahlen bei der Assimilation viel schwächer beteiligt sind als die roten, orangen und gelben Strahlen. Der sog. leuchtende Teil des Spektrums ist für die Assimilation am wirksamsten⁽³⁶⁾.

Bei rotblättrigen Abarten grüner Pflanzen (Blutbuche, Rotkohl) ist das Chlorophyll ganz wie in den grünen Stammformen entwickelt und nur durch einen roten Farbstoff in der Epidermis oder in tieferliegenden Zellen verdeckt; bei den roten Algen sind dagegen die Chromatophoren selbst rosa gefärbt und entlassen beim Abtöten einen blau-roten Farbstoff (Phycocyan), wobei sie selbst chlorophyllgrüne Färbung behalten. Die Brauntange und Diatomeen enthalten dagegen eine braune Modifikation des Chlorophylls, das Phaeophyll, das postmortal in Chlorophyll übergeht.

Bei den blaugrünen Süßwasseralgen, sowie den roten und braunen Meeresalgen, liegt die maximale Assimilation nach ENGELMANN'S Angaben in anderen Teilen des Spektrums als bei grünen Pflanzen und zwar verschoben nach dem Teil des Spektrums, der der vorherrschenden Färbung komplementär ist. Die dem Chlorophyll beigegebenen Farbstoffe werden demnach wohl analog den Sensibilisatoren der photographischen Platte wirken, indem sie Licht anderer Wellenlänge zur chemischen Mitarbeit heranziehen. — Den Pflanzen in der freien Natur stehen im allgemeinen alle Strahlen des gemischten weißen Lichtes zu Gebot: nur die in größeren Meerestiefen (bis höchstens 400 m unter der Oberfläche) lebenden Pflanzen wachsen in vorwiegend blauem Lichte, während die tieferliegenden Gewebe der Landpflanzen in rötlichem Lichte leben, da dieses am tiefsten in die parenchymatischen Gewebe eindringt⁽³⁷⁾.

Um die Assimilation in verschiedenen Lichtarten zu untersuchen, bedient man sich entweder des Sonnenspektrums, oder man vergleicht die Assimilation der Pflanzen hinter farbigen Gläsern oder farbigen Lösungen. Hierzu eignen sich besonders doppelwandige Glasglocken, deren Wandraum mit Kalibichromat oder Kupferoxydammoniak gefüllt werden kann. Hinter der ersten Lösung, die Rot, Orange und Gelb durchläßt, assimilieren Pflanzen nahezu ebenso stark wie in weißem Licht; hinter der zweiten Lösung, die vornehmlich die sog. chemischen Strahlen passieren läßt, ist die Assimilation erheblich schwächer.

Über die photosynthetischen Vorgänge, die sich bei der Assimilation in den Chlorophyllkörpern abspielen, weiß man noch äußerst wenig. Zumal über die Rolle, die dem Farbstoff dabei zufällt, ist man noch im Unklaren. Der Farbstoff, den man seiner plasmatischen Grundsubstanz durch Lösungsmittel entziehen kann und der nur einen geringen Gewichtsteil (ca. 0,1 %) des Chlorophyllkorns ausmacht, gibt isoliert in seinen Reaktionen keinerlei Anhaltspunkte für seine Bedeutung. Auch seine optischen Eigenschaften (Lichtabsorptionen) stehen in keiner direkt erkennbaren Beziehung zu den Assimilationsbedingungen, da die Assimilationsgröße mit der Stärke seiner Absorptionsstreifen nicht proportional ist. Nach den thermoelektrischen Messungen DETLEFSENS wird kaum der hundertste Teil der einem Blatte zustrahlenden Lichtenergie zur Assimilation verwandt, nach den Berechnungen von H. BROWN im Sonnenlicht nur etwas über $\frac{1}{2}$ %, im diffusen Lichte aber über 2 %⁽³⁸⁾. Man hat auch noch nicht erkannt, in welcher Weise die Mineralbestandteile des Transpirationsstroms in den Prozeß eingreifen. Andererseits ist aber die plasmatische Grundsubstanz der Chlorophyllkörper nicht imstande zu assimilieren, wenn sie den Farbstoff nicht enthält, d. h. wenn sie verhindert wird, zu ergrünen. Die Bildung des grünen Farbstoffs, die von der Wärme, von der Gegenwart des Sauerstoffs, des Eisens, von Kohlehydraten u. a. Nährstoffen, und, mit wenigen Ausnahmen (Farne, Koniferen- und Ahorn-Keimblätter, niedere Algen in organischer Nährlösung) auch von der Einwirkung des Lichtes abhängig ist, kann nämlich durch die Entziehung dieser Bedingungen verhindert werden. Dann bleiben die sonst ergrünenden Chromatophoren gelb (in Blättern) oder weiß (in Stengeln).

Es ist festgestellt worden, daß gewisse nitrifizierende Bakterien in Berührung mit Karbonaten, Kohlensäure und Ammoniak ebenfalls geringe Mengen organischer Substanz zu bilden vermögen. Die Bildungsart der organischen Kohlenstoffverbindungen ist hier aber von der in grünen Pflanzen gänzlich verschieden, da jene Bakterien kein Chlorophyll enthalten und ihre Ernährungstätigkeit vom Licht unabhängig ist. Statt der Photosynthese, wie sie in den Chlorophyllkörpern stattfindet, besteht hier eine durch den Energiegewinn bei der Verbrennung des Ammoniaks zu Salpetersäure, oder dieser zu Salpetersäure, betriebene Umsetzung (Chemosynthese). Noch nicht genugsam aufgeklärt ist die Bildung von organischer Substanz in Schwefelbakterien und besonders den sog. Purpurbakterien, in denen ebenfalls Photosynthese stattfinden soll.

Von den Umsetzungsprodukten der Assimilation sind bislang nur bekannt das vorläufige Endprodukt und ein Nebenprodukt. SACHS machte die Entdeckung, daß als erstes nachweisbares Endprodukt bei höheren Pflanzen ein Kohlehydrat erscheint, das entweder gelöst bleiben oder in Form von Stärkekörnern mikroskopisch sichtbar werden kann. Bei einer Anzahl von Pflanzen (z. B. Algen) ist das erste sichtbare Erzeugnis oft nicht Stärke, sondern fettes Öl, Protein oder ein anderes sekundäres Umwandlungsprodukt.

Nach begonnener Assimilationstätigkeit treten oft schon nach kurzer Zeit, in einzelnen Fällen schon nach 5 Minuten im Sonnenlicht, in den Chloroplasten winzige Stärkekörnchen auf, die sich weiterhin stetig vergrößern und die Substanz der Chloroplasten oft an Masse weit überholen. Hört die Assimilationstätigkeit auf, was regelmäßig nachts geschieht, dann verschwinden diese Stärkekörner und wandern als gelöste Kohlehydrate (Glukosen usw.) aus ihren Zellen aus. Bei manchen Pflanzen (vielen Monokotylen) kommt es in den Chloroplasten überhaupt nicht zur Bildung von Stärke und das Assimilationsprodukt tritt gelöst in den Zellsaft über. Ausnahmsweise, wie bei Überfüllung mit Glukosen, Zucker u. dgl., kann aber auch hier (wie

übrigens auch in den anders gefärbten Chromatophoren der Blüten und Früchte) Stärke gebildet werden; so führen die Spaltöffnungsschließzellen auch jener Monokotylen Stärke. Auch sonst tritt nur ein Bruchteil (bei *Helianthus* z. B. $\frac{1}{6}$) der Assimilationsprodukte als festes Lagerprodukt (Stärke) in Erscheinung, während die zunächst entstehenden Kohlehydrate lösliche Hexosen, vornehmlich rechtsdrehende Zucker (Rechtsglukose $C_6H_{12}O_6$) sind, die aber zum Teil bald in Di- und Polysaccharide übergehen. Die Photosynthese ist demnach eine asymmetrische in chemischem Sinne.

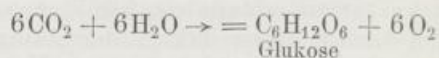
Auch ohne Mikroskop läßt sich die Entstehung der Stärke nachweisen mit Hilfe der Jodreaktion: Beläßt man ein Blatt so lange im Finstern, bis seine Stärke völlig gelöst und ausgewandert ist, und bringt man es, nach Entfärbung in heißem Alkohol, dann in Jodlösung, so nimmt es darin eine



Fig. 199. Ein der Jodprobe unterworfenen Blatt. Während der Assimilation im Licht war dieses durch einen querüber gelegten Streifen Stanniol teilweise verdunkelt geblieben. Im so verdunkelten Teil des Blattes wurde keine Stärke gebildet, er bleibt bei der Jodprobe weiß. $\frac{3}{4}$ nat. Größe.

gelblichbraune Färbung an. Unterwirft man dagegen ein Blatt, nachdem es im Lichte kräftig assimiliert hat, derselben Behandlung, so färbt es sich, dank der in seinen Zellen jetzt reichlich enthaltenen Stärke, tief blauviolett bis blauschwarz („Jodprobe“). Fig. 199 zeigt das Ergebnis der Jodprobe an einem Blatte, um welches ein Streifen von dunklem Papier oder Stanniol gelegt war. Die durch den Stanniolstreifen verdunkelten Zellen haben keine Stärke gebildet, die belichteten Partien sind dagegen mit Stärke dicht gefüllt und durch Jod dunkel gefärbt. — Wird ein grünes Blatt in kohlenstofffreier Luft dem Lichte ausgesetzt, dann assimiliert es ebensowenig wie ein verdunkeltes Blatt.

Das beim Assimilationsprozeß frei werdende Nebenprodukt ist reiner Sauerstoff. Sein Volumen ist annähernd gleich (meist etwas größer) dem der zersetzten Kohlensäure. Wenn Pflanzenteile in einem abgemessenen Raume kohlenstoffreicher Luft assimilieren, bleibt das Volumen daher annähernd unverändert. Daraus geht aber hervor, daß etwa so viel Sauerstoff frei wird als in der verarbeiteten Kohlensäure gebunden war:



Wie man aus dieser chemischen Endgleichung⁽³⁹⁾ ersieht, werden bei der Assimilation auch die Elemente des Wassers verbraucht. (Vgl. S. 165.) — Bei der nachträglichen Umwandlung des Monosaccharids in Polysaccharide (Stärke, Cellulose) werden kleine Mengen Wasser wieder frei.

Die Sauerstoffausscheidung grüner Pflanzen, die in der Luft nicht direkt wahrnehmbar ist, macht sich bei Wasserpflanzen aber sehr auffallend bemerkbar und so kam es, daß man dieses Nebenprodukt der Assimilation lange vor dem Endprodukt kennen lernte. Durch die Ausscheidung von Sauerstoffblasen wurde INGENHOUS erst auf die Ernährungstätigkeit der Blätter aufmerksam. Um sie zu sehen genügt es eine untergetauchte Wasserpflanze zu verletzen und von der Sonne bescheinen zu lassen. Aus der Wunde, welche die großen Interzellulargänge öffnete, steigt dann eine Reihe kleiner Luftblasen auf, die man sammeln kann (Fig. 200). Die Prüfung des so gewonnenen Gases ergibt, daß es aus Sauerstoff besteht, dem bei so einfacher Versuchsanstellung aber gewisse Mengen anderer Gase,

aus dem Wasser und der Pflanze selbst, durch Diffusion beigemischt sind. Da das Wasser viel weniger Sauerstoff löst als Kohlensäure (bei 14° C. lösen 100 Vol. Wasser nur 3 Vol. Sauerstoff, dagegen 100 Vol. Kohlensäure), so tritt nur der abgeschiedene Sauerstoff in freien Blasen auf, während die von der Pflanze aufgenommene Kohlensäure im Wasser unsichtbar gelöst bleibt und der Pflanze durch Diffusion, zumal auch durch Vermittlung von Strömungen, zugeführt wird.

Eine künstliche Bereicherung des Wassers durch Einleiten von Kohlensäure vermehrt bis zu einem gewissen Grade die Sauerstoffausscheidung, also die Assimilation. Auch eine künstliche Steigerung des Kohlensäuregehalts der Luft hat vermehrte Assimilation bei Landpflanzen zur Folge; bei einem Kohlensäuregehalt von etwa 10 % erreicht sie nach KREUSLER im Sonnenschein ihr (zeitweiliges) Optimum, bei noch höherem Gehalt sinkt sie wieder. Es steht der 300fachen CO₂-Bereicherung (von 0,03 % der Atmosphäre auf 10 %) aber nur eine 4–8fach erhöhte Stärkebildung gegenüber, während einer nur 6fachen Bereicherung nach H. BROWN eine auch etwa 6fach erhöhte Stärkebildung entspricht. Ein längerer Aufenthalt in kohlensäurereicherer Luft fördert aber die Pflanze trotzdem in ihrem Gedeihen nicht, sie nimmt abnorme Wuchsformen an, büßt das Vermögen zum Blühen ein und zeigt damit, daß sie auf den gewöhnlichen CO₂-Gehalt der Luft in ihren Funktionen abgestimmt ist („harmonisches“ Optimum)⁽⁴⁰⁾.

Wie jede Lebenstätigkeit so ist auch die Assimilation von der Temperatur abhängig (S. 148) dergestalt, daß bei niederen Wärmegraden die Assimilation nicht die Höhe erreicht, die sie nach Ausmaß der gebotenen Kohlensäure und des vorhandenen Lichtes haben könnte. Bei hellem warmem Wetter ist aber der geringe CO₂-Gehalt der Luft der beschränkende Faktor.

Kohlenoxydgas (CO) kann von grünen Pflanzen nicht verarbeitet werden, also nicht die Kohlensäure ersetzen. Es ist für die Pflanze weniger giftig als für Tiere.

Unter gleichen äußeren Bedingungen ist die Assimilation verschiedener Pflanzen aus inneren Ursachen verschieden; in gleicher Zeit bildet die eine mehr, die andere weniger Kohlehydrat mit der gleichen Blattfläche. In diesem Sinne spricht man von spezifischer Assimulationsenergie, die zum Teil wohl durch die Zahl und Größe der Chloroplasten oder die Blattstruktur bedingt ist, aber auch wohl in der verschiedenen Intensität des Assimilationsprozesses selbst ihren Grund hat.

Als Beispiel für eine mittlere Leistung können die Blätter der Sonnenblume und des Kürbis dienen, die nach SACHS unter günstigen Assimilationsbedingungen während eines Sommertages von 15 Stunden etwa 25 g Substanz pro Quadratmeter gewinnen, während nach BROWN und ESCOMBE im Durchschnitt pro Stunde und Quadratmeter die Kohlensäure zu rund 3 g organischer Substanz verbraucht wird. (Der Kohlenstoff zur ersterwähnten Stärkemenge war in 50 Kubikmetern Luft vorrätig. Ein mäßig großes

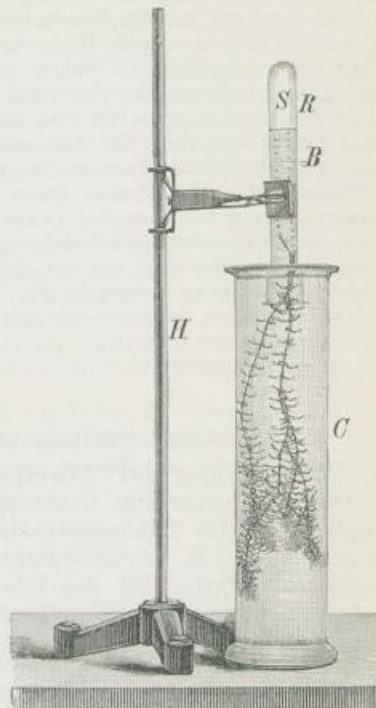


Fig. 200. Ausscheidung von Sauerstoff durch assimilierende Pflanzenteile. In dem Glaszylinder C befindet sich in Wasser eine frisch abgeschnittene Wasserpflanze (*Elodea canadensis*). Die Schnittflächen sind in ein ebenfalls mit Wasser gefülltes Probierglas R eingeführt. Die ausgeschiedenen Sauerstoffbläschen B steigen in demselben auf und sammeln sich oben bei S.

Zimmer von 120 Kubikmetern Luftraum würde demnach die Kohlensäure für 60 g Stärke enthalten.) Aus diesen Zahlen läßt sich auf die enorme Assimilationsarbeit schließen, die jährlich von der Pflanzendecke der Erde geleistet wird. Allein in Getreide betrug die deutsche Ernte an Assimilaten im Jahre 1900 rund 23 000 Millionen Kilo.

Zur Mechanik des Gaswechsels. Während die einfacher organisierten Gewächse wie auch die submersen Phanerogamen den Gaswechsel mit dem umgebenden Medium durch Diffusion an der ganzen Oberfläche vollziehen, verkehren die höher organisierten Pflanzen mit Hilfe ihrer Spaltöffnungen mit ihrer Umgebung. Wie der Wasserdampf wesentlich nur durch die geöffneten Spalten seinen Ausweg findet, so können auch Kohlensäure und Sauerstoff sowohl im Gaswechsel der Assimilation wie in dem der Atmung (S. 206) nur durch die Spaltöffnungen in ausreichendem Maße diffundieren. Bei ihrer außerordentlichen Kleinheit (ca. 0,0001 qmm bei *Helianthus*) nehmen die Spaltöffnungen aber trotz ihrer enormen Anzahl (S. 173) doch nur ein Prozent oder wenig mehr der Blattepidermis für sich ein. Wie BROWN und ESCOMBE gezeigt haben, wird aber gerade durch die Kleinheit und die eigenartige Verteilung der Spaltöffnungen der physikalische Vorteil einer enorm gesteigerten Diffusionsgeschwindigkeit erreicht. Die Diffusion durch eine Summe feiner Öffnungen ist weitaus größer als die durch eine einzige Öffnung von derselben Gesamtweite, und wenn außerdem die kleinen Öffnungen etwa um ihren zehnfachen Durchmesser voneinander entfernt stehen, so fällt die Diffusion annähernd so stark aus, als ob überhaupt keine trennende Wand vorhanden wäre. Dieser Anforderung entspricht die Verteilung der Spaltöffnungen auch so weit, daß beispielsweise ein Quadratmeter Blattfläche von *Catalpa* in der Zeiteinheit etwa $\frac{2}{3}$ der Kohlensäuremenge absorbiert, die ein Quadratmeter Kalilauge, frei der Luft ausgesetzt, dieser entzieht⁽⁴¹⁾.

Die Verwertung der Assimilate in der Pflanze.

Die Bildung der Eiweißstoffe. Die Chlorophyllkörper liefern der Pflanze als organische Nahrung ein Kohlehydrat. Wenn nun auch ein großer Teil der Pflanzensubstanz nur aus Kohlehydraten sich zusammensetzt — wie z. B. das Zellhautgerüst —, so besteht doch der lebendige und darum wichtigste Teil des Pflanzenkörpers, das Protoplasma, aus eiweißartiger Substanz. Die Eiweißstoffe haben aber eine ganz andere Zusammensetzung als die Kohlehydrate; sie enthalten neben C, O und H noch Stickstoff, Schwefel und Phosphor, davon den Stickstoff in erheblicher Menge (etwa 15—19%). In der Pflanze muß also auch eine Neubildung von Eiweißstoffen stattfinden. Man hat gewisse Anzeichen dafür, daß die Bildung der Eiweißstoffe zum Teil schon in den grünen Zellen der Blätter erfolgt, aber auch in nichtgrünen Geweben muß diese Neubildung vor sich gehen.

Über den Verlauf der Synthese der Eiweißkörper in der Pflanze weiß man ebenso wenig wie über den der Kohlehydrate. Daß sie aber aus Kohlehydraten und den genannten Mineralstoffen erfolgt, schließt man aus der beobachteten Zufuhr und dem Verbrauch dieser Stoffe an den Plasmabildungsstätten. Als die zur Verwendung kommenden Kohlehydrate sind vornehmlich die Glukosen (Traubenzucker, Dextrose $C_6H_{12}O_6 + H_2O$, Fruchtzucker, Lävulose $C_6H_{12}O_6$) und die Maltose ($C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$), daneben wohl auch Benzolderivate, anzunehmen, denn, mag das vorgebildete Kohlehydrat Stärke, Inulin, Rohrzucker, Reservecellulose oder Glukogen gewesen sein, fast immer werden daraus vor der Verarbeitung zu Eiweiß zunächst Glukosen oder Maltose gebildet.

Die mineralischen Nitrate, Sulfate und Phosphate greifen besonders als Kali- und Magnesiasalze in den Prozeß ein. Den Nitraten und Sulfaten werden dabei N und S unter Zerstörung des Säureradikals entzogen, während aus den Phosphaten die Säuregruppe als solche Verwendung findet bei der Bildung der Nucleine. Das Eisen, das allen Pflanzen, auch den nichtgrünen, unentbehrlich ist, scheint ebenfalls vornehmlich im Nuclein organisch gebunden zu sein. Kalksalze spielen nach

neueren Erfahrungen eine unmittelbare Rolle bei der Eiweißsynthese als man früher annahm. Am besten bekannt ist ihre Bedeutung für den Stoffwechsel der meisten Pflanzen als Transportmittel der Mineralsäuren und bei der Neutralisierung bzw. Fällung der Oxalsäure ($C_2H_2O_4$). Die zunächst entstehenden löslichen Oxalate setzen sich mit Kalksalzen um und es entsteht oxalsaurer Kalk, der nur in sehr geringen Mengen löslich ist und bei steigender Produktion auskristallisiert. Überall da, wo in der Pflanze Bildungsstätten von Eiweiß und Nuclein sind, da sind auch die Orte für die Oxalsäurebildung, deren Kalksalz gewöhnlich in Form von Drusen, Raphiden oder von Kristallsand abgelagert wird.

Auf Grund des Vorkommens und sonstigen Verhaltens der im Pflanzenreich weit verbreiteten Amide und Hexonbasen betrachtet man sie wohl mit Recht als Vorstufen der Eiweißbildung. Unter den Amidin steht an Verbreitung das Asparagin $C_2H_3(NH_2)(CONH_2)$ obenan. Vorherrschend in Gramineen und Leguminosen (1 Liter Saft von Bohnenkeimlingen enthält 12–15 g), wird es bei Cruciferen und Cucurbitaceen durch das Glutamin ersetzt, während in den Koniferen einer Hexonbase, dem Arginin $C_6H_{14}N_4O_2$, die entsprechende Rolle zuzufallen scheint. Über die Entstehungsweise dieser und ähnlicher stickstoffhaltiger Substanzen, aus deren Reihe nur noch Betaïn, Leucin, Tyrosin, Allantoin genannt sein mögen, und ihre weitere Umwandlung zu den hochkomplizierten Eiweißstoffen, fehlen bis jetzt aber jede tatsächlichen Anhaltspunkte.

Von größter Wichtigkeit für die chemische Reaktionsfähigkeit, wie andererseits für die Lokalisierung einzelner Prozesse im Plasma, ist die kolloidale Beschaffenheit seiner Eiweißstoffe, deren osmotische Auswanderung damit auch verhindert ist⁽⁴²⁾.

Die Wanderung der Assimilate.

Wo kolloidale Proteinstoffe von Zelle zu Zelle transportiert werden sollen, wie z. B. aus proteinreichen Samen in den Keimling, da sieht man sie hydrolytisch unter Bildung löslicher Spaltungsprodukte zerfallen, wobei nach SCHULZE⁽⁴³⁾ zunächst Albumosen und Peptone entstehen, die aber weiterhin in Amidosäuren und Hexonbasen, vielleicht sogar noch weiter in Ammoniakverbindungen zerlegt werden. Diese leicht diosmierenden Abbauprodukte wandern dann nach den Verbrauchsorten und treten dort mit Kohlehydraten und Mineralsäuren zu erneutem Aufbau von Eiweiß zusammen.

Neben dem Transport stickstoffhaltigen Materials in Form löslicher Spaltungsprodukte durch allseitig geschlossene Zellen scheint der Ferntransport fertiger Eiweißkörper in den offenen Siebröhren des Bastes vor sich zu gehen. Hier in den Siebröhren, deren im Leben dünnflüssiger Eiweißschleim auch Kohlehydrate, Öltröpfchen und Leptomin führt, scheint sich besonders der Abfluß der organischen Bildungstoffe aus den Blättern zu vollziehen. Ein das Siebröhrensystem unterbrechender, bis auf das Holz gehender Ringelschnitt hat demgemäß die Stauung der Nahrungssäfte oberhalb der Ringelwunde zur Folge.

Die Bewegung der Kohlehydrate kann überall, wo geschlossene Zellen zu passieren sind, nur in Lösung erfolgen. Wo jene nicht schon am Ausgangspunkt in löslicher bzw. diosmierender Form vorliegen, müssen sie erst in solche übergeführt werden. Das gilt vor allem von der Stärke und von der Reservecellulose (Hemicellulosen). Erstere wird umgewandelt in Glukose bzw. Maltose durch die Diastase.

Die Diastase gehört zu jenen eigenartig wirkenden Körpern, die man als Fermente oder Enzyme bezeichnet, deren Bildung in der Pflanze z. T. den jeweiligen Bedürfnissen entsprechend geregelt wird, und deren auffallendste Eigenschaft es ist, gewisse Verbindungen zu zerlegen oder zu erzeugen, ohne bei diesem Wirken selbst merklich verändert oder verbraucht zu werden. Dadurch sind sie imstande fast unbegrenzte Mengen bestimmter

Substanzen zu verändern, wenn für Abfuhr des Umwandlungsproduktes gesorgt ist. Nach ihren wichtigsten physiologischen Eigenschaften unterscheidet man diastatische (stärkelösende), peptonisierende oder proteolytische (eiweißlösende) und invertierende (zuckerumwandelnde) Enzyme. Mit den Diastasen (Amylasen), Proteasen und Invertasen ist aber die Gruppe dieser Substanzen nicht erschöpft, die in dem nassen und kalten Verfahren, mit dem der organische Chemismus arbeitet, die hervorragendste Rolle spielen. So hat man noch trypsinartige, Eiweiß bei alkalischer Reaktion lösende Enzyme, membranlösende (Cellulose, Holz, Chitin verdauende), glukosidspaltende und ölzersetzende, Harnstoff in kohlensaures Ammoniak verwandelnde (Ureasen) u. a. Enzyme im Pflanzenreich gefunden. Zweifellos wird sich aber noch eine große Zahl anderer Umsetzungen, deren Zustandekommen noch unbekannt ist, als Folge von Enzymwirkungen zu erkennen geben, deren oft viele, mit speziellen Wirkungskreisen, nebeneinander hergehen, wie zumal in Pilzen. Gemeinsam ist oben genannten Enzymen, daß sie meist hydrolytisch, d. h. die Elemente des Wassers einführend, wirken. (So bildet beispielsweise Diastase aus unlöslicher Stärke $C_6H_{10}O_5$ lösliche Glukose $C_6H_{12}O_6$.)

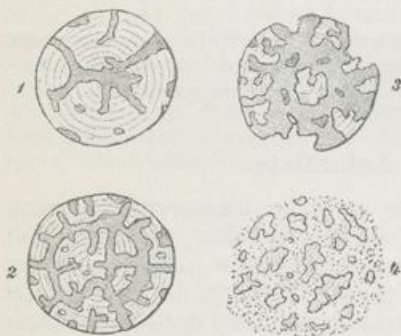


Fig. 201. Korrodierte Stärkekörner aus keimender Gerste. 1, 2, 3, 4 Aufeinander folgende Stadien der Auflösung, die sich nebeneinander vorfinden.

Wie BUCHNER entdeckte, besitzt sorgfältig filtrierter Preßsaft der Hefe, ebenso wie die lebendige Hefezelle, die Fähigkeit Traubenzucker in Alkohol und Kohlensäure zu vergären. BUCHNER schreibt dieses Vermögen einem besonderen Gärungsenzym zu, der Zymase (Alkoholase). Als Oxydasen werden Substanzen bezeichnet, die man als Sauerstoff übertragende Enzyme ansieht.

Enzyme sind meist stickstoffhaltige, eiweißartige, kolloidale Stoffe, die, vom Plasma erzeugt, in ihren Eigenschaften eine sog.

katalytische Wirkungsweise zeigen. Sie werden leicht völlig oder teilweise aktiviert oder inaktiviert, wie z. B. von Giften, höheren Temperaturen. Da auch anorganische Katalysatoren (fein zerteiltes Iridium, kolloidales Platin u. v. a.) derartige Wirkungen und ähnliche Empfindlichkeiten zeigen, so liegt in der Tätigkeit der Enzyme keine speziell vitale Äußerung vor. Sie wirken denn auch außerhalb des Organismus, können gefällt, wieder gelöst werden usw., ohne an Wirksamkeit zu verlieren. Neben reaktionsbeschleunigenden kennt man aber auch den Reaktionsverlauf hemmende Fermente (Paralysatoren) und solche, die die Wirkung der katalytischen Fermente durchkreuzen und aufheben (Antifermente) (44).

Der Gersten-Diastase ähnliche, Stärke in Dextrine, Maltose, Glukose umwandelnde Enzyme finden sich im Pflanzenreich weit verbreitet und werden zusammen als diastatische Fermente (Diastasen, Amylasen) bezeichnet. Sie treten reichlich in keimenden stärkereichen Reservebehältern, in Blättern und jungen Trieben auf, sind aber merkwürdigerweise auch an Orten und zu Zeiten nachgewiesen, wo ihnen gar keine Gelegenheit zur Stärkeauflösung geboten ist. Bei der diastatischen Lösung werden die Stärkekörner meist nicht gleichmäßig von der Oberfläche her aufgelöst, sondern mit Hilfe enger Kanäle, die das Korn derart zerklüften, daß es schließlich in kleine Bruchstückchen auseinander fällt. Fig. 201 stellt derartige „korrodierte“ Stärkekörner der Gerste dar.

Die Auflösung der tagsüber in den Chlorophyllkörpern gebildeten Stärkekörner findet in der Regel des Nachts vollständig statt, da die Wirkung der

Amylasen dann nicht durch Neubildung der Stärke überboten wird. Die dabei in den Blättern auftretende Glukose wandert aus den Mesophyllzellen zunächst in die langgestreckten Zellen der Gefäßbündelscheiden, dann auch in die Siebteile der Gefäßbündel, um darin durch den Blattstiel in den Stengel einzutreten und den jungen Gipfelsprossen und Knospen oder den Wurzeln zugeleitet zu werden, wo sie zur Ernährung verbraucht oder zur Speicherung verwandt werden soll. Nicht selten findet in den Zellen unterwegs eine Umwandlung der Glukosen und der Maltose in andere Kohlehydrate statt, besonders in Stärke, die sich als transitorische Stärke gewöhnlich durch die Kleinheit der Körner auszeichnet.

Nicht dem Zwecke der Wanderung, sondern wohl dem des Kälteschutzes dient die Umwandlung der Stärke bei niederen Temperaturen in Zucker (Süßwerden der Kartoffeln) oder Öl (in der Rinde bezw. im Holz von Bäumen) ⁽⁴⁵⁾.

Die Speicherung der Assimilate.

Nicht alle Assimilate werden von der Pflanze sofort wieder verbraucht. Dessenungeachtet arbeitet der Assimilationsprozess ungeschwächt fort, so lange die über den Bedarf gebildeten Mengen aus den assimilierenden Zellen abgeführt werden. Jene werden dann an anderen Stellen als Nahrungsvorrat, als sog. Reservestoffe für spätere Wachstumsvorgänge oder für die erste Ernährung der Nachkommen abgelagert. In unseren Kräutern, Sträuchern und Bäumen wird alljährlich gegen Ende einer Vegetationsperiode, wenn das Wachstum keinen Verbrauch mehr bedingt und die assimilierenden Flächen ihre größte Ausdehnung und Leistungsfähigkeit erlangt haben, der Überschuß an Assimilaten am stärksten. Gerade dann werden aber auch neue Anziehungszentren für diese geschaffen, indem in besonderen Reservestoffbehältern große Quantitäten von Nährvorräten für die künftigen, eigener Assimilationsflächen noch ermangelnden Jahrestriebe oder Nachkommen aufgespeichert werden. In die Zellen des Embryo oder das ihn umgebende Gewebe der Samen, in unterirdische Rhizome, Knollen, Zwiebeln und Wurzeln oder in die Rinde, die Markstrahlen, das Holzparenchym (bzw. die Ersatzfasern) und das Mark ausdauernder Stämme wandern dann die Assimilate ein, um als Stärke, Rohrzucker (so bei der Zuckerrübe, deren Zuckergehalt von 5–8% durch Zuchtwahl bis zu 18% [bzw. 21 und 26%] gesteigert worden ist), Inulin (Kompositen, Campanulaceen) oder Hemicellulosen (Elfenbeinpalm) dort aufgespeichert zu werden. Merkwürdiger ist die Umwandlung von Kohlehydraten in Fette und Öle, wie sie in reifenden und reifen Samen beobachtet wird, bei manchen Pflanzen aber auch in den vegetativen Geweben und im Fruchtfleisch (Olive, Ölpalme) eintritt. — Das im Holz oder der Rinde vieler Bäume in der ersten Winterhälfte gebildete Öl wird bei Eintritt warmer Tage wieder durch Stärke ersetzt. Beim Austreiben der Knospen geht dann auch die Stärke wieder in Glukosen oder Maltose über, welche mit dem Transpirationsstrom den jungen Trieben zugeführt werden. Andere Reservestoffbehälter enthalten fast keine Kohlehydrate, dafür aber um so mehr Eiweißstoffe in Form von dichtem Plasma oder von Globulinen (Aleuronkörnern), Proteïdkristallen und neben Eiweiß Fett (Samen von Ricinus). — Daß bei der Keimung aus ganz verschiedenem Bildungsmaterial gleiche Gewebe mit Plasma, Zellkern, Membranen usf. entstehen, beweist, daß die Pflanzen alle diese Stoffe als Baustoffe fast gleich gut zu verwenden vermögen. Das rührt eben daher, daß die Pflanze Kohlehydrate, Fette und Eiweißstoffe scheinbar ohne jede Schwierigkeit ineinander überführt, was uns mit den umständlichsten chemischen Verfahren noch nicht gelingt.

Andere Stoffwechselprodukte.

Mit den hier erwähnten Stoffen ist aber der Chemismus der Pflanzenzellen keineswegs erschöpft; die Zahl der in Pflanzen gefundenen und aus der Substanz der ersten Assimilate sich ableitenden Substanzen ist geradezu unüberschbar; von den meisten kennt man aber weder die Art ihrer Entstehung, noch ihre volle Bedeutung im Stoffwechsel. Weder von den im Zellsafte der Pflanzen sehr häufigen organischen Säuren (Äpfel-, Wein-, Zitronensäure u. a.), die zum Teil als Produkte unvollständiger Atmung entstehen, zum Teil von gewissen Pilzen zur Ansäuerung ihres Substrats, als einem Kampfmittel gegen Konkurrenten, produziert werden, noch von den so sehr verbreiteten Gerbstoffen kennt man die Bedingungen des Auftretens und Wirkens. Im Unklaren ist man auch noch über die Rolle der Glukoside, wasserlöslichen Verbindungen von Zuckern mit verschiedenartigen Stoffen, die durch Fermente oder verdünnte Säuren leicht zerlegt werden, wobei meist unter Wasseraufnahme neben anderen Spaltungsprodukten Glukosen entstehen. Es wäre denkbar, daß es sich bei Bildung der Glukoside (und Gerbstoffe) um lokale Bindung derartiger, sonst leicht diosmierender Stoffe handelte. Ist doch auch das als Reservestoff dienende Polysaccharid Stärke, gleich der Cellulose, ein Glukosid der Zuckerarten selbst. — In Amygdalaceen (Bittermandeln-, Kirsch-, Pflaumen-Samen usw.) tritt das Amygdalin auf, das durch Fermentation neben Benzaldehyd Blausäure liefert. Die als Viehfutter in neuerer Zeit empfohlene Mondbohne (*Lima*-, *Javabohne*), *Phaseolus lunatus*, spaltet aus einem Glukosid ebenfalls Blausäure ab, die wildwachsenden Formen in solcher Menge (bis 0,16 %), daß tödliche Vergiftungen vielfach beobachtet wurden. Auch junge Mohrrhse (*Sorghum*), *Glyceria* und *Lotus arabicus* sind durch Blausäure liefernde Glukoside mehr weniger giftig. In den Solanaceen findet sich das giftige Solanin, in Cruciferen (Senfsamen) Myrnsäure, in der Rinde der Roßkastanien das fluoreszierende Aesculin, in Digitalisarten das giftige Digitalin, in Weidenrinden Salizin usw. Gewisse Pflanzen (*Indigofera tinctoria*, *Polygonum tinctorium*) enthalten Indican, das Glukosid des Indoxyls, welch' letzteres durch Oxydation den Indigofarbstoff liefert. (Der Färberwaid, *Isatis tinctoria*, enthält dagegen das verwandte Glukosid Isatin)⁽⁴⁶⁾. Im Kambialsafte der Koniferen ist das Koniferin enthalten, das eine technische Bedeutung erlangt hat insofern, als das Vanillin, der stark riechende Bestandteil der Vanillefrucht, künstlich daraus gewonnen wird. Das Koniferin zerfällt nämlich durch Ferment- oder Säurewirkung in Glukose und Koniferylalkohol, durch dessen Oxydation als Aldehyd das Vanillin entsteht.

Unbekannt ist es noch, welche Rolle die Bitterstoffe, wie z. B. das Lupulin des Hopfens, das Aloÿn der Aloëarten, das Absynthin des Wermuts und die Alkaloide im Stoffwechsel der Pflanze spielen. Da die meisten Alkaloide, das Strychnin, Brucin, Veratrin, Koniin, Muscarin, Atropin, Chinin, Morphin, Kodein, Aconitin, Colchicin, Nikotin, Pilokarpin, Cocaïn, wie auch die mit der Harnsäure nahe verwandten Purinderivate Coffeïn (Thein) und Theobromin und viele andere für den tierischen Körper heftige Gifte sind, so gewähren diese Pflanzenbasen, ebenso wie die abstoßenden Bitterstoffe, tierischen Feinden gegenüber einen gewissen Schutz. Dabei ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß Gifte im Pflanzenkörper selbst zunächst eine bedeutsame Rolle spielen können, wie es bei der Blausäure zuzutreffen scheint, die nach TREUB z. B. in *Pangium edule* und *Phaseolus lunatus* beim Transport und der Bildung von Proteinstoffen eine ähnliche Rolle spielt wie in anderen Pflanzen die Amide. — Bemerkt sei, daß die Alkaloide auch für das pflanzliche Protoplasma Gifte sind⁽⁴⁷⁾.

Wenn auch nur in geringen Gewichtsmengen vorhanden, so machen sich die Farbstoffe und ätherischen Öle unserem Gesichts- und Geruchssinn doch besonders auffällig bemerkbar. Sie stellen augenscheinlich nur Neben- und Endprodukte des Stoffwechsels dar, denen, wenn man vom Chlorophyll absieht, in der Pflanze selbst keine bedeutsame Rolle mehr zufällt, die aber der Tierwelt gegenüber ganz besonders hervortreten und dadurch dem Gedeihen der Pflanzen, sei es durch Anlockung der Tiere (in Blüten und Früchten) oder durch Abstoßung derselben (als Schreckfarben) förderlich werden. Ihre Bedeutung in der äußeren Lebensführung (Ökologie) ist uns daher weit bekannter als ihre Rolle in den inneren Lebensvorgängen. So wie die ätherischen Öle Ausscheidungsprodukte des Pflanzenkörpers sind, die häufig in besonderen Drüsenräumen untergebracht werden, so treten auch die Harze, die Gummiharze und

Gummischleime meist in besonderen Kanälen oder Drüsenhöhlen auf; sie sind oft mit ätherischen Ölen gemischt. Ob ihre Bildung ein notwendiges Glied im normalen Stoffwechsel der harzführenden Pflanzen darstellt, ist ganz unbekannt. Jedenfalls werden sie der Pflanze nützlich bei Verwundungen, als Schutz gegen Austrocknung und gegen das Eindringen von Parasiten. Münden doch auf einem Quadratcentimeter Außenfläche des äußersten Jahresrings durchschnittlich 60—70 Harzkanäle bei der Kiefer, deren Splintholz nach MAYR pro Kubikmeter über 22 Kilo Harz führt.

In ihrer Bedeutung für die Pflanze ebensowenig erkannt sind die sog. Federharze, Kautschuk und Guttapercha, in den Milchsäften. In Milchsäften treten außer den Federharzkügelchen aber auch noch andere Harze, sodann ätherische Öle, Alkaloide (im Opium), Leptomin, Stärkekörner und andere Kohlehydrate, Öltröpfchen, Gerbstoffe und Eiweißstoffe auf. Das Vorkommen von wertvollen Baustoffen in den Milchsäften wie auch besonders ihr gelegentlicher Gehalt an wirksamen Enzymen (peptonisierende bzw. tryptische Fermente sind im Milchsaft von *Ficus Carica* und *Carica Papaya* gefunden) legten die Vermutung nahe, daß die Milch-Zellen und -Gefäße dem Transport von Nährstoffen dienen könnten. Der uns bis jetzt bekannte Nutzen dieser oft ätzend scharfen und giftigen Säfte beschränkt sich aber auf äußerliche Verhältnisse. Durch die eben genannten Eigenschaften gewähren sie der Pflanze einestheils Schutz gegen Tierfraß, und da bei Verletzungen der Milchsaft von den umgebenden turgeszierenden Geweben oder von der elastisch gedehnten Behälterwand selbst hervorgepreßt wird, so bilden die dicken, an der Luft gerinnenden und eintrocknenden Tropfen andernteils einen wirksamen Wundverschluß. Dem gleichen Zweck dient bei anderen Pflanzen, besonders bei Holzgewächsen, Schutz- oder Kerngummi (S. 114, 129).

Besondere Ernährungsweisen.

Parasiten, Saprophyten, Symbionten und Carnivoren. Die Gewinnung organischer Substanz durch die Assimilationstätigkeit der Chlorophyllkörper ist die bei Pflanzen weitaus häufigste Art der Ernährung, weshalb sie auch als die „normale“ bezeichnet worden ist. Erst auf Kosten der von grünen Pflanzen produzierten organischen Substanz konnten gewisse Pflanzen zu anderer Ernährungsweise übergehen, bei der sie von fertiger organischer Substanz zehren. Sie verzichten auf die Ausbildung eines ausreichenden Chlorophyllapparates und haben damit die Fähigkeit eingebüßt aus anorganischen Stoffen ihre Nahrung zu formen.

Ein ganzes Heer nichtgrüner Pflanzen zehrt von der organischen Körpersubstanz abgestorbener Tier- und Pflanzenreste. Ihm fällt alle vergängliche Materie nach längerer oder kürzerer Zeit des Lebens einmal zu und es ist vorzugsweise das Verdienst der Ernährungs- und Zersetzungstätigkeit jener chlorophylllosen Pflanzen, wenn die abgestorbenen Pflanzen- und Tierkörper bei der Jahrtausende langen Zufuhr nicht in hohen Schichten die Erdoberfläche bedecken. — Mit der Besitzergreifung solch' herrenlos gewordener Materie begnügen sich jene eigenartigen Pflanzen jedoch nicht allein, und es kommt ein geradezu gewalttätiger Zug in die sonst so friedliche Pflanzenernährung, wenn lebende Organismen, Tiere wie Pflanzen, von ihnen befallen, beraubt und getötet werden.

Es sind vor allem die zahllosen Bakterien und Pilze, die von fremden organischen Stoffen parasitisch (d. h. von der Körpersubstanz lebender Wesen) oder saprophytisch (d. h. von abgestorbenen Resten und leblosen organischen Stoffen) sich ernähren. Aber auch aus der Reihe der phanerogamen Pflanzen sind einige Arten aus verschiedenen Familien zu solcher Ernährungsweise übergegangen.

Merkwürdig sind die Wandlungen, die die Organisation und die Funktionen dieser höheren Pflanzen durch die veränderte Ernährungsweise erfahren haben. Sie führen zugleich vor Augen, wie sehr die Chlorophyll-

ernährung die Ausgestaltung der grünen Pflanze beeinflusst. Mit dem Zurücktreten oder dem Verschwinden des Chlorophylls in den Schmarotzern verschwinden die speziell für die Assimilation eingerichteten großen Blattflächen; die Blätter werden zu unscheinbaren Schüppchen, denn das Licht

spielt keine Rolle mehr bei der Ernährung. Auch eine lebhaft Transpiration zur Unterstützung der Assimilation ist nicht mehr nötig; die Vasalteile der Gefäßbündel bleiben daher schwach entwickelt, und eine nachträgliche Holzbildung findet in größerem Umfange nicht statt. Diesem Fortfall der Assimilationseinrichtungen steht aber die Ausbildung neuer Fähigkeiten gegenüber, die es dem Parasiten gestatten in den Körper des befallenen Organismus einzudringen und derart in dessen Stoffwechsel und seine Bahnen einzugreifen, daß eine ausgiebige Beraubung erfolgen kann. — Handelt es sich aber nur um die Aufnahme organischer Substanzen aus abgestorbenen Organismen, dann können die äußeren Einrichtungen zur Nahrungsaufnahme denjenigen zur Erlangung der Mineralsalze ähnlicher bleiben; es kommt dann nur auf eine innige Berührung mit den organischen Resten an.

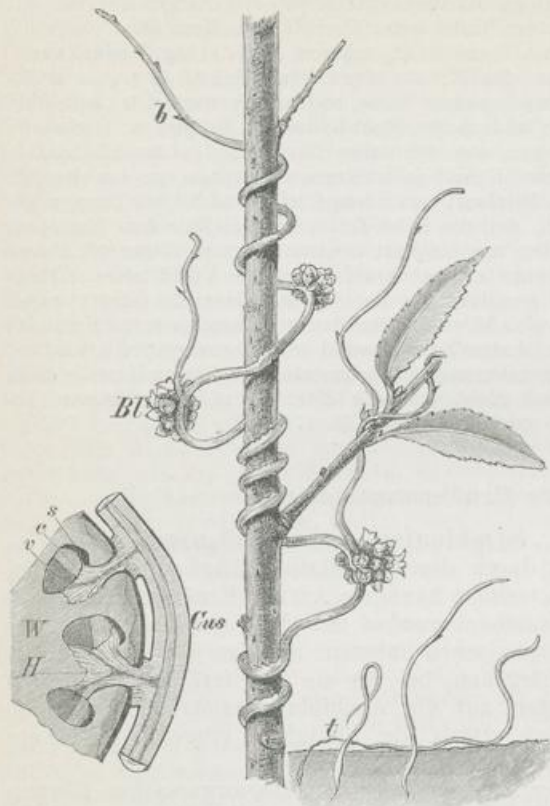


Fig. 202. In der Mitte ein Weidenzweig, umwunden von der schmarotzenden *Cuscuta europaea*. An den warzenförmigen Anschwellungen des *Cuscuta*-Stengels treten Haustorien in die Weide ein. *b* Reduzierte Blättchen. *Bl* Blütenknäuel. Links: Verbindung des Schmarotzers (*Cus*) mit einer Wirtspflanze *W*. Die Haustorien *H* dringen teils in das Rindenparenchym ein, teils legen sie sich dicht an den Vasalteil *v* und den Cribralteil *c* der Gefäßbündel an, deren Sklerenchymkappe *s* sie zum Teil abheben. Rechts: Keimende *Cuscuten*; der längste Keimling auf dem Boden kriechend, indem er vorn auf Kosten des absterbenden Teils *t* weiterwächst.

assimilierenden Pflanzen erinnert. Der Chlorophyllgehalt ist aber so unwesentlich, daß *Cuscuta* als Parasit vorzüglich ausgerüstet ist.

Rechts unten in Fig. 202 sind *Cuscuta*keimlinge dargestellt, wie sie sich im Frühjahr aus den Samen, in denen sie schlangenartig aufgerollt lagen, entwickeln. Schon der Keimling verzichtet auf die Ernährung mittels der Kotyledonen, die verkümmert sind. Auch das Keimwurzelnchen stirbt immer bald ab. Das Keimstengelchen aber streckt sich sofort zu einem langen dünnen Faden, dessen freies Ende sich in weitem

Als Beispiel einer parasitisch lebenden Phanerogame sei hier die zur Familie der Convolvulaceen gehörige *Cuscuta europaea* betrachtet, obgleich deren Chlorophyllgehalt, wenn er auch nur sehr gering ist, noch an die normal

Kreise herum bewegt und eine in seinem Bereich wachsende Nährpflanze dadurch unfehlbar auffindet. Ist von dem Orte der Keimung aus keine Wirtspflanze zu erreichen, dann vermag der Keimling eine kurze Strecke weiter zu kriechen, indem er am hinteren Ende (Fig. 202t) abstirbt und auf Kosten der diesem Ende entzogenen Nährstoffe am vorderen Ende sich verlängert. Trifft das freie Fadenende bei seinem Kreisen aber schließlich auf eine Nährpflanze, z. B. einen Weidenschöß oder einen Brennesselstengel, so umschlingt es diese gleich einer Schlingpflanze und unmittelbar darauf entwickeln sich aus der der Wirtspflanze angeschmiegtten Seite zunächst papillöse Wucherungen der Epidermis, die in die Gewebe der Wirtspflanze eindringen. Finden diese Prähaustorien dort zusagende Verhältnisse vor, dann folgt ihnen sehr rasch die Ausbildung der eigenartigen Saugorgane, der Haustorien (H) (S. 42) nach. Diese brechen aus dem Innern des Parasiten hervor und besitzen in hohem Grade die Fähigkeit, mit Hilfe lösender Enzyme und des im Wachsen ausgeübten Druckes in die Wirtspflanze einzudringen. Sie breiten sich scheinbar ohne Schwierigkeit im fremden Gewebe aus, legen sich eng an dessen Gefäßbündel an, während einzelne, aus dem Körper des Haustoriums hervorsprossende freie Zellreihen wie Pilzfäden in dem zarten Parenchym vordringen und diesem weitere Nahrung entnehmen. Da, wo sich das Haustorium an den Gefäß- und Siebteil eines Gefäßbündels herangedrängt hat, bilden sich in ihm sowohl Elemente des Gefäßteils als des Siebteils aus, die sich einerseits an die Gefäß- und Siebteile des Wirtes organisches anschließen, andererseits aber mit den Gefäßbündeln des Schmarotzerstengels in Verbindung treten (Fig. 202 links). Wie ein der Wirtspflanze angehöriges Seitenorgan entnimmt dann der Schmarotzer dieser sein Transpirationswasser und seine plastischen Nährstoffe.

Die Samen der ebenfalls schmarotzenden Orobanchen keimen erst bei Berührung mit den Wurzeln der Wirtspflanze und ihre Haustorien bleiben auf die Wurzel ihrer Nährpflanze beschränkt; es kommen nur die hellgelblichen, rötlichbraunen oder amethystblauen spargelartigen Blütenstängel neben dem Wirt aus der Erde hervor. Auch die Orobanchen enthalten noch geringe Mengen assimilierender Chlorophyllkörner. Beide, Cuscuta und Orobanche, sind gefürchtete Feinde der Landwirtschaft, die an Kulturgewächsen, ersterer als sog. „Teufelszwirn“, „Flachs- und Kleeseide“, letztere als „Würger“ großen Schaden anrichten und schwer auszurotten sind.

Manche ausländische Schmarotzerpflanzen, so besonders die Rafflesiaceen, sind derart in parasitischer Lebensweise aufgegangen, daß sie überhaupt keine frei auftretenden Pflanzenkörper mehr bilden, sondern ganz innerhalb der Wirtspflanze wachsen, aus der dann die fremdartigen Blüten des Schmarotzers überraschend



Fig. 203. Ein Leguminosenzweig, dicht besetzt mit hervorbrechenden Blüten des Schmarotzers *Pylaeolus Ulei* Solms. Nach GÖBEL, Organographie.

hervorbrechen. So ist der Vegetationskörper der *Pilostyles*-arten in Zellreihen aufgelöst und durchwuchert wie ein Pilzmycelium strauchartige Leguminosen. Nur die Blüten des Schmarotzers brechen aus Stamm und Blattspindeln der Nährpflanze hervor (Fig. 203)⁽⁴⁸⁾.

Gegenüber diesen Schmarotzern, die in die größte Abhängigkeit von ihrer Nährpflanze geraten sind, gibt es aber auch Parasiten, die äußerlich noch sehr selbständig auftreten, große grüne Blätter besitzen und damit kräftig assimilieren können. Trotzdem entwickeln sich diese Pflanzen in der Regel nur dann völlig normal, wenn ihr Wurzelsystem mittels scheibenförmiger Haustorien fremde Wurzeln (oder zur Not selbst die Individuen der eigenen Art, wie dies auch bei *Cuscuta* vorkommt) befallt. Diese merkwürdige Ernährungsweise zeigen mehr oder weniger ausgeprägt die einheimische Santalaceengattung *Thesium* wie auch die Rhinanthaceen *Rhinanthus*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Bartschia* und *Tozzia*, von denen letztere, zumal in den ersten Entwicklungsstadien, die parasitische Lebensweise am meisten ausgeprägt zeigt. Unsere einheimische in Holzgewächsen wurzelnde Mistel besitzt, wie viele ihrer fremdländischen Verwandten unter den Lorantheen, ebenfalls noch stattliche Blätter und ist so reich an Chlorophyll, daß sie ihren Bedarf an Kohlehydraten vollständig selbst zu decken vermag, während ihr reduziertes Wurzelsystem auf das Nährwasser einer Wirtspflanze mit leistungsfähigeren Wurzeln angewiesen ist, wie es HEINRICHER auch für die oben genannten Rhinanthaceen wahrscheinlich gemacht hat. Unter den Rhinanthaceen hat sich dagegen *Melampyrum*, obwohl in erster Linie Wurzelparasit, nebenher auch auf saprophytische Ausnutzung des Humus eingerichtet⁽⁴⁹⁾.

Ganz auf saprophytische Lebensweise sind vornehmlich einige humusbewohnende Orchideen (*Neottia*, *Coralliorrhiza* u. a.), sowie die Monotropeen angewiesen, deren einheimischer Vertreter, der Fichtenspargel (*Monotropa Hypopitys*), ebenso wie die genannten Orchideen, die verwesende Lauberde der Wälder ausnutzt.

Die Wurzeln und Rhizome dieser Saprophyten stehen, wie übrigens auch die Wurzeln der meisten grünen Pflanzen, die den humusreichen Boden der Wälder und der Heiden bevölkern, in engster Beziehung zu Pilzfäden. Diese finden sich entweder innerhalb der Wurzel, in bestimmten Rindenschichten in Massen knäuelartig aufgerollt, wobei nur ganz vereinzelte Fäden sich nach außen ausbreiten, oder aber sie umgeben bei anderen Pflanzen die jungen Wurzeln mit einer dichten verfilzten Hülle. Im ersten Falle spricht man von endotropher, im letzteren von exotropher Mykorrhiza, deren Extreme aber in anderen Fällen durch mannigfache Zwischenstufen verbunden sind. Bei exotropher Mykorrhiza erscheint ein direkter Stoffaustausch zwischen Wurzel und Boden ausgeschlossen. Hieraus, wie auch aus der Tatsache, daß die chlorophylllosen Schmarotzer, trotz der geringen Berührungsflächen ihrer kurzen dicken Wurzeln und Rhizome mit dem verwesenden Humus, diesem so reichlich Nahrung entziehen, schließt man auf irgend eine Mitwirkung der Pilzfäden bei der Ernährung jener Gewächse, was auch vergleichende Kulturversuche wahrscheinlich machen. Für die endotrophe Mykorrhiza wurden durch die Arbeiten von W. MAGNUS, SHIBATA und HILTNER die Angaben von PERCY GROOM und JANSE bestätigt, daß der Pilz Stickstoff in gebundener Form liefert, z. B. dadurch, daß er von der Wurzel verdaut wird. STAHL dagegen erblickt die Bedeutung der Mykorrhizen in der besseren Zufuhr der Bodensalze, womit freilich nur den grünen Pflanzen gedient sein könnte⁽⁵⁰⁾.

Besser bekannt sind die Beziehungen, die zwischen gewissen Bakterien und den Wurzeln der Leguminosen bestehen. Die Wurzeln der Leguminosen, der Bohnen, Erbsen, Lupinen, des Klees u. a. tragen eigenartige Auswüchse, sog. Wurzelknöllchen (Fig. 204). Diese Knöllchen, von denen man bis zu 4000 an einer Erbsenpflanze zählen kann, werden von Bodenbakterien, dem *Bacillus radicicola* (bzw. den beiden von HILTNER als *Rhizobium radicicola* und *Rh. Beyerincki* unterschiedenen Formen) verursacht. Diese Bakterien dringen durch die Wurzelhaare, deren Wand sie lokal verquellen, in die Rinde

der Wurzel ein, verursachen hier die genannten Wucherungen und füllen diese mit einer Bakterienmasse an, die schließlich zum größten Teil in abnorm gebildete Involutionsformen, die sog. Bakteroiden, übergeht und nur zum kleineren Teil noch aus normal gebliebenen Bakterien bestehen bleibt. Erstere scheinen von der Nährpflanze partiell resorbiert zu werden, letztere bleiben mit den Wurzelresten im Boden erhalten. Wie die Entdeckungen HELLRIEGELS und die Untersuchungen von NOBBE, BEYERINCK, HILTNER u. a. bewiesen haben, handelt es sich hier um eine Art gegenseitigen Parasitismus, d. h. um eine auf wechselseitiger Ergänzung beruhende Lebensgemeinschaft, wie sie von DE BARY als Symbiose bezeichnet worden ist. Während das Bakterium von dem Überschuß der von der Wirtspflanze erzeugten Kohlehydrate (in der ersten Zeit auch noch von deren Eiweiß) zehrt, kommt der Wirtspflanze die Fähigkeit des Eindringlings zugute, den atmosphärischen Stickstoff mittels eines von HILTNER nachgewiesenen Enzyms binden zu können. Indem die Leguminose der Bakterienzelle einen Teil des Stickstoffs entzieht, veranlaßt sie seine regulatorische Neubildung und erschließt sich damit eine stetig fließende Stickstoffquelle, die, wie erwähnt, durch teilweise Resorption der Bakteroidensubstanz noch ergänzt wird. Man hat berechnet, daß Lupinen pro ha auf diesem Wege über 200 kg Stickstoff zu gewinnen vermögen. Bedenkt man, daß in Deutschland jährlich rund 100 Million Mark für Stickstoffdüngung (Chilisalpeter und Ammoniumsulfat) der Feldfrüchte ausgegeben werden, so begreift man die volkswirtschaftliche Bedeutung der bakteriellen Stickstoffbindung, die man durch Impfung der Felder mit wirksamem Boden oder der Samen mit Reinkulturen besonders virulenter Züchtungen („Nitragin“) zu fördern sucht. — Die Tatsache, daß derartige knöllchenbildende Leguminosen, abweichend von anderen Pflanzen, selbst auf stickstoffarmen Böden gut zu gedeihen und reichlich Proteinstoffe zu speichern vermögen, war schon vor PLINUS bekannt und die Leguminosen wurden schon längst als bodenbereichernde Pflanzen (Stickstoffsammler) bezeichnet⁽⁵¹⁾.

Stehen der Leguminose genügend mineralische Nitrate im Boden zur Verfügung, dann tritt mit ihrer vegetativen Erstarbung die Infektion und Knöllchenbildung mehr oder weniger zurück; eine gleiche Immunität gegen weitere Infektion wird durch den kräftigenden Einfluß schon funktionierender Knöllchen bewirkt. — Außer den Leguminosen, von denen man bisher nur *Gleditsia triacanthos* knöllchenfrei gefunden hat, vermögen nach NOBBE und HILTNER auch *Elaeagnus* und *Alnus* sich die Quelle des freien atmosphärischen Stickstoffs zu erschließen, wenn ihre Wurzeln durch Infektion mit anderen niederen Organismen Knöllchen ausbilden. Dieselben Autoren lieferten auch den experimentellen Nachweis, daß der mykorrhizaführende *Podocarpus* den atmosphärischen Stickstoff auszunutzen versteht. Stickstoffbindende Bakterien, zumal *Azotobacter chroococcum*, sind nach BENECKE und KEUTNER auch im Meere tätig und nisten nach REINKE zahlreich in den Gallerthäuten mariner Tange.

Während unter den höheren Pflanzen nur vereinzelte Arten ganz zur parasitischen oder saprophytischen Lebensweise übergegangen sind, andere nur gelegentlich und nebenher tote organische Substanz oder andere Lebewesen sich dienstbar machen, treten unter den niederen Pflanzen große Verwandtschaftskreise mit unzähligen Gattungen und Arten, nämlich die Pilze und Bakterien, als ausschließliche Parasiten und Saprophyten auf. Pilze und Bakterien sind teils reine Parasiten, die oft auf bestimmte Pflanzen und Tiere, ja auf engbegrenzte Teile derselben angewiesen sind, teils reine

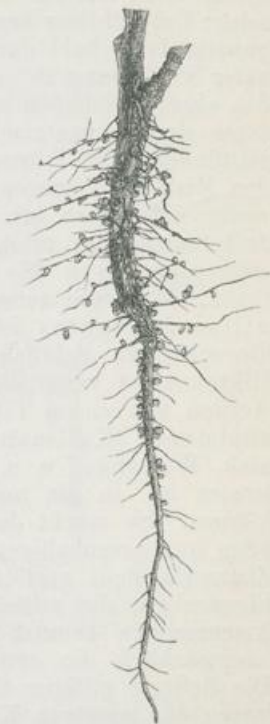


Fig. 204. Eine aus dem Boden gehobene Wurzel der Feldbohne (*Vicia faba*), dicht besetzt mit Bakterienknöllchen. Verkleinert.

Saprophyten; andere sind beides zugleich, je nach Umständen. Was das Verhalten vieler Bakterien und Pilze ihrem organischen Nährboden gegenüber ganz besonders merkwürdig macht, ist ihre Eigenschaft die gebotenen Nährstoffe nicht völlig zu ihrer Ernährung auszunutzen, sondern oft den weitaus größten Teil durch fermentative Wirkungen so zu zersetzen, daß dadurch zunächst zwar andere Mitbewerber ferngehalten werden, daß aber schließlich auch ihre eigene Entwicklung gehemmt wird. Wird ein Apfel von einem Schimmelpilz befallen (wobei der Angriff auf die gesunde Epidermis meist mit einer Giftausscheidung eingeleitet wird), so begnügt sich dieser nicht mit der Wegnahme der äußerst geringen Stoffmenge, die er zu seiner Entwicklung benötigt, sondern er macht durch seine Einwirkung den ganzen Apfel bald durch und durch faul, indem er dessen festes Gewebe unter Verfärbung in eine weiche, übelriechende Masse verwandelt, die ihm das eigene Gedeihen schließlich unmöglich macht. — Jene Zersetzungsprozesse sind so energisch, daß oft eine erhebliche Wärmeentwicklung dabei stattfindet. Die Wärmeentwicklung in faulendem Mist wird bekanntlich in den Mistbeeten ausgenützt; feuchtes, gärendes Heu und feuchte Rohbaumwolle sollen sich oft (wohl mit Hilfe leicht entzündlicher Gase) bis zur Selbstentzündung erhitzen, und bei keimender Gerste hat man Temperatursteigerungen von 40–70 und mehr Grad beobachtet. Diese sind, nach COHN, durch die zersetzende Tätigkeit eines Schimmelpilzes, des *Aspergillus fumigatus* bedingt. Die Erhitzung der feuchten Rohbaumwolle, die schon zu Schiffsbränden Anlaß gegeben, wird dagegen durch einen Mikrokokkus veranlaßt. — Geronnenes Eiweiß und koagulierte Gelatine werden von vielen Pilzen und Bakterien verflüssigt und die auftretenden Fäulnisgase (Kohlensäure, Schwefelwasserstoff, Schwefelammonium, Ammoniak, Wasserstoff u. a.) beweisen, wie tiefgreifend die Zersetzung des Substrates ist, in die auch anorganische Substanzen hereingerissen werden können. So macht das *Penicillium brevicaulis* und andere Schimmelpilze aus arsenhaltigem Substrat (z. B. mit Schweinfurter Grün gefärbter Zimmertapeten) gasförmige, äußerst giftige Arsenverbindungen frei, eine Eigenschaft, die mittels der Gosioschen Methode zum Nachweis kleinster Arsenmengen benutzt wird⁽⁵²⁾. Jene gründlichen Zersetzungen bewirken hauptsächlich die erwähnte Wegräumung der abgestorbenen Organismen. Die äußerst giftigen Substanzen, die nebenbei oft gebildet werden, veranlassen die schweren Krankheitserscheinungen, welche Pilze und Bakterien in dem Körper lebender Wesen hervorrufen können (Kartoffelkrankheit, Rost des Getreides, Cholera, Typhus, Diphtheritis, Milzbrand usw.). Pflanzen und zumal Tiere vermögen sich ihrerseits gegen den Angriff jener Mikroorganismen dadurch zu schützen, daß sie „Schutzstoffe“ besitzen oder nachträglich ausbilden, welche auch für diese spezifische Gifte sind, ein Umstand, den die Therapie mehr und mehr mit Erfolg zur Bekämpfung der Infektionskrankheiten benutzt.

Neben der merkwürdigen und für ihre eigene Existenz schließlich verhängnisvollen Eigenschaft, ihren Nährboden durch Gärung und Fäulnis zu zerstören, besitzen Pilze und Bakterien aber auch die Fähigkeit, einen nicht geeigneten Nährboden für sich brauchbar zu machen. Durch invertierende Enzyme können sie den für sie ungeeigneten Rohrzucker in brauchbaren Invertzucker überführen und sie vermögen durch geeignete Enzyme auch aus Stärke, selbst aus Cellulose, Glukosen und Maltose herzustellen.

Manche Pilze und Bakterien sind geradezu omnivor, andere in der Annahme von Nährstoffen höchst exklusiv. So wird von *Penicillium* aus gewöhnlicher Weinsäure nur die Rechtsweinsäure, von *Bacillus subtilis* dagegen nur die Linksweinsäure verarbeitet

In einem Gemisch von Glukose und Glycerin wird erstere von *Aspergillus* bevorzugt, das Glycerin vor dem Verbrauch geschützt („Election“ der Nährstoffe). Allein dargeboten, wird aber auch Glycerin völlig aufgebraucht.

Wie aus dem Gedeihen omnivorer Pilze auf verschiedensten Nährböden hervorgeht, sind diese in stände mit Hilfe der allernannigfaltigsten Kohlenstoffverbindungen (selbst aus weinsteinsäurem oder kohlenensäurem Ammoniak) Protoplasma, Zellhaut, Nuclein, Fett, Glukogen usw. zu bilden.

Nicht alle schmarotzenden Pilze aber fügen ihrer Nährpflanze durch Giftwirkungen einen die Nahrungsentziehung weit überbietenden Schaden zu. Anders als z. B. die baumtötenden Hutpilze verhalten sich viele Brandpilze, welche die vegetativen Teile der befallenen Pflanzen verhältnismäßig wenig schädigen. Die Einwirkung des schmarotzenden Pilzes auf die Nährpflanze erweist sich aber geradezu förderlich bei den Flechten. Diese wurden früher als eine den Algen und Pilzen völlig gleichwertige dritte Gruppe der

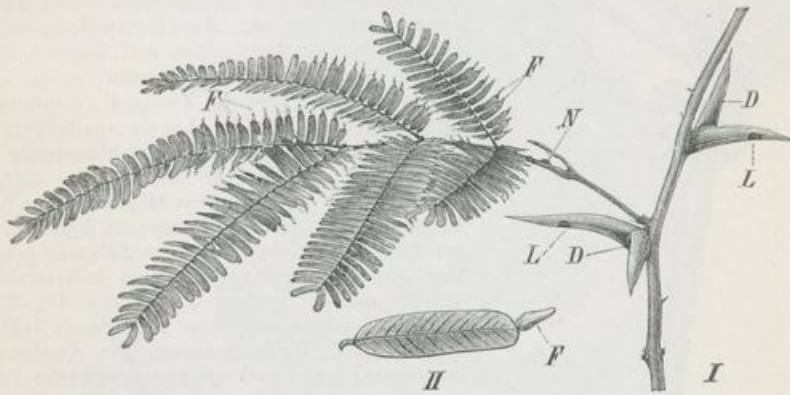


Fig. 205. *Acacia sphaerocephala*, eine Ameisenpflanze. I Stammstück mit Dornen (*D*) und einem Blatte. Die hohlen Dornen werden von Ameisen unterseits angebohrt und bewohnt. *L* Eingangsöffnungen. An den basalen Blattniederchen die Futterkörper *F*. Auf dem Blattstiel bei *N* ein Nektarium. Verkleinert. II Einzelnes Blattniederchen mit dem Futterkörper *F*, etwas vergrößert.

niederen Kryptogamen betrachtet; erst durch DE BARY, zumal aber durch die Forschungen von SCHWENDENER und STAHL wurde festgestellt, daß der Flechtenkörper kein einheitlicher Organismus ist, sondern sich zusammensetzt aus Algen (bzw. Spaltalgen), die auch sonst frei in der Natur vorkommen, und besonderen, meist den Ascomyceten zugehörigen Flechtenpilzen, die mit seltenen Ausnahmen sonst nicht saprophytisch oder parasitisch gefunden werden. Die Pilzhyphen umspinnen im Flechtenkörper die Algen, überlassen ihnen den zur Assimilation günstigsten Platz auf der Oberseite ihres blattartigen, oder an der Außenseite ihres zylindrischen Thallus, treten mit ihnen in innige Berührung und entziehen ihnen einen Teil ihrer Assimilate. Dafür liefert der Pilz nicht nur das durch oft kräftige Säureausscheidung gehaltreich gewordene Nährwasser, sondern, wie es nach den Untersuchungen ARTARIS wahrscheinlich ist, auch Pepton, so daß die Algen in dem Flechtenkörper nicht nur nicht erschöpft werden, sondern sogar sich kräftiger entwickeln als in freiem Zustande und sich durch Teilung lebhaft vermehren. Beiderlei Bestandteile der Flechten ziehen aus der Lebensgemeinschaft demnach bestimmte Vorteile und so bilden diese Genossenschaften einen der typischsten Fälle pflanzlicher Symbiose⁽⁵³⁾.

Unbekannt ist es noch, was die Spaltalgen *Nostoc* und *Anabaena* in Cycadeen-Wurzeln, in Azollen-Blätter und andere Wasserpflanzen führt⁵⁴⁾.

Neben diesen Fällen von pflanzlicher Symbiose mögen die Lebensgemeinschaften von Pflanzen mit Tieren eine kurze Erwähnung finden. Ebenso wie die genannten Flechtenpilze beuten nach BRANDT auch niedere Tiere einzellige Algen aus, indem sie sich deren Assimilationsprodukte aneignen ohne die Alge selbst zu zerstören. Süßwasserpolyphen (*Hydra*), Schwämme (*Spongilla*), Ciliaten (*Stentor*, *Paramecium*), auch Heliozoen, Würmer (*Planarien*) und Amöben (*A. proteus*) zeichnen sich oft durch eine tiefgrüne Färbung ihres Körpers aus: So zahlreich sind die Algen, die sie in ihren

Geweben beherbergen und von deren Assimilaten sie ausschließlich oder doch mit zehren. Dieselbe Rolle, wie hier die grünen Algen, spielen bei Radiolarien die sog. „gelben Zellen“, die als gelbe einzellige Meeresalgen erkannt wurden. — Eine andere merkwürdige Symbiose, bei der es sich aber nicht um so elementare Ernährungsfragen handelt, hat sich zwischen Pflanzen und Ameisen ausgebildet. Die sog. Ameisenpflanzen (*Myrmekophyten*) bieten kleinen und äußerst kriegerischen Ameisen Wohnungen entweder in hohlen Stämmen (*Cecropia*), in Zweigen (*Triplaris*), in großen hohlen Dornen (*Acacia spadicigera* und *sphaerocephala*, Fig. 205), in blasenartig aufgetriebenen Internodien (*Humboldtia laurifolia*, Fig. 206) oder in kopfgroßen labyrinthartig durchhöhlten Stammknollen (*Myrmecodia*, Fig. 207). Dabei wird den Ameisen oft noch Nahrung geliefert, von den *Cecropien* und *Akazien* in Gestalt von eiweiß- und fettreichen Körperchen (Fig. 205 F), von den *Akazien* außerdem noch durch Nektarien (Fig. 205 N). Dafür schützen die Ameisen die bewohnte Pflanze wirksam gegen tierische Feinde, zumal gegen die Blattschneiderameisen, welche im tropischen Amerika in kürzester Zeit große Pflanzen vollständig durch Abschneiden von Blattstücken entblättern und zugrunde richten können. Die Blattschneider leben, wie BELT und MÖLLER zeigten, aber auch ihrerseits in Symbiose mit einem Pilz (*Rozites gongylophora*), dessen Mycel sie auf den zusammengetragenen Blattstücken (den „Pilzgärten“) in Reinkultur züchten und dessen nährstoffreiche, von ihnen selbst hervorgerufenen, eigenartigen Auswüchse ihnen ausschließlich als Nahrung dienen. Auch Termiten sind in letzter Zeit als Pilzzüchter erkannt worden⁵⁵⁾. — Ein bekanntes symbiotisches Verhältnis hat sich zwischen Blumen und Insekten (auch anderen Tieren) ausgebildet, bei dem die Blume



Fig. 206. *Humboldtia laurifolia* mit der Eingangsöffnung zu den hohlen Internodien. Aus SCHIMPER, Pflanzengeographie.

die Nahrung meist in Nektar und Blütenstaub, aber auch in Samenanlagen (*Yucca*-Motte und Feigengallwespe) spendet, die Tiere aber die Befruchtung vermitteln (S. 259 ff.), wodurch beide aufeinander angewiesen sind. Weniger eng ist das symbiotische Verhältnis bei der unbeabsichtigten Verbreitung von Früchten und Samen durch Tiere.

Zu den merkwürdigsten Tatsachen auf dem Gebiete der pflanzlichen Ernährung gehört unstreitig der Fang und die Verdauung von Tieren. Es geschieht dies durch grüne Pflanzen, die sich daher selbständig ihre Kohlehydrate verschaffen können, die aber durch eigenartige Einrichtungen sich nebenher eine außergewöhnliche Quelle stickstoffreicher organischer Nahrung nutzbar machen und dieselbe zu einem kräftigeren Gedeihen und vor allem

zu reichlicherer Samenproduktion verwenden als es ohne tierische Nahrung möglich wäre. Es ist wohl kein Zufall, daß die tierfangenden, „carnivoren“ Pflanzen (auch Insectivoren genannt) meist Bewohner nasser Standorte, des Wassers und der Sümpfe, oder Bewohner feuchter Tropenwälder oder auch Epiphyten (nicht schmarotzende Baumbewohner) sind, denen die stickstoff- und phosphorhaltigen Bodensalze nicht in dem Maße zufließen, wie stark transpirierenden Landpflanzen. Besonders deutlich wird dieser Umstand bei Betrachtung der einheimischen *Drosera*-Arten, die zum Teil anfangs der Wurzeln überhaupt entbehrend, später mit wenigen dünnen Würzelchen den mächtigen Torfmoospolstern lose aufsitzen. Hier muß die Fleischnahrung ein willkommener Beitrag zur Stickstoffernährung sein.

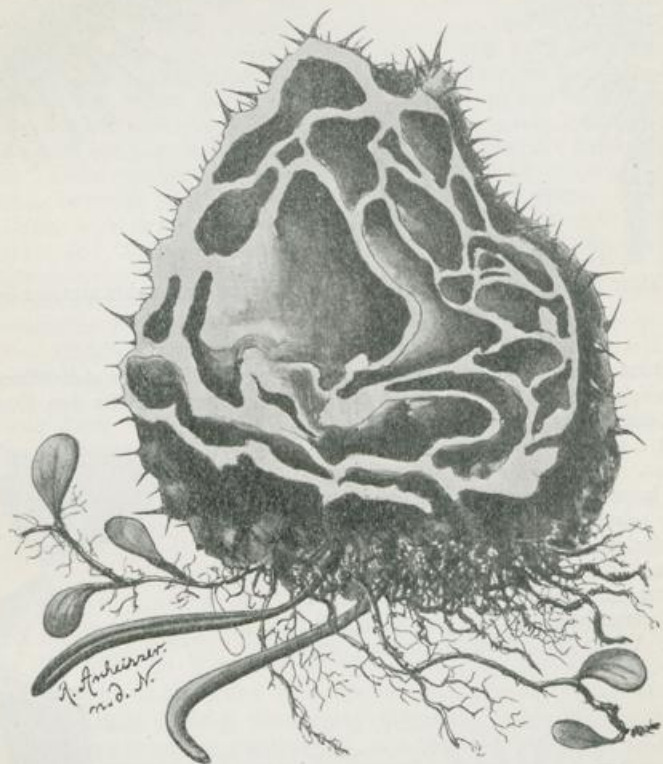


Fig. 207. Knolle von *Myrmecodia echinata*, längs durchschnitten. Unten ein anderer Epiphyt. $\frac{1}{2}$ nat. Gr. Aus SCHIMPER, Pflanzengeographie.

Für den Tierfang bestehen bei den carnivoren Pflanzen die mannigfaltigsten Einrichtungen. Auf den Blättern der *Drosera* stehen wie Schneckenfüßer gestaltete Auswüchse, deren Drüsenköpfchen ein klebriges, saures Sekret absondern (Fig. 208). Kleine, aber auch größere Insekten, die mit diesen Drüsenköpfchen in Berührung kommen, bleiben daran hängen, geraten bei ihren Befreiungsversuchen mit noch mehr Drüsen in Berührung und werden dadurch um so fester gehalten. Durch den Reiz veranlaßt, krümmen sich dann sämtliche Stielchen („Tentakeln“) nach dem Opfer hin, wobei die Blattfläche selbst hohl wird und das Insekt umfaßt. Das Sekret wird nun reichlicher ausgeschieden, sein Gehalt an Säuren wird gesteigert und es tritt außerdem ein peptonisierendes Enzym hinzu. Das gefangene Tier wird in kurzer Zeit vom Sekret ganz eingehüllt; es erstickt und wird dann langsam verdaut. Die gelösten Fleischteile werden darauf vom Blatte resorbiert.

Bei der ebenfalls in Deutschland heimischen *Pinguicula* legt sich der Blattrand um das kleine Tier, das an den winzigen Hautdrüsen hängen bleibt. — Die gleichfalls bei

uns in stehenden Gewässern vorkommenden Utriculariaarten tragen an den zerschlitzten Blättern (Fig. 47) grüne Blasen (umgewandelte Blattzipfel), die eine kleine viereckige

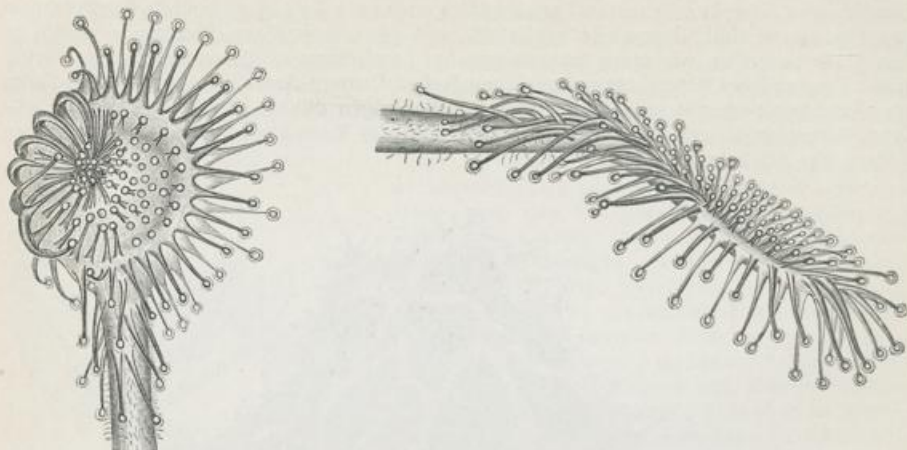


Fig. 208. Blätter von *Drosera rotundifolia*, links von oben, rechts von der Seite gesehen. Vergr. (Nach DARWIN.)

Öffnung besitzen. Diese ist mit einer elastischen, nur nach innen sich öffnenden Klappe verschlossen, gestattet kleinen Schnecken und Krebschen leicht den Eingang in die Blase, verwehrt ihnen aber den Austritt, so daß man oft zehn und zwölf Tiere darin gefangen findet. Haare, die von der inneren Blasenwand kreuzweise aus gemeinsamer Basis entspringen, scheinen die Resorption der absterbenden tierischen Körper zu besorgen.

Stattlicher und leistungsfähiger sind die Fangeinrichtungen ausländischer Carnivoren. Geradezu überraschend ist die Schnelligkeit, mit der die Venusfliegenfalle (*Dionaea*), auf

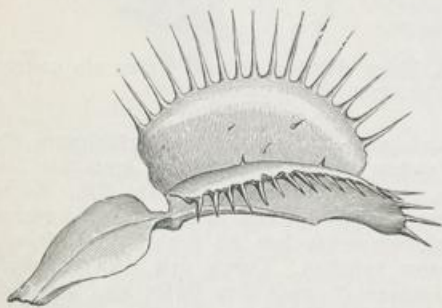


Fig. 209. Ein Blatt der Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*). Auf der inneren Blattfläche die empfindlichen Borsten, deren Berührung ein plötzliches Zusammenklappen der beiden Blatthälften bewirkt. Der schraffierte Teil der Innenfläche dicht mit Verdauungsdrüsen besetzt. (Nach DARWIN.) Vergrößert.



Fig. 210. Blatt-Kanne einer *Nepenthes*. Am Grunde der Kanne, aus der ein Stück herausgeschnitten gedacht ist, steht die von den Blattdrüsen ausgeschiedene Flüssigkeit *F*, in der hineingefallene Tiere verdaut werden. Verkleinert.

den Torfmooren Carolinas, ihre hohlen gezähnten Blatthälften zusammenklappt und das Insekt, das sich darauf gewagt, so gefangen nimmt. Fig. 209 stellt ein Blatt dieser *Dionaea* in offenem Zustand, zum Fange bereit, vor. Das Zuklappen erfolgt äußerst schnell, sobald eine der drei beweglich eingelenkten Borsten berührt wird, die jeder Blatthälfte aufsitzen. (Die Blatflächen selbst sind viel weniger empfindlich.) Ist das Insekt im geschlossenen Blatte endlich getötet, wobei sich die zarten Blatflächen dicht demselben anschmiegen, dann beginnt auch hier eine reichliche Ausscheidung verdauender Säfte durch Drüsenhaare, die auf der inneren (in der Figur schraffierten) Blatfläche stehen; später erfolgt die Resorption der gelösten Produkte. Bei den ausländischen Carnivoren tritt vorherrschend die Kannenform als Tierfalle auf, so bei *Nepenthes*, *Cephalotus*, *Sarracenia*, *Darlingtonia*. Die Kannen entstehen, indem ganze Blätter oder Teile dieser sich zu krugartigen Behältern ausbilden (vgl. Fig. 46 und 210). Unten in solchen Kannen steht eine von Drüsen der inneren Wand ausgeschiedene wässerige Flüssigkeit. Tiere, die bei *Nepenthes* durch Honigabscheidungen am Rande der Kanne angelockt werden und diesen betreten, gleiten bei der außerordentlichen Glätte der Wand aus oder werden auch durch kleine Haare, die alle nach innen gerichtet sind, in die Kannen hineingedrängt und fallen in die Flüssigkeit, wo sie durch Fermente und Säuren verdaut, dann resorbiert werden. Wenn sich nach CLAUTRIAU in *Nepenthes*-Kannen trotzdem zuweilen lebende Schnakenlarven finden, so können diese, wie auch Parasiten im Darm, wohl nur auf Grund schützender Antifermente (S. 188) hier existieren. — Bei *Sarracenia* und *Cephalotus* hat GÖBEL keine verdauenden Fermente, bei *Cephalotus* aber fäulnishemmende Sekrete nachweisen können. — Die deckelartige Überwölbung der Kannenöffnung, wie sie sowohl bei *Nepenthes* als auch bei *Sarracenia* und *Cephalotus* sich findet, klappt nicht zu, ihre Aufgabe scheint vielmehr die zu sein, das Einfallen von Aststückchen u. dergl., die die Säureausscheidung umsonst anregen würden, vor allem auch von Regenwasser, in den Kannensaft zu verhüten. Der Eingang zu den Blattschläuchen der *Darlingtonia* befindet sich auf der Unterseite des kapuzenartig übergebogenen Endes und macht einen Deckel entbehrlich⁽⁵⁶⁾.

III.

Die Atmung.

Die Atmung der Pflanzen bietet sich dem Beobachter nicht so auffällig dar wie die der höheren Tiere, und wie sich die Ernährung der grünen Pflanzen nur durch das eigens angestellte Experiment feststellen ließ, so bedurfte es gleichfalls richtig überlegter Versuche, um zu erkennen, daß auch die Pflanzen atmen müssen, um leben zu können, daß sie ganz wie Tiere Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure abgeben, was SAUSSURE 1822 und DUTROCHET 1837 durch eingehende Untersuchungen bewiesen haben. LIEBIG erklärte die Atmung der Pflanzen freilich für widersinnig, da man ja wisse, daß die Pflanze umgekehrt Kohlensäure zersetze und Sauerstoff abscheide; er hielt es für ein Unding, daß beide Vorgänge in der Pflanze nebeneinander herlaufen könnten — und doch ist es so. Assimilation und Atmung sind zwei Lebensvorgänge, die ganz unabhängig voneinander in der Pflanze bestehen. Während nur die **grünen** Pflanzenteile und zwar nur im Licht bei der Assimilation Kohlensäure zerlegen und Sauerstoff ausscheiden, atmen **alle** Pflanzenorgane, ohne Ausnahme, Tag und Nacht Sauerstoff ein und Kohlensäure aus. Wird bei der Assimilation organische Substanz gewonnen, so geht umgekehrt bei der Atmung solche verloren. Eine Keimpflanze veratmet im Dunkeln einen großen Teil ihrer organischen Substanz und verliert dabei beträchtlich an Trockengewicht. Ein Maiskeimling, der sich aus einem 0,5 g schweren Maiskorn entwickelt,

veratmet im Dunkeln in etwa drei Wochen die volle Hälfte seiner organischen Reservestoffe. Wenn grüne Pflanzen im Licht einen bedeutenden Überschuß organischer Substanz gewinnen, so verdanken sie diesen ausschließlich dem Umstand, daß die zeitweilige Produktion durch die Assimilationstätigkeit der Chlorophyllkörper die Verluste durch die ständige Atmung aller Organe weitaus übertrifft. So genügt nach BOUSSINGAULTS Schätzungen beim Lorbeer 1 Stunde Assimilation, um das Material für 30 Stunden Atmung zu beschaffen.

Die Pflanzen produzieren in 24 Stunden durchschnittlich das 5—10fache ihres eigenen Volumens an Kohlensäure. Bei Schattenpflanzen ist die Produktion nach AD. MAYER und GRIFFON meist auf das 2fache Volumen beschränkt; die bekannte Zimmerpflanze *Aspidistra* bringt es aber nur auf die Hälfte ihres Eigenvolumens und kann sich eben deshalb auch mit der geringen Assimilation in sehr gedämpftem Lichte begnügen⁽⁵⁷⁾.

Einen Anhaltspunkt über die Bedeutung der Atmung auch im Pflanzenreich gibt das Verhalten der Pflanzen, wenn ihnen der Sauerstoff vorenthalten wird, sei es, daß sie z. B. in reinen Stickstoff oder Wasserstoff, oder in einen luftleeren Raum gebracht werden. Da kommt alsbald jede sichtbare Lebenstätigkeit zum Stillstand. Bei einer vorher kräftig wachsenden Pflanze erlischt das Wachstum, die Plasmaströmung in den Zellen hört auf, wie auch, mit wenigen Ausnahmen (*Mimosa*, *Drosera*), alle äußeren Bewegungserscheinungen bei Aërobionten (s. S. 204). Wenn dann nach nicht zu langer Zeit Sauerstoff wieder zugelassen wird, so kehren die unterbrochenen Lebensäußerungen zurück. Ein längeres Verweilen in sauerstofffreier Umgebung vernichtet jedoch die Lebenstätigkeit unwiderrbringlich, da in jenem Starrezustand sich doch innere chemische Prozesse

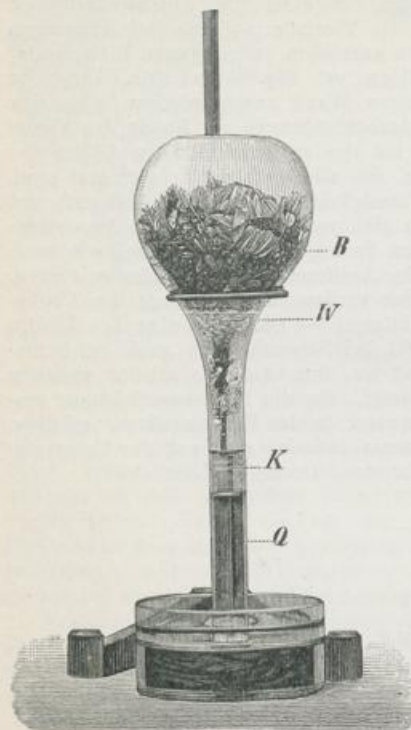


Fig. 211. Atmungsversuch. Der bauchige Teil des Glaskolbens B ist mit Wucherblumen (*Chrysanthemum*) gefüllt. Die von diesen durch Atmung erzeugte Kohlensäure wird von der Kalilauge K absorbiert und die Absorption angezeigt durch das Eindringen und Steigen des Quecksilbers Q in die Röhre.

abspielen, die bei längerem Sauerstoffabschluß zur Vergiftung und zur Zersetzung der lebendigen Substanz führen. Der Eintritt des Sauerstoffs in den Chemismus der Zelle ist also notwendig, um die lebendige Substanz im Zustande normaler Tätigkeit zu erhalten und Umsetzungen zu verhüten, die die Lebenstätigkeit zerstören.

Der Sauerstoffverbrauch und die Erzeugung von Kohlensäure durch lebende Pflanzen kann schon durch einfache Versuche qualitativ und quantitativ festgestellt werden. Nach dem, was über die entgegengesetzten Ausgangs- und Endprodukte der Assimilation und der Atmung gesagt ist, wird man den Stoffwechsel der Atmung nicht an gleichzeitig assimilierenden Pflanzenteilen unmittelbar wahrnehmen können; man wird zu nicht-grünen Pflanzenteilen greifen oder grüne im Dunkeln beobachten müssen. Je reicher

diese an Protoplasma sind und je energischer ihre Lebenstätigkeit ist, um so kräftiger atmen sie auch. — Noch ist aber zu bemerken, daß bei den anzuführenden Versuchen nicht das volle Endprodukt der Atmung nachgewiesen wird, sondern nur die Kohlensäure. Wie theoretische Erwägungen und quantitative Bestimmungen der bei der Atmung entstehenden Trockensubstanzverluste ergeben, wird nämlich bei der Atmung neben Kohlensäure aus der organischen Substanz auch noch Wasser gebildet.

Den Verbrauch des Sauerstoffs unter Bildung von Kohlensäure läßt der nebenstehende Versuch (Fig. 211) klar hervortreten. In der bauchigen Erweiterung eines umgestülpten Glaskolbens werden einige junge Hutpilze oder Kompositenblüthen (*B*) durch einen Wattepfropf (*W*) festgehalten. Die Halsöffnung des Kolbens, der gewöhnliche Luft enthält, taucht in ein offenes Gefäß mit Quecksilber (*Q*) ein, wodurch die Luft in dem Kolben abgeschlossen ist. Durch das Quecksilber hindurch werden dann einige Kubikcentimeter Kalilauge (*K*) oder einige Stückchen feuchten Ätzkalis in den Hals eingeführt. In dem Maße wie die Pflanzenteile den Sauerstoff im Kolben zu Kohlensäure veratmen, wird diese durch die Kalilauge absorbiert, infolgedessen verkleinert sich das Luftvolumen und das Quecksilber steigt in dem Hals empor. Nach einiger Zeit hört das Steigen des Quecksilbers auf; es bleibt auf seinem höchsten Stande unverändert stehen. Berechnet man das gebliebene Luftvolumen im Kolben auf normale Dichtigkeit, so ergibt sich, daß ein Fünftel des ursprünglichen Volums verschwunden ist; das heißt aber nichts anderes, als daß der ganze Sauerstoff (der ein Fünftel der atmosphärischen Luft ausmacht) verbraucht worden ist. Stellt man den gleichen Versuch an, ohne die Kohlensäure durch Ätzkali zu absorbieren, dann bleibt der anfängliche Quecksilberstand nahezu unverändert, das Luftvolumen also konstant. Daraus folgt aber, daß die Volumina des verbrauchten Sauerstoffs und der gebildeten Kohlensäure annähernd

gleich sind; man drückt dies auch kurz durch die Formel aus: $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 1$. Dieses Verhältnis trifft jedoch nur in den Fällen zu, wo der Sauerstoff ausschließlich für die Atmung und zwar zur vollständigen Verbrennung von Kohlehydraten verwandt wird, wo er also nicht außerdem bei der Umwandlung von Inhaltsstoffen mitwirkt, wie in geringerem Grade bei fast allen Pflanzen, in höherem Grade bei der Keimung fettreicher Samen und beim Gaswechsel der Sukkulente. Bei der Keimung fettreicher Samen wird das Fett in sauerstoffreichere Kohlehydrate verwandelt. Bei den Sukkulente dagegen greift die ihnen vorwiegend eigentümliche nächtliche Säurebildung (Äpfelsäure bei Kakteen, Oxalsäure bei Mesembryanthemen) und die im Licht erfolgende Entsäuerung (wobei nach AD. MAYER unter O-Abscheidung Stärke rückgebildet wird) in den Gaswechsel der Pflanze ein. Der Atmungskoeffizient kann übrigens mit der Ernährung und den Kulturbedingungen einer Pflanze in gewissen Grenzen schwanken.

Der Sauerstoffverbrauch bei der Atmung kann auch gezeigt werden durch das Verlöschen einer Flamme in einem kleinen Raume, in dem Pflanzen längere Zeit verweilt haben: Wird ein hohes Standglas etwa zu einem Drittel mit Blüten oder Hutpilzen angefüllt, der eingeriebene Glaspfropf fest aufgesetzt und der Apparat eine Zeitlang sich selbst überlassen, so zeigt eine in den Zylinder eingesenkte brennende Kerze durch ihr sofortiges Erlöschen an, daß es an Sauerstoff zur Unterhaltung der Verbrennung fehlt. Die bei der Atmung gebildete Kohlensäure kann quantitativ durch die Gewichtszunahme der sie absorbierenden Kalilauge oder bei der Einleitung in Barytwasser mit Hilfe des Niederschlags von kohlensaurem Baryt nachgewiesen werden.

Die intramolekulare Atmung⁽⁵⁸⁾. Nachdem AD. MAYER 1871 für die Hefepilze festgestellt hatte, daß sie die zum Leben nötigen chemischen Spannkraft durch innere Spaltungen organischer Substanz, ohne Sauerstoffzutritt, gewinnen können, also ohne freien Sauerstoff atmen, machte PFLÜGER Mitte der siebziger Jahre die Entdeckung, daß auch Frösche in sauerstoffloser Luft nicht sofort ersticken, sondern eine Zeitlang weiterleben und dabei ständig Kohlensäure ausscheiden. Man fand daraufhin, daß auch höhere Pflanzen befähigt sind ohne freien Sauerstoff noch Kohlensäure auszuatmen und dabei ihr Leben zu fristen. Unter diesen Bedingungen müssen natürlich sowohl Kohlenstoff wie Sauerstoff aus der organischen Substanz der Pflanze selbst stammen; der Sauerstoff kann aber nur durch

ungewöhnliche Umsetzungen innerhalb derselben verfügbar werden. Deshalb hat man diese besondere Art der Atmung als intramolekulare (anaërobe) Atmung bezeichnet.

Die in einem bestimmten Zeitraum durch intramolekulare Atmung erzeugte Kohlen säuremenge ist, wie leicht erklärlich, meist geringer ($\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$) als die bei Gegenwart freien Sauerstoffs entstehende; man kennt aber auch Pflanzen (z. B. die Feldbohne, *Vicia Faba*), deren Keimlinge in Wasserstoffatmosphäre stundenlang ebensoviel Kohlensäure ausatmen wie in sauerstoffhaltiger Luft. Wachstum und Bewegungen der Aërobionten hören aber bei intramolekularem Atmen mit verschwindenden Ausnahmen auf und es treten fremdartige Zersetzungen ein, wobei u. a., wie bei der Hefegärung, neben Kohlensäure die entsprechende Menge Alkohol entsteht.

Sobald der Zutritt freien Sauerstoffs zum Protoplasma fehlt, setzt sofort die intramolekulare Atmung ein und hält so lange an, bis ihre schädlichen Umsetzungsprodukte das Plasma schließlich töten. Vorherige Zufuhr freien Sauerstoffs kann aber, wie erwähnt, durch Wiederherstellung normaler Atmung und Zerstörung der abnormen Spaltungsprodukte die Zellen ihrer normalen Lebenstätigkeit wieder zuführen.

Der Mangel an freiem Sauerstoff wird von einzelnen Pflanzen nur kurze Zeit und schlecht, von anderen besser und länger ertragen. Zumal gewisse niedere Pflanzen (Bakterien, Pilze, Characeen) vermögen längere Zeit ohne freien Sauerstoff auszukommen, oder sind gar in den Stand gesetzt, unter günstigen Umständen in der intramolekularen Atmung einen völlig ausreichenden Ersatz für die normale Sauerstoffatmung zu finden. Diese Fähigkeit und Ausrüstung zum Leben in sehr sauerstoffarmer oder -freier Umgebung ist bei einzelnen Bakterienarten so einseitig ausgebildet, daß diese geradezu keinen, bzw. nur Spuren freien Sauerstoffs mehr nötig haben, oder letzteren überhaupt nicht mehr vertragen können. Zur Unterscheidung von den Lebewesen, die bei ausreichender Atmung auf freien Sauerstoff angewiesen sind, den sog. Aërobionten (Aëroben), hat man diese abweichend ausgerüsteten Lebewesen als Anaërobionten (Anaëroben) bezeichnet. Die erwähnten Abstufungen werden dabei als temporäre bzw. fakultative und permanente bzw. obligate Anaërobiose unterschieden. — Als Pseudo-Anaërobionten könnte man Organismen bezeichnen, die in ihrem Innern Sauerstoff aufgespeichert enthalten (z. B. sauerstoffreiche Farbstoffe), auf dessen Kosten sie eine Zeitlang auch ohne äußere Sauerstoffzufuhr leben können.

Die Atmung als Energiequelle. Da lebensfähiges Plasma jederzeit atmet, da bei verhaltener Atmung die Lebensäußerungen aufhören, während erhöhte Lebenstätigkeit mit erhöhten Ansprüchen an die Atmung verknüpft ist, stellt sich ihr Stoffwechsel als für das Leben durchaus notwendig heraus.

Das Gemeinsame der Atmungsvorgänge besteht in Umsetzungen, bei denen chemische Spannkraft entbunden, Energie befreit wird. Man geht deshalb wohl kaum fehl in der allgemein gemachten Annahme, daß die bei der Atmung gewonnene Energie zur Unterhaltung der Lebensäußerungen dient. Es wird durch die Atmung also spezifische Lebensenergie gewonnen. — man könnte sagen Lebenskraft, wenn dieses Wort nicht schon in einem anderen Sinne vergeben wäre, — die durch keine anderen Kraftquellen (wie sie in den Druckkräften des Turgors, in Licht- und Wärmeschwingungen u. a. der Pflanze zu Gebote stehen) geliefert wird.

Die meisten Pflanzen opfern, um diese Betriebskraft zu erlangen, einen Teil ihrer organischen Substanz, und zwar vorwiegend Kohlehydrate, der physiologischen Verbrennung. Diese geht meist so weit, daß CO_2 und H_2O als ihre Produkte auftreten; damit ist sowohl der größte Energiegewinn erreicht, als auch eine Anhäufung von schädlichen Atmungsprodukten vermieden. Doch kann der Atemprozeß auch anders verlaufen, indem nicht die Endprodukte CO_2 und H_2O , sondern organische Säuren entstehen. Es geht hierbei Kohlenstoff nicht sofort an die Atmosphäre verloren, ein Umstand, von dem die unter schwerfälligem Gaswechsel und sonstigen ungünstigen Assimilationsbedingungen leidenden Sukkulente profitieren. (Vgl. S. 203.)

Die bei der Veratmung organischer Kohlenstoffverbindungen entbundenen Kräfte leiten sich von jenem Kraftvorrat ab, der bei der Assimilation mit Hilfe der Sonnenstrahlung als chemische Spannkraft in Kohlehydraten gespeichert wurde (vgl. S. 182). Spannkraften werden aber nicht nur bei teilweiser oder gänzlicher Verbrennung organischer Kohlenstoffverbindungen entbunden, sondern können auch aus anderen

chemischen Vorgängen befreit werden. Während die meisten Pflanzen organische Substanz veratmen, haben sich niedere Pflanzen und besonders wieder Bakterien, auch Energiequellen in anderen Umsetzungen geschaffen. So oxydieren die meisten Schwefelbakterien den Schwefelwasserstoff zu Schwefel und diesen zu Schwefelsäure, andere oxydieren nach NATHANSON Thiosulfate; die Nitritbakterien bilden aus Ammoniak und Amidon salpetrige Säure, die Nitratbakterien hieraus Salpetersäure. Ob die Eisenbakterien die Oxydation von Eisenoxydulverbindungen zu -Oxyd in entsprechendem Sinne verwerten, ist noch zweifelhaft. — Die Energie kann zum Atmungsbetrieb, oder auch, wie es von den Nitrobakterien (S. 159) geschieht, aber auch bei Schwefelbakterien nicht ausgeschlossen ist, zur Synthese von organischen Kohlenstoffverbindungen benutzt werden, je nach der Lenkung der gewonnenen Arbeitskraft auf den einen oder anderen Prozeß des inneren Lebensbetriebes im Organismus⁽⁵⁹⁾.

Gärung und Atmung⁽⁶⁰⁾. In dem Abschnitt über besondere Ernährungsweisen wurde erwähnt, daß zumal bei der Ernährung aus organischer Materie neben den der Gewinnung der Körpersubstanz unmittelbar dienenden Umsetzungen häufig ausgedehnte Zersetzungen des Substrats, sog. Gärungen, einhergehen. Insofern diese Zersetzungstätigkeit mit Befreiung von Energie verknüpft ist, kann sie ebenfalls der Atmung dienstbar gemacht und durch das Atmungsbedürfnis mehr oder weniger beeinflusst werden.

So wird bei anaërobem Gedeihen der Hefe bei weitem der größte Teil des Substrates (ca. 98–99%) vergoren, während bei aërobem Wachstum unter vollem Sauerstoffzutritt der auf Wachstum und Vermehrung entfallende Anteil am Substanzverbrauch verhältnismäßig größer sein kann.

Aus dem Umstände, daß aber auch bei ausreichendem Sauerstoffzutritt große Mengen des Traubenzuckers (nach BUCHNER und RAPP etwa 85%) vergoren werden, darf man wohl schließen, daß die dem Energiegewinn des Organismus unter Umständen dienstbar gemachten Gärungsprozesse in einer gewissen Unabhängigkeit von dem Atmungsbedürfnis verlaufen können und noch eine weitere Bedeutung haben. Da die Gärungsprodukte im allgemeinen von den sie erzeugenden Organismen weit besser vertragen werden als von anderen, sind sie nämlich auch als wertvolle Kampfmittel gegen Konkurrenten ökologisch wichtig. Auch für die Sauerstoffatmung ergibt sich eine gewisse Selbständigkeit gegenüber den anderen Lebensäußerungen daraus, daß die Atmung ihren höchsten Umsatz erreicht bei einer Temperatur, in der sonst jede normale Lebenstätigkeit längst durch Wärmestarre lahmgelegt ist, kurz vor dem eintretenden Tode.

Wärmeentwicklung beim Atmen. Die Atmungsprozesse sind chemisch-physikalisch betrachtet meist Oxydationen und gleich diesen mehr oder weniger mit Wärmeentwicklung verknüpft. Daß sich Pflanzen durch die Atmung aber nicht fühlbar erwärmen, rührt daher, daß letztere gegenüber der wasserreichen Masse nicht ausgiebig genug ist und daß die Transpiration der großen ausstrahlenden Flächen erhebliche Wärmemengen latent macht, wodurch transpirierende Pflanzen meist sogar kühler als ihre Umgebung sind.

Werden Transpiration und Wärmestrahlung verhindert und werden zur Untersuchung lebhaft atmende Pflanzen ausgewählt, dann läßt sich in der Tat die Erwärmung nachweisen. Zusammengehäufte keimende Samen (Erbsen) zeigen dann eine Selbsterwärmung um 2° C. Die stärkste Erwärmung ist an blühenden Kolben von Araceen beobachtet worden, die ihre Temperatur um 10, 15, ja sogar um 20° C. durch intensive Atmung erhöhen. Ein Gramm der Kolbensubstanz liefert dabei in einer Stunde bis zu 30 Kubikcentimeter CO₂ und in kurzer Zeit kann bei so intensiver Atmung die Hälfte der Trockensubstanz (der Vorrat an Zucker und Stärke) veratmet werden. Auch in den großen Blüten der *Victoria regia* sind 15° C. Temperaturerhöhung gemessen worden.

Beim Heilprozeß verwundeter Pflanzen wird die Atmung und auch die Erwärmung merklich gesteigert; das Gegenteil wird bei Hungerzuständen beobachtet.

Daß neben der Kohlensäureatmung aber auch noch andere Prozesse in die Wärmeentwicklung eingreifen (vgl. S. 196), geht daraus hervor, daß letztere nicht proportional mit der erzeugten Kohlensäure steigt und fällt.

Wege der Atemluft. Während sich bei einfacher gebauten Pflanzen der im Dienste der Atmung stehende Stoffaustausch diffusorisch durch die ganze Oberfläche vollzieht, ist er bei höher organisierten Pflanzen, wie auch der Stoffaustausch bei der Transpiration und der Assimilation, in der Hauptsache auf die Spaltöffnungen beschränkt. Das früher (S. 173 und 186) über die Ergiebigkeit dieses Austausches Gesagte gilt in gleicher Weise auch für die Respiration, die bei geöffneten Spalten in ausgiebiger Weise ermöglicht ist. Im Inneren des Pflanzenkörpers erfolgt der Austausch teils durch die Zellen hindurch, vor allem aber durch die Intercellularräume, die mittels Spaltöffnungen (oder Lenticellen) einerseits mit der freien Atmosphäre in Verbindung stehen, andererseits auch die tief im Innern massiger Pflanzenteile gelegenen Zellen mit Atemluft versorgen.

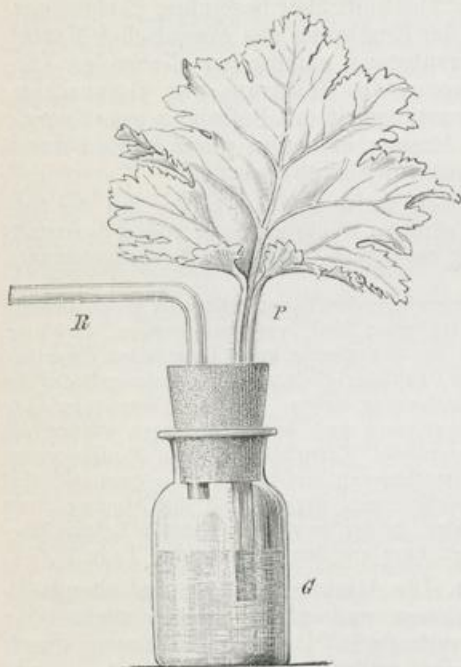


Fig. 212. Apparat zum Nachweis der offenen Gaswege in der Pflanze. Wird die Luft im Glase durch Saugung an *R* verdünnt, dann dringt äußere Luft durch die Spaltöffnungen in die Intercellularen des Blattes und tritt in kleinen Luftblasen aus der untergetauchten Schnittfläche des Blattstiels in das Glas ein. Aus DETMER, Physiol. Prakt.

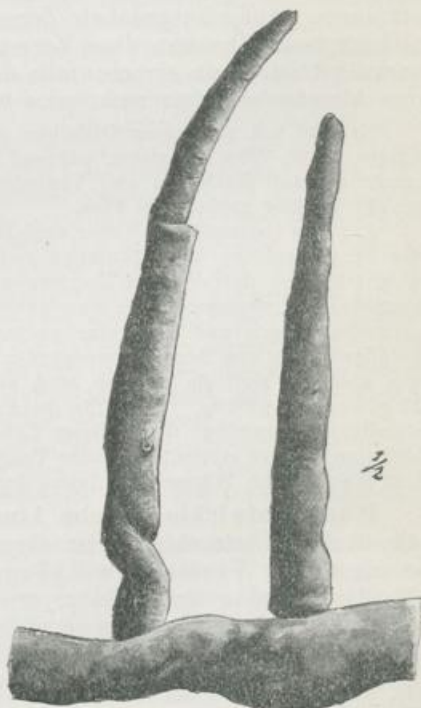


Fig. 213. Atemwurzel von *Avicennia*, einem Mangrovebaum. $\frac{1}{2}$ nat. Gr. Aus SCHIMPER, Pflanzengeographie.

Die Bewegung der Gase in den Intercellularen erfolgt durch Diffusion, wird aber unterstützt durch Massenbewegungen, die durch Temperatur-, Druck- und Feuchtigkeitswechsel der umgebenden Atmosphäre vornehmlich veranlaßt werden, zu denen aber auch die durch Wind verursachten Beugungen der Pflanzen beitragen.

Der Zusammenhang der Intercellularen unter sich und mit der Außenwelt, auf den die anatomische Untersuchung schon hinweist, wird zur Gewißheit durch das physiologische Experiment. Es gelingt nämlich Luft aus den Spaltöffnungen oder den Lenticellen austreten zu lassen, wenn man sie in die Intercellulargänge einpreßt; auch umgekehrt werden bei mäßiger Saugung aus den freigelegten Intercellularen große Mengen von Luft herausgesogen, die nur durch Spaltöffnungen und Lenticellen ihren Weg in die Pflanze gefunden haben kann. Fig. 212 zeigt einen solchen Versuchen dienlichen Apparat.

In hervorragendem Maße entwickelt sind luftführende Intercellularräume bei Wasserpflanzen und Sumpfgewächsen; sie nehmen oft den größten Raum der dadurch schwimmfähig werdenden Organe ein. Die untergetauchten Wasserpflanzen verschaffen sich auf diese Weise eine Binnenatmosphäre, mit der ihre Zellen einen lebhaften Gaswechsel unterhalten können. Die Binnenatmosphäre steht durch Diffusionsvorgänge wieder mit der Umgebung in langsamem Austausch. Bei Sumpf- und Ufergewächsen, die sich in die freie Luft erheben, bilden die weiten Intercellularen Verbindungskanäle, durch die atmosphärischer Sauerstoff leicht und ohne unterwegs erschöpft zu werden, auch zu solchen Teilen gelangen kann, die, tief im Schlamm steckend, von jeglicher äußeren Sauerstoffzufuhr abgeschnitten sind. Das Atembedürfnis von Wurzeln wird in besonderen Fällen durch die aus sauerstoffarmem Boden aufsteigenden Atemwurzeln (Pneumatophoren) befriedigt (Fig. 213).

Leuchten. Unter denselben Bedingungen, die die Atmung unterhalten, tritt bei einer beschränkten Zahl von Pflanzen, zumal bei Pilzen und Bakterien, ein phosphorartiges Leuchten auf. Die Phosphoreszenz verschwindet in sauerstofffreier Umgebung, stellt sich bei Zutritt freien Sauerstoffs aber sofort ein. Leuchtbakterien lassen sich deshalb nach BEYERINCK als empfindliches Reagens zum Nachweis der Assimilation benutzen (S. 184). Alle Umstände, die die Atmung fördern, verstärken das Leuchten und umgekehrt. Nach Untersuchungen über das Leuchten der Tiere, von dem das der Pflanzen wohl nicht prinzipiell verschieden sein dürfte, steht das Leuchten jedoch mit den Atmungsvorgängen nicht unmittelbar in Zusammenhang.

Die bekanntesten, mit weißem, blauem oder grünem Lichte phosphoreszierenden Pflanzen sind einerseits gewisse Bakterien, die zumal im Meere sehr verbreitet sind, sodann das früher als „Rhizomorpha“ beschriebene Mycelium eines baumtötenden Hutpilzes, der *Armillaria mellea*, der unter Ölbäumen wachsende *Agaricus olearius*, ferner *Polyporus sulfureus* und einzelne ausländische Pilze (*Ag. igneus*, *Ag. noctilucens*, *Ag. Gardneri*, *Mycena illuminans* u. a.). Pilze und Bakterien bedingen auch das schwache Leuchten verwesenden Laubes. Das Leuchten moderaden Holzes ist teils auf darin wuchernde Pilze oder Bakterien zurückzuführen, teils auf ein Insekt (*Neanura*), das bei Erschütterung mit plötzlichem Aufleuchten reagiert. Auf leuchtenden Fischen und leuchtendem Fleisch leben Überzüge unschädlicher leuchtender Bakterien (*Microspira photogena*, *Pseudomonas lucifera* u. a.). *Micrococcus phosphoreus* kommt nach MOLISCH allgemein auf Schlachtfleisch nach Benetzen mit 3% Kochsalzlösung bei niedriger Temperatur zur Entwicklung. — Am Leuchten des offenen Meeres nehmen, neben zahlreichen Tieren, von Pflanzen besonders die Gymnodiniacee *Pyrocystis noctiluca* und gewisse Peridineen hervorragenden Anteil. Ihr Aufleuchten wird, nach Untersuchungen von REINKE an *Ceratium tripos*, sowohl von mechanischen als von thermischen und chemischen Reizen veranlaßt.

Das Leuchten des Leuchtmooses *Schistostega*, der Flagellate *Chromophyton Rosanoffii*, einiger Selaginellen und Farne hat mit jenem Phosphoreszieren nichts gemein, indem es lediglich auf dem Reflexschein des Tageslichtes in eigenartig geformten Zellen (vgl. Fig. 214) beruht. Das sog. Leuchten einzelner Meeresalgen besteht dagegen im Fluoreszieren und Opalisieren eiweißartiger Inhaltskörper oder im Irisieren von Cuticularschichten⁽⁶¹⁾.

Das hie und da beobachtete „Aufblitzen“ von Blüten und Blütenteilen in schwülen Nächten ist, wie man annehmen muß, elektrischer Natur (St. Elmsfeuer).

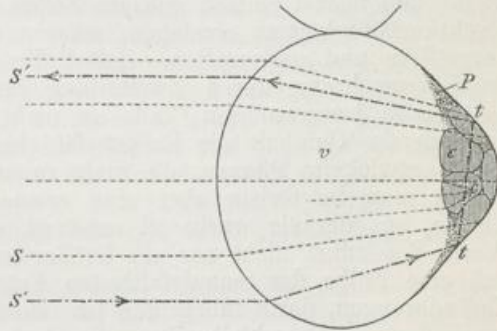


Fig. 214. Leuchtende Protonemazelle von *Schistostega*. $S' S'$ Ein an der Hinterwand total reflektierter, nach seinem Durchgang durch den Chlorophyllapparat nach vorn wieder grün austretender Strahl (vergl. Fig. 172).

IV.

Das Wachstum.

Die von Pflanzen erreichte Größe ist außerordentlich verschieden. Gewaltig ist schon der Größenunterschied zwischen einem Mikrokokkus und einem großen Hutzpilz; und wie klein ist letzterer wieder neben der wolkenanstrebenden Sequoia Californiens! Ein Bacillus von der Größe eines Hutzpilzes, ein Schimmelpilz von der Höhe einer Sequoia wären aber bei ihrer gegebenen Organisation physiologisch ebenso undenkbar wie etwa ein Hutzpilz von den Dimensionen eines Mikrokokkus. In der Größe eines Organismus liegt demnach eine Eigenschaft vor, die mit seinem Bau und seiner Lebensweise in engster Beziehung steht und die man deshalb bei Individuen derselben Art nur innerhalb gewisser Grenzen schwanken sieht.

Wenn nun auch gewisse Pflanzen bei vollkommener Entwicklung oft erstaunliche Maße annehmen und aus Millionen und Billionen von Zellen sich zusammensetzen, so beginnen sie doch ihr Dasein als mikroskopisch kleine und höchst einfach gebaute Zellen. Um ihre endgültige Größe und Funktionsfähigkeit zu erreichen, müssen sie wachsen, d. h. ihren Körper vergrößern und ausgestalten. Selbst die winzigen Bakterien müssen nach ihrer Vermehrung durch Zweiteilung immer wieder auf die Größe der Mutterzelle heranwachsen, falls sie nicht in wenigen Generationen durch zunehmende Kleinheit die Existenzfähigkeit einbüßen sollen. Es gibt also keine entwickelte Pflanze, die nicht zuvor hätte wachsen müssen. — Vergleicht man im Geiste aber eine erwachsene Eiche mit jener einfachen Eizelle, aus der sie wachsend entstand, dann wird es klar, daß mit dem Worte Wachstum nicht nur ein Größerwerden gemeint sein kann, sondern daß eine Reihe der mannigfaltigsten Entwicklungen, äußerer und innerer Veränderungen, darin begriffen ist. In solchen, durch die Lebenstätigkeit geschaffenen, daher bleibenden oder doch nur durch Lebenstätigkeit wieder ausgleichbaren Veränderungen ist das Wesen des Wachstums zu suchen. Eine Volumzunahme allein setzt noch kein Wachstum voraus, denn wenn eine ausgetrocknete verschrumpfte Rübe im Wasser anschwillt, so wird man nicht sagen die Rübe wächst. Ergiebiges Wachstum kann sogar bei großen Substanzverlusten stattfinden, wie eine im dunklen Keller austreibende Kartoffel zeigt: Durch Transpiration büßt sie Wasser, durch die Atmung organische Substanz ein, und doch zeigen ihre Triebe ausgiebiges Wachstum.

Bei niederen Organismen äußert sich das Wachstum oft sehr einfach. Amöben und Plasmodien wachsen, indem sie ihre Substanz vermehren, Bazillen, einzellige Algen oder Pilze, indem sie außerdem ihre Membran vergrößern. Bei höheren Pflanzen sind die Wachstumsvorgänge verwickelter und mannigfaltiger, so daß man hier nach SACHS etwa 3 Hauptphasen des Wachstums unterscheiden kann, die indessen unmerklich ineinander übergehen. Es sind dies:

1. Die embryonale Anlage und Formung.
2. Die Streckung der embryonal geformten Organe.
3. Die innere Ausbildung und Fertigstellung der Gewebe.

Die embryonale Anlage der Organe.

Die höheren Pflanzen erfahren im Gegensatz zu den höheren Tieren einen ständigen Zuwachs neuer Organe. Diese Neubildungen entstehen entweder

aus dem embryonalen Gewebe der Vegetationspunkte, oder sie bilden sich an Stellen, die schon mehr oder weniger in ihrer Ausbildung fortgeschritten sind. Die jüngsten Blätter und Zweige gehen unmittelbar aus dem Vegetationspunkt hervor, nicht so die jungen Wurzeln, die oft weitab vom Vegetationskegel der Mutterwurzel auftreten, da, wo schon eine deutliche Differenzierung der umgebenden Gewebe stattgefunden hat.

Auch Sprosse sind bei ihrer Entstehung nicht ausschließlich auf die genannten Herde embryonalen Gewebes angewiesen, sie können auch aus fertigen, älteren Gewebezellen entstehen, die sich mit Plasma füllen, in Teilung eintreten und so wieder embryonalen Charakter annehmen. Für gewöhnlich entwickeln sie sich aber gleich oder nach kürzerer oder längerer Ruhezeit aus den Vegetationspunkten. Man bezeichnet deshalb alle Organe, die einen anderen als den gewohnten Ursprung haben, als beigefügte oder „adventive“.

Die Art der **Organbildung an den Vegetationspunkten** ist im morphologischen Teil behandelt worden. — Der Ort, an dem die neu entstehenden Organhöcker in akropetaler Reihenfolge sich bilden, und die Anzahl, in der sie entstehen, sind in erster Linie abhängig von inneren, erblichen Dispositionen. Äußere Einwirkungen sind nur bis zu einem gewissen Grade imstande in diese Verhältnisse einzugreifen. Der Einfluß äußerer Faktoren, der sich zum Teil im späteren Wachstum maßgebend geltend macht, wie der von Licht, Schwerkraft und stofflichen Reizen, kommt für die embryonalen Gestaltungen wenig in Betracht. Doch weiß man, daß die erste Teilungswand der keimenden Sporen von *Marsilia* von der Richtung der Schwerkraft bestimmt wird und daß die Richtung der ersten Wand in den Sporen von *Equisetum*, wie in den Eiern von *Fucaceen* (*Cystoseira barbata*, *Pelvetia*, *Haliseris*, *Ascophyllum*) und bei *Dictyota*, durch die Lage zur Lichtquelle gegeben ist⁽⁶²⁾.

Bei **späteren Anlagen** tritt dagegen der Einfluß äußerer Einwirkungen oft sehr scharf hervor. Als Beispiel sei auf die Kletterwurzeln des Efeus und anderer Wurzelkletterer hingewiesen; diese entstehen nur auf der beschatteten Seite der Klettersprosse. Bei der Alge *Caulerpa* bilden sich neue blattartige Organe nur auf der belichteten Seite. An Farn-Prothallien werden die Geschlechtsorgane stets auf der vom Lichte abgekehrten Seite angelegt, in der Regel also unten, bei künstlicher Beleuchtung von unten jedoch auf der Oberseite. — Der Einfluß der Schwerkraft ist es, der die Entstehung der Wurzeln auf der Unterseite unterirdischer Rhizome fördert und der dahin wirkt, daß bei *Thladiantha dubia* Sprosse nur auf der Oberseite der Knollen, neue Zweige vorzugsweise auf der Oberseite schrägwachsender Äste entstehen. Der Reiz der Berührung bestimmt Anlage und Entstehungsort der Haustorien von *Cuscuta*.

Starke einseitige Beleuchtung, der Schwerkraftsreiz und der fördernde Einfluß feuchter Luft bewirken es zusammen, daß die Rhizoiden aus der Unterseite der Brutknospen von *Marchantia* hervorwachsen, und das einseitige Licht veranlaßt nachträglich eine durchaus verschiedene anatomische Ausbildung ihrer ursprünglich ganz gleich gebauten beiden Seiten.

Manche Adventivbildungen werden durch besondere äußere Einwirkungen erst hervorgerufen, wie beispielsweise die Gallen durch tierische Stiche oder die Ausscheidungen tierischer Eier und Larven (vgl. S. 142).

Die Entstehung von Adventivbildungen wird besonders gefördert durch die Verstümmelung von Pflanzen. Ähnlich kann auch das bloße Außerfunktionsetzen von Organen oder von Vegetationspunkten wirken. Es werden dabei Neubildungen an Orten hervorgerufen, wo bei der unverletzten oder ungestörten Pflanze solche niemals entstanden wären.

Bei den Pelargonien, bei der Weide und sehr vielen anderen Pflanzen hat man es in der Hand, an den Sprossen überall da Wurzeln entstehen zu lassen, wo man jene abtrennt. Bei anderen Pflanzen sind es bevorzugte Stellen, wie die älteren Knoten, an denen sich unter diesen Umständen Wurzeln entwickeln. Ebenso können auch neue Sprosse angelegt werden, wenn bei der Verstümmelung solche zerstört wurden. Bei den Neubildungen an verstümmelten Pflanzenkörpern entstehen also gerade diejenigen Organe von neuem, die der Pflanze genommen worden sind. Wurzellose Zweige bilden vor allem neue Wurzeln; ihrer Sprosse beraubte Wurzeln und Rhizome bilden vor allem neue Sprosse aus. Hier tritt also besonders auffällig eine innere Wechselwirkung in dem gestaltenden Wachstum der Organe in die Erscheinung, die man als Wachstums-korrelation bezeichnet.

Auch bei der Organbildung unverletzter Pflanzen spielen Wachstums-Korrelationen eine große Rolle. Diese bedingen es z. B., daß die Knospenhüllblätter in Gestalt von Schuppen und nicht als ausgebildete Laubblätter entwickelt werden, denn es gelang GÖBEL durch künstliche Eingriffe, wie durch zeitige Entlaubung des Muttertriebes bei *Aesculus*, *Acer*, *Syringa*, *Quercus*, oder durch Entgipfelung bei *Prunus Padas*, an der Stelle der Schuppen die Bildung normaler Laubblätter zu veranlassen. — Wenn nach vollzogener Befruchtung mit der Embryobildung neue Wachstumsvorgänge in Samenanlage, Frucht und Fruchthüllen einsetzen, so liegt auch hier eine Korrelationserscheinung vor, denn falls die Befruchtung ausbleibt, unterbleiben meist alle Veränderungen, die aus der Blüte eine reife Frucht hervorgehen lassen; es tritt vielmehr eine andere korrelative Wirkung, die Abstoßung des ganzen nun nutzlosen Organs, ein. Einzelne Pflanzen, zumal solche, die schon lange in Kultur genommen sind, können hier freilich eine gewisse Ausnahme machen; bei fast allen Varietäten von Bananen, bei der echten kernlosen Mandarine und den als Sultaninen bezeichneten Rosinen z. B. unterbleibt die Bildung keimfähiger Samen, trotzdem aber entwickeln sich die Früchte. Der Anstoß zu dieser Entwicklung muß aber auch hier entweder von der bloßen Bestäubung der Narbe oder doch von der Befruchtung der Samenanlagen ausgehen, welche letztere dann aber früher oder später verkümmern, ohne der sonstigen Entwicklung der Frucht Eintrag zu tun. Bei samenhaltigen Weinbeeren gehen nach MÜLLER-THURGAU⁽⁶³⁾ aber auch von der Samenausbildung selbst noch einmal besondere Reizwirkungen auf Form, Qualität und Quantität des Fruchtfleisches aus. In seltenen Ausnahmefällen entwickeln sich sog. „taube“ Früchte aber auch ganz ohne den Anstoß der Bestäubung (Parthenokarpe Früchte der Feige und Gurke; Samen der Cycadeen). — Korrelationsvorgänge regeln auch die Ausbildung von Leitbahnen im Pflanzenkörper, greifen also auch in die anatomische Entwicklung ein, wie sie denn auch im normalen Lebensgang der Pflanzen auf die mannigfaltigsten Lebenserscheinungen mächtig einwirken und die harmonische Ausbildung und Funktion der einzelnen Glieder des Pflanzenkörpers regeln.

Als ein besonderer Ausdruck solcher Korrelationen zwischen den lebendigen Teilen der Pflanze ist ihre Polarität zu betrachten, die zumal in Stamm- und Wurzelgliedern ausgeprägt ist und dadurch zur Geltung kommt, daß jedes Teilstück eines Stengels scheitelwärts zur Erzeugung neuer Sprosse, grundwärts zur Erzeugung neuer Wurzeln neigt, während Teilstücke von Wurzeln an dem scheitelwärts gerichteten Ende neue Wurzeln, an dem stammwärts gelegenen neue Sprosse bilden.

Auf diese Weise erhält ein abgetrenntes Stengelstück naturgemäß neue Wurzeln an seinem „Wurzelpol“, eine verletzte Wurzel neue Sprosse an ihrem „Sproßpol“. Dieser besonders von VÖCHTING und SACHS studierte polare Gegensatz, zu dem nach GÖBEL auch die gewohnheitsmäßige Richtung des Nahrungsstromes sowie Wundreize beitragen, macht sich in allen Teilstücken von Wurzeln und Stengeln (Stämmen) bemerkbar; er ist insofern mit dem Verhalten magnetischer Polarität vergleichbar, als auch an jedem Teilstück eines Magneten, wo immer es demselben entnommen wird, der Gegensatz von Nordpol und Südpol erhalten bleibt. Ungleichnamige Pole einer Pflanze sind leicht zum Verwachsen zu bringen, gleichnamige verwachsen nicht oder schwieriger, und ihre Verbindung trägt dann dauernd einen schadhafte Charakter. Bei derartigen Verwachsungsversuchen hat VÖCHTING auch eine radiale Polarität im

Stamm- und Wurzelgewebe erkannt, insofern Stamm- oder Wurzelstücke, die seitlich in Ausschnitte gleicher Organe eingefügt werden, gut einheilen, falls ihre Außenseite nach außen gerichtet ist, während eine Verwachsung mit dem umgebenden Gewebe nicht erfolgt, wenn diese Orientierung geändert wird. — Blätter nehmen insoweit eine Sonderstellung ein, als sie bei Neubildungen überhaupt nicht organisch in die Neubildungen eingeschaltet werden. An dem basalen Ende eines Blattes entsteht nach der Bewurzelung vielmehr meist eine völlig neue Pflanze mit Wurzeln, Stengeln und neuen Blättern, während das regenerierende Blatt selbst abstirbt. Von besonderem Interesse ist die Wirkung äußerer Einflüsse auf den Ort der Neuanlagen, wenn sie in Widerstreit mit den inneren Dispositionen geraten. Da ist nun das Verhalten verschiedener Pflanzenarten ganz verschieden. Bei den einen überwiegen die inneren Faktoren; dann treten die Neubildungen unabhängig von äußeren Einwirkungen auf. Bei anderen überwiegen dagegen äußere Einflüsse, die innere Disposition macht sich aber oft noch lange durch Störungen geltend, wenn ihr ein Zwang angetan wurde, und die so entstandene Bildung ist dann auf die Dauer oft doch nicht lebenskräftig. Ein umgekehrt, d. h. mit dem Sproßpol in die Erde gepflanzter Weidenzweig treibt hier wohl Wurzeln und am Wurzelpol, wenn auch nur widerwillig, Sprosse; diese oberen Sprosse gehen aber in der Regel bald ein und werden durch andere, unten am Sproßpol, dicht über den Wurzeln, neu entstandene kräftige Triebe ersetzt. Nur durch sorgfältige Unterdrückung solcher nachträglich am Sproßpol hervorkommender Triebe gelingt es, die oberen, am Wurzelpol entstandenen Sprosse am Leben zu erhalten. Bei Gipfelausläufer bildenden Pflanzen (Brombeere) treten aber dicht bei der unverletzten Gipfelknospe unter Umständen leicht Wurzeln auf. Bei den sog. Trauerformen der Bäume wird durch die Einwirkung der Schwerkraft die Bildung von Seitenzweigen an der oberen Biegung der hängenden Äste gefördert; die innere Polarität läßt sie dort aber nicht zu kräftiger Entwicklung kommen und veranlaßt bald wieder ihr Eingehen. In der Reben- und Obstzucht finden diese Beziehungen absichtliche Verwertung, indem durch Verbiegung der Rebe („Bogrebe“) oder der Äste von Spalierbäumen auf die Bildung kurzlebiger blütentragender Seitensprosse hingewirkt wird. — Bei den polar gebauten, sonst aber sehr einfach organisierten Siphoneen hat man hingegen beobachtet, daß die innere Polarität der Thallusglieder durch äußere Einflüsse verhältnismäßig leicht umgewandelt werden kann. Bei Bryopsis genügt zuweilen die bloße Umkehrung aufrecht gewachsener Sprosse, um den früheren Gipfelteil im dunklen Boden sich in einen Wurzelschlauch verwandeln und mit Bodenteilen verwachsen zu sehen. Bei höheren Pflanzen dagegen ist eine solche Wandelbarkeit in der Regel nicht zu beobachten; nur bei der Orchidee *Neottia* und bei einzelnen Farnen (*Platycerium*, *Asplenium esculentum*) hat man beobachtet, daß einzelne Wurzelvegetationspunkte sich, jedoch aus innerer Disposition, zu stammbildenden Vegetationskegeln umwandeln können (vgl. S. 40) ⁽⁶⁴⁾.

Die korrelativen Wachstumsvorgänge bei der Neubildung von Organen haben eine große Bedeutung für die Gärtnerei, denn die künstliche Vermehrung und die Veredelung von Pflanzen sind ganz auf sie gegründet.

Bei der künstlichen Vermehrung werden abgetrennte Teile von Pflanzen benutzt, um aus ihnen wieder vollständige Pflanzen zu erzielen. Das gelingt bei manchen Pflanzen leicht, bei anderen ist es schwieriger, oder überhaupt nicht möglich. Das einfachste Verfahren ist die Fortpflanzung durch Stecklinge, d. h. das Einsetzen abgeschnittener Zweige in Wasser, Sand oder Erde, wo sie sich bewurzeln (Oleander, Pelargonien, Tradescantien, Fuchsien, Weiden usw.). Manche Pflanzen sind befähigt, aus Blättern oder Blattstücken junge Pflänzchen entstehen zu lassen; auf diesem Wege werden hauptsächlich die Schiefblätter (Begonien) vermehrt. Die Fähigkeit, junge Pflänzchen zu bilden, besitzen die Blätter gewisser Pflanzen selbst im Zusammenhang mit ihrer Mutterpflanze (vgl. die vegetative Vermehrung). Aber auch aus Wurzeln und Wurzelstücken können einzelne Pflanzen vermehrt werden, wie z. B. die Brechwurzel (*Ipecacuanha*), deren zerhackte Wurzeln wie Samen gesät werden. Einheimische Unkräuter, wie der Löwenzahn, besitzen diese Fähigkeit auch in hohem Grade.

Bei der Veredelung werden abgetrennte knospentragende Teile einer Kulturpflanze nicht zu selbständigen neuen Pflanzen gemacht, sondern auf einen anderen Pflanzenkörper (die Unterlage) übertragen und mit ihm zum Verwachsen gebracht. Beide Teile treten schon bei der bloßen innigen Berührung in Korrelation, denn dasselbe Zweigstück, das sich, in Erde gepflanzt, am unteren Ende bewurzelt hätte, bildet, auf das

abgestutzte Ende der Unterlage aufgesetzt, keine Wurzeln, sondern verwächst mit ihr zu einer physiologischen Einheit. Es adoptiert die Wurzeln der Unterlage, wie diese die Knospen des Edelreises adoptiert, ohne zur Bildung eigener Neuanlagen zu schreiten. Bei geringer Affinität werden, nach LINDEMUTHS Beobachtungen, aber auch an Pfropfreisern Wurzeln (und zwar in freier Luft) gebildet. — Die Verwachsung erfolgt mit Hilfe eines an beiden Pflanzenteilen entstehenden Wundgewebes, des sog. Callus (vgl. S. 129). Gefäße und Siebröhren bilden sich nachträglich in dem Callus aus und verbinden die gleichartig funktionierenden Elemente beider Stücke. Derartige organische Verwachsungen sind aber nur innerhalb engerer Verwandtschaft möglich. So lassen sich die zu den Amygdalaceen gehörigen Obstbäume leicht verbinden, also Pfirsich, Aprikose, Mirabelle, Pflaume und Schlehe untereinander, ebenso die Pomaceen Apfel und Quitte, Quitte und Weißdorn, nicht aber Apfel mit Pflaume oder gar, wie auch behauptet worden ist, mit Eiche u. dgl.

Unterlage und Edelreis führen trotz der eingegangenen Lebensgemeinschaft und funktionellen Ergänzung ein in morphologisch-anatomischer Hinsicht selbständiges Da-

sein, können sich aber in der gegenseitigen Entwicklung derart beeinflussen, daß z. B. einjährige Pflanzen, wenn sie auf zweijährige oder ausdauernde gepfropft werden, ebenfalls eine längere Lebensdauer gewinnen. Die Gattungs-, Spezies- oder Spielartcharaktere im Bau und der Beschaffenheit der Gewebe, im Dickenzuwachs usw. bleiben dagegen in beiden getrennt erhalten, was man sehr deutlich noch bis in das späteste Alter an der Verwachsungsstelle bei verschiedenem Dickenwachstum oder verschiedenartiger Borkenbildung sieht. Wenn es sich bestätigt, daß in seltenen Fällen Mischformen als „Pfropfhybride“ zustande kommen, so können diese nur aus verschmolzenen Protoplasten beiderseitiger Calluszellen hervorgehen. (Fig. 247.)

In der gärtnerischen Praxis haben sich verschiedene Methoden für die Verbindung

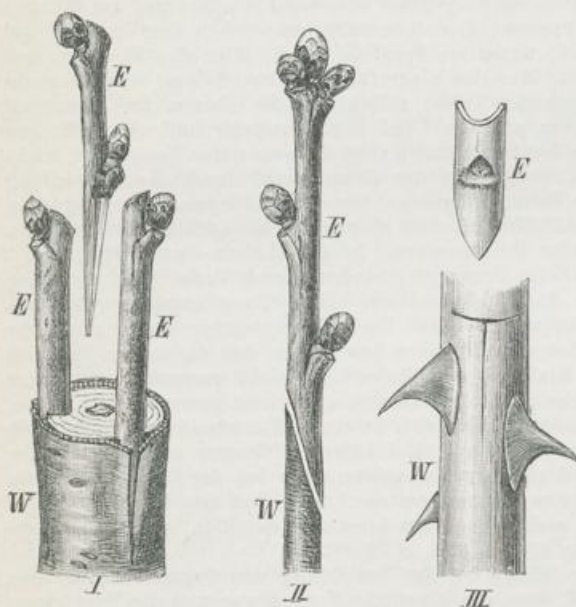


Fig. 215. Verschiedene Veredelungsweisen. I Pfropfen. II Kopulieren. III Okulieren. In allen Figuren bedeutet W Unterlage (Wildling), E Edelreis bzw. Edelauge.

der Pflanzenteile bei der Veredelung herausgebildet, von denen hier nur die wichtigsten erwähnt sein mögen. Das Kopulieren ist die Verbindung eines Edelreises mit der etwa gleich stark entwickelten Unterlage. Mit schrägem, glattem oder Kerb-Schnitt werden beide aufeinander gepaßt und die Verbindungsstelle wasser- und pilzdicht nach außen abgeschlossen (Fig. 215 II). — Beim Pfropfen werden meist mehrere Edelreiser in den abgestutzten stärkeren Stamm der Unterlage eingesetzt. Es wird dabei beachtet, daß wenigstens stellenweise die Kambialregionen der zu verbindenden Teile aufeinander stoßen, daß also Rinde auf Rinde trifft. Man pfropft im übrigen entweder in den Spalt, indem man das abgestutzte Ende der Unterlage längs spaltet und die zugeschnittenen Edelreiser peripherisch einsetzt, oder man pfropft in die Rinde oder in die Seite. Bei dem Pfropfen in die Rinde wird das flach zugeschnittene Edelreis zwischen die durch einen Längsspalt klaffend gemachte Rinde und den Splint eingeschoben (Fig. 215 I). Bei dem Pfropfen in die Seite werden die Edelreiser, keilartig zugeschnitten, in seitliche Einkerbungen der Unterlage eingesetzt. — Eine besondere Art des Pfropfens ist das Okulieren (Fig. 215 III), wobei nicht ein Zweigstück, sondern

eine Knospe (ein „Auge“) unter die Rinde der Unterlage eingeschoben wird. Das Edelaug bleibt im Zusammenhang mit einem schildförmigen Rindenstück, das sich leicht vom Splint ablöst, wenn die Pflanzen „im Saft“ sind. Durch einen T-förmigen Schnitt wird dann die Rinde der Unterlage gelockert, das Rindenschild des Edelauges eingeschoben und das Ganze dicht abgeschlossen. Unter Umständen trennt man mit dem Rindenschild auch etwas Holz mit ab (Okulieren mit beholztem Schild). Auf das „treibende Auge“ okuliert man im Frühjahr, auf das „schlafende“, erst im nächsten Jahr austreibende Auge, im Sommer.

Die Phase der Streckung.

Um in Funktion treten zu können, müssen sich die embryonalen Anlagen entfalten, vergrößern und spezifisch ausbilden. Ihre Vergrößerung geschieht aber in eigenartiger, höchst haushälterischer Weise. Während die Organe der Tiere vornehmlich durch Vermehrung ihrer organischen Bausteine, durch Bildung neuer, plasmareicher Zellen an Größe zunehmen und deshalb für ihre Vergrößerung einer starken Zufuhr und Verarbeitung von Nährstoffen bedürfen, erreichen die Pflanzen ihre hauptsächlichste Größenentfaltung durch die Aufnahme von Wasser in ihre Zellen, das ihnen reichlich von außen geboten ist und nicht erst durch innere Ernährungstätigkeit geschaffen zu werden braucht.

Die Aufnahme des Wassers in lebendige Zellen erfolgt nicht mit gleichmäßiger Geschwindigkeit und nicht mit einem Male wie in poröse Körper. Die Zellen müssen sich zugleich durch echte Wachstumsvorgänge vergrößern, um das Wasser in sich aufnehmen zu können. Von der jugendlichen, mit Protoplasma dicht angefüllten Zelle wird das Wasser durch Imbibitions- und osmotische Kräfte zunächst im Protoplasma ziemlich gleichmäßig verteilt. Bei übermäßigem Wasserreichtum des letzteren erfolgt dann aber eine Wasserabsonderung in Vakuolen (vgl. Fig. 58). Da die Flüssigkeit der Vakuolen organische und anorganische Stoffe gelöst enthält, so wirken diese Binnensafräume osmotisch anziehend auf das Wasser der Umgebung und veranlassen die Aufnahme weiterer Wassermengen. Durch diese wird der Saft der Vakuolen zwar zunächst verdünnt und seine Anziehungskraft für Wasser vermindert; jedoch sorgt eine regulatorische Tätigkeit des Plasmas bald wieder für eine entsprechende Vermehrung gelöster Stoffe, so daß trotz fortwährender Verdünnung die Konzentration und Anziehungskraft der Lösung immer wieder hergestellt oder sogar noch gesteigert wird. Die einzelnen Vakuolentröpfchen fließen bei ihrer Vergrößerung dann allmählich zusammen und bilden schließlich einen einzigen großen Saft Raum in der Mitte der Zelle.

Durch diese Vorgänge vergrößert sich das Volumen der Zellen auf das Hundertfache und mehr (etwa 2000fach bei den Internodialzellen der Characeen), ohne daß die Masse des Protoplasmas eine merkliche Vermehrung erfährt. Die Kosten der Vergrößerung trägt fast ausschließlich das Wasser des Saft Raumes, das man zum Unterschied von dem „Nährwasser“, dem „Imbibitionswasser“ und dem „Konstitutionswasser“ der Pflanzen als „Schwellwasser“ bezeichnen könnte.

Wie man bei einer ganzen Reihe von Lebensäußerungen beobachtet, daß sie langsam eingeleitet werden, dann zu einem Höhepunkt ansteigen, um ganz allmählich abflauend zum Stillstand zu kommen, so erfolgt auch die Füllung der Zellen mit Schwellwasser nicht in gleichmäßigen Fortschritten. Auch sie beginnt langsam, wird zu einem Maximalbetrag beschleunigt und fällt allmählich bis zu völligem Stillstand ab. Da alle gleichaltrigen Zellen eines Organs dieses Ansteigens und Sinkens der Größenzunahme etwa zu gleicher Zeit durchmachen, so kommt diese Erscheinung auch im Wachstum ganzer Organe zum Ausdruck und führt hier zum Auftreten der sog. großen Periode des Wachstums. Kleinere Perioden des Ansteigens und Abnehmens im Zuwachs treten innerhalb der

großen Periode durch zeitweilige Änderungen der Temperatur, des Lichts und anderer, den Zuwachs beeinflussender Verhältnisse auf, während die Ursachen unverhofft sich einstellender, stoßweiser Änderungen des Wachstums noch unbekannt sind⁽⁶⁵⁾.

Daß die großen Mengen flüssigen Wassers, die bei der Streckung in die Organe eingeführt werden, deren Festigkeit nicht vermindern, sondern im Gegenteil zur Festigung der jungen Gewebe durch den Turgor benutzt werden, ist S. 151 ff. gezeigt worden. Der Druck des Zellinneren scheint aber auch eine wichtige Rolle bei dem Wachstum der Zellmembran zu spielen. Zellen, in denen der Turgor durch Wasserverlust aufgehoben ist, zeigen kein Wachstum mehr, so daß eine gewisse Dehnung der Membranen eine mechanische Vorbedingung für ihr Flächenwachstum zu sein scheint. Diese Dehnung veranlaßt aber keineswegs für sich allein das Wachsen der Membran; die inneren, physiologischen Bedingungen für ihr Wachstum liegen in einer Beeinflussung des lebendigen Plasma und sind von dessen Reizzuständen beherrscht. Ohne das Zutun dieser physiologischen Wachstumsbedingungen tritt auch bei stark gespannten Membranen kein Wachstum ein; umgekehrt können Membranen auch bei schwacher Turgorspannung ein ergiebiges Flächenwachstum aufweisen. Eine Proportionalität zwischen Membranspannung und Zuwachs wird man bei dieser Sachlage nicht erwarten dürfen und aus dem Fehlen einer solchen nicht auf die Bedeutungslosigkeit der Spannung schließen dürfen. Die Bedeutung der Turgordehnung für das Membranwachstum wird aber verschieden sein, je nachdem das Wachstum das Resultat von Einlagerung (Intussuszeption) neuer kleinster Membranteilchen innerhalb der vorhandenen Membransubstanz ist, oder auf plastischen (unelastischen, daher nicht rückgängig zu machenden) Dehnungen beruht. Im letzteren Falle wird die Membran durch ihr Flächenwachstum stetig dünner und muß durch Auf- oder Anlagerung (Apposition) neuer Schichten vom Plasma aus eine Verstärkung erfahren. Beide Vorgänge, die unter Umständen zusammenwirken, können für das Wachstum von Membranen in Betracht kommen. Für den Vorgang der plastischen Dehnung ist die Notwendigkeit einer, wenn auch geringen, Turgorspannung selbstverständlich; bei Intussuszeptionswachstum könnte eine Dehnung der Einlagerung kleinster Teilchen vielleicht förderlich sein, wäre aber keine notwendige Vorbedingung für das Wachstum.

Die Annahme von Intussuszeptionswachstum hängt innig zusammen mit den Vorstellungen über den feineren Bau (die sog. Molekularstruktur) der organischen Gebilde, den man als Bedingung für solche Einlagerung voraussetzen muß. Die Quellungserscheinungen organischer Substanzen, die sich bis zur schließlichen Lösung steigern lassen, lehren einmal, daß das Imbibitionswasser nicht in vorhandenen Lücken kapillar eindringt, sondern sich selbst den Raum erst schafft durch Auseinandertreiben der festen Partikel, und zweitens, daß diese Partikel, zwischen die sich Wasser eindringt, nur verschwindende (molekulare) Größe besitzen. Diese innigste Durchdringung ist aber der Ausdruck kräftiger Molekularattraktionen, die bekanntlich zu enormen Kraftleistungen befähigt sind; sie wird ermöglicht durch die besondere Molekularstruktur der organischen Substanz, deren Kohäsion durch überwiegende Wassermengen zunächst nicht aufgehoben wird. Ihre Anordnung hat man sich daher in waben- oder netzartigen Verbänden vorgestellt und die häufige optische Doppelbrechung organischer Gebilde mit kristallähnlicher Struktur und bestimmter Orientierung der Molekülgruppen, die NÄGELI Micelle nannte; oder mit Spannungsverhältnissen kolloidaler Wabensysteme (BÜTSCHLI) in Verbindung gebracht. — Ähnlich wie die mit der Imbibitionsflüssigkeit in innigster und deshalb wirksamster Berührung stehende kolloidale organische Substanz dieser z. B. Farbstoffe entreißt und in sich einlagert, können wohl auch neue Celluloseteilchen der Membran innerlich angegliedert werden⁽⁶⁶⁾.

Die Streckungsvorgänge der einzelnen Zelle bilden die Grundlage für das Gesamtwachstum vielzelliger Organe, wobei zu berücksichtigen ist, daß bei gleich starkem Gesamtwachstum zweier Organe die Wachstumsintensität ihrer tätigen Zuwachszonen um so größer ist, je kürzer letztere sind. Hier beobachtete BÜCHNER bei Pilzhypen und Pollenschläuchen, wo das Wachstum auf ganz kurze Strecken hinter der Spitze beschränkt ist,

in der Zeiteinheit Zuwachsgrößen von 220% gegenüber $\frac{1}{2}\%$ und 1% bei den meisten höheren Pflanzen.

Im allgemeinen wachsen pflanzliche Organe so langsam, daß man bei kurzer Beobachtungszeit überhaupt kein Wachstum bemerkt. Nur gewisse Pilzhypphen und die Staubfäden mancher Gräser wachsen so rasch, daß man ihre Verlängerung mit bloßem Auge noch wahrnehmen kann: Die Hypphen von *Dictyophora* verlängern sich nach A. MÖLLER um 5 mm, die Staubfäden von *Triticum* (Weizen) nach ASKENASY um 1,8 mm in der Minute (was etwa der Geschwindigkeit des großen Zeigers einer Taschenuhr entspricht). Die nach diesen Staubfäden am schnellsten wachsenden Pflanzenteile, nämlich die Blattcheiden der Bananen, stehen mit 1,1 mm, die Bambusschößlinge mit 0,6 mm, kräftige Kürbissprosse mit 0,09–0,1 mm schon erheblich dagegen zurück; die allermeisten Pflanzen erreichen aber auch unter günstigen Verhältnissen nur einen viel geringeren Zuwachs (0,005 mm und darunter in der Minute) (67).

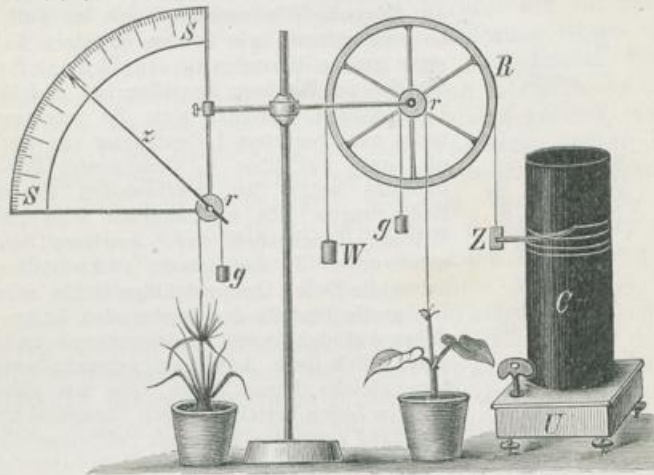


Fig. 216. Wachstumsmesser (Auxanometer). Links ein einfaches Hebelauxanometer (Zeiger am Bogen), rechts ein selbstregistrierendes Auxanometer. Nähere Erklärung im Text.

Um die Zuwachsgrößen der Pflanzen besser messen zu können, bringt man sie in vergrößertem Maßstabe zur Anschauung. Das kann z. B. durch das Mikroskop geschehen, das den durchgemessenen Raum beliebig zu vergrößern gestattet. — Die bei größeren Versuchsobjekten meist benutzte Methode der Messung ist aber die mittels Hebelübertragung. Die hierauf beruhenden Apparate werden als Auxanometer bezeichnet. Das Prinzip der Auxanometer, so verschieden sie in der Ausführung sonst sein mögen, ist die Übertragung der Zuwachsgröße auf einen längeren Hebelarm und die dadurch erreichte Vergrößerung. Fig. 216 stellt links ein einfaches Auxanometer, den „Zeiger am Bogen“ vor, mit dem der Zuwachs des Blütenschaftes beobachtet wird. Ein dicht unter der Gipfelknospe befestigter Faden läuft über die kleine Rolle r und wird durch das Gewicht g straff gehalten, ohne einen störenden Zug auf den Schaft auszuüben. z ist ein mit der Rolle r fest verbundener leichter Zeiger (trockener Grashalm), der etwa 20mal so lang als der Halbmesser der Rolle, den jeweiligen Zuwachs des Schaftes also zwanzigfach vergrößert an der Skala S angibt. Ein Zuwachs des Schaftes um $\frac{1}{5}$ mm hat demnach die Verschiebung der Zeigerspitze um 4 mm zur Folge.

Um die zu bestimmten Zeiten hier notwendigen Ablesungen zu ersetzen, hat man selbstregistrierende Auxanometer verwandt, deren Konstruktion in Fig. 216, rechts, in einfacher Ausführung dargestellt ist. Der große Hebelarm wird durch die Radien der größeren Rolle R gebildet, der kleine durch die Radien der kleinen Rolle r . Bei der durch den Sproßzuwachs erfolgenden Drehung nach links hebt sich ein mit dem

Zeiger *Z* versehenes Metallstück, das durch das Gegengewicht *W* equilibriert ist. Der horizontale spitze Zeiger berührt rechts eine durch das Uhrwerk *U* in gleichmäßige Drehung versetzte, mit einem berußten Papier überzogene Trommel *C*, auf welcher der Zeiger einen weißen Strich hinterläßt. Dreht sich die Trommel in je einer Stunde einmal, dann gibt der senkrechte Abstand zwischen den Zeigerspuren den jeweiligen stündlichen Zuwachs in bekannter Vergrößerung selbsttätig an.

Die durch innere Ursachen bedingte große Periode des Wachstums kommt auf dem selbstregistrierenden Auxanometer zum Ausdruck in dem allmählichen Auseinanderücken der zuerst dicht zusammengedrängten Striche und in der späteren Wiederannäherung. Für die Zuwachsgrößen einer Lupinenwurzel fand STREHL beispielsweise nach je 24 Stunden in Zehntelmillimetern:

58, 70, 92, 97, 165, 192, 158, 137, 122, 83, 91, 59, 25, 25, 8, 2, 0.

Desgleichen wurde für das erste Stammglied im Dunkeln beobachtet ein Zuwachs von

8, 9, 11, 12, 35, 43, 41, 50, 51, 52, 65, 54, 43, 37, 28, 18, 6, 2, 0.

Im Gesamtwachstum einer Wurzel macht sich aber die große Periode d. h. also die allmähliche Zunahme der Wachstumsgröße von Null bis zu einem Maximum und

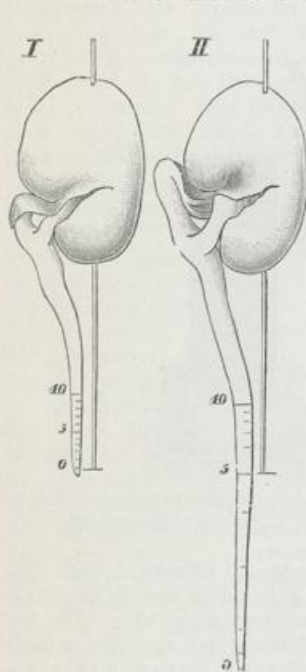


Fig. 217. Die Verteilung des Zuwachses an der Wurzelspitze einer Feldbohne (*Vicia Faba*). Bei *I* die Wurzelspitze durch Tuschemarken in 10 gleiche Querzonen von 1 mm geteilt. In *II* dieselbe Wurzel nach 22 Stunden. Die Tuschestriche sind durch ungleiches Wachstum der Zonen verschieden weit auseinander gerückt.
(Nach SACHS.)

die folgende Wiederabnahme bis zu Null keineswegs so rein geltend, wie in den einzelnen Zellen, da in einer ganzen Wurzel nur eine kleine Strecke tatsächlich im Wachsen begriffen ist. Bei Wurzeln von Landpflanzen erstreckt sich die wachsende Region meist nur über etwa 1 Centimeter von der Spitze ab, oft sogar nur über $\frac{1}{2}$ Centimeter; ihre Länge ist übrigens unter dem wechselnden Einfluß äußerer Bedingungen (wie mechanischer Hindernisse, Kälte, Wärme, Trockenheit usw.), gewissen Schwankungen unterworfen. In dem ganzen rückwärtsliegenden Teil haben die Zellen ihre endgültige Größe schon erreicht: Die große Periode der wachsenden Zellen spielt sich daher auf der kurzen Endstrecke ab und kann dort anschaulich (zum Ausdruck gebracht werden, wenn man gleiche kurze Zonen, die aus nahezu gleichaltrigen Zellen bestehen, durch Tuschemarken abgrenzt. Fig. 217 *I* zeigt eine keimende Feldbohne, deren Wurzel an der Spitze in verschieden alte, aber gleich lange Querzonen abgeteilt wurde. Fig. 217 *II* zeigt dieselbe Wurzel nach 22stündigem Wachsen. Die Tuschemarken sind durch das Wachstum der Zonen auseinander gerückt, aber verschieden weit, je nach Lage bzw. Alter. Die größte Streckung zeigt die Querzone 3; von da nimmt die Vergrößerung sowohl nach den jüngeren Zonen 2 und 1, wie nach den älteren 4 bis 10 ab. In dieser verschiedenen Größenzunahme spricht sich aber nichts anderes aus, als die große Periode des Wachstums während der verschiedenen Altersstadien der Zellen. Für die Zuwächse millimeterlanger Querzonen einer Wurzel von *Vicia Faba* fand SACHS den Zuwachs von 15, 58, 82, 35, 16, 13, 5, 3, 2, 1, 0 in Zehntelmillimetern nach 24 Stunden, wobei die linksstehenden Zahlen die jüngeren, die rechtsstehenden die älteren Querzonen bezeichnen⁽⁸⁸⁾.

Bei Sproßachsen ist die wachsende Region gewöhnlich viel länger als bei Wurzeln; sie ist meist einige Zentimeter lang, erreicht in einzelnen Fällen sogar 50 und mehr Zentimeter Länge. Die durch die große

Periode bedingte Verteilung des Zuwachses entspricht im übrigen in den jungen Teilen unterhalb des Vegetationspunktes ganz der bei Wurzeln. Die Verteilung des Wachstums an einem Sproß der Gartenbohne, der von der Spitze ab in Querzonen von

3,5 mm geteilt war, ergab nach SACHS in 40 Stunden die Zuwachse von 20, 25, 45, 65, 55, 30, 18, 10, 10, 5, 5, 5 Zehntelmillimetern mit zunehmendem Alter der Querzonen. Auch bei sog. interkalarem Wachstum, wobei der Zuwachs nicht an oder dicht unter der Spitze, sondern in einer beliebigen Region, meist am Grunde des Organs, erfolgt (wie bei Blättern und Blütenschäften mancher Monokotylen), tritt die große Periode bei der Streckung auf.

Diese periodische Veränderung des Zuwachses tritt also, um es noch einmal hervorzuheben, auch unter konstanten äußeren Wachstumsbedingungen ein, sie ist allein durch innere Ursachen bestimmt.

Zeitlich getrennte Wachstumsperioden treten nach MIYAKE z. B. an den Schäften von *Taraxacum* auf, die erste gelegentlich der Blütenentwicklung, die zweite bei der Fruchtbildung. Ähnlich verhalten sich andere Organe, deren Aufgabe zeitweise sich ändert (Blütenstiele bzw. Fruchtsiele von *Linaria Cymbalaria*, *Arachis hypogaea* [S. 241]; Blüten- bzw. Fruchthüllen usw.).

Äußere Einwirkungen auf das Wachstum ⁽⁶⁹⁾. In den beschriebenen Verlauf der Streckung greifen äußere Faktoren oft sehr kräftig ein, indem sie beschleunigend oder hemmend auf den Verlauf der inneren Vorgänge einwirken. Da das Wachsen eine echte Lebensäußerung ist, so wird es von allen jenen Umständen, die als Reize auf das Protoplasma wirken, auch beeinflusst werden können; da es andererseits eine mechanische Leistung ist, werden auch rein mechanische Momente sich dabei geltend machen. Besonders treten in ihrer Einwirkung auf das Wachstum hervor Temperatur, Licht, Feuchtigkeit, Sauerstoffgehalt und stoffliche Beschaffenheit der Umgebung, sodann Zug- und Druckkräfte, wie auch Verletzungen.

Die Temperatur beeinflusst das Wachstum derart, daß im allgemeinen sowohl die niederen Wärmegrade um 0°, wie auch höhere von 40 bis 50°, es völlig zum Stillstand bringen. Zwischen jenem Minimum und diesem Maximum der Temperatur, bei welchen das Wachstum erlischt, liegt als Optimum (vgl. S. 148) der Wärmegrad zwischen 22 und 37° C. Die hier ganz im allgemeinen angegebenen sog. Kardinalpunkte der Temperatur schwanken deshalb innerhalb so weiter Grenzen, weil sie sowohl bei verschiedenen Pflanzenarten als auch für Individuen derselben Art, wie aber auch für verschiedene Lebens- und Entwicklungsvorgänge eines und desselben Individuums, verschieden sind. Bei Pflanzen tropischer Klimate kann beispielsweise das Minimum bei + 10° C. liegen, während unsere, oft die Schneedecke durchbrechenden ersten Frühjahrspflanzen ebenso wie die Bewohner der Hochalpen und der polaren Regionen bei Temperaturen wenig über 0° noch kräftig wachsen. Auch Optimum und Maximum zeigen entsprechende Abweichungen bei verschiedenen Pflanzenarten; so gedeihen in den heißen Geysiren gewisse Algen und Bakterien bei Temperaturen bis zu 80° C., die andere Pflanzen sofort vernichten würden. — Das Optimum liegt gewöhnlich nicht in der Mitte zwischen Minimum und Maximum, sondern dem Maximum genähert. (Über die Abhängigkeit der Lage der Kardinalpunkte von der Zeit und von anderen Einflüssen vgl. S. 148.)

Auf die Keimung der Samen wie auch auf die Entwicklung junger Triebe wirken Temperaturschwankungen, selbst wenn sie zeitweise nach unten erfolgen, wohl deshalb fördernd ein, weil die Optima für die dabei in Betracht kommenden Einzelsvorgänge verschieden hoch liegen ⁽⁷⁰⁾.

Der Lichteinfluß macht sich in anderer Weise geltend als die Wärmeschwingungen. Das Licht verlangsamt im allgemeinen das Wachstum, was am auffallendsten aus den Beobachtungen an Stengeln und Wurzeln hervorgeht, was aber auch für Blätter gilt, wenn man von krankhaften Wuchsstörungen in dauernder Dunkelheit absieht. Sehr starke Belichtung kann das Wachstum zu völligem Stillstand bringen. Sehr schwache

Beleuchtung oder Finsternis wirken dagegen zunächst wachstumsfördernd auf die meisten lichtgewohnten Organe. Die Wirkung der Dunkelheit auf Pflanzen zeigt sich aber in verschiedener Weise, je nachdem der Lichtabschluß mit Unterbrechungen nur kurze Zeit dauert, wie bei dem Tag- und Nachtwechsel, oder aber gleichmäßig anhält. Lang andauernde Dunkelheit bedingt zumeist ein vom normalen eigenartig abweichendes Wachstum, indem einzelne Organe eine abnorme Förderung erfahren, andere dagegen stark gehemmt werden, so daß das ganze Aussehen einer in anhaltender Finsternis gewachsenen Pflanze gänzlich fremdartig erscheint (Etiolament). Die Stengel dikotyler Pflanzen findet man im Dunkeln meist unverhältnismäßig verlängert, weichlich und weiß. Die Blattspreiten solcher etiolierter oder vergeilter Pflanzen bleiben meist klein und verharren lange in der Knospenlage (vgl. Fig. 218 E); ihre Farbe ist ein helles Gelb.

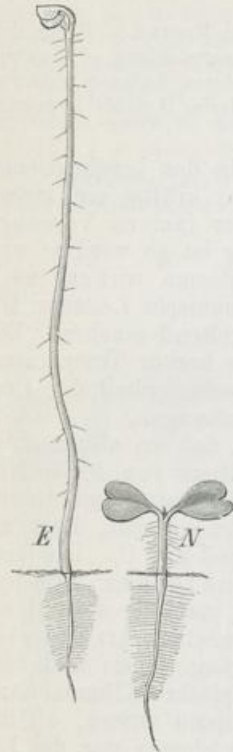


Fig. 218. Zwei gleichalte Keimpflänzchen des weißen Senfs (*Sinapis alba*). E Im Dunkeln erwachsen, etioliert. N Bei gewöhnlicher Tagesbeleuchtung gewachsen, normal. Die Wurzeln mit Wurzelhaaren.

Das Kleinbleiben der Blattspreiten und die Verlängerung der Stengel (und Blattstiele) im Dunkeln treten nicht bei allen Pflanzen und nicht unter allen Umständen auf. So bleiben die Stengelglieder gewisser Kakteen im Dunkeln sogar erheblich kürzer als im Hellen und ihre im Licht flachen Sprosse bleiben rund. Die Blätter der Runkelrübe (*Beta*) werden im Finstern ebenso groß oder größer als im Licht, und das gleiche wird unter günstigen Ernährungsverhältnissen auch bei anderen Pflanzen (*Kürbis*) beobachtet. — Im gedämpften Licht eines Waldes werden die Blätter oft weit größer als im vollen Tageslicht. Sie sind dann auch durch Reduktion der Zellschichten im Verhältnis dünner und die in voll beleuchteten Blättern eng aneinander schließenden Palisadenzellen verjüngen sich dabei nach unten trichterförmig, große Hohlräume zwischen sich lassend. So prägt sich der Einfluß der Unterbeleuchtung selbst im inneren Bau solcher „Schattenblätter“ aus, wie er morphologisch auch die Ausbildung unvollkommener „Jugendformen“ bewirken kann. Die Blüten werden im Finstern, falls ihnen die in assimilierenden Blättern erzeugten Bildungstoffe reichlich zur Verfügung stehen, nach SACHS' Beobachtungen kaum anders als im hellen Sonnenlicht ausgebildet, zumeist nur blasser in der Farbe. Ist jedoch die Tätigkeit der ernährenden Assimilationsorgane durch Lichtmangel (VÖCHTING) oder ist die Blütenernährung in anderer Weise, durch schlechten Boden, Bevorzugung der vegetativen Organe usw. (GÖBEL) geschwächt, dann entstehen bei vielen Pflanzen als Hemmungsbildungen nur unscheinbare, krüppelhafte oder geschlossen bleibende, „kleistogame“ Blüten (S. 261).

Die Gewebe des Stengels und der Blattstiele sind bei vergeiltern Dunkelpflanzen bedeutend wasserreicher und zarter ausgebildet als bei normalen Lichtpflanzen. Die Wurzeln etiolierter Pflanzen findet man dagegen oft kürzer. Der Reservestoffvorrat, der der Pflanze im Dunkeln zur Verfügung steht, wird so hauptsächlich dazu verwandt, um mittels einer ungewöhnlichen Menge von Schwellwasser die Achsenteile zu verlängern. Diese Wirkung der Dunkelheit ist aber von größtem Werte beim Austreiben der Pflanzenteile aus unterirdischen Knollen, Rhizomen und Samen. Wo Blättern diese Aufgabe zufällt, wie bei vielen Monokotylen, da verhalten sie sich wie die Stengel dikotyler Gewächse, indem sie im Dunkeln eine abnorme Länge erreichen.

Aus den mitgeteilten Erfahrungen wäre zu schließen, daß das Wachstum der Pflanzen des Nachts stärker als tagsüber sein müsse. Dies trifft in der Tat zu,

falls die sonstigen, das Wachsen beeinflussenden Umstände annähernd gleich bleiben. Starke Temperaturniedrigung während der Nacht u. a. m. kann aber einen Vorsprung zugunsten des Tageszuwachses bewirken.

Wie bei der Assimilation die Strahlen verschiedener Wellenlänge verschiedene Wirksamkeit besitzen, so ist es auch für die Wachstumserscheinungen nicht gleichgültig welche Lichtfarbe auf die Pflanze einwirkt. Bei dem Wachstum sind es aber die stärker brechbaren, die sog. chemischen Strahlen, welche die Lichtwirkungen bedingen; die rotgelbe Seite des Spektrums wirkt auf viele Pflanzen wie Dunkelheit.

Radium- und Röntgenstrahlen wirken nach M. KÖRNICKE hemmend auf Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge ein⁽⁷¹⁾.

Die Feuchtigkeit beeinflusst das Wachstum sowohl als Reiz, wie auch durch Begünstigung des Turgors bei verminderter Transpiration. An feuchten Standorten sind die Pflanzen daher meist größer als auf trockenen Plätzen, ja sie weichen oft im ganzen Habitus von jenen ab. Von besonderer Wirkung auf die Gestaltung erweist sich aber häufig die direkte Berührung mit Wasser. Amphibische Pflanzen, d. h. solche, die befähigt sind, sowohl auf dem Lande wie im Wasser zu leben, entwickeln im Wasser oft ganz andere Formen als in der Luft. Dies tritt zumal in der Ausbildung der Blätter hervor, die im Wasser häufig lineal und sitzend oder aber fein zerschlitzt, an der Luft dagegen gestielt und mit breiter Spreite ausgebildet werden (vgl. Fig. 35). (*Proserpinaca palustris* entwickelt nach McCALLUM schon in wasserdampfgesättigter Luft zerschlitzte Wasserblätter, in wasserentziehenden Salzlösungen aber, wie in der Luft, flüchtige Luftblätter.) Aber auch Blattstiele, Internodien und Schwimmblätter zeigen im Wasser oft ein anderes Wachstum als in Luft, und es erinnert ihr Verhalten im Wasser an die Überverlängerung im Finstern (Wasservergeilung). Das ist besonders der Fall bei untergetauchten Wasserpflanzen, deren Teile die Oberfläche erreichen müssen (Blattstiele von *Trapa*, Stengel von *Hippuris*, Blattstiele von *Nymphaea*, *Nuphar*, *Hydrocharis*). Diese Pflanzenteile sind durch die starke Verlängerung unter Wasser imstande, ihre Länge der Höhe des über ihnen stehenden Wasserspiegels anzupassen, in flachem Wasser kurz zu bleiben, in tiefem sehr lang zu werden.

Daß freier Sauerstoff von der größten Bedeutung für das Wachstum ist, wurde bereits (S. 202) erwähnt. Ohne freien Sauerstoff steht das Wachstum, wenigstens bei den Aërobionten, völlig still.

Mechanische Einwirkungen. Druck und Zug wirken in zweierlei Weise auf das Wachstum, einmal rein mechanisch, außerdem auch als Reiz. Mechanische Widerstände verlangsamen zwar zunächst das Wachstum, reizen dann aber, wie PFEFFER fand, das Plasma zu einer Entspannung der elastischen Zellmembran, manchmal auch noch zu einer Erhöhung des Turgors. Durch die Entspannung der Haut wirkt der Innendruck der Zelle in erhöhtem Maße auf das Hindernis ein. Ist es nicht zu überwinden, so veranlaßt die plastische Nachgiebigkeit der Membranen ein enges Anschmiegen an dasselbe; Wurzeln und Wurzelhaare, die in enge oder flache Hohlräume eindringen, füllen diese daher oft so vollkommen aus, als ob sie als flüssige Masse hineingegossen worden wären. — Von einem starken mechanischen Zug sollte man erwarten, daß er durch Unterstützung und Förderung der Dehnung das Längenwachstum beschleunige. Die entscheidende Rolle des Plasmas tritt aber hier insofern recht deutlich zutage, als mechanische Zugkräfte nach HEGLER zunächst geradezu eine Verzögerung des Wachstums zur Folge haben können (außer im Maximum der großen Periode), dann aber Beschleunigungen bis 20 % bedingen. — Zwangslagen rufen nach BALL starke Membranverdickungen auf einzelnen Flanken (z. B. der konvexen) hervor.

Luftverdünnung, chemische Reize und innere Zustände können das Wachstum ebenfalls erheblich beeinflussen. So kann die Anlage und Entwicklung der Fortpflanzungsorgane, wie auch der Übergang zum Winden zu auffälliger Verlängerung der Internodien und zur Reduktion der Blattflächen Anlaß geben (Blüh- und Winde-Vergeilung).

Nach TOWNSEND wirken unwesentliche Verletzungen merklich fördernd auf das Wachstum, stärkere und wesentliche Verletzungen hemmen es⁽⁷²⁾.

Die innere Ausbildung der Organe.

Die innere Ausbildung der Organe wird erst dann vollendet, wenn diese nach der Streckung ihre endgültige Größe erreicht haben; dann erst werden sie für die Ausübung ihrer spezifischen Funktionen völlig instand gesetzt. Die wesentlichsten Vorgänge dabei sind die Verschmelzungen (Fusionen) von Zellen untereinander und die Verdickungen der Zellmembranen, die oft in eigenartiger Form und Verteilung auftreten (S. 55 ff.).

Entwicklungsperioden und Lebensdauer.

Durch den Wechsel der Tages- und Jahreszeiten ist für das Pflanzenreich eine periodisch wiederkehrende Änderung in maßgebenden äußeren Einwirkungen, vor allem im Licht und in der Temperatur gegeben. Es ist daher natürlich, daß jenen wiederkehrenden Änderungen periodische Schwankungen im Wachstum der Pflanzen entsprechen. Merkwürdigerweise geben diese Schwankungen aber nicht nur passiv den jeweiligen äußeren Einwirkungen nach; die Lebensvorgänge im Innern der Pflanze eignen sich vielmehr mit der Zeit die gewohnte Periodizität dergestalt an, daß sie sie auch unabhängig vom äußeren Wechsel, ja diesem entgegen, kürzere oder längere Zeit beibehalten können. Die nächtliche Steigerung des Wachstums, die im allgemeinen nach Mitternacht eintritt, und die besonders nach der Mittagszeit eintretende Verzögerung am Tage, kann sich beispielsweise noch lange Zeit in andauernder Finsternis und bei konstanter Temperatur erhalten. So beobachtete man, daß *Helianthus tuberosus* unter solchen Umständen zwei Wochen lang die Tagesperiode regelmäßig anzeigte. Es ist das nur ein Beispiel einer von der gewohnten Rhythmik hinterlassenen Nachwirkung, deren Erscheinungen, an die fundamentale psychische Fähigkeit der Erinnerung anklingend, uns noch mehr begegnen werden. — Nach SEMON soll sich die gewohnte Periodizität sogar auf die Nachkommenschaft übertragen können.

Tiefer eingreifend ist der Wechsel der Jahreszeiten, der den meisten Pflanzen unserer Zone eine ausgesprochene Winterruhe aufnötigt. Es ist dies freilich keine absolute Ruhe, denn wenn auch die äußerlich sichtbaren Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge stillstehen, so ruhen die allerdings verlangsamten inneren Lebensprozesse doch keineswegs ganz.

Die durch den klimatischen Wechsel bedingte Jahresperiode, die im Laubfall während des Spätsommers und im Ausschlagen neuer Triebe im Frühjahr besonders auffällig wird, ist dem Lebensgang unserer Bäume und Sträucher so fest eingepreßt, daß diese auch in tropischen Gegenden (wo andere Pflanzen unter dem Einfluß gleichmäßiger günstiger Verhältnisse zum Teil das ganze Jahr hindurch grünen, blühen und fruchten) ihr Laub abwerfen und eine, wenn auch kürzere Zeit der Ruhe durchmachen. Eichen-, Buchen-, Apfel- und Birnbäume halten auch in dem subtropischen Klima von Madeira ihre Ruheperiode bei, die sich aber unter gleichmäßig günstigen Verhältnissen, wie in den Bergen Javas, bei verschiedenen Individuen, ja sogar an den Ästen eines und desselben Baumes, zeitlich derart verschieben kann, daß Eichen, Magnolien, Obst- und Mandelbäume wie auch gewisse dort einheimische Bäume zu gleicher Zeit belaubte und blattlose Zweige tragen. Andere Bäume, wie beispielsweise der Pfirsich, sind aber auf Ceylon allmählich völlig immergrün geworden. Die Pfirsiche sollen dort auch das ganze Jahr über gleichmäßig neue Blüten und Früchte tragen, während der Kirschbaum, gleich vielen anderen unserer Obstbäume, im tropischen Klima überhaupt nicht mehr blüht. — Wenn daneben auch gewisse einheimische Gewächse jährlich eine oder sogar mehrere (bis sechs) ausgesprochene Perioden der Ruhe und des erneuten Austreibens durchmachen, so geht daraus auf das deutlichste hervor, daß Ruheperioden nicht bloß von äußeren Verhältnissen aufgezwungen oder geregelt werden,

sondern auch in einem autonom-rhythmischen Verlauf der Lebensprozesse ihre Ursache haben können. Es machen auch keineswegs alle unsere einheimischen Gewächse eine winterliche Ruheperiode durch, was man bei vielen unserer Unkräuter in milden Wintern leicht feststellen kann; andere, wie Flechten und Moose, finden gerade an frostfreien Wintertagen ihre besten Vegetationsbedingungen, während sie im Sommer nicht oder nur wenig wachsen. Etwas Ähnliches liegt bei unseren Frühjahrspflanzen vor, die ja auch nicht während des warmen Sommers den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen, sondern nach den wetterwendischen Tagen des März und April meist wieder verschwinden und ihre lange Ruhezeit bereits antreten, wenn die Sommerflora erst erwacht.

In denjenigen heißen Landstrichen, in denen eine regenlose und eine regenreiche Zeit abwechseln, fällt die Zeit der Vegetationsruhe in die trockene Jahreszeit.

Die Vegetationsruhe läßt sich durch verfrühte Darbietung günstiger Vegetationsbedingungen mehr oder weniger abkürzen, wobei vorangegangene Einwirkungen von Frost, Trockenheit (Welken) oder, wie JOHANNSEN entdeckte, von Ätherdämpfen u. dgl. die vorbereitenden Schritte erheblich fördern können. Das Erwecken aus dem Ruhestadium gelingt aber nicht jederzeit gleich gut, am besten natürlich in der Zeit kurz vor dem normalen Erwachen der Lebenstätigkeiten, in der Nachruhe, kaum weniger gut aber auch kurz nach eingetretener Hemmung, in der Vorruhe (so daß unter Umständen Kartoffelknollen und Zwiebeln überhaupt nicht zur Vollruhe übergehen), während in der zwischenliegenden Mittelruhe oder Vollruhe die Erweckungsversuche meist ergebnislos verlaufen. Mit diesen Verhältnissen muß die Frühreiberei ebenso rechnen wie mit dem Umstande, daß die Temperatur-Optima für die einzelnen Entwicklungsvorgänge in der Pflanze verschieden hoch, zum Teil verhältnismäßig recht tief liegen⁽⁷³⁾.

Die Lebensdauer. Teils von inneren, teils von äußeren Umständen abhängig verläuft die den Entwicklungsgang einer Pflanze von der Keimung bis zum Absterben umfassende Lebensperiode. Bei niederen pflanzlichen Organismen, Algen, Pilzen und Bakterien, kann sich der ganze Lebenslauf innerhalb weniger Tage, ja sogar weniger Stunden abspielen; bei krautigen höheren Pflanzen ist er oft in wenigen Wochen beendet. Ausdauernde Stauden, sowie Sträucher und Bäume erreichen unter günstigen Umständen aber ein Alter von Tausenden von Jahren.

Bei manchen Pflanzen tritt mit der Ausbildung der Samen ein Abschluß des Entwicklungsganges und eine Erschöpfung ein, die den Tod aus inneren Ursachen bedingt. Einen solchen organischen Abschluß der Lebensperiode findet man bei vielen einjährigen Sommergewächsen, die nach KLEBS durch künstliche Verhinderung der Fortpflanzung demgemäß mehrjährig gemacht werden können. Er tritt aber auch bei Pflanzen auf, die sich zwei und mehr Jahre auf die Fruchtbildung vorbereiten. Dies ist der Fall bei unseren zweijährigen Gewächsen, aber auch bei der 10–40jährigen Agave, die nach der Ausbildung ihres stattlichen Fruchtstandes erschöpft zugrunde geht, oder bei manchen Palmen (*Corypha umbraculifera*). Bei anderen Pflanzen dagegen tritt ein organischer Abschluß des Lebens mit der Samenbildung nicht ein. Solche Pflanzen tragen daher die Möglichkeit einer fast unbegrenzten Lebensdauer in sich. Die Dauer ihres Fortbestehens wird meist durch äußere Umstände, seltener durch Altersschwäche bestimmt. Zerstörung durch Parasiten und andere Feinde, Nahrungsmangel, Windbruch u. dgl. setzen dem Leben dieser Gewächse meist gewaltsam ein Ziel.

Am besten bekannt oder abgeschätzt ist das Alter von Bäumen, über deren Anpflanzung zum Teil geschichtliche Daten vorliegen, während das Alter anderer Bäume oft Jahrhunderte weit über die geschichtliche Zeit zurückreicht. Die berühmte Linde bei Neuenstadt am Kocher in Württemberg ist annähernd 700 Jahre alt, eine Litauer Linde von 25,7 m Umfang hatte 815 Jahresringe, und ein *Taxus* in Braburn (Kent) wurde bei 18 m Umfang auf 2880 Jahre geschätzt. Ein *Sequoia*-Stamm im Berliner Museum hatte bei 1360 Jahresringen einen Durchmesser von 4,7 m, und man kann danach das Alter jener Stämme ermesen, die es laut vorliegenden Angaben auf 16 m Durchmesser gebracht haben. Berühmt durch ihr Alter sind ferner eine *Adansonia* auf den Capverden mit einem Stammdurchmesser von 8–9 m und eine Wassereypresse (*Taxodium mexicanum*) auf dem Friedhofe von S. Maria Tule bei Oaxaca in Mexiko.

Sehr alt muß auch der berühmte Drachenbaum auf Orotava gewesen sein, der 1868 durch einen Sturm umgestürzt und dann durch einen Brand zerstört wurde. Aber auch Kryptogamen erreichen oft ein hohes Alter; die an der Spitze fortwachsenden Moose der verkalkten *Gymnostomum*rasen und die Stengel der metertief in das Torfmoor hinabreichenden *Sphagnaceen* zählen ihr Dasein sicher auch nach vielen Jahrhunderten⁽⁷⁴⁾.

Wenn man von dem Alter jener Pflanzenriesen spricht, muß man aber bedenken, daß keineswegs alle Zellen dieser Gewächse so lange lebendig bleiben, sondern daß immer neu entstehende Organe und Gewebe das Leben des ganzen Organismus fortsetzen. Alles, was wir an einer tausendjährigen Eiche lebendig sehen, ist tatsächlich nur wenige Jahre alt; es sind junge Blätter, junge Triebe, junge Rindenteile. Die wirklich alten Teile sind längst abgestorben und entweder teils abgestoßen, wie die erste Rinde und Borke, teils tief im Innern versteckt, wie Mark und Kernholz. Nur die embryonalen Zellen der Vegetationspunkte sind lebendig geblieben und in stetem Wachstum und steter Vermehrung begriffen, so lange der Baum existiert. Die aus den Vegetationspunkten hervorgegangenen und zu bestimmten Lebensverrichtungen sich ausbildenden somatischen Zellen des Dauergewebes gehen aber alle nach mehr oder minder langer Ausübung ihrer Funktionen zugrunde.

Die Zellen der Wurzelhaare haben oft nur eine Lebensdauer von wenigen Tagen, auch Drüsenzellen und Trichome sind oft sehr kurzlebig. Holz- und Bastfasern wie Sklerenchymzellen verlieren schon nach kurzer Zeit ihr lebendiges Plasma und erfüllen ihre eigentlichen Aufgaben in abgestorbenem Zustande. Auch ganze Organe langlebiger Pflanzen führen teilweise ein recht kurzes Leben, wie zumal die Kelch-, Blüten- und Staubblätter. Die Blätter unserer Laubbölzer leben nur wenige Sommermonate, dann werden sie abgeworfen. Die Blätter wintergrüner Pflanzen bleiben dagegen zwei oder mehrere Jahre lebendig, werden dann aber auch abgeworfen, was übrigens auch mit kleinen oder größeren Zweigen, besonders von Koniferen, geschehen kann. — Mit am längsten erhalten sich von Dauergewebszellen die der Markstrahlen lebendig; bei manchen Bäumen, z. B. bei der Buche, hat man über 100 Jahre alte lebende Markstrahlzellen gefunden, während freilich die Hauptmasse derselben schon mit dem fünfzigsten Jahre abstirbt.

V.

Die Bewegungserscheinungen.

Im lebendigen Organismus finden durch den Stoffwechsel jederzeit Bewegungen und Verschiebungen von Substanz statt. Diese Bewegungen entziehen sich jedoch, da die bewegten Stoffe meist in molekularer Verteilung wandern, unseren Blicken. Daß sie aber stattfinden, geht mit Sicherheit aus den nachweisbaren örtlichen Stoffanhäufungen und -Verminderungen hervor.

Auch eine andere Art unsichtbarer Bewegung spielt bei den Organismen eine hervorragende Rolle; das sind die Wärmeschwingungen und die ihnen verwandten, von Licht, Elektrizität usw. hervorgerufenen Schwingungszustände, von denen die Lebensvorgänge in hohem Grade abhängig sind.

Aber abgesehen von diesen Bewegungen, die sich im Innern auch eines anscheinend ruhenden Körpers abspielen, treten bei Pflanzen auch äußerlich auffallende, zwar meist langsam verlaufende, in einzelnen Fällen aber auch sehr rasche Ortsveränderungen auf. Diese werden entweder von ganzen Pflanzen oder von einzelnen Organen ausgeführt. — Auf passive Bewegungen, die durch äußere mechanische Einwirkungen, wie Wasser- und Windströmungen hervorgerufen werden, und die für das Pflanzenleben immerhin eine gewisse Bedeutung haben, soll hier nicht eingegangen werden; nur die von der Pflanze ausgeführten aktiven Bewegungen seien ins Auge gefaßt.

Das Protoplasma selbst ist zu verschiedenen Bewegungsformen befähigt, sowohl in nacktem Zustand (ohne Zellmembran) als auch eingeschlossen in einer Membran. Nackte Plasmakörper zeigen fast stets Bewegungen, aber auch behäutete Zellen besitzen das Vermögen der freien Ortsveränderung oft in hohem Grade. Vielzellige höhere und niedrigere Pflanzen befestigen sich jedoch meist am Orte ihrer Keimung durch Wurzeln und andere Haftorgane und verzichten damit ein für allemal auf einen Ortswechsel, soweit er nicht durch Bewegungen beim Wachstum ermöglicht ist. Eine solche Ortsveränderung durch Zuwachs kommt aber in besonders auffälliger Weise bei denjenigen Gewächsen zustande, deren Rhizome oder Stengel mit der Gipfelknospe in einer Richtung weiter wachsen und deren ältere Teile dabei hinten absterben. Verlängert sich ein Rhizom mit jedem Jahr um ein Stück von durchschnittlich 5 cm, dann wird die Gipfelknospe im Laufe von 20 Jahren um einen Meter von ihrem früheren Standort fortgerückt sein. So können die Keimlinge von *Cuscuta* auf der Suche nach Nährpflanzen eine kurze Strecke über den Boden hinkriechen, und ähnlich, wenn auch langsamer, durchwandert eine wachsende *Caulerpa* (Fig. 295) im Laufe der Jahre ihr Wohngebiet. Außer dieser Bewegung durch Zuwachs besitzen festsitzende Pflanzen aber sehr allgemein noch das Vermögen, die Lage und Richtung ihrer Organe durch Krümmungen und Drehungen zu verändern. Durch solche Krümmungen werden ihre Teile in Stellungen gebracht, die für ihre Funktion notwendig oder vorteilhaft sind; so werden die Stengel aufwärts, die Wurzeln abwärts, die Blätter mit der Oberseite nach dem Lichte hin gerichtet; Schlingpflanzen und Ranken umfassen die tragenden Stützen, und die Stengel junger Keimpflanzen werden rückwärts so umgebogen, daß sie ohne Verletzung der Endknospe das feste Erdreich durchbrechen können.

Bewegungen freier Protoplasten und Einzelzellen.

Die amöboide Bewegung freier Protoplasten ist eine kriechende Bewegung, bei der der nackte Plasmakörper der Amöben und Plasmodien einzelne Fortsätze nach einer oder mehreren Seiten austreibt; diesen folgt entweder alsbald der ganze Plasmaleib in fließender Bewegung nach, oder sie werden wieder eingezogen (Fig. 219). Die Bewegung erinnert äußerlich an das Fließen eines zähen Flüssigkeitstropfens auf nicht benetzter Unterlage. Die Arbeit der Bewegung wird vornehmlich von Oberflächenspannungen geleistet, die das reizbare Plasma lokal verändern kann. (Durch lokale Änderung der Oberflächenspannungen können auch an Tropfen lebloser Substanzen [Öltropfen in Seifenlösung; Olseifenschaum in Wasser; Quecksilbertropfen in 20% Salpetersäure, in Wechselwirkung mit Kalibichromatkrystallen] ähnliche amöboide Bewegungen auftreten.)

Die Cilienbewegung ist eine Schwimmbewegung, bei der eigenartige Bewegungsorgane in Gestalt äußerst feiner, oft bei starker Vergrößerung kaum wahrnehmbarer Fädchen in



Fig. 219. Bewegungsform der Amöben. Die Pfeile deuten Richtung und Stärke der Bewegung an, die Kreuzchen die ruhenden Stellen. Augenblicklich erfolgt die Hauptbewegung von *H* nach *V*. Im nächsten Augenblick kann sich der Hauptstrom nach *R* oder *L* wenden und dadurch die Bewegungsrichtung der Amöbe ändern.

Tätigkeit treten. Diese, aus dem Plasma entspringenden „Geißeln“ oder „Cilien“ sind zu 1, 2, 4 oder sehr zahlreich und in verschiedener Anordnung vorhanden (Fig. 97 und 98). Sie bewegen sich sehr energisch und treiben den Plasmaleib oft mit ansehnlicher Geschwindigkeit durch das Wasser fort, meist derart, daß sie ihn zugleich in drehender Bewegung erhalten. Die winzigen Schwärmer von *Fuligo varians* legen dabei in 1 Sekunde 1 Millimeter (das 60fache der eigenen Länge) zurück, die von *Ulva* noch 0,15 mm; andere sind träger. Einer der schnellsten Bazillen, der *Cholera-Vibrio*, gebraucht 22 Sekunden für die Millimeterstrecke. — Die Bewegung der Cilien wird dabei so geregelt, daß sie den Plasmaleib in bestimmter Richtung fortführen.

Schwerkraft und Licht, gewisse in Lösung befindliche Stoffe, mechanische Hindernisse und Berührungen vermögen die Bewegungsrichtung frei schwimmender Plasmakörper und Zellen maßgebend zu beeinflussen. Schwärmsporen von Algen werden hauptsächlich durch das Licht beherrscht. Während sie im Dunkeln nach allen Seiten hin das Wasser durchheilen, bringt einseitiges Licht sofort eine bestimmte Richtung in ihre Bewegungen. Schnurgerade eilen sie demselben entgegen oder sie wenden sich ebenso bestimmt von der Lichtquelle ab. Das Abwenden geschieht entweder bei zu starker Beleuchtung oder in einem gewissen Altersstadium, oder aus noch unbekannten Umstimmungen ihrer Reizbarkeit. Das Vorteilhafte dieser heliotaktischen (phototaktischen) Bewegungen leuchtet ein, wenn man an die Aufgabe der Schwärmsporen im Leben der Algen denkt. Um den jungen festsitzenden Algen, zu denen sie sich entwickeln, die Ernährung zu sichern, müssen sie zunächst das Licht aufsuchen. Ist aber ein Ort mit geeignetem, d. h. nicht zu starkem und nicht zu schwachem Lichte erreicht, dann muß sich der Schwärmer mit seinem Vorderende festsetzen und zu diesem Zwecke sich vom Lichte ab und einem dunklen Gegenstande zuwenden. Andererseits kommen die Schwärmer im völlig dunklen Raum überhaupt nicht zur Ruhe, sondern schwärmen bis zu völliger Erschöpfung weiter; so ist es ausgeschlossen, daß sie an lichtlosen Orten sich festsetzen, wo die aus ihnen entstehenden Pflanzen nicht assimilieren könnten.

Schwärmer wasserbewohnender Pilze und Spermatozoen werden nach PFEFFERS Untersuchungen vornehmlich durch die ungleiche Verteilung bestimmter gelöster Stoffe in ihrer Bewegungsrichtung beeinflusst (Topotaxis). Die Ansammlung von Bakterien beruht nach ROTHERTS Erfahrungen aber nicht auf dem Einschlagen einer bestimmten Bewegungsrichtung zur Reizquelle hin, sondern auf dem Unvermögen die zufällig erreichte optimale Konzentration wieder verlassen zu können, da der Abfall dieser Konzentration eine Hemmung ihrer Bewegung und Rückkehr bedingt (Phobotaxis). Durch die Bewegung gewisser Bakterien geben sich u. a. schon die geringsten Spuren freien Sauerstoffs, die auf keinem anderen Wege festzustellen wären, zu erkennen, worauf ENGELMANN'S Bakterienmethode zum Assimilationsnachweis beruht — Je nach augenblicklichen Bedürfnissen und ihrer Reizstimmung bewegen sich die kleinen Organismen nach dem Orte höherer Konzentration hin oder wenden sich von demselben ab; sie besitzen nicht nur eine Empfindung für die Qualität, sondern auch für die Quantität der gelösten Stoffe und ihre osmotische Leistung (Osmotaxis) (75).

Die Samenfäden der Farne werden, wie PFEFFER feststellte, in den Hals der Archegonien durch Äpfelsäure bzw. äpfelsaure Salze gelockt; die der Laubmoose mittels Rohrzuckerlösung, die der Marchantien durch Proteinstoffe. Es sind oft äußerst geringe Substanzmengen, die eine kräftige Reizbewegung auslösen; so genügt schon eine 0,001prozentige Lösung von Äpfelsäure zur Anlockung der in reinem Wasser ziellos umherschwärmenden Farnspermatozoiden. — Auch die Bewegung der Amöben und Plasmodien wird von äußeren Reizen beeinflusst. Diese nackten Protoplasten (Plasmodien, Amöben) leben nicht nur im Wasser, sondern auch auf feuchten Substraten, und man hat bei ihnen beobachtet, daß sie die Befähigung haben, feuchtere Stellen aufzusuchen oder sie zu fliehen (vor der Sporenbildung). Auch von der Strömungsrichtung des Wassers werden sie bei ihren Bewegungen beeinflusst (Rheotaxis). Als Thigmotaxis oder Stereotaxis hat man die seltenere Erscheinung bezeichnet, daß schwärmende Zellen durch mechanische Berührung gereizt und dadurch bestimmt werden, in steter Berührung mit dem umschwärmten Gegenstande zu bleiben. Diese Eigenschaft

ist z. B. an Samenfäden von Fucaceen und an *Chromatium Weissii*, einem Schwefelbacterium, beobachtet worden. In gewissem Zusammenhange damit steht, daß Algen-schwärmer, auf harter, rauher Unterlage keimend, kräftigere Haftorgane bilden als auf glatter und weicher. — Wenn behäutete Zellen (z. B. die des *Haematococcus pluvialis*) mittels Cilien frei schwimmen, so entspringen diese dem Protoplasma und durchsetzen die Membran.

Die Diatomeen zeigen andere Formen der Bewegung. Die mit Raphe versehenen, kriechenden Formen gleiten gewöhnlich in der Richtung ihrer Längsachse hin und her und ändern ihre Bewegungsrichtung durch Schwenkungen und Oszillationen. Aus der Art, wie sie kleine Körnchen ihrer Umgebung in Bewegung setzen, hat man schon früher auf unsichtbare, nach außen tretende „Pseudopodien“ geschlossen. Es gelang aber erst in der neueren Zeit derartige plasmatische Bewegungsorgane, die durch Öffnungen der harten Kieselschale austreten, sichtbar zu machen. Nach O. MÜLLER wird die Bewegung durch einen, die Raphe durchsetzenden Plasmastrom ausgeführt, der sich unter Umständen mit einer Schleim- oder Gallerthülle umgeben kann. Bei dem sehr verschiedenen Bau der Membranen wird die Bewegungsmechanik bei verschiedenen Arten wohl entsprechende Verschiedenheiten aufweisen. — Die Zellen der Desmidiaceen befestigen sich durch ausgeschiedene Schleimgallerte auf der Unterlage und führen mit Hilfe lokaler Schwankungen in der Gallertabscheidung ihre eigenartigen Bewegungen aus. Die fortgleitenden Bewegungen der fadenförmigen *Oscillarien* und *Spirulinen* erfolgen nach CORRENS in einer Gallertscheide, sind aber bezüglich ihrer Mechanik noch so wenig aufgeklärt wie die langsamen Bewegungen der *Spirogyren*.

Plasmabewegung in behäuteten Zellen.

Führen die mitgetheilten Bewegungen zu einer Ortsveränderung der ganzen Zelle, so findet man das eingeschlossene Plasma in seiner Weise auch wieder zu Bewegungen innerhalb des Zellraums befähigt. Besonders ausgiebig sind derartige Binnenbewegungen des Plasmas in den nicht cellulären Siphoneen und in ebensolchen Pilzhypen, in den langgestreckten Internodialzellen der Characeen, in den Haargebilden mancher Pflanzen und den Blattzellen einiger Wassergewächse.

Bei den Plasmabewegungen innerhalb der Zellräume sind verschiedene Formen zu unterscheiden: Die Zirkulationsbewegungen, die Rotationsbewegungen und die Orientierungsbewegungen.

Bei der Zirkulationsbewegung strömen einzelne Plasmapartien in verschiedener Richtung als zarte, von der Zellwand bis zum Kern verlaufende Plasmastränge oft dicht nebeneinander her. (Vgl. S. 50 und Fig. 60.)

Bei der Rotationsbewegung ist das ausschließlich wandständige Plasma in gleichsinnigem Umlauf begriffen, wobei der Kern, oft auch die Chlorophyllkörper, mitgeschleppt werden. (Vgl. S. 50.)

Die treibende Kraft dieser Bewegungen, die auch dann noch andauern können, wenn man das Plasma durch Plasmolyse (S. 152) zum Rückzug von der Wand veranlaßt hat, ist nicht bekannt. Man weiß nur, daß ihr Bestehen und ihre Lebhaftigkeit von Faktoren abhängt, die die Lebensvorgänge im allgemeinen unterhalten und fördern, vor allem also von günstiger Temperatur und bei den Aërobionten auch von der Gegenwart freien Sauerstoffs; wenn *Nitella* auch bei Ausschluß des Sauerstoffs aus ihrer Umgebung die Plasmabewegung wochenlang zu unterhalten vermag, so ist dies auf die Befähigung der Characeen zu längerem fakultativ anaërobem Gedeihen zurückzuführen. Obligat anaërobe Bakterien verlieren geradezu ihre Beweglichkeit bei Sauerstoffzutritt. — Über die Verbreitung der Plasmabewegungen, die von CORTI 1772 entdeckt und von TREVIRANUS 1807 wieder aufgefunden wurden, hatte man sich durch das Studium von Schnitten insofern täuschen lassen, als bei Verwundungen und anderen abnormen Verhältnissen Plasmaströmungen auch in Zellen auftreten, wo sie im normalen Zustand nicht beobachtet werden. Das Bestehen der Plasmaströmungen — einerseits ein Ausdruck kräftiger Lebenstätigkeit — kann also auch ein Symptom krankhafter oder doch gereizter Zustände sein⁽⁷⁶⁾.

Die Orientierungsbewegungen des Plasmas verlaufen meist so langsam, daß sie nicht unmittelbar, sondern nur aus ihren Leistungen erkannt werden können. Sie werden durch den Wechsel äußerer Einwirkungen (besonders der Beleuchtung) hervorgerufen und bewirken eine bestimmte Lagerung plasmatischer Organe, wie beispielsweise die Orientierung der Chlorophyllkörper gegen das Licht. Derartige Bewegungen sind bei Algen, bei der untergetauchten Wasserlinse, bei Farnprothallien und Moosen, aber auch bei höheren Pflanzen zu beobachten.

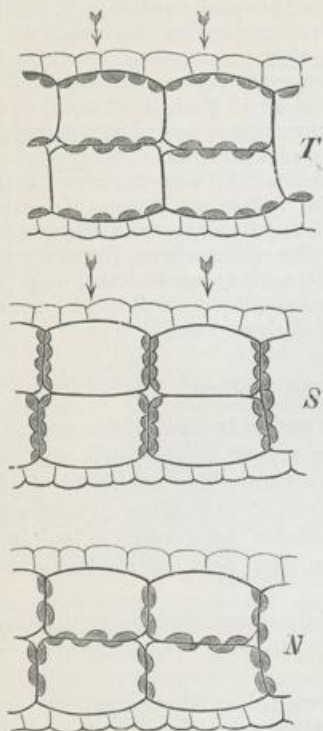


Fig. 220. Wechselnde Stellung der Chlorophyllkörper in den Zellen der untergetauchten Wasserlinse (*Lemna trisuleca*) bei verschiedener Beleuchtung. *T* In diffusum Tageslicht. *S* In direktem Sonnenlicht. *N* Des Nachts. Die Pfeile geben die Richtung des einfallenden Lichtes an. (Nach STAHL.)

Änderungen in der Anordnung der Chlorophyllkörper erscheint die Farbe grüner Organe in wechselnder Abtönung. In starker Besonnung sehen sie meist heller, in zerstreutem Licht dunkler grün aus. Dadurch, daß sich der Schatten eines Thermometers auf einem besonnenen Blatte dunkelgrün abzeichnete, wurde SACHS auf diese Chlorophyllkörperbewegungen aufmerksam. — Verwundungen, aber auch einseitige Zellwandverdickungen rufen ebenfalls Orientierungsbewegungen hervor, indem sie es veranlassen, daß sich Kerne und Protoplasma einseitig ansammeln.

Eine eigenartige Bewegung des Protoplasmas, die man als flutende bezeichnen könnte, kommt nach ARTHUR in unseptierten Pilzmycelien vor.

In den Zellfäden der Alge *Mesocarpus* findet sich ein einziger platter, in der Längsachse der Zelle ausgespannter Chlorophyllkörper. Diese Chlorophyllplatte wird je nach der Richtung und Stärke des den Faden quer treffenden Lichtes um ihre Längsachse gedreht. Sie wird nach STAHL'S Beobachtungen bei gemäßigtem Lichte quer gegen die Lichtquelle gestellt, so daß sie voll beleuchtet ist (Flächenstellung). Bei der Beleuchtung durch direktes Sonnenlicht wird die Platte jedoch so gedreht, daß sie der Lichtquelle die schmale Kante zukehrt (Profilstellung). Was hier durch Drehungen des einen Chlorophyllkörpers bewirkt wird, nämlich der volle Genuß gemäßigten Lichtes und der Schutz vor zu intensiver Lichtwirkung, das wird in Zellen mit zahlreichen Chlorophyllkörperchen durch ihre Verschiebung an verschieden orientierte Wände erreicht. In gemäßigtem Lichte werden die Chlorophyllkörper an denjenigen Wänden verteilt, die quer die Richtung der Lichtstrahlen schneiden (Fig. 220 *T*); sie gleiten aber alsbald an die den Lichtstrahlen parallel laufenden Seitenwände und werden der Lichtwirkung damit möglichst entzogen, wenn diese anfängt zu stark zu werden (Fig. 220 *S*). Im Finstern oder bei sehr schwachem Licht kann eine dritte, aus der Fig. 220 *N* ersichtliche Art der Gruppierung eintreten, deren Bedeutung noch unbekannt ist. — Ähnliche Stellungsänderungen können durch im Wasser gelöste Stoffe bewirkt werden.

Die Chlorophyllkörper selbst erfahren bei Beleuchtungswechsel Formveränderungen; in gemäßigtem Lichte sind sie abgeflacht, in starkem Lichte kleiner und dicker.

Eine besondere Art des Lichtschutzes, die bei vielen Pflanzen beobachtet ist, tritt besonders ausgeprägt bei den Siphonaceen und Diatomeen auf; hier ballen sich die Chlorophyllkörper in zu intensivem Licht klumpenweise zusammen. — Durch die Ände-

Hier strömt, den Fluten eines Stomes vergleichbar, die ganze Plasmamasse einzelner Hyphen samt Vakuolen, nur mit Ausnahme der ruhenden Hautschicht, zeitweise nach den Enden der Hyphen hin, um nach längerem oder kürzerem Stillstande wieder zurückzudrängen (vgl. Fig. 221). TERNETZ beobachtete solche Bewegung auch in Mycelien von *Ascophanus carneus*, wo sich der Plasmastrom sogar durch die Öffnungen der zahlreichen perforierten Querwände durchzwingt, und stellte fest, daß die Stromrichtung durch lokale Wasserzufuhr bzw. lokalen Wasserverlust bedingt wird⁽⁷⁷⁾.



Fig. 221. Flutendes Plasma in den Hyphen von *Rhizopus nigricans*. (Nach J. C. ARTHUR.)

Krümmungsbewegungen.

Die Organe festsitzender Pflanzen, sowohl einzelliger wie mehrzelliger, führen ihre Bewegungen vermittels Krümmungen aus. Ein völlig geradlinig gewachsenes Organ besitzt gleichlange Längskanten; bei einem gekrümmten Organ dagegen haben diese Kanten ungleiche Länge, indem an der gekrümmten Strecke die konvexe Außenseite notwendig länger ist als die konkave Innenseite. Wenn daher an einem geraden Organ die gegenüberliegenden Flanken nachträglich ungleich lang werden, so muß das Organ sich krümmen und zwar nach der kürzeren Flanke hin (vgl. Fig. 175). Die ungleiche Länge der gegenüberliegenden (antagonistischen) Flanken kann aber die Folge verschiedener Vorgänge sein. Bei gleichbleibender Länge einer Seite kann sie sowohl durch Verkürzung als durch Verlängerung der anderen entstehen, sie kann aber auch durch ungleiche Verkürzung oder ungleiche Verlängerung beider Seiten und schließlich durch Verlängerung der einen und Verkürzung der anderen zustande kommen. Alle diese Vorgänge müssen zu ungleicher Länge der antagonistischen Flanken und demnach zu Krümmungen führen.

Am häufigsten treten derartige Änderungen infolge ungleichen Wachstums auf. Seltener sind es ungleiche Schwankungen in der Turgor-Dehnung, die das Längenverhältnis ändern. Eine dritte Veranlassung zu Krümmungen bildet die ungleiche Quellung der Zellwände selbst und die daher rührende ungleiche Volumveränderung auf gegenüberliegenden Organseiten; eine vierte die Verkürzung gewisser Zellkomplexe, wobei mit schwindendem Füllwasser das Gewebe durch die Kohäsion des Wassers in bestimmter Richtung kontrahiert wird.

Wird die Richtung der Krümmung von dem Orte der Reizursache bestimmt, so spricht man von Tropismus, zeigt sie keine Beziehung dazu, sondern erfolgt sie nach Maßgabe innerer Veranlagung, dann spricht man von Nastie.

I. Quellungs- und Kohäsionsmechanismen.

Da die Membranen lebentätiger Zellen mit Wasser bis zur Sättigung imbibierte sind, so wird man nach Quellungsbewegungen nur bei ausgetrockneten oder aber austrocknenden, meist also bei abgestorbenen Geweben zu suchen haben.

Die Bewegungen infolge ungleichmäßiger Quellung sind also rein physikalische Erscheinungen, die von Lebensvorgängen nur insoweit abhängen,

als die Ausbildung des verschiedenen Imbibitions- und Quellungsvermögens der Membranen eine eigenartige Leistung des membranbildenden Plasmas ist, die sich häufig auch in der sichtbaren anatomischen Struktur, in der Zellenanordnung, im Schichtenverlauf, in Streifung und Tüpfelstellung sowie im optischen Verhalten kundgibt.

Mit der Wasseraufnahme bei der Imbibition ist stets eine Volumveränderung verbunden, das Imbibitionswasser füllt nicht nur vorhandene Lücken wie in einem porösen Körper aus, sondern treibt auch die Körpersubstanz auseinander und vergrößert das Volumen. Das Verdunsten des Imbibitionswassers führt umgekehrt zur Schrumpfung. Mit jeder Feuchtigkeitsänderung,

sowohl im positiven wie im negativen Sinne, werden daher Organe mit verschiedenen stark oder verschieden rasch quellenden Seiten entsprechende Krümmungen ausführen. Derartige hygroskopische Bewegungen sind bei vielen Pflanzen dem Öffnen der Früchte, sowie dem Ausstreuen, auch dem Eingraben der Samen dienstbar gemacht. Aber auch ohne solche Aufgaben treten sie, wie z. B. an abgestorbenen Koniferenzweigen, in die Erscheinung.

Das Aufspringen und Aufreißen reifer Samenbehälter oder besonderer Öffnungen an denselben (Papaver, Lychnis, Antirrhinum u. a.) ist die Folge ungleicher Kontraktionen beim Austrocknen. Hierbei werden oft Spannungen erzeugt, die bei plötzlicher Überwindung des Hindernisses die Samen weit fort schleudern (Tricoccae, Geranium u. a.). Einzelne Früchtchen führen beim Wechsel ihres Wassergehaltes nicht nur Krümmungen, sondern auch Torsionen aus, wie besonders die Teilfrüchtchen von *Erodium gruinum* (Fig. 222), die Früchtchen von *Stipa pennata* und von *Avena sterilis*. Ihre Bewegungen führen in Verbindung mit rückwärts gerichteten Borsten dazu, den Samen in die Erde zu vergraben.

Wechselnde Feuchtigkeit wirkt auf die Stellung der als Pappushaare bezeichneten Kelchborsten der Cynareen ein, die bei trockenem Wetter fallschirmartig ausgebreitet, bei nassem nach oben zusammengeschlagen sind. Eine wichtige Rolle fällt den Quellungskrümmungen auch bei der Entleerung der Mooskapseln zu; an der Mooskapsel sind es die Zähne des Peristoms,

die die Urnenöffnung hygroskopisch verschließen oder öffnen. Bei den Equisetensporen führt die bandförmig abgelöste Außenwand der Sporen (das Perinium) sehr lebhaft hygroskopische Bewegungen aus, die die Aussat bewirken, aber auch immer eine Anzahl von Sporen zu gemeinsamer Keimung der eingeschlechtlichen Prothallien zusammenhalten (Fig. 420 E).

Um die Quellungsbewegungen hervorzurufen, ist eine direkte Benetzung nicht notwendig; die Membranen kondensieren mit wechselndem Feuchtigkeitsgehalt der Luft wechselnde Mengen Wassers, sie sind hygroskopisch und man hat deshalb ihre Bewegungen auch als hygroskopische bezeichnet und sie zur Messung der Luftfeuchtigkeit in Hygrometern und „Wetterhäuschen“ benutzt.

Den Quellungsmechanismen sind von STEINBRINCK und KAMERLING die Kohäsionsmechanismen gegenübergestellt worden, die früher fälschlich

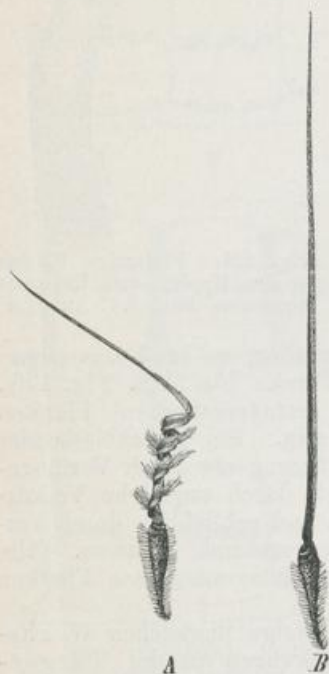


Fig. 222. Teilfrüchtchen von *Erodium gruinum*. A In trockenem Zustande, aufgerollt. B In feuchtem Zustande, gerade gestreckt.

zu ersteren gerechnet wurden, sich aber von diesen durchaus unterscheiden dadurch, daß die Zellwände während der Ausführung der Bewegung mit Wasser völlig imbibiert bleiben können. Was hier bei eintretendem Wasserverlust sich verkleinert, ist das Zelllumen selbst. Die Kohäsion des Füllwassers, das auf einen immer kleineren Raum sich zusammenzieht, nähert unter Einstülpung dünner Membranen bestimmt orientierte feste Zellwände einander blasebalgartig und verursacht dadurch sehr energische einseitige Verkürzungen des Kohäsionsgewebes, die zur Deformation oder zur Zerreißung geschlossener Gewebekörper führen. Solche Kohäsionsmechanismen werden in der Wandung der Staubbeutel und der Sporangien höherer Kryptogamen ausgebildet und bewirken deren Öffnen. Aber auch die Lebermoos- und Schleimpilz-Elateren, die durch ihre Bewegungen das Lockern und Ausstreuen der Sporen besorgen, sind, wie der Pappusschirm der meisten und der Hüllkelch einiger Kompositen, derartige Kohäsionsmechanismen⁽⁷⁸⁾.

Quellungs- und Kohäsionsmechanismen wirken in anderen Fällen in mannigfachen Abstufungen gemeinschaftlich auf das schließliche Ergebnis hin.

II. Wachstumskrümmungen.

Die Krümmungsbewegungen der Pflanzen kommen vornehmlich durch ungleichseitiges Wachstum zustande. Dieses ungleiche Wachstum erfolgt teils auf innere uns unbekannte Impulse, teils auf äußere Einwirkungen hin. Im ersten Falle spricht man von autonomen bzw. spontanen Bewegungen oder „Nutationen“, im zweiten Falle nennt man die Bewegungen paratonische (bzw. aitonome) oder Reizbewegungen.

Autonome Wachstumskrümmungen (Nutationen) treten am deutlichsten bei stark wachsenden Organen auf. Genaue Beobachtungen haben ergeben, daß alle wachsenden Pflanzenteile Nutationen ausführen, so daß ihre Spitze nicht geradlinig fortwächst, sondern meist unregelmäßige elliptische Kurven beschreibt; diese von DARWIN als Zirkumnutationen bezeichneten Bewegungen sind freilich oft so klein, daß sie der Beobachtung mit freiem Auge völlig entgehen. Bei einzelnen Pflanzenorganen treten aber auch recht auffallende Nutationsbewegungen ein.

So ist die Entfaltung der meisten Laub- und Blütenknospen eine Nutationsbewegung, die durch stärkeres Wachstum der Innenseite der jugendlichen Blätter erfolgt. Besonders auffällig tritt das bei den vorerst eingerollten Blättern der Farne und mancher Cycadeen hervor. Wie die genannten Blätter, so vollführen auch seitenständige Achsen ihre Nutationen bei der Entfaltung, ja bei manchen bleibt zeitlebens eine Neigung bestehen, entweder auf der Oberseite stärker zu wachsen (Epinastie) oder aber auf der Unterseite (Hyponastie). Epinastische Krümmungen werden oft durch Verunreinigung der Luft mit giftigen Gasen (Leuchtgas) außerordentlich verstärkt, können auch durch das Eigengewicht der Organe ausgelöst werden („Lastkrümmung“ WIESNERS). Der Keimstengel zahlreicher Pflanzen nimmt bei seinem Austritt aus dem Samen häufig eine scharfe Krümmung an, die ihm beim Durchbrechen des Bodens zustatten kommt, und eine ähnliche, mit dem Zuwachs der Triebe nach vorn weiterrückende Nutationskrümmung zeigen u. a. die Sprosse des wilden Weines (Ampelopsis). Die so entstehenden Haken sind Kletterpflanzen beim Auffinden und Festhalten von Stützen förderlich. Besonders auffällig werden die Nutationsbewegungen, wenn das Wachstum nicht eine Seite bevorzugt, sondern abwechselnd verschiedene Seiten vor den anderen fördert. Sehr schön läßt sich das an Blütenschäften der Küchenzwiebel und an denen der in Gärten häufig kultivierten *Yucca filamentosa* beobachten. Diese zuletzt senkrecht gestellten Schäfte krümmen sich im halb erwachsenen Zustande oft derart, daß der Gipfel den Boden berührt. Solche Krümmungen sind aber nicht von langer Dauer, der Schaft streckt sich vielmehr wieder gerade, um bald darauf nach einer anderen Seite sich zu biegen. Dünne und langgestreckte Organe (wie z. B. Ranken) müssen auf ein

ungleiches Wachstum gegenüberliegender Seiten aus rein mechanischen Gründen ganz besonders rasch reagieren. — Rückt die im Wachstum geförderte Seite in bestimmter Richtung rings um den Stengel herum, so wird dieser eine gleichsinnige kreisende Bewegung mit seinem Gipfel ausführen (kreisende oder rotierende Nutation). Diese Bewegungsform tritt vornehmlich ausgeprägt bei Ranken und Sprossen von Kletterpflanzen auf und ermöglicht es ihnen, Stützen in ihrem Bereiche sicher aufzufinden. Dagegen ist die sog. rotierende Nutation der Schlingpflanzen keine autonome Bewegung und wird deshalb erst bei den paratonischen zu betrachten sein.

Paratonische (aitionome) Wachstumskrümmungen. Die paratonischen Bewegungen sind für das Leben der Pflanze von allergrößter Bedeutung, denn durch sie erreichen ihre Organe erst diejenige Stellung zu ihrer Umgebung, die ihnen ihre Funktion ermöglicht. Eine Pflanze, die ihre Wurzeln über der Erdoberfläche ausbreiten, ihre Blätter unter der Erde entfalten würde, könnte trotz der besten anatomischen Ausbildung aller Teile nicht fortbestehen. Die Samen liegen in der Erde aber nicht stets so, daß alle Teile nur geradeswegs fortzuwachsen brauchen, um in die rechte Lebenslage zu gelangen. Auch der Säemann achtet nicht darauf, daß das Wurzelende des Keims beim Säen nach unten, das Stammende nach oben zu liegen kommt, er weiß, daß trotzdem alle Wurzeln abwärts in die Erde wachsen, alle Stengelchen sich über sie erheben werden. Die Pflanze hat also in sich selbst die Fähigkeit sich der Außenwelt gegenüber in die vorteilhafteste Lage zu bringen, und das kann nur geschehen, indem die von außen wirkenden Kräfte und Stoffe das Wachstum so beeinflussen, daß sie der Pflanze dadurch eine bestimmte Wuchsrichtung aufnötigen.

Ein und dieselbe äußere Einwirkung veranlaßt bei verschiedenen Pflanzenteilen aber das Aufsuchen ganz verschiedener Stellungen. Unter dem Einfluß der Schwerkraft dringt die Hauptwurzel senkrecht in den Boden ein, die Seitenwurzeln aber mehr oder weniger schräg abwärts. Der Hauptstamm wächst senkrecht empor, er ist wie die Hauptwurzel „orthotrop“; die Seitenäste nehmen dagegen wie die Nebenwurzeln eine geneigte Lage ein, sie sind „plagiotrop“. Das Licht veranlaßt das Gipfelende von Sprossen, sich nach der Lichtquelle hinzustrecken, die Blätter dagegen werden veranlaßt, sich mit ihrer Oberseite quer gegen das Licht zu stellen. Diese verschiedenartige Stellungnahme der Organe zur Außenwelt hat SACHS als Anisotropie bezeichnet. Neben dem rein morphologischen Aufbau des Pflanzenkörpers bedingt diese Anisotropie ganz wesentlich seine Gestaltung und äußere Erscheinung, seinen sog. Habitus⁽⁷⁹⁾.

Daß anisotrope, aber sonst ganz ähnlich beschaffene Pflanzenteile gegen dieselbe Einwirkung sich so verschiedenartig verhalten, daß sogar ein und dasselbe Pflanzenorgan in verschiedenen Altersstadien nicht selten anders reagiert, daß weiterhin äußere Kräfte zu Wirkungen führen, die in gar keinem erkennbaren Zusammenhang mit ihren sonstigen physikalischen und chemischen Leistungen stehen — das alles läßt keinen Zweifel darüber, daß es sich hier nicht um eine physikalisch-mechanische Abhängigkeit von äußeren Kräften handelt. Es liegt hier vielmehr die Auslösung bestimmter Wachstumsvorgänge durch verschiedenartige äußere Anstöße vor, wie man sie in dieser Wirkungsweise allgemein als Reizwirkung bezeichnet (vgl. S. 4 und 146).

Damit äußere Einflüsse Reizwirkungen hervorbringen können, muß die Pflanze für den Reiz empfänglich sein, d. h. der Reiz muß eine bestimmte Veränderung in ihr hervorbringen, mit der wieder eine bestimmte Lebensäußerung irgendwie verknüpft ist. Über die Art der Verkettung zwischen Einwirkung von außen und Rückwirkung im Organismus weiß man noch nichts. Damit äußere Einwirkungen als Reize empfunden

werden können, müssen aber jedenfalls bestimmte reizempfindliche Einrichtungen bzw. Strukturen vorhanden sein. So erblicken z. B. HABERLANDT und NEMEC in den vom Gewicht beeinflussten Stärkekörnern und in ihrem Druck auf verschieden empfindliche Stellen der Hautschicht die Perzeptionsvorrichtung für die Richtung der Gravitation (Statolithenhypothese). — Die durch äußere Reize veranlaßten Wachstumsbewegungen sind zum größten Teil Tropismen, die, wie erwähnt, zu einer bestimmten Stellung der Organe gegenüber der Richtung der Einwirkung führen. Als äußere Reize kommen vornehmlich in Betracht: Licht, Schwerkraft, Wärme, stoffliche Einwirkungen (Sauerstoff, Nährstoffe, Wasser usw.), Stoß und Reibung.

Der Ort der größten Reizempfindlichkeit liegt in Pflanzen oder deren Organen oft mehr oder weniger entfernt von dem Orte der wahrnehmbaren Reizwirkung; es findet eine Fortleitung der Reizung statt. So können Richtungsreize von den an sich unbeweglichen Spitzen der Organe aufgenommen und von bewegungsfähigen Teilen, welche selbst nicht direkt vom Reiz betroffen werden, in Bewegung umgesetzt werden. Es wird z. B. bei Wurzeln der geotropische Reiz vornehmlich von der unbeweglichen Wurzelspitze, bei Graskeimlingen auch der Lichtreiz von der Spitze der Keimblattscheide, bei den Drosera-Tentakeln der stoffliche Reiz von den Drüsenköpfchen aufgenommen und von hier aus entfernten Teilen die Bewegung induziert. Wie MIEHE fand, besitzen die Vegetationspunkte, auch wenn sie nicht die allein maßgebenden Perzeptionszentren sind, immerhin einen vorherrschenden Einfluß auf die Krümmungsbewegung⁽⁸⁰⁾.

Die Befähigung, durch Wachstumskrümmungen eine bestimmte Richtung einzunehmen, wird je nach dem wirksamen Reiz als Heliotropismus, Geotropismus, Hydrotropismus usw. bezeichnet. Wenden sich die Pflanzenteile der Reizquelle zu, dann nennt man ihre Richtung positiv, wenden sie sich ab, dann spricht man von negativen Reizbewegungen usw. Als diatropisch werden Pflanzenteile bezeichnet, die sich mehr oder weniger quer zur Richtung der einwirkenden Kräfte stellen; als besonderen Fall dieser Diatropismen unterscheidet man noch die sehr häufige transversale Stellung: Diese ist senkrecht zur Richtung des einwirkenden Reizes orientiert. Es sind vorzugsweise dorsiventral gebaute Pflanzenorgane (S. 13), die sich diatropisch oder geradezu transversal einstellen.

A. Heliotropismus.

Das Licht spielt im Pflanzenleben eine hochbedeutsame Rolle. Es ist nicht nur für die Ernährung grüner Pflanzen eine Grundbedingung, es wirkt auch auf das Wachstum und auf den Gesundheitszustand der Pflanzen mächtig ein. Im Lichte ausgebildete Blätter und Blüten ertragen längeren Lichtmangel meist sehr schlecht, sie fallen ab; ausgewachsene grüne Pflanzenorgane sieht man im Finstern oft rasch vergilben und absterben: Anhaltende Dunkelheit wirkt wie Gift auf diese lichtgewohnten Teile. Gerade das Umgekehrte ist aber der Fall mit Pflanzen oder Organen, die sich normal im Finstern entwickeln; auf sie kann das Licht höchst nachteilig, ja zerstörend wirken, wie man das bei Pilzen und Bakterien (z. B. Typhusbazillen) beobachtet. Daher hat das Tageslicht eine große hygienische Bedeutung für Wohnräume. Bei der Zweckmäßigkeit, die allgemein die Organismen in ihrem Verhalten gegen diejenigen Einwirkungen zeigen, mit denen sie im natürlichen Verlauf ihrer Entwicklung in wirksame Berührung zu kommen pflegen, kann es aber nicht überraschen, daß die Pflanzen zum Teil das Licht aufsuchen, zum Teil es fliehen.

Zur Beobachtung heliotropischer Erscheinungen bieten im alltäglichen Leben die Blumentische unserer Wohnungen schon eine gute Gelegenheit. Die Stengel der hier aufgestellten Pflanzen wachsen nicht wie im Freien gerade aufrecht, sondern sind dem nächsten Fenster zugeneigt und wie Hilfe

suchend sind alle Blattstiele dem Lichte entgegengestreckt. Blattstiele und Stengel sind demnach positiv heliotropisch (lichtwendig). Im Gegensatz zu diesen Teilen findet man die Blattflächen senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen gestellt, um möglichst viel Licht aufzufangen; die Blattflächen sind diabeliotropisch, im engeren Sinne transversalheliotropisch (lichtauffangend). Befindet sich unter den Pflanzen etwa zufällig das früher so beliebte Chlorophytum mit hängenden Ausläufern, dann kann man an dessen vom Fenster abgewandten (lichtscheuen) Luftwurzeln den negativen Heliotropismus wahrnehmen (Fig. 223).

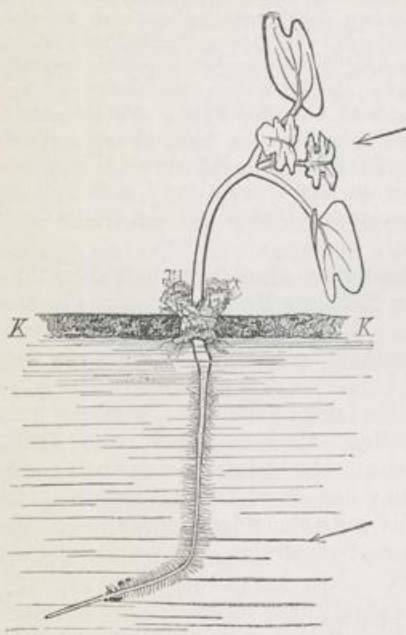


Fig. 223. Keimling des weißen Senfs in Wasserkultur, ursprünglich allseitig, dann einseitig beleuchtet. Stengel dem Lichte zugekehrt, die Wurzel abgewendet, die Blattflächen senkrecht im Lichte ausgebreitet. K K Korkplatte (Schwimmer).

Zur genaueren Beobachtung der heliotropischen Erscheinungen ist es notwendig, das zerstreute Tageslicht durch eine enger begrenzte Lichtquelle zu ersetzen. Da zeigt sich vor allem, daß die Richtung des einfallenden Lichtes maßgebend ist für die heliotropische Ruhelage. Jede Änderung der Strahlenrichtung hat auch eine Stellungsänderung der heliotropischen Organe zur Folge. Das Gipfelende mancher positiv heliotropischer Sprosse findet man in die Richtung der Strahlen völlig eingestellt.

Mit welcher Genauigkeit dies bei einzelnen Pflanzen geschieht, zeigt ein Versuch mit dem kleinen Pilz *Pilobolus crystallinus*. Die Sporangienträger dieses Pilzes kommen nach kurzer Zeit zahlreich aus feucht gehaltenem Pferde- und Kuhmist hervor; sie sind positiv heliotropisch und richten alle das schwarze Sporangium der Lichtquelle zu. Zur Zeit der Reife wird das Sporenköpfchen mit großer Gewalt geradeaus fortgeschleudert. Hat man nun das Licht nur durch ein kleines verglastes Rundfenster seitlich in die Versuchskammer einfallen lassen, so findet man die klebrigen Sporangien alle dicht um das Zentrum der kleinen Lichtscheibe angeschossen, ein Zeichen, daß die Sporangienträger genau dorthin gerichtet waren (Fig. 224) ⁽⁸¹⁾.

Die positiv heliotropischen Krümmungen kommen dadurch zustande, daß die dem Lichte zugewandte Seite langsamer, die vom Lichte abgewandte Seite dagegen stärker wächst als bei allseitiger Beleuchtung. Das läßt sich nachweisen durch Tuschestriche, die man im Abstand von etwa 1 bis 2 mm auf die entgegengesetzten Flanken, vor der Krümmung, aufträgt. Nach der Krümmung findet man die Striche auf der Schattenseite weit auseinandergerückt, auf der Lichtseite hat sich ihre Entfernung dagegen kaum geändert. Verglichen mit der Verlängerung bei normalem geradlinigem Wachstum sind die Marken der Lichtseite näher zusammen geblieben, die der Schattenseite aber haben sich weiter auseinander geschoben; d. h. das Wachstum wird bei einer positiv heliotropischen Krümmung auf der Lichtseite gehemmt, auf der Schattenseite gefördert. Durch das Auftragen von Tuschemarken läßt sich aber auch feststellen,

daß die Krümmung nur auf derjenigen Strecke aufzutreten pflegt, die während der Biegung noch im Wachsen begriffen ist, und daß der Ort der schärfsten Krümmung im allgemeinen zugleich derjenige des lebhaftesten Wachstums ist.

Man hat früher versucht, das geförderte Wachstum der Schattenseite durch beginnendes Vergeilen, das gehemmte der Lichtseite durch die verzögernde Wirkung zu erklären, die das Licht auch auf das geradlinige Wachstum der Stengel ausübt (S. 217). Andere heliotropische Erscheinungen schließen diese Erklärung des Heliotropismus aber entschieden aus. Glashelle Pilzfäden führen nämlich positive Krümmungen aus, ohne daß bei diesen Gebilden von einer verdunkelten Seite die Rede sein kann, im Gegenteil ist die der Lichtquelle abgewandte Seite der Pilzfäden durch die Strahlenbrechung außergewöhnlich hell beleuchtet. Ganz besonders zeigen aber die negativ heliotropischen Krümmungen, daß es sich beim Heliotropismus um etwas ganz anderes handelt als um einseitiges Vergeilen, denn hier ist es ja gerade die vom Licht unmittelbar beschienene Seite, die stärker wächst, obgleich das Licht das geradlinige Wachstum auch dieser negativ heliotropischen Organe verlangsamt (Wurzeln, Rhizomorphen).

Es ergibt sich daraus, daß allein die Richtung des die Organe treffenden stärksten Lichts maßgebend ist für die Ruhelage der heliotropischen Bewegungen. Das Licht wirkt dann als ein Bewegungsreiz, wenn es die Organe in anderer Richtung durchstrahlt als es deren heliotropischer Ruhelage entspricht.

Die heliotropischen Bewegungen werden, wie die heliotaktischen Bewegungen freibeweglicher Schwärmer, von den blauen und violetten Strahlen in der Regel am stärksten beeinflusst; rotes und gelbes Licht erzielen nur eine schwache, oft gar keine heliotropische Wirkung. Nur dadurch, daß die rot-gelben und die blau-violetten Strahlen im Tageslicht stets zusammengehen, kann daher der Heliotropismus der Blätter ihrer Assimilationstätigkeit zu statten kommen. — In kurzen Zwischenräumen intermittierendes Licht wirkt, gleichwie auf unser Auge, so auch auf Pflanzen kräftiger ein als gleichmäßig andauernde Helligkeit.

Heliotropische Eigenschaften sind im Pflanzenreich weit verbreitet; selbst Organe, die in ihrem Leben für gewöhnlich niemals mit Licht in Berührung kommen, wie die tiefsten Saugwurzeln der Bäume, besitzen oft heliotropische Reizbarkeit. Am häufigsten ist der positive Heliotropismus, er bildet die Regel bei den oberirdischen Vegetationsachsen. Viel seltener ist der negative Heliotropismus, den Luftwurzeln, zumal Kletterwurzeln (Efeu, *Ficus stipulata*, *Begonia scandens* u. a.), das hypokotyle Stammglied der keimenden Mistel, viele, aber nicht alle Erdwurzeln (*Sinapis*, *Helianthus*), Ranken (zumal die mit Haftscheiben) und die Stengel einzelner Kletterpflanzen besitzen. Haftwurzeln und Haftranken von Kletterpflanzen werden, wie auch die Keimwurzel der Mistel, durch negativen Heliotropismus der dunklen Unterlage zugeführt und angedrückt.

Negativ heliotropische (lichtabwendige) Krümmungen werden zuweilen nicht in der Region des stärksten Wachstums ausgeführt, sondern an älteren, nur noch wenig wachsenden Stengelteilen. So führen die Stengel der Kapuzinerkresse in der

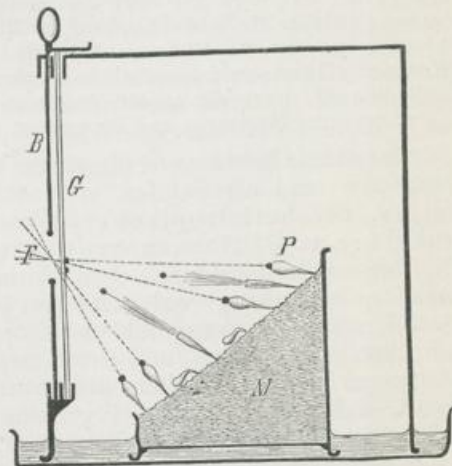


Fig. 224. *Pilobolus crystallinus* (P), seine Sporangien nach der Lichtscheibe abschießend. G Glasscheibe. B Blechschieber mit rundem Fenster F. M Kulturkasten mit Pferdemist gefüllt. Vgl. den Text.

Region der stärksten Streckung positiv heliotropische, weiter unten am Stengel, bei abnehmendem Wachstum, negativ heliotropische Krümmungen aus.

Der Transversal-Heliotropismus ist fast lediglich auf Blätter und blattartige Assimilationsorgane (wie Farnprothallien, den Thallus von Lebermoosen, Algen) beschränkt. Bei diesen Organen überwiegt, seinem Nutzen für die Assimilationstätigkeit entsprechend, der transversale Heliotropismus alle anderen Bewegungsreize, so daß man durch Beleuchtung von unten, mit Hilfe eines Spiegels, die Blattspreiten von Malven und Kapuzinerkressen umzukehren vermag.

In sehr hellem Lichte kann die transversale Stellung der Blattflächen durch andere, den intensiven Lichtstrahlen ausweichende Lagen ersetzt werden. Indem auf sonnigen, trockenen Standorten unsere *Lactuca Scariola* und das nordamerikanische *Silphium laciniatum* ihre Blattflächen derart dauernd senkrecht stellen, daß sie nur von den Strahlen der im Osten auf- und der im Westen untergehenden Sonne voll getroffen werden, daß aber die heißen Strahlen der Mittagssonne sie nur streifen, nehmen sie nach STAHL notwendig die Richtung Nord-Süd ein und sind so zu den merkwürdigen „Kompaßpflanzen“ geworden. — Senkrechte Stellungen nehmen auch meist die Phyllodien ein, denen die um 90° gedrehten und dadurch in vertikale Lage gebrachten er mancher Myrtaceen und Proteaceen an die Seite zu stellen sind⁽⁸²⁾.

Besonderes Interesse verdient der Umstand, daß auf verschiedenen Entwicklungs- und Altersstufen, wie auch unter dem Einfluß äußerer Einwirkungen, die heliotropische Stimmung und damit die spezifische Ruhelage von Pflanzenorganen verändert werden kann. So sind die Blütenstiele der *Linaria Cymbalaria* zunächst stark positiv heliotropisch; nach der Bestäubung werden sie aber bei gleichzeitiger starker Verlängerung (S. 217) negativ heliotropisch und führen dadurch die jungen Samenkapseln zur Aussaat in Mauer- und Gesteinsspalten ein. Von umstimmenden Einwirkungen kommt vor allem die Intensität des Lichtes selbst in Betracht, derart, daß sich Pflanzen bei geringer Helligkeit positiv, bei übermäßiger Beleuchtung aber negativ heliotropisch verhalten können. Dazwischen liegt dann natürlich ein neutraler abeliotropischer Übergangszustand. Die von der Lichtintensität abhängige Umstimmung und das damit verbundene Aufsuchen einer optimalen Lichtintensität (vgl. die heliotaktischen Schwärmersporen S. 224) wurde von OLTMANNs, der diese Verhältnisse für den Heliotropismus klarlegte, als Photometrie bezeichnet. Zu beachten bleibt aber, daß die Pflanze in ihrer Umstimmung nicht von den absoluten Intensitäten des Lichtes beeinflusst wird, sondern daß es von ihrer eigenen Lichtgewöhnung und ihrem sonstigen Reizzustand (Tonus) abhängt, ob eine schwächere oder erst eine stärkere Intensität die Umstimmung hervorbringt⁽⁸³⁾.

In einer durch Spuren von Leuchtgas u. dgl. verunreinigten Atmosphäre ist die heliotropische Empfindlichkeit merkwürdigerweise stark gesteigert, daher kann man aus der heliotropischen Ablenkung dafür empfindlicher Pflanzen (Erbsen, Wicken, zumal der *Vicia calcarata*) geradezu auf den ungefähren Grad der Verunreinigung der Luft schließen.

B. Geotropismus.

Daß die Stämme der Bäume und die Stengel der Kräuter aufwärts wachsen, die Wurzeln aber abwärts in den Boden eindringen, ist eine so allgemeine und zur Erfüllung ihrer Funktionen so notwendige Eigenschaft, daß sie uns fast selbstverständlich erscheint und daß — ähnlich wie bei der Entdeckung der Gravitation vor 240 Jahren — ein besonders geweckter Forschungsgeist dazu gehörte, nach der Ursache dieser gewohnten Erschei-

nung zu fragen. Die Beobachtung, daß allerorts auf der Erdkugel sich die Stämme in die Lotrichtung einstellen, daß auch im dunklen Schoß der Erde diese Richtung von keimenden Samen und austreibenden Sprossen mit Sicherheit eingeschlagen wird, vor allem aber die merkwürdige Erscheinung, daß ein aus der Lotlinie gewaltsam herausgebrachter Sproß sich so lange energisch krümmt, bis er gerade wieder in der Lotrichtung (also im verlängerten Erdradius) steht, dies alles ließ von vornherein vermuten, daß es sich hierbei wohl um nichts anderes handeln könne als um eine vom Erdkörper selbst ausgehende Richtkraft. Der überall lotrechte freie Fall der Körper ließ aber an die Schwerkraft denken. Es war der englische Forscher KNIGHT, der 1809 in genialer Weise den Beweis führte, daß Schwerkraftswirkungen (mit anderen Worten also die Richtung der Massenattraktion) in der Tat die Wachstumsrichtung der Pflanzen beeinflußt. Da KNIGHT es nicht vermochte, die Pflanzen der überall wirkenden Schwerkraft zu entziehen und so den Beweis für deren Einwirkung zu erbringen, führte er eine andere Massenbeschleunigung, nämlich die der Zentrifugalkraft, in die Experimente ein — eine Kraft, die zudem noch den Vorteil bot, daß sie nach Belieben gesteigert oder vermindert werden konnte. KNIGHT benutzte in vertikaler Ebene schnell rotierende Räder, auf denen er die Versuchspflanzen, insbesondere keimende Samen, in den verschiedensten Lagen befestigte. Der Erfolg seiner Versuche war der, daß sich die sonst aufrecht wachsenden Stängel sämtlich nach dem Mittelpunkt des Rades hin richteten, die Wurzeln aber von diesem abwandten. An den in horizontaler Ebene rotierenden Rädern, wo also Schwerkraft und Zentrifugalkraft in ihrer Wirkung kombiniert waren, kamen sie auch in der Richtung der Pflanzenteile, je nach ihrem Anteil, kombiniert zur Geltung. Ohne Zweifel ist es also die Gravitation der Erde, die die Orientierung der Pflanzenglieder gegen die Erde bewirkt⁽⁸⁴⁾.

Es hat sich später herausgestellt, daß nicht nur die lotrechte Richtung von Stämmen und Hauptwurzeln, sondern auch die schräge oder wagrechte Lage von Seitenästen, primären Seitenwurzeln und Rhizomen, vornehmlich durch eigenartige Reaktionen gegen die Schwerkraft mitbestimmt werden.

Die Eigenschaft der Pflanzen, gegen die Gravitationsrichtung eine bestimmte Lage anzunehmen und beizubehalten, bezeichnet man als Geotropismus und spricht auch hier von positivem, negativem, von Diageotropismus und transversalem Geotropismus, je nach der Ruhelage, die die Pflanzenteile gegenüber dem Erdmittelpunkt einnehmen. Eine weitere Form geotropischer Reizbarkeit, der Lateralgeotropismus, ermöglicht den Schlingpflanzen das Winden.

Negativ geotropisch (erdabwendig) sind alle gerade aufrecht wachsenden Pflanzenteile, seien es Stängel, Stämme, Blätter (von Liliifloren), Blütenschäfte, Blütenteile oder Wurzeln (wie die senkrecht aus dem Schlamm oder der Erde aufsteigenden Atemwurzeln von Avicennien [Fig. 213], Palmen u. a.). Werden derlei Organe aus ihrer aufrechten Lage herausgebracht, dann richten sie sich, soweit sie noch wachstumsfähig sind, wieder auf. Wie beim Heliotropismus erfolgt die Krümmung durch das gesteigerte Wachstum der einen und das verminderte Wachstum der Gegenseite, und der Ort des stärksten Wachstums ist im allgemeinen auch hier derjenige der schärfsten Krümmung. Bei negativ geotropischen Organen wird die erdwärts gelegene Flanke gefördert, die obenliegende gehemmt; die Folge ist eine Aufrichtung des fortwachsenden Endes. Hat dieses seine senkrechte Stellung wieder gewonnen, dann hört das einseitige Wachstum auf und das Organ wächst lotrecht weiter.

Der Verlauf einer geotropischen Bewegung ist abhängig: 1) von der Stärke des Wachstums, 2) von der Empfindlichkeit der Organe. Außerdem kommt dafür noch

in Betracht: 3) daß der Reiz der Schwerkraft am kräftigsten einwirkt, wenn die Lage des orthotropen Organs

etwa um 90° von der Senkrechten abweicht. Je mehr die krümmungsfähige Zone dieser Lage genähert ist, desto stärker ist die geotropische Reaktion. Abweichungen von dieser optimalen Reizlage bedingen aber keinen so starken Reaktionsunterschied wie ihn schon kleinste Abweichungen ($\frac{1}{2}^\circ$) von der vertikalen Ruhelage bedingen. Dabei ist aber noch zu beachten, 4) daß die Reaktion nicht sogleich mit dem Erlöschen des Reizes aufhört, sondern noch nachwirkt, so, wie etwa ein augenblicklicher Lichtreiz in unserem Auge noch länger nachempfunden wird.

Aus diesen Punkten zusammen erklärt sich der tatsächliche Verlauf der geotropischen Richtungsbewegung, die, wie Fig. 225. zeigt, keineswegs in einer einfachen sofort bleibenden Krümmung besteht. Die Nummern 1–16 stellen verschiedene Stadien der geotropischen Aufrichtung einer im Halbdunkel erwachsenen und in No. 1 horizontal gelegten Keimpflanze, etwas schematisiert, dar. Das Wachstum in diesem Keimstengel ist am lebhaftesten dicht hinter den Keimblättchen und nimmt nach der Basis zu allmählich ab. Dicht hinter den Keimblättern beginnt daher auch die Krümmung und schreitet danach basalwärts vor, bis sie am ausgewachsenen untersten Teil des Stengels angekommen ist. Teils durch dieses Fortschreiten der Krümmung nach hinten, teils aber durch Nachwirkung in den Gipfelteilen erfolgt dort ein Überbiegen nach rückwärts über die Vertikale hinaus (Fig. 225 No. 7). Die Folge dieser Überbiegung ist dann hier eine im entgegengesetzten Sinne erfolgende geotropische Krümmung. So biegt sich der Stengel unter dem Einfluß der Reizwirkung hin und her, bis er schließlich auf seiner ganzen wachsenden Strecke gerade aufgerichtet und der einseitigen Reizung entzogen ist.

Positiver Geotropismus wird vornehmlich bei Pfahlwurzeln, vielen Luftwurzeln und den bei der Keimung in den Boden dringenden Blattcheiden von Monokotylen beobachtet. Diese Organe erreichen die senkrechte Richtung abwärts aus jeder anderen Stellung und behalten sie dauernd bei. Die positiv-geotropischen Bewegungen werden ebenso wie die negativ-geotropischen durch aktives Wachstum, das unter Umständen mit der ganzen Gewalt des Turgors sich äußert, ausgeführt, was u. a. durch das Eindringen einer sich abwärts krümmenden Wurzelspitze in das spezifisch viel schwerere Quecksilber und das Überwinden eines, das eigene Gewicht weit übertreffenden Gegendrucks unwiderleglich bewiesen wird. Die positiv-geotropischen Krümmungen kommen dadurch zustande, daß die vom Erdkörper abgewandte, oben liegende Seite stärker wächst als die untere, der Erde zugewandte Seite. Das zuvor geradlinige Wachstum wird dabei nach SACHS auf der oberen Seite gefördert, auf der unteren noch bedeutender gehemmt. Eine sich geradlinig um 20 mm verlängernde Wurzel der Edelkastanie wies in einem Versuche oben ein Wachstum von 28, auf der Unterseite ein solches von nur 9 mm auf. Fig. 226 wird

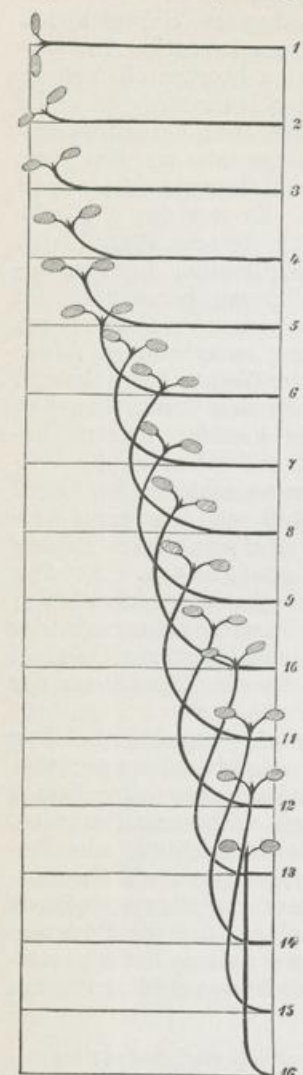


Fig. 225. Verlauf einer geotropischen Bewegung. Die Figuren 1–16 bezeichnen aufeinanderfolgende Stadien der geotropischen Krümmung einer im Halbdunkel erwachsenen Keimpflanze. Dieselbe bei 1 horizontal gelegt, bei 16 wieder völlig aufgerichtet. Für die Zwischenstadien vgl. den Text. Schematisiert.

die Art der Abwärtskrümmung an einer horizontal gelegten, mit Tuschemarken versehenen Wurzel der Feldbohne veranschaulichen können.

Diageotropisch sind viele Seitenzweige und Seitenwurzeln erster Ordnung, während Zweige und Wurzeln höherer Ordnung oft nach allen Richtungen vom Mutterorgan absteigen. Diageotropische Organe sind in der Ruhelage, wenn ihre Längsachse einen bestimmten Winkel mit der Lotrichtung bildet. Ein besonderer Fall von Diageotropismus liegt in der horizontalen Lage von Organen vor. Es sind besonders Rhizome und Stolonen, die solchen Transversal-Geotropismus zeigen und die aus jeder anderen Stellung mit der fortwachsenden Spitze immer wieder in die wagerechte Richtung zurückkehren, soweit die geeignete Tiefenlage (die je nach der Pflanzenart und den Bodenverhältnissen verschieden weit unter der Erdoberfläche gelegen ist) gegeben ist. An der natürlichen schrägen Stellung vieler Pflanzenteile nehmen oft noch andere Komponenten (Epinastie und Hyponastie, das Eigengewicht und andere Richtkräfte) teil.

Eine besondere Art der geotropischen Orientierung tritt bei dorsiventralen Organen (Laubblättern, zygomorphen Blüten, S. 13) auf. Alle diese Organe bilden, ebenso wie die radiären diageotropischen, einen bestimmten Winkel mit der Lotlinie, sind aber dabei nur dann auch in der Ruhelage, wenn gleichzeitig die Dorsalseite oben auf, die Ventralseite unten sich befindet, während es bei radiären Organen nicht darauf ankommt, welche Flanke gerade oben liegt, wenn nur die Organ-Achse die richtige Neigung hat. Liegt aber trotz richtiger Neigung der Längsachse die Dorsalseite unten, dann verlängert diese letztere sich so weit, bis sie durch die zunehmende Krümmung wieder obenhin gelangt ist.

Bei der Orientierung dorsiventraler Organe aus abnormen Lagen treten häufig Torsionen auf. Diese entstehen notwendig, wenn die zunächst geotropisch aufgerichteten und dadurch der Mutterachse zugebogenen Organe sich vermöge ihrer Außenwendigkeit (Exotropismus) von dieser wieder nach außen wenden (Fig. 227).

Die Drehung der Fruchtknoten vieler Orchideen, der Blüten von Lobeliaceen, der Blattstiele an allen hängenden oder schräg gestellten Zweigen, wie auch die Umdrehung der ursprünglich verkehrt (mit dem Palisadenparenchym nach unten) angelegten Blätter der Alstroemerien und des *Allium ursinum* sind bekannte Beispiele für regelmäßig auftretende Orientierungstorsionen⁽⁸⁵⁾.

Die Schlingpflanzen. Eine ganz eigenartige geotropische Bewegung tritt, neben den schon erwähnten und bekannteren geotropischen Eigenschaften, bei den Schlingpflanzen auf und befähigt diese zum Winden um aufrechte Stützen. Diese Bewegung beruht auf der geotropischen Wachstumsförderung einer seitlichen Kante (nicht der oberen oder der unteren, wie bei positivem und negativem Geotropismus), so daß die geotropische Krümmung infolge dieses Lateralgeotropismus in horizontaler Ebene erfolgt und zur kreisenden Bewegung des Sproßgipfels führt. — Die Schlingpflanzen, die in den verschiedensten Pflanzenfamilien auftreten, besitzen Sprosse, die sich nicht aus eigener Kraft aufrecht zu erhalten vermögen, obwohl ihnen der aufrechte Wuchs ein Bedürfnis ist. Die aufrechten Stengel und Stämme anderer Pflanzen, die sich mit Aufwand großer Mengen von assimilierter Substanz (Holz, Sklerenchym) zu aufrechtem

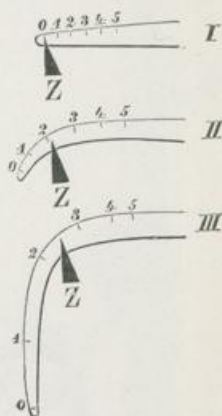


Fig. 226. Geotropische Krümmung einer Wurzel (Keimwurzel von *Vicia Faba*). I Die vorher senkrecht abwärts gewachsene Wurzel wagerecht gelegt und mit Tuschemarken versehen. II Dieselbe Wurzel nach 7 Stunden. III Dieselbe Wurzel nach 23 Stunden, wieder senkrecht abwärts gerichtet. Z Ein fester Index. (Nach SACHS.)

Wuchs gefestigt haben, werden von den Schlingpflanzen benutzt, um an ihnen die eigenen Assimilationsorgane in freier Luft und in freiem Licht auszubreiten. Die Ausnutzung fremder Assimilationsgerüste, also eines fremden Kapitals von Trockensubstanz und Lebenstätigkeit, haben die Schlingpflanzen mit anderen Kletterpflanzen, wie den Rankenpflanzen und Wurzelkletterern, gemein. Sie erreichen ihr Ziel aber nicht durch die Vermittelung seitlicher Haftorgane, sondern durch schlangenartiges Winden ihrer Hauptachsen an den Stützen hinauf. Die ersten aus dem Samen oder aus unterirdischen Reservestoffbehältern sich entwickelnden Stengelglieder der Schlingpflanzen stehen in der Regel noch aufrecht. Bei weiterem Wachstum krümmt sich das freie Ende aber aktiv seitwärts über und nimmt diageotropisch eine mehr oder weniger schräge oder wagerechte Stellung an. Zugleich beginnt der so geneigte Gipfel wie ein Zeiger sich im Kreise zu drehen, entweder linksum oder rechtsum. Das ist die Bewegung,

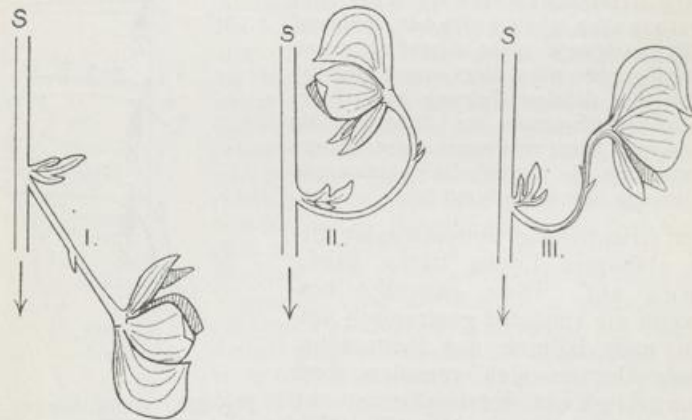


Fig. 227. Richtungsbewegungen der Blüte von *Aconitum Napellus* an abwärts gehaltener Spindel (S). I. Anfängliche inverse Lage. II. Nach der geotropischen Aufrichtung, der Mutterachse zugekehrt. III. Nach der exotropischen Bewegung, von der Mutterachse wieder abgewandt.

die man zum Unterschied von den autonom verlaufenden rotierenden „Nutationen“ (S. 230) besser als kreisende Bewegung bezeichnet. Die kreisende Bewegung der Schlingpflanzen kommt aber dadurch zustande, daß in den jungen übergeneigten Stengelgliedern entweder die linke, oder aber die rechte Flanke im Wachstum geotropisch gefördert wird. Die Folge davon ist eine Bewegung nach der anderen Seite hin; durch den bogenförmigen Zusammenhang des kreisenden Gipfels mit den unteren aufgerichteten Stengelgliedern führt diese Bewegung mechanisch notwendig zu einer gleichsinnigen Drehung des rotierenden Gipfels um seine eigene Längsachse. Diese Achsendrehung ist die Auflösung der mit einer solchen Drehung sonst notwendig verknüpften Torsion (was jeder die Bewegung nachahmende Versuch mit einem Gummischlauch oder Seil sofort klar macht). Der Gipfel schwingt also wie ein Uhrzeiger im Kreise herum und dreht sich gleichzeitig wie die Achse, auf welcher der Uhrzeiger sitzt, um sich selbst. Durch dieses Drehen um sich selbst kommen aber immer neue Seitenkanten in die reizempfindliche Flankenstellung und die einmal

begonnene rotierende Bewegung setzt sich damit, ohne eine Ruhelage zu erlangen, fort.

Ohne den maßgebenden Einfluß der in ihrer Richtung konstant wirkenden Gravitation auf die kreisende Bewegung wäre ein dauerndes gleichsinniges Umwinden der Stützen kaum denkbar. Es hat deshalb seinen guten Grund, daß die kreisende Bewegung eine bestimmt orientierte tropistische und nicht eine autonome nastische Bewegung ohne bestimmte Wirkungsrichtung ist. Der Lateralgeotropismus ist also eine physiologische Grundbedingung des Windens und das Bestehen der Schlingpflanzen als solcher ist von dieser eigenartigen Form des Geotropismus durchaus abhängig. Diese Abhängigkeit bringt es auch mit sich, daß nur aufrechte oder schwach geneigte Stützen umschlungen werden können. Es ist das zwar eine Beschränkung im Winden, aber eine, die für die Erreichung freier Luft und freien Lichts nur vorteilhaft ist⁽⁸⁶⁾.

Wenn irgendwo in dem vom Gipfel der Schlingpflanzen erreichbaren Umkreis sich eine aufrechte Stütze befindet, dann wird sie durch das Kreisen unfehlbar aufgefunden. Die Gipfelteile, die durch die vorerst klein bleibenden Blättchen in ihren Bewegungen wenig gehemmt werden, legen sich durch ihren Lateralgeotropismus der Stütze an. Ist die Stütze dünn, dann schließen die jungen, flach verlaufenden Windungen noch nicht völlig an. Das geschieht erst dadurch, daß in diesen flach verlaufenden Stengelgliedern später negativer Geotropismus auftritt. Dieser sucht die flachen Windungen des Stengels steil aufzurichten und aus ihnen einen geraden, aufrecht stehenden Stengel zu machen, wie das besonders schön bei freien Windungen (wo die Windebewegung ausnahmsweise auch ohne Stütze verläuft) zu sehen ist. Der angestrebten Geradestreckung des Stengels stellt sich aber die Stütze als Hindernis entgegen und so kommt es denn, daß die durch den negativen Geotropismus steiler werdenden Windungen der Stütze fest angepreßt werden und nicht so leicht davon abgleiten. Bei vielen Schlingpflanzen wird der feste Halt durch die Rauheit ihrer Oberflächen (durch Haare, Borsten, Haken, Riefen) und die häufig auftretenden autonomen Torsionen der Stengel noch erhöht. — Sowohl das Umwinden wie das Festfassen der Stützen erfolgt bei den Schlingpflanzen demnach durch geotropische Wachstumsvorgänge, nicht wie bei den Ranken durch Berührungsreize. Ihre Art zu winden gestattet den Schlingpflanzen nur das Umschlingen mäßig dicker Stützen.

Außer den eben genannten nachträglichen Torsionen tritt eine durch die Aufrichtung der flachen Windungen mechanisch bedingte Torsion notwendig auf, die so weit zu einer bleibenden wird, als sie nicht durch freies Nachgeben der Gipfelteile ausgeglichen werden kann.

Die Richtung, die die kreisende Bewegung einschlägt, ist bei den meisten Schlingpflanzen konstant und demgemäß ist es auch die Windungsrichtung. Die meisten Schlingpflanzen (*Convolvulus*, *Phaseolus*, *Pharbitis* usw.) sind Linkswinder; von oben besehen, laufen die Windungen von Nord über West, Süd und Ost nach Nord, also umgekehrt wie der Uhrzeiger. Von der Seite gesehen, steigen die Windungen an der Stütze von links unten nach rechts oben an (Fig. 228). — Seltener sind die Pflanzen, die stets rechts um winden, deren Windungen also von Nord über Ost, Süd, West verlaufen. Die bekanntesten Rechtswinder unserer Heimat sind der Hopfen, das



Fig. 228. Der Gipfelteil einer linkswindenden Schlingpflanze (*Pharbitis hispida*, einer *Convolvulaceae*). Die oberen Blätter lange Zeit klein bleibend.

Geisblatt und *Polygonum Convolvulus*. Als Beispiel ist in Fig. 229 ein *Myrsiphyllum* gewählt, an dem besonders das Kleinbleiben der Seitenglieder und die starke Streckung der jungen Internodien der Hauptachse auffällt. Sehr wenige Pflanzen winden abwechselnd rechts und links. Dahin gehören *Blumenbachia lateritia*, *Hibbertia dentata* und *Seyphantus*; auch das nur selten und unter besonderen Umständen windende *Solanum Dulcamara* zeigt eine ähnliche Unbeständigkeit in der Windungsrichtung.

Wenn der Gipfel einer linkswindenden Pflanze nach Norden gerichtet ist, so ist die östliche Flanke die geotropisch geförderte; bei einer rechtswindenden Pflanze ist es dagegen die westliche. Hieraus läßt sich auch verstehen, daß der Gipfel einer invers gestellten Schlingpflanze sich von der Stütze abwickelt und daß ein mit der Spitze invers fixierter Linkswinder zum Rechtswinder wird⁽⁸⁷⁾. (Über das Verhalten der Schlingpflanzen am Klinostat S. 242.)



Fig. 229. Der Gipfelteil einer rechtswindenden Schlingpflanze. Junger Trieb von *Myrsiphyllum asparagoides*. An den kurzen Seitentrieben junge *Phyllocladien*.

Das Verhalten der Grasknoten. Alle bislang betrachteten Beispiele geotropischer Bewegungen fanden nur in wachsenden Strecken statt und kamen durch das in seinem Verlauf einseitig veränderte Wachstum zustande. Durch einseitig stärkeres Wachstum des Cambiums und der jungen sekundären Gewebe vermögen selbst mehrjährige Zweige und Stämme, zumal von Koniferen, langsame geotropische Krümmungen auszuführen⁽⁸⁸⁾. Die „Knoten“ der Gräser zeigen andererseits, daß auch schon ruhende Gewebe durch Schwerkraftreize wieder zum Wachsen angeregt werden können. Die an den Halmen der Gräser sichtbaren Anschwellungen sind, wenigstens bei den meisten Gräsern, keine eigentlichen Knoten im Sinne der Morphologie, sondern tonnenförmige Verdickungen der Blattscheiden über ihrer Ansatzstelle, also Blattpolster. Wird ein aufrechter Grashalm durch Sturm und Regen niedergeworfen, dann beginnt alsbald ein kräftiges Wachstum auf der Unterseite dieser Polster. Da die Oberseite währenddessen keinerlei Wachstum zeigt, sondern durch Wasserverlust und Pressung sogar oft noch verkürzt wird, so werden die Halme, wie das bei gelagertem Getreide zu sehen, von den Polstern wie von Gelenken wieder aufgerichtet (Fig. 230).

Cucurbitaceen-Keimlinge. Eine eigenartige Wachstumserscheinung bewirken Schwerkraftreize an der Unterseite des Hypokotyls von Kürbiskeimlingen. Hier entsteht durch ein lokal begrenztes geotropisches Dickenwachstum ein eigenartiger Wulst (Fig. 231 W), der bei der Befreiung der Keimblätter aus der derben Samenschale tätig ist.

Wie beim Heliotropismus, so beobachtet man auch durch innere und äußere Einflüsse herbeigeführte Umstimmungen im Geotropismus der

Pflanzenorgane. Sehr verbreitet ist, wie VÖCHTING nachwies, die Änderung der geotropischen Lage während der fortschreitenden Entwicklung von Blüten und Früchten, deren Bewegungen nach WIESNER außerdem durch epinastische Lastkrümmungen (S. 229) beeinflusst werden. Durch geotropische Umstimmungen werden auch die Früchte von *Trifolium subterraneum* und von *Arachis hypogaea* in die Erde eingegraben. Von äußeren Einwirkungen sind zu nennen Luftabschluß (bzw. Sauerstoffmangel) der Wurzeln und Rhizome negativ geotropisch werden läßt, sodann die Temperatur, die die Stellung der Haupt- oder Seitenachsen bei manchen Pflanzen beeinflusst. So liegen die Stängel vieler unserer Frühjahrspflanzen bei niederen Temperaturen flach am Boden, um sich bei höheren Temperaturen geotropisch

aufzurichten. Lichtwirkungen verändern vornehmlich bei Rhizomen und Ausläufern die geotropische Reizbarkeit und schwächen sie bei Laubblättern zugunsten der Erreichung einer vorteilhaften Lichtstellung.

In dem Maße wie der Heliotropismus durch unreine Luft verstärkt wird (S. 234), zeigt sich der Geotropismus durch ihren Einfluß geschwächt.

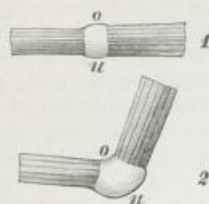


Fig. 230. Geotropische Aufrichtung eines Grasblattpolsters. 1 Der vorher aufrechte Halm horizontal gelegt. 2 Die Unterseite *u* des Polsters stark verlängert, die Oberseite *o* unverlängert (sogar etwas verkürzt). Die dadurch bedingte Krümmung hat das jüngere Halmstück um etwa 75° emporgerichtet.

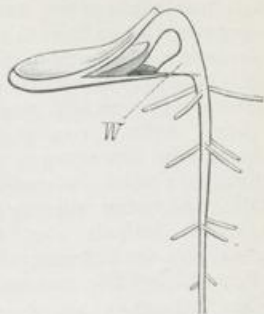


Fig. 231. Ein Kürbiskeimling. Auf der Unterseite des Hypokotyls ist ein Wulst *W* entstanden, der die Samenschale aufreißen hilft.

C. Hydrotropismus, Thermotropismus und andere Tropismen.

Die Beleuchtung und die Lage zum Erdkörper sind nicht die einzigen Verhältnisse der Außenwelt, die für die Lebensfunktionen der Pflanzen in Betracht kommen, wohl aber die allgemeinsten. Daher sind Heliotropismus und Geotropismus auch die verbreitetsten Bewegungserscheinungen. Wo in der Lebensweise von ganzen Pflanzen oder deren Teilen noch andere Kräfte oder Stoffe der Außenwelt eine bedeutsame Rolle spielen, da findet man aber auch diesen anderen Einwirkungen gegenüber meist eine den Bedürfnissen entsprechende Reizbarkeit ausgebildet. Die Wurzeln werden in trockener Erde nach feuchteren Stellen hin abgelenkt, indem ein einseitiges Mehr von Feuchtigkeit sie veranlaßt, sich dorthin zu wenden. Das geschieht so energisch, daß sie aus der geotropischen Ruhelage durch diesen positiven Hydrotropismus erheblich abgelenkt werden können. Umgekehrt fliehen die Sporangienträger vieler Schimmelpilze die Feuchtigkeit und verdanken es diesem negativen Hydrotropismus, daß sie schnurgerade aus ihrem feuchten Substrat, sei es aufwärts, seitwärts oder abwärts, zur Sporenaussaat herauswachsen. Pilzfäden, Pollenschläuche und Wurzeln führen positiv oder negativ chemotropische Krümmungen aus, die je nach der Konzentration der Lösung wechseln können, derart, daß ein anlockender Stoff bei höherer Konzentration abstoßend zu wirken vermag. Thermotropismus oder Caloritropismus (auf Wärmereize), Rheotropismus (durch die Strömungsrichtung im Substrat) und der eigentlich zum Chemotropismus gehörige Aërotropismus sind weitere Reizerscheinungen, die man u. a. noch festgestellt hat und die zu gewissen Lebensbedürfnissen in engerer oder weiterer Beziehung stehen⁽⁸⁹⁾.

Bei dem ebenfalls festgestellten Elektrotropismus von Stengeln und Wurzeln ist (soweit er nicht von chemotropischen oder traumatropischen Krümmungen vorgefälscht oder verdeckt wird) eine derartige Beziehung aber nicht zu erkennen, da die Einstellung wachsender Pflanzenteile gegen die Richtung elektrischer Ströme bzw. Wellen für ihr Gedeihen kaum je in Betracht kommt; das Bestehen dieser Eigenschaft zeigt vielmehr, daß in der Pflanze auch Reizbarkeiten vorhanden sind, aus denen für gewöhnlich kein Nutzen gezogen wird, die also auch nicht durch natürliche Zuchtwahl erworben sein können.

D. Die Methode der langsamen Drehung. Der Klinostat.

Bei den bisher betrachteten Wachstumskrümmungen handelte es sich um einseitige oder einseitig überwiegende Reize, deren Ausgangspunkt sowohl die Richtung der Bewegungen wie auch die Ruhelage bestimmt. Allseitig gleiche Einwirkung kann bei allseitig gleicher Reaktionsfähigkeit der Organe keine Krümmung veranlassen. Die Krümmung muß daher auch unterbleiben, wenn die Pflanze selbst gegenüber einseitig wirkenden Reizen gleichmäßig und so rasch gedreht wird, daß es auf keinem Punkte zu einer ausgesprochenen Reaktion kommen kann. Dann ist keine Seitenkante vor der anderen bevorzugt, sie werden alle gleichmäßig gefördert oder gehemmt und der Pflanzenteil bleibt gerade. Für Forschungen und Beobachtungen auf dem Gebiete der Richtungsbewegungen ist die von SACHS eingeführte Untersuchungsmethode der langsamen Drehung deshalb von großer Bedeutung. Sie gestattet, auch bei einseitigem Licht heliotropische Bewegungen auszuschließen, ohne daß man nötig hat, die Pflanze dem nachteiligen Einfluß dauernder Finsternis auszusetzen, oder für die äußerst schwer zu erfüllende Bedingung allseitig gleicher Beleuchtung zu sorgen. Ganz besonderen Wert hat diese Methode aber für die Untersuchung von Schwerkraftswirkungen gewonnen, da man die Schwerkraft nicht wie das Licht, oder wie bestimmte Temperaturen, Stoffe usw., beliebig auszuschalten vermag.

Werden Pflanzen an wagerechter Achse langsam gedreht, dann ist die einseitige Schwerkraftswirkung für sie aufgehoben, und bei allseitig gleich reagierenden Pflanzenteilen werden damit geotropische Krümmungen ausgeschlossen. Die genau wagerecht gestellte Achse läßt man durch ein gleichmäßig gehendes Uhrwerk drehen und bezeichnet einen so arbeitenden Apparat nach SACHS als Klinostat. Daß in der Tat geotropische Krümmungen radiärer Pflanzenteile am Klinostat ausbleiben, kann als bemerkenswerte Ergänzung der KNIGHTSchen Versuche und als weiterer Hinweis dafür gelten, daß die Schwerkraft jene Krümmungen veranlaßt. — Hat man auch die in der Richtung der Klinostatachse wirkenden einseitigen (heliotropischen u. a.) Reize ausgeschlossen, dann führen radiäre Pflanzenteile am Klinostat nur noch autonome, aus inneren Ursachen erfolgende Bewegungen aus, von denen hauptsächlich epinastische und hyponastische Krümmungen (S. 229) sowie der Rückgang etwaiger, vorher paratonisch erfolgter Krümmungen durch Geradestreckung (Autotropismus, Rektipetalität) oder durch Gegenkrümmung in Betracht kommen⁽⁹⁰⁾.

Nicht zu verwechseln mit autonomen Krümmungen sind die Bewegungen, die dorsiventrale Organe infolge ungleichseitiger Reizbarkeit bei der intermittierenden Reizung auf dem Klinostaten ausführen. Die überwiegende geotropische Reizbarkeit der Dorsalseite (S. 237) bedingt es bei Blättern und zygomorphen Blüten, daß diese bei der Drehung länger geotropisch gereizt wird als die Ventralseite; demzufolge entstehen aber Krümmungen, die früher für epinastische gehalten wurden⁽⁹¹⁾. — Läßt man Schlingpflanzen am Klinostat rotieren, so hört die kreisende Bewegung auf, die noch wachstumsfähigen jüngsten Windungen wickeln sich ab, der Stengel streckt sich infolge seines Autotropismus gerade und vollführt nur noch unregelmäßige Nutationen⁽⁹²⁾.

E. Krümmungen durch Kontaktreize.

Das pflanzliche Protoplasma ist gleich dem tierischen empfindlich für Berührung, Stoß und Reibung. Das geht aus dem Verhalten freier pflanzlicher Plasmakörper, aber auch aus Erscheinungen an behäuteten Zellen hervor, die schon durch Einwirkung schwachen Druckes, oder durch stärkere Erschütterungen, mehr oder weniger geschädigt werden. Diese wohl ganz allgemein verbreitete Empfindlichkeit des pflanzlichen Protoplasmas gegen mechanische Einwirkungen wird von einer Reihe von Pflanzen verwertet, um auf Berührungsreize hin in bestimmter Weise zu reagieren, wobei zur Aufnahme der mechanischen Reize häufig besondere Sinnesorgane ausgebildet sind, die auf eine Deformation des empfindlichen Plasmas abzielen. (Vgl. S. 56 Fig. 69.) Eine ganze Reihe von Kletterpflanzen führen auf

Berührungsreize hin Greifbewegungen aus, um sich an dem Gezweig anderer Pflanzen festzuhalten und aufzurichten und so die eigenen Assimilations- und Fruktifikationsorgane an fremden Gerüsten auszubreiten. Es sind Seitenorgane verschiedenen morphologischen Charakters (vgl. S. 22, 37), die die Befestigung besorgen, und die entweder ihrer normalen Leistung und Ausbildung (als Laubblätter, Laubsprosse, Blütensprosse) nebenbei treu geblieben sind, oder aber, wie dies meist der Fall ist, zu typischen „Ranken“ geworden sind, um ausschließlich und in vollkommenster Weise der Umklammerung zu dienen. Die einseitige Berührung mit einem festen Körper bewirkt, nach FITTING, auffallend rasch eine starke Wachstumsbeschleunigung der gegenüberliegenden Seite, die, ohne daß die berührte Flanke eine Wachstumsverzögerung erleidet, zur Einkrümmung und Umfassung der Stütze führt. Dies geschieht natürlich um so rascher und leichter, je dünner die Ranke und je kräftiger ihre Reaktion ist. Da die Krümmung nach dem Anlegen der Ranke an die Stütze sich noch zu verengen strebt, so wird die letztere oft derart fest umwickelt, daß an weichen Stengeln u. dergl. tiefe Eindrücke entstehen können.

Von großer Wichtigkeit für die Funktion der Ranken ist der Umstand, daß sie nach PFEFFER nicht durch jeglichen Kontakt, sondern nur durch die Berührung mit den Unebenheiten eines festen Körpers zum Einkrümmen gereizt werden. Auch der heftigste Regenschall wirkt daher nicht als Berührungsreiz, und selbst der bis zur Quetschung gesteigerte Anprall reinen Quecksilbers geht ohne die spezifische Reizwirkung vorüber, wogegen ein von Luftzug bewegtes Baumwollfäserchen von 0,00025 mgr Gewicht sie bereits auslösen kann⁽⁹³⁾.

Bei den vollkommensten Ranken bleibt die Krümmung nicht auf den unmittelbar gereizten Teil beschränkt. Abgesehen davon, daß durch das Umwickeln der Stütze immer weitere Stellen der Ranke gereizt werden, pflanzt sich die Krümmung auch auf Regionen fort, die unberührt blieben. Dadurch wird die Rankenspitze zunächst einmal rascher um die Stütze gerollt. Später krümmt sich auch der übrige, zwischen Stütze und Muttersproß ausgespannte freie Teil der Ranke kräftig ein. Da er aber zwischen zwei festen Punkten liegt, so führt sein Krümmungsbestreben notwendig zu einer spiralfederartigen Aufrollung. Mit spiraler Aufrollung ist aber stets eine Torsion verbunden, und da diese zwischen festen Endpunkten nicht in einer Richtung möglich ist, so erfolgt aus rein mechanischen Gründen die Aufrollung teils links, teils rechts herum. Dazwischen treten Wendepunkte auf, derart, daß gleichviel Windungen nach rechts und links sich in der Torsion ausgleichen (s. Fig. 232). Durch diese spiralförmige Rollung wird der Stengel der Kletterpflanze nicht nur näher an die Stütze herangezogen, sondern auch daran elastisch aufgehängt und vor dem Abreißen durch plötzliche Erschütterung geschützt.

Auch in der anatomischen Ausbildung der Ranken treten, nachdem eine Stütze erfaßt ist, vorteilhafte Veränderungen auf. Die in der Knospenlage meist

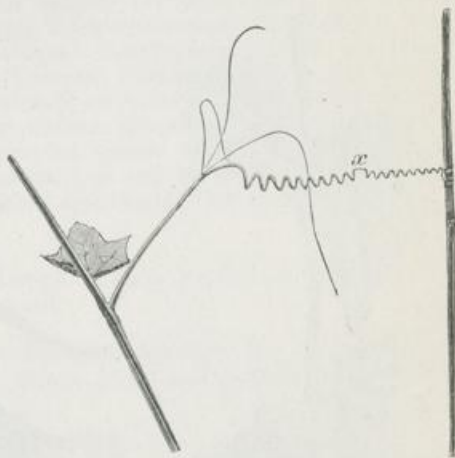


Fig. 232. Stengelstück mit Ranke von *Sicyos angulatus*, einer Cucurbitacee. Ein Rankenast hat mit seiner Spitze die aufrechte Stütze rechts erfaßt und seine freie Strecke bereits spiralförmig aufgerollt. Bei *x* Wendepunkt der Aufrollung.

gerollte junge Ranke nützt während ihrer Streckung, bei der unter Umständen eine tägliche Verlängerung um 90% erreicht wird, sehr lebhaft. Dabei ist sie dünn, biegsam und leicht zerreißbar; ihre Turgorfestigkeit wird, zumal nach der Spitze zu, nur von Kollenchym unterstützt. Diese Eigenschaften ändern sich aber bald, nachdem die Ranke gefaßt hat. Dann tritt oft eine erhebliche Verdickung, Verbreiterung und Erhärtung der umklammernden Teile ein, während die Zugfestigkeit des freien Teiles durch Verholzung und Sklerenchymbildung so erhöht wird, daß die Ranke nunmehr oft eine Last von mehreren Kilo zu tragen vermag. Diejenigen Ranken dagegen, die keine Stütze gefunden haben, pflegen zu verkümmern und abzufallen, nachdem sie sich oft von selbst noch eingerollt haben.

Die Ranken mancher Pflanzen sind allseitig reizbar und krümmungsfähig (*Cobaea*, *Eccremocarpus*, *Cissus*), andere (so die der *Cucurbitaceen* u. a. mit eingekrümmtem



Fig. 233. Stück eines kletternden Sprosses von *Ampelopsis* (*Quinaria*) *Veitchii*. Die Ranken *R.* sind mit Haft-scheiben an einer glatten Wand befestigt.

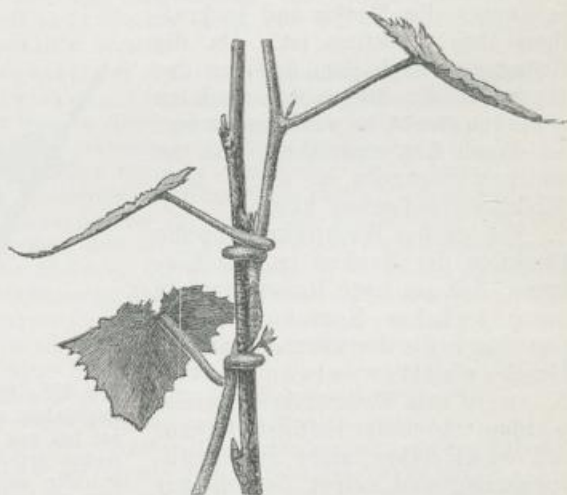


Fig. 234. Teil eines kletternden Stengels von *Lophospermum scandens*. Die unteren Teile der Blattstiele haben die Befestigung des Sprosses übernommen, indem sie die dünne Stütze rankenartig umklammern.

Gipfel) sind nach FITTING zwar allseitig reizbar, krümmen sich aber nur auf eine Berührung der Unterseite ein, während eine gleichzeitige Reizung der Oberflanke in der Hemmung der Einkrümmung zum Ausdruck kommt. Einige Ranken fassen sehr rasch (*Passiflora*, *Sicyos*, *Bryonia*), andere sind sehr träge (*Smilax*, *Vitis*).

Ein Vorteil, den die Rankenkletterer vor den Schlingpflanzen voraus haben, ist der, daß sie nicht auf nahezu vertikale Stützen angewiesen sind. Die Art der Einrollung ihrer Ranken weist sie aber auch auf dünne Stützen an, da sie an dickeren abgleiten. Nur vereinzelte Rankenpflanzen haben sich von dünnen Stützen unabhängig gemacht und vermögen mittels besonderer Einrichtungen selbst an glatten Wänden emporzuklettern. Ihre Ranken sind nämlich lichtabwendig und besitzen an oder dicht unter der Spitze kleine knopfartige Gewebewucherungen, die entweder von vornherein vorhanden sind oder erst durch den Berührungsreiz entstehen. Durch ihre Klebrigkeit haften diese Knöpfchen zunächst an der Wand und wachsen dann zu saugnapffähnlichen Scheibchen aus, deren Zellen sich wie Wurzelhaare so eng mit dem Substrat verbinden, daß

man eher die später verholzende Ranke zerreißen als die Saugscheiben ablösen kann. Fig. 233 zeigt derartige Ranken von *Quinaria* (*Ampelopsis*) *Veitchii*. Die Haftscheiben sind hier an jungen Ranken schon als Knöpfchen vorgebildet. Bei Arten des wilden Weins (*Quinaria quinquefolia* und *radicantissima*) bilden sich die Haftscheiben erst nach der Berührung aus; die Ranken vermögen auch dünne Stützen zu umfassen.

Fig. 234 zeigt ein Stück einer Kletterpflanze (*Lophospermum scandens*), deren Blattstiele gleich Ranken reizbar sind. Hier wird die Stütze aber nur etwa einmal oder nur teilweise umfaßt. Ähnlich klettern mittels ihrer Blattstiele die bekannte Kapuzinerkresse und andere *Tropaeolum*-Arten, *Maurandia*, *Solanum jasminoides*, *Nepenthes* u. a. In anderen Fällen sind Infloreszenzen zu rankenartigen „Kletterhaken“ geworden (*Orouparia*). So weitgehende Folgeerscheinungen, wie sie bei vollkommenen Ranken nach der Befestigung eintreten, machen sich bei jenen Blattstielen aber nicht geltend, obwohl bei *Solanum jasminoides* der klammernde Teil sich stark verdickt und verhärtet, und bei *Clematis* u. a. die Blattspreiten eine Zeitlang zur Begünstigung des Rankens klein bleiben und zugleich durch hakenartige Rückwärtsbiegung das vorläufige Festhalten an einer aufgefundenen Stütze begünstigen. Bei *Gloriosa*, *Littonia* und *Flagellaria* sind es die über die Spreite hinaus verlängerten Mittelrippen, die ranken, und bei manchen *Fumaria*- und *Corydalis*-Arten umwickelt außer dem Fiederstielchen auch die Fiederspreite selbst dünne Stützen. Auch bei niederen Kryptogamen (Florideen) kommen rankende Thallusteile vor. — Die schmarotzenden Sprosse der *Cuscuta* (Fig. 202) sind zum Winden wie zum Ranken befähigt und machen von beiden Eigenschaften beim Erklimmen und Umklammern ihrer Nährpflanzen abwechselnd Gebrauch⁽⁹⁴⁾.

F. Wachstumskrümmungen durch Licht- und Temperaturwechsel.

Laub- und Blumenblätter mancher Pflanzen besitzen die Eigenartigkeit, daß ihre Unter- und Oberseite schon durch kurz andauernde und geringfügige Licht- und Wärmeänderungen, also durch Erhellung oder Verdunkelung, Abkühlung oder Erwärmung, in ihrem Wachstum ungleich beeinflußt werden. Wenn bei solchem Wechsel das Wachstum der Unterseite das der Oberseite übertrifft, so wird das Blatt sich heben oder gegen die Mutterachse bewegen; das Blatt wird sich dagegen senken und von der Achse entfernen, wenn das Wachstum der Oberseite stärker ist als das der Unterseite. Es sind vornehmlich Blütenblätter, die durch derartige Bewegungen die Blüten öffnen oder schließen und ihnen damit gewisse Vorteile verschaffen.

Die Blüten von *Nymphaea*, die Blütenköpfe von *Taraxacum*, *Leontodon* und anderen Kompositen, auch die von Kakteen u. a. öffnen sich bei Erhellung und schließen sich bei Verdunkelung (Fig. 235).

Die Blüten von Tulpen, *Crocus*, *Adonis*, *Ornithogalum* und *Colchicum* öffnen sich bei Erwärmung und schließen sich bei Abkühlung. Äußerst empfindlich gegen Temperaturschwankungen erweisen sich die Blüten der Tulpe und des *Crocus*. Geschlossene Tulpen- und *Crocus*blüten, die man aus dem Kühlen ins warme Zimmer holt, öffnen sich hier in kurzer Zeit, bei der Temperaturdifferenz von 15–20° C. schon in zwei bis vier Minuten. — Empfindliche Blüten von *Crocus* reagieren schon auf die Schwankung von 1/2° C.; die der Tulpe auf 2–3° C. Warmer Sonnenschein öffnet solche Blüten dem Insektenbesuch; bei eintretender Kälte aber werden die Sexualorgane umhüllt und geschützt.

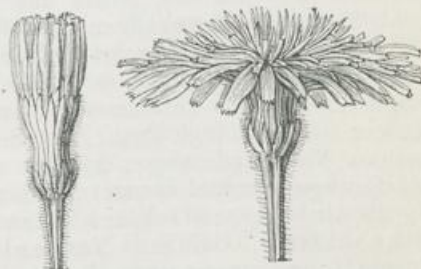


Fig. 235. Blütenköpfchen einer Komposite (*Leontodon hastilis*), links durch Verdunkelung geschlossen, rechts nach Belichtung geöffnet. Aus DETMER, *Physiol. Prakt.*

Auch die Laubblätter, zumal die von Chenopodiaceen, Caryophyllaceen, Balsaminaceen u. a. werden durch Lichtschwankungen einseitig beeinflusst und führen dadurch sog. Schlafbewegungen aus.

Viele der angeführten Pflanzenteile werden aber sowohl durch Licht- als auch durch Wärmeschwankungen bewegt; sie öffnen sich z. B. auch bei konstanter Temperatur im Licht und schließen sich im Dunkeln. Die resultierende Bewegung hängt bei widerstreitenden äußeren Einflüssen natürlich von der vorherrschenden Wirkung ab. — Die ungleichsinnige Abhängigkeit von verschiedenen gleichzeitigen Einflüssen hat, zusammen mit Nachwirkungen, das Verständnis für die Reizursachen jener Bewegungen lange Zeit erschwert und verwirrt, zumal da auch die Öffnungsbewegung bei konstant bleibender höherer Temperatur aus inneren Ursachen von einer Schließbewegung abgelöst wird⁽⁶⁵⁾.

Die hier geschilderten Bewegungen dürfen mit heliotropischen und thermotropischen nicht verwechselt werden. Bei diesen ist die Richtung zur Licht- und Wärmequelle maßgebend und sie erfolgen auch bei gleichbleibender Stärke der Reizwirkung. Die zuletzt betrachteten Bewegungen sind photonastische bzw. thermonastische, d. h. sie gehen unabhängig von der Richtung der Licht- und Wärmestrahlen von statuten und werden durch den Wechsel der Beleuchtung und der Temperatur eingeleitet.

III. Bewegungen durch Turgorschwankungen (Variationsbewegungen).

Die bisher betrachteten Bewegungen zeigen die im Wachstum zur Geltung kommenden Kräfte und Größenänderungen in ausgedehntestem Maße den Bewegungsbedürfnissen der Pflanzen dienstbar gemacht. Gegenüber der gewohnten Unbeweglichkeit ausgewachsener Organe haben manche Pflanzen aber dennoch Mittel und Wege gefunden, auch ohne Wachstum noch kraftvolle Bewegungen auszuführen.

Auf S. 151 wurde gezeigt, daß der Turgordruck die elastische Zellmembran oft weit ausdehnt, indem er den Zellraum vergrößert, daß sich dagegen die Membran elastisch zusammenzieht und die Zelle sich verkleinert, wenn der Turgor nachläßt (vgl. Fig. 174). Solche, durch wechselnden Turgor verursachten Volumänderungen können auch von ausgewachsenen Organen noch als Bewegungsmittel benutzt werden.

Es sind ausschließlich Blattorgane (Laub- und Blütenblätter, Staubblätter, Griffel, Narbenlappen), von denen man derartige sog. Variationsbewegungen kennt. Unter den Laubblättern zeichnen sich darin besonders aus die zusammengesetzten Blätter der Leguminosen und Oxalideen, wie auch die Blättchen von Marsilia, bei denen allen besondere Gewebeteile nicht nur physiologisch, sondern auch anatomisch für diese Art der Bewegung eigens eingerichtet sind.

Äußerlich erscheinen diese als feste zylindrische Polster, die sich vom übrigen Blattstiel scharf absetzen und die zu bewegendenden Blatteile unmittelbar tragen. Anatomisch betrachtet besteht ein solches Polster der Hauptsache nach aus stark turgeszierendem Parenchym mit sehr elastischen Zellwänden. Die Gefäßbündel, die im Blattstiel nebst dem steifenden Skelettgewebe im Umkreis angeordnet sind, vereinigen sich im Polster zu einem einzigen zentralen leicht biegsamen Strang und stellen so den Krümmungen des Polsters keinen nennenswerten Widerstand entgegen (S. 155). Die Anordnung der an sich festen Elemente ist für die Biegefestigkeit des Polsters also die denkbar ungünstigste; um so mehr muß die Turgorfestigkeit des Parenchyms und muß die Gewebespannung dazu beitragen, um das Gewicht der Blattspreite in jeder Lage, auch bei Wind und Regen, festhalten zu können. Das turgeszente Parenchym bildet denn auch eine mächtige Hüllschicht, die gegenüber dem axilen Leit-

strang stark gespannt ist, deren innere und äußere Teile aber auch unter sich sehr kräftige Gewebespannung aufweisen. Die dadurch erreichte hohe Festigkeit kann aber, im Gegensatz zu der durch Skelettzellen erlangten, jederzeit mittels Turgorwechsel verändert werden. Wenn in dem Polster die Zellen der einen Seite stärker vom Turgor gedehnt werden als auf der gegenüberliegenden, dann müssen Krümmungen erfolgen, die die Blattspreite so bewegen wie das Handgelenk die flache Hand.

Die so entstehenden Variationsbewegungen vollziehen sich entweder autonom (spontan) ohne erkennbare äußere Veranlassung, oder werden als paratonische (aitionome) durch äußere Reize geregelt.

Autonome Variationsbewegungen treten besonders auffallend bei den kleinen seitlichen Fiederblättchen von *Desmodium* (*Hedysarum*) *gyrans*, einer Papilionacee der feuchten Gangesniederungen, noch auffallender, nach MOLISCH, bei *Oxalis hedysaroides* auf. In feuchter, warmer Luft (bei 22–25°) bewegen sich diese Blättchen oft ruckweise, dann wieder gleichmäßiger, gleich schwingenden Armen durch die Luft, wobei die von *Desmodium* in 1–3 Minuten einen Umlauf vollenden können, die von *Oxalis* einen Weg von $\frac{1}{2}$ – $1\frac{1}{2}$ em in einer bis wenigen Sekunden zurücklegen. Durch Lichtschwankungen werden diese Bewegungen nicht gestört. Anders ist es bei den autonomen Variationsbewegungen der Blättchen des Klees (*Trifolium*) und des Sauerklees (*Oxalis*); diese gehen nur im Finstern von statten. Das Endblättchen von *Trifolium pratense* führt im Dunkeln seine 2–4stündlich sich wiederholenden Schwingungen aus, die oft über 120 Bogengrade betragen, die aber von einwirkendem Lichte zugunsten einer festen Lichtstellung aufgehoben werden.

Paratonische Variationsbewegungen werden vornehmlich durch Licht-, durch Schwerkraft- und durch mechanische Reize (Erschütterung, Reibung) ausgelöst. Die Gelenkpolster können dabei gegen verschiedene Einflüsse zugleich reizbar sein; so werden beispielsweise die Blätter der *Mimosa pudica* sowohl durch Licht- als durch Stoßreize (unter Umständen auch durch Schwerkraftreize) in Bewegung gesetzt; außerdem führen sie aber auch noch autonome Bewegungen aus.

Ein Wechsel von Licht und Dunkelheit, also für gewöhnlich der von Tag und Nacht, veranlaßt sog. Schlafbewegungen oder nyktitropische Bewegungen. Die Tages- oder Lichtstellung ist diejenige der diaheliotropischen Laubblätter: Die Spreite ist senkrecht gegen das einfallende Licht ausgebreitet. Tritt Verdunkelung ein, so legen sich die Blätter oder die einzelnen Fiederblättchen nach unten oder nach oben zusammen. Darauf folgende Belichtung läßt alsdann die Tagesstellung wiederkehren. Die Turgoränderungen können dabei in den antagonistischen Gelenkhälften in entgegengesetztem Sinne, oder gleichsinnig, dann aber ungleich ausgiebig erfolgen⁽⁹⁰⁾.

Da auch in den Tropen, wo keine schädigenden Abkühlungen eintreten, die Pflanzen Schlafbewegungen ausführen, so kann der von DARWIN vermutete Vorteil der Nachtstellung, die Blätter gegen zu große Abkühlung zu schützen, nicht in allen Fällen ausschlaggebend sein; STAHL sucht ihn denn auch in der verminderten Taubildung und der dadurch gewährleisteten stärkeren Transpiration des nicht benetzten Blattes. Von bekannteren Pflanzen zeigen Schlafbewegungen *Phaseolus*, *Trifolium*, *Robinia*, *Acacia lophantha*, *Amicia zygomeris* (Fig. 236), *Mimosa pudica*, *Oxalis*, *Marsilia*, *Portieria*; weniger auffallend sind die Bewegungen bei vielen anderen Pflanzen.

Übermäßig helle Beleuchtung verursacht häufig ein Verlassen der Tagesstellung zur Nachtstellung hin oder nach der entgegengesetzten Richtung. Die Fiederblättchen der Robinie sind nachts abwärts geschlagen, im zerstreuten Tageslicht flach ausgebreitet, in der heißen Mittagssonne richten sie sich steil aufwärts. — Manche Pflanzen voll-

führen ihre Schlafbewegungen merkwürdigerweise mit Hilfe geotropischer Reize, indem Lichtschwankungen den Geotropismus der Gelenkpolster verändern (Phaseolus, Lupinus) ⁽⁹⁷⁾.

Ein Wechsel von Tag- und Nachtstellung findet auffallenderweise selbst in konstanter Finsternis, wie auch in andauernder Beleuchtung, noch eine Zeitlang statt. Die Blätter haben sich augenscheinlich auf den periodischen Wechsel auch sonstwie eingerichtet und eingelebt und tragen demnach noch die Neigung in sich, von Zeit zu Zeit aus dem einen in den anderen Zustand überzugehen (S. 246). Ihre tägliche Periode entsteht dadurch, daß die periodischen Lichtreize bestimmend für den Zeitpunkt dieser Änderung sind, ähnlich wie bei unserem Schlaf und Schlafbedürfnis. Jene sichtbare Nachwirkung (S. 220) dauert so lange, bis mit den abnormen Verhältnissen abnorme Starrezustände (Licht-, Dunkelstarre) und Krankheitserscheinungen sich einstellen ⁽⁹⁸⁾.

Auf mechanische Einwirkungen (Erschütterung, Reibung, Verletzung) antworten nur wenige Pflanzen mit ausgesprochenen Variations-

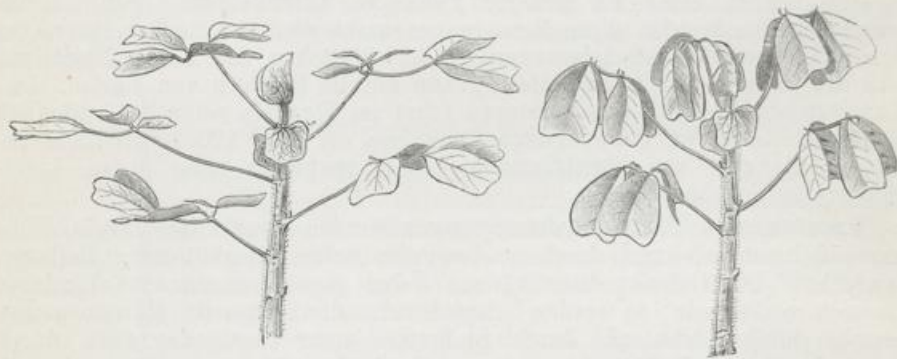


Fig. 236. Schlafbewegung der Blätter von *Amicia zygomeris*. Links in zerstreutem hellem Tageslicht mit ausgebreiteten Blättchen, rechts nach Verdunkelung in Schlafstellung.

bewegungen. Es sind die, welche man früher allein als „reizbare Pflanzen“ anstaunte, so lange man für Pflanzen nur mechanische Einwirkungen als Reize und rasche Bewegungen als Reizwirkungen gelten ließ.

Erwähnt wurde schon (S. 200) die *Dionaea muscipula*, deren Blatthälften nach der Berührung, zumal der „Fühlborsten“ auf der Innenseite, rasch zusammenklappen. Das bekannteste Beispiel für derartige Reizbarkeit ist aber *Mimosa pudica*, eine tropische Leguminose vom Wuchse eines Halbstrauchs, die ihrer hohen Empfindlichkeit den Namen Sinnpflanze verdankt. Ihre zarten Blätter sind gefingert-gefiedert (Fig. 237). Die Sekundärstiele, an denen links und rechts dicht gedrängt die Fiederblättchen stehen, sitzen dem Hauptblattstiel wie vier Finger auf. Alle diese Glieder des Blattes sind untereinander mit Gelenkpolstern verbunden, so daß alle Teile auf ihrer Unterlage beweglich sind und ein sehr verändertes Aussehen des ganzen Blattes bewirken können. Die Lichtlage der ungereizten Blätter zeigt Fig. 237 links. Wird das Blatt erschüttert, dann führen alle seine Teile bei günstiger Temperatur (25–30° C.) und Feuchtigkeit sehr rasche Bewegungen aus. Die Fiederblättchen klappen nach oben und vorn zusammen, die Sekundärstiele legen sich seitlich aneinander und der Blattstiel senkt sich scharf nach unten, wie das Fig. 237 rechts zeigt. Die gereizte Pflanze erholt sich aber bald wieder und nimmt ihre frühere Blattstellung wieder an, wenn ihr Ruhe gelassen wird.

Noch merkwürdiger ist das Verhalten, wenn nicht die ganze Pflanze oder das ganze Blatt, sondern nur die Endfiederchen eines Sekundärstiels gereizt werden. Am besten

geschieht dies durch Versengen mittels eines Streichholzes. Augenblicklich klappen dann die versengten Blättchen nach oben, ihnen aber folgen nun der Reihe nach sämtliche Fiederpaare bis zum Fingeransatz. Von hier überträgt sich die Erscheinung auf die anderen Finger, an denen jetzt die Blättchen in umgekehrter Reihenfolge, also spitzwärts fortschreitend, zusammenschlagen. Haben sich auch die Finger seitlich aneinander gelegt und wähnt der Beobachter den Bewegungsvorgang abgeschlossen, dann überrascht ihn plötzlich noch einmal der Hauptstiel durch rasche Abwärtsbeugung. Von diesem einen Blatte aus kann sich der Reiz auch im Stengel, oft bis zu 50 cm weit, fortpflanzen und auf andere Blätter übertragen.

Die Bewegungen der Polster werden durch Turgorschwankungen bewirkt, die in den antagonistischen Gelenkhälften in entgegengesetztem Sinne erfolgen. Man hat beobachtet, daß aus den Zellen der allein für mechanische Reize empfänglichen, mit eigenartigen Fühlhaaren besetzten Unterseite des Hauptstielpolsters bei der Reizung ein plötzlicher Austritt von Wasser in die Interzellularräume erfolgt. Die Fortleitung des

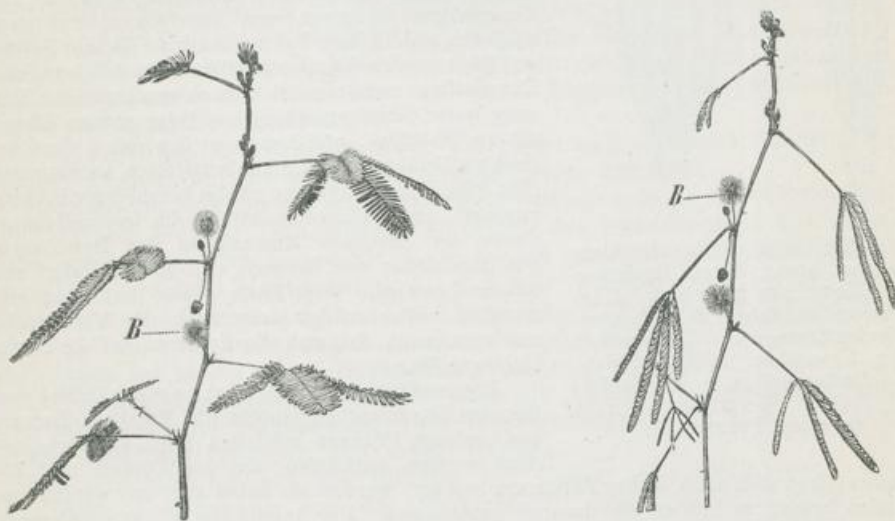


Fig. 237. *Mimosa pudica*. Links ungereizt in der Tagesstellung, rechts durch Erschütterung gereizt, wodurch sich die Blätter zusammengefaltet und abwärts geschlagen haben. B Blütenköpfchen.

Reizes scheint nach den Untersuchungen HABERLANDTS aber nicht von der Bewegung dieses ausgestoßenen Wassers, sondern vom Inhalte schleimführender, im Siebteil verlaufender Zellschläuche, nach FITTING durch lebende Zellen vermittelt zu werden. Mittels hydrostatischer Druckdifferenzen konnte MAC DOUGAL die Auslösung der Reizbewegungen künstlich nicht hervorrufen. — Der Stellung eines erschütterten Blattes äußerlich ähnlich ist seine Schlaf- oder Nachtstellung, doch sind die Spannungszustände, die zu den beiderlei Stellungen führen, in dem Gelenkpolster verschieden⁽⁹⁰⁾.

Ähnlich, doch weniger reizbar, sind *Neptunia oleracea*, *Desmanthus plenus* und *Biophytum sensitivum*. *Robinia Pseudacacia* und *Oxalis acetosella* führen auf kräftige mechanische Reize hin gleichfalls, wenn auch nur unbedeutende Bewegungen aus.

Die so sehr empfindliche Mimose bietet das beste Objekt, um die merkwürdigen Starrezustände der Bewegungsorgane kennen zu lernen. Die Reizbewegungen der Mimose treten nur bei genügend hoher Temperatur lebhaft ein; unter einem gewissen Wärmegrad findet überhaupt keine Bewegung mehr statt, es ist dann Kältestarre eingetreten. Bei etwa 40° Lufttemperatur tritt dagegen Wärmestarre, bei Wassermangel noch vor

dem Welken Trockenstarre, bei längerem Aufenthalt im Finstern Dunkelstarre ein, die wahrscheinlich durch krankhafte Störungen in den Chlorophyllkörpern mit veranlaßt wird. Im Vakuum, in Wasserstoff, in Chloroformdämpfen, Leuchtgas usw. tritt ebenfalls Bewegungslosigkeit ein, die teils durch Sauerstoffmangel, teils durch unmittelbare Giftwirkungen bedingt ist. Wirken die zu Starrezuständen führenden nachteiligen Verhältnisse nicht zu lange ein, dann kann der frühere reizbare Zustand wiedergewonnen werden⁽¹⁰⁰⁾.

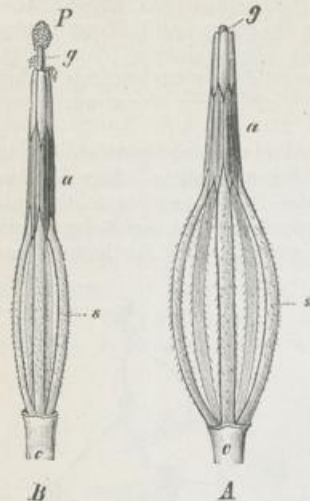


Fig. 238. Staubblätter der *Centaurea jacea*, durch Entfernen der Kronröhre freigelegt. A Im reizempfindlichen, B im kontrahierten Zustande. c Unterer Teil der Kronröhre, s Staubfäden, a Antherenröhre, g Griffel. P Pollen. Vergrößert. (Frei nach PFEFFER.)

Mimulus öffnen sich nach bloßer Berührung wieder; wurden sie dabei aber mit wirksamem Pollen belegt, so bleiben sie dauernd geschlossen. Der knieförmig abwärts gebogene Griffel von *Stylidium graminifolium* schnell bei Berührung des Knies nach oben um.

VI.

Die Fortpflanzung.

Das Leben aller pflanzlichen Einzelwesen ist zeitlich begrenzt; nach kürzerem oder längerem Bestehen sterben sie ab und verschwinden modern und verwesend in der Humusdecke des Bodens. Eine Urzeugung, die neue Einzelwesen aus der leblosen Materie schaffen könnte, findet, so weit unsere Erfahrung reicht, nicht statt. Alle uns umgebenden Pflanzen sind vielmehr die Nachkommen ihrer Vorfahren und verdanken ihr Dasein der allen Organismen zukommenden Fähigkeit Nachkommen zu erzeugen. Die Fortpflanzung muß demnach allen bestehenden Pflanzenarten zukommen.

Es liegt aber in dem Wesen der Fortpflanzung, daß nicht nur Nachkommen erzeugt werden, sondern daß diese zugleich jünger sind, also ihr selbständiges Dasein in einem von ihren Erzeugern schon überschrittenen Zustand der Entwicklung neu beginnen.

Die Bildung einer selbständigen Nachkommenschaft hat aber auch die Loslösung derselben von der Mutterpflanze zur Voraussetzung. Bildet ein

Baum neue Knospen und Zweige, die mit ihm in Verbindung bleiben und das Schicksal des Ganzen teilen, so wird man das nicht als Fortpflanzung bezeichnen. Würden dieselben Knospen aber sich lösen und als selbstständige Pflanzen weiterwachsen können, so wäre das eine Art der Fortpflanzung, wie sie tatsächlich bei Pflanzen vorkommt.

Die Verhältnisse der Außenwelt stellen aber noch die weitere Forderung an die Fortpflanzung, daß sie mit einer Vermehrung der Keime verbunden ist. Da die dem Zufalle preisgegebenen Keime nicht immer die notwendigen Lebensbedingungen zu ihrer Entwicklung vorfinden, sondern zum allergrößten Teil in widrigen Verhältnissen untergehen, so müßte eine Pflanzenart, deren Individuen nur je einen einzigen Keim hinterließen, in kurzer Zeit ausgestorben sein. Für die Vermehrung wird denn auch in geradezu verschwenderischer Weise bei der Fortpflanzung gesorgt. Hundert- und tausendfach, nicht selten millionenfältig ist die Zahl der erzeugten Keime ihren Erzeugern gegenüber. Der Fruchtkörper eines großen Hutpilzes streut, ebenso wie ein kräftiges Farnkraut, Millionen entwicklungsfähiger Sporen aus, und BESSEY berechnete die Zahl der von einer Pappel jährlich produzierten Samen auf rund 28 Millionen.

Verjüngung, Loslösung und Vermehrung sind also die wesentlichsten Punkte, auf die es bei der Fortpflanzung ankommt.

Bekanntlich erfüllen die Pflanzen diese Bedingungen in der verschiedensten Art und Weise. Jede größere Abteilung des Pflanzenreichs hat dabei ihren besonderen Weg eingeschlagen und auch innerhalb jener Abteilungen herrscht eine solche Mannigfaltigkeit, daß jede Familie, jede Gattung, ja sogar oft eine einzelne Art ihre besonderen Eigentümlichkeiten ausgeprägt hat. Auf diesen Abweichungen in den Fortpflanzungsorganen und ihren Funktionen ist ja die ganze Systematik wesentlich begründet.

So vielgestaltig im einzelnen aber auch die Aufgabe gelöst ist, so lassen sich dabei doch im allgemeinen zwei verschiedenartige Richtungen ihrer Lösung unschwer erkennen und scharf trennen.

Die eine zielt hin auf die Bildung von Zellen oder Zellkörpern, die nach ihrer Lostrennung von der Mutterpflanze ohne weiteres, entweder sofort oder nach einer Ruhezeit, keimen und zu neuen selbstständigen Einzelwesen heranwachsen. Diese Fortpflanzungsweise hat man die vegetative, ungeschlechtliche oder monogene genannt. Die besonderen Wachstumsgesetze und der Formenkreis der Mutterpflanze setzen sich unmittelbar in diesen Gebilden fort.

Der zweite bei der Fortpflanzung eingeschlagene Weg ist dagegen bedeutend umständlicher. Es werden dabei nämlich zweierlei Fortpflanzungszellen erzeugt. Eine jede Art derselben vereinigt zwar auch in sich die Wachstumsgesetze und Eigentümlichkeiten ihres Erzeugers, aber es fehlt beiden doch die Fähigkeit sich allein weiter zu entwickeln. Statt zu Nachkommen auszuwachsen, gehen diese Zellen nach kürzester Zeit zugrunde, wenn ihnen nicht die Gelegenheit geboten ist sich miteinander zu vereinigen. Erst wenn die eine (die weibliche) Zelle die andere (die männliche) Zelle in sich aufgenommen und sich mit ihr verbunden hat, wird das Produkt entwicklungsfähig. Diese Art der Fortpflanzung wird als die geschlechtliche, sexuelle oder digene bezeichnet.

Die physiologische Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung gibt sich nicht ohne weiteres zu erkennen. Die vegetative Fortpflanzung genügt nämlich bei vielen Pflanzen, um den Bedarf an Keimen vollkommen zu decken, so daß Pflanzen auch ganz ohne sexuelle Fortpflanzung auskommen könnten. Gewisse Hut- und Bauchpilze regenerieren sich, soweit bekannt,

auch ganz auf vegetativem Wege. Die kultivierten Bananen, manche Dioscoreaceen, der Kalmus, Spielarten der Weinrebe, der Apfelsinen und Erdbeeren bringen überhaupt keine sexuellen Nachkommen mehr hervor. Der Knoblauch, der an Stelle der Blüten kleine Zwiebelchen bildet, die weiße Lilie und der durch Wurzelknöllchen sich vermehrende *Ranunculus Ficaria* u. a. bilden, falls sie ungestört ihre vegetativen Vermehrungsorgane zu entwickeln vermögen, kaum noch keimfähige Samen aus, die aber unter Umständen, so z. B. an abgeschnittenen Blütenständen jener Pflanzen, noch gewonnen werden können. Für gewöhnlich vermehren sie sich ausschließlich durch ungeschlechtliche Sprossung, ohne dabei irgendwie zu degenerieren, wie man das früher einmal bei der ausschließlich vegetativen Vermehrung annahm⁽¹⁰²⁾.

Sieht man, daß die monogene Zeugung durchaus der Erhaltung der Art genügen kann, so muß doch andererseits die sexuelle Zeugung etwas bieten, was durch die vegetative nicht erreicht wird. Wäre dem nicht so, dann müßte es höchst überflüssig erscheinen, daß die viel komplizierter eingerichtete und dabei viel weniger sicher zum Ziel führende sexuelle Zeugung noch neben der vollkommen ausreichenden monogenen auftritt. Selbst die verbreitetsten Schimmelpilze, deren ungeschlechtliche Sporen fast überall gefunden werden, bilden unter Umständen geschlechtliche Fortpflanzungszellen in besonders geformten Sexualorganen aus.

Von manchen niederen Pflanzen (Pilzen und Algen) weiß man, daß die Bildung der Sexualzellen von bestimmten äußeren Einflüssen abhängig ist; bei diesen hat es, wie KLEBS nachwies, der Experimentator durch Abänderung der entsprechenden äußeren Bedingungen, wie Ernährung, Temperatur, Transpiration, Beschaffenheit des Substrats und des umgebenden Mediums in der Hand, entweder ungeschlechtliche Sporen oder Geschlechtszellen entstehen zu lassen. Die Ungunst gewisser äußerer Vegetationsbedingungen gibt in solchen Fällen augenscheinlich den Anstoß zur sexuellen Keimerzeugung, zumal dann, wenn das Geschlechtsprodukt imstande ist, eine längere Zeit der Ruhe unter ungünstigen Vegetationsverhältnissen zu überdauern (Zygosporen von Algen, Phycomyceten), während die vegetativen Keime (Schwärmosporen von Algen, Konidien) dazu weniger geeignet sind. — In anderen Fällen sind aber im Gegenteil gerade die vegetativen Fortpflanzungskörper besonders widerstandsfähig und auf eine Ruheperiode eingerichtet, wie z. B. die Sporen der Farne. Hier liegt also kein Moment vor, welches das Bestehen einer sexuellen Zeugung neben der vegetativen notwendig erscheinen ließe⁽¹⁰³⁾.

Was die digene von der monogenen Zeugung aber wesentlich unterscheidet, das ist die Mischung der Substanz der Eltern und die daraus entstehende Vermischung väterlicher und mütterlicher Eigenschaften.

In der Beeinflussung der Qualität zeigt sich demnach ein wesentlicher Unterschied zwischen vegetativer und sexueller Fortpflanzungsweise und hierin wird man denn auch wohl die eigentliche Bedeutung der Sexualität zu suchen haben. Die vegetative Zeugung sorgt nur für die quantitative Vermehrung der Einzelwesen, die sexuelle beeinflusst daneben in hohem Maße deren Qualität: Die vegetativ erzeugte Nachkommenschaft besteht aus unvermischten Abkömmlingen, die sexuelle dagegen aus Mischlingen.

Der in den Nachkommen entfaltete Komplex von Eigenschaften weicht daher bei vegetativer Vermehrung von dem der Stammform in der Regel nicht ab. In der Tat erhalten sich auf dem Wege vegetativer Vermehrung

alle, auch die nicht samenechten (sexuell nicht vererbbaaren) Varietäten, Sorten und Rassen unserer Kulturpflanzen. Es ist dabei natürlich nicht ausgeschlossen, daß die vegetativen Abkömmlinge in derselben Weise wie die Stammpflanze, oder deren Teile, der Variation (Abänderung) unterliegen (S. 2). Wie aus der Knospe eines Baumes ein Zweig mit neuen Eigenschaften (abweichender Färbung und Gestaltung) durch sogen. Knospenvariation hervorzugehen vermag, oder an einem so abgeänderten Zweige nach Jahren wieder ein als Atavismus bezeichneter völliger oder teilweiser Rückschlag zu den Eigenschaften des Vorfahren sich plötzlich einstellen kann, gerade so gut vermögen Variationen auch bei vegetativer Fortpflanzung aufzutreten, wie das nach BEYERINCK selbst bei den durch ausschließliche Zweiteilung sich vermehrenden Bakterien der Fall ist⁽¹⁰⁴⁾.

Im Gegensatz zu den vegetativen Abkömmlingen wird der mit den Eigenschaften des Vaters noch ausgerüstete sexuelle Nachkomme niemals der Mutterpflanze völlig ähnlich sein können, sondern die Eigenschaften der Eltern in sich vereinigen müssen. Soweit diese abweichend waren, kommen sie zumeist nicht mit gleichem Anteil in den Nachkommen zur Geltung; einzelne Merkmale gewinnen vielmehr vorzugsweise Einfluß, treten dominierend auf; andere treten zunächst diesen gegenüber zurück, sie sind recessiv, oder sie bleiben zeitweise ganz latent, so daß der Nachkomme nicht die Mitte zwischen den Eltern zu halten braucht, sondern oft mehr auf den Vater oder mehr auf die Mutter heraustritt. Von ausschlaggebender Bedeutung sind diese Verhältnisse für den Charakter jeder sexuellen Nachkommenschaft (vgl. S. 265 ff.).

An einzelnen Individuen auftretende Abweichungen werden, sofern sie nicht absolut dominierenden Charakter besitzen, bei regelmäßiger Kreuzung mit normal gebliebenen Individuen wieder verwischt und müssen schließlich beseitigt werden. Unter solchen Umständen arbeitet die sexuelle Fortpflanzung demnach auf eine Konstanz der Art hin. Unter anderen Umständen, so, wenn ein Elter neue dominierende Merkmale besitzt, oder wenn beide Eltern die Neigung haben in ähnlicher Richtung abzuändern, können Abweichungen auch bei sexuellen Nachkommen erhalten bzw. verstärkt werden.

Wie durch die divergierenden elterlichen Tendenzen in den sexuellen Nachkommen der Eigenschaftenkomplex aus dem bisherigen Gleichgewicht gebracht und im Zusammenhang mit korrelativen Beziehungen leicht größeren Schwankungen unterworfen werden kann, das zeigt sich an der großen Neigung zur Variation, die bei Bastarden (S. 264) allgemein zu beobachten ist.

Aber auch bei normaler, artgleicher Befruchtung können, neben unbeständigen, „fluktuierenden Variationen“ der Individuen, in vereinzelt Fällen unvermittelt Nachkommen erzeugt werden, die von den Eltern so stark, und zwar erbfähig, verschieden sind, daß sie den Charakter neuer Arten oder neuer Unterarten (*petites espèces*, von denen bei *Draba verna* L. etwa 200 bekannt sind) tragen. In solcher sprunghaften Variation, die v. KÖLLIKER, und im Anschluß an ihn KORSCHINSKY, als Heterogenese, DE VRIES neuerdings wieder als Mutation bezeichnet, erblicken diese Forscher den Ausgangspunkt für die Entstehung neuer Arten überhaupt, die sich dann zeitweise einstellt, wenn eine bestehende Art aus uns unbekannten Gründen in eine Mutationsperiode eintritt, wie sie DE VRIES experimentell für *Oenothera lamarckiana* nachweisen konnte, während KORSCHINSKY eine große Reihe von Beispielen für Heterogenese geschichtlich nachwies. Typische Beispiele für eine solche liefern das 1590 in einem Heidelberger Garten entstandene *Chelidonium laciniatum* und die unlängst bei Landau neu aufgetretene *Capsella Heegeri* Solms⁽¹⁰⁵⁾. Die den Wert von

Nutzpflanzen in hohem Grade bestimmenden fluktuierenden Variationen, wie z. B. ein hoher Zuckergehalt der Rüben, sind, wie erwähnt, im Gegensatz zu diesen Mutationen nicht erbbeständig und müssen daher durch stete Zuchtwahl aus der variierenden Nachkommenschaft neu ausgelesen und künstlich auf der gewollten Höhe erhalten werden.

Wie die Erfahrungen der Pflanzenzüchter gelehrt haben und wie KLEBS experimentell feststellte, werden die Fortpflanzungsvorgänge zum Teil von anderem Zusammenwirken der äußeren und inneren Lebensbedingungen gefördert als das eigentliche Wachstum, derart, daß sich beide, Wachstum und Fortpflanzung, oft, jedoch nicht immer, gegenseitig ausschließen.

Die vegetative Fortpflanzung.

Die vegetative (monogene, ungeschlechtliche) Fortpflanzung, deren vorwiegend quantitativer Charakter als bloße „Vermehrung“ hervorgehoben wurde, ist fast durch das ganze Pflanzenreich verbreitet; nur wenige Pflanzen entbehren ihrer, wie z. B. viele Koniferen und einzelne Palmen.

Daß sich aus einzelnen gewaltsam abgetrennten Teilen, ja aus einzelnen Zellen oder nackten Protoplasten (Siphoneen) vieler Pflanzen, neue vollständige Individuen regenerieren können, ist schon bei der künstlichen Vermehrung hervorgehoben worden. Bei der vegetativen Fortpflanzung liegt der gleiche Fall vor; nur handelt es sich hier um eine organische oder doch im natürlichen Verlauf der Entwicklung eintretende Abtrennung der Teile von der Mutterpflanze. Rein äußerlich kann man dabei zwischen einer Vermehrung durch mehrzellige Vegetationskörper (Sprossungen, Brutkörper) und einer durch einzelne Zellen (Brutzellen, Sporen) unterscheiden.

Die **Vermehrung durch Brutkörper (Sprossung)** ist sehr oft nur eine Loslösung von Seitensprossen, der Zerfall eines Einzelwesens in mehrere. So werden die Seitensprosse eines Wasserfarns, der Azolla, durch Absterben und Zerfall der alten Teile der Mutterachse voneinander getrennt und wachsen als selbständige Pflänzchen weiter. So trennen sich auch die durch Sprossung entstandenen Vegetationskörper der Wasserlinsen (Lemna) bald voneinander und werden selbständig.

Ähnlich verhält es sich bei der Vermehrung durch Ausläufer, Rhizome und Knollen. Bei der Erdbeere, dem Günsel (*Ajuga reptans*) und vielen anderen Pflanzen bilden sich aus Knospen an weithin kriechenden Ausläufern neue, sich bewurzelnde Sprosse. Sterben dann die Ausläufer selbst ab, so entsteht im Umkreis der Mutterpflanze eine Kolonie selbständiger Tochterpflanzen. Ohne daß die Nachkommen so weit von der Mutterpflanze fortgerückt werden, teilen sich z. B. die Knollen des Lerchensporns, so daß aus einer einzigen zunächst deren 2, dann 4 und mehr hervorgehen; in Zwiebeln entstehen neue Zwiebelchen (die „Zwiebelbrut“) in den Blattachseln von Zwiebelschuppen. Brutzwiebeln oder Brutknospen („Bulbillen“) entstehen in anderen Fällen auch an oberirdischen Vegetationsorganen.

Bei verschiedenen Alliumarten findet man sie im Blütenstande an Stelle von Blüten stehen, ebenso bei dem Grase *Poa bulbifera* und bei *Polygonum viviparum*. Bei *Lilium bulbiferum*, *Dentaria bulbifera* u. a. sind die Achselknospen der Blätter zum Abfallen eingerichtet (Fig. 22). In ihren dick angeschwollenen Blatthückern erhalten sie Reservestoffe mit auf den Weg und oft treiben sie schon Würzelchen vor ihrer Ablösung. Bei *Ranunculus Ficaria* ist es dagegen das Würzelchen der Achselknospe, das mit Reservestoffen vollgepfropft, das Aussehen eines Getreidekorns annimmt. Beim Absterben des Krautes im Vorsommer bleiben diese Bulbillen in großer Zahl auf der Erde zurück und haben zu der Fabel vom „Getreideregen“ Anlaß gegeben. Auch bei Kryptogamen, bei Moosen und Farnen, treten Brutknospen auf. Eine besondere biologische Aufgabe haben

die Winterknospen (Hibernakeln) vieler unserer Wasserpflanzen (*Hydrocharis*, *Utricularia*, *Lemna* u. a.) übernommen. Sie werden im Herbst gebildet, überwintern auf dem Grunde der Gewässer und kommen erst im nächsten Frühjahr an die Oberfläche, um sich zu neuen Pflanzen zu entfalten.

Aus vegetativen Vermehrungsorganen höherer Pflanzen entwickeln sich meist jedes Jahr sofort kräftige, blühreife und fruchtende Individuen, während die aus Samen hervorgehenden Keimlinge oft mehrere Jahre der Erstarkung bedürfen, bis sie diesen Zustand erreicht haben (Zwiebelgewächse, Hopfen usw.).

Brutknospen können aber auch an Orten auftreten, wo sich gewöhnlich keine Vegetationspunkte finden. Es sind dann Adventivbildungen, die besonders häufig an Blättern, zumal auf Blattspreiten, aber auch z. B. an der Spitze ausläuferartig gestreckter Farnblätter, angetroffen werden. Während die Blätter von Begonien, *Drosera* u. a. erst nach gewaltsamer Lostrennung neue Pflanzen entwickeln, besitzen Blätter anderer Pflanzen diese Fähigkeit unter normalen Verhältnissen. Besonders ausgezeichnet sind dadurch einige Farne (*Asplenium decussatum*, *Asplenium Fabianum*, *A. bulbiferum*, *A. viviparum*), auf deren Spreite Adventivknospen entstehen, die sich alsbald zu jungen bewurzelten Pflänzchen entwickeln (Fig. 239). Auf den Blättern unserer *Cardamine pratensis* bilden sich ebenfalls häufig Adventivpflänzchen und auch *Cardamine amara* ist zu solchen Bildungen geneigt. Bei *Cystopteris bulbifera* entwickeln sich Adventivknospen zunächst zu Bulbillen mit rundlichen, fleischig angeschwollenen Blättern. Eins der merkwürdigsten Beispiele bieten die Blätter des tropischen Bryophyllum, die zumal nach der leicht erfolgenden Abtrennung von der Mutterpflanze und nach Verwundungen, in ihren Einkerbungen Brutpflänzchen entwickeln. Ein Windstoß genügt aber schon, um die Fiederblättchen dieser Pflanze abzuschütteln. — Auf dem Thallus mancher Lebermoose (*Marchantia*, *Lunularia*) füllen Brutknospen, dicht gedrängt und bei stetem Nachwuchs, besondere „Brutbecher“ (Fig. 381, 382).



Fig. 239. *Asplenium Fabianum*. Eine junge Farnpflanze (T) mit 5 Blättern und einigen Wurzeln (W) ist durch Sprossung aus dem Blattgewebe (M) einer älteren Pflanze entstanden.

Einer der interessantesten Fälle von Adventivsprossungen ist die Bildung von Adventivkeimen in Samenanlagen, die in den meisten Fällen zur Polyembryonie, dem Vorhandensein mehrerer Embryonen innerhalb eines Samens führt. Abgesehen von den Fällen, in denen die Überzahl der Keime in einem Samen durch eine Verwachsung von Samenanlagen, eine Teilung des Nucellus innerhalb des Integuments, oder eine Mehrzahl von Embryosäcken im Nucellus zustande kommt, wo also von Adventivkeimen nicht eigentlich die Rede sein kann, sind Vorkommnisse bekannt, wo in einer normalen Samenanlage mit nur einem Embryosack sich eine Mehrzahl von Embryonen ausbildet. Nur in ganz seltenen Fällen enthält der Embryosack dann 2 Eizellen (*Santalum*, *Sinningia*), oder es tritt eine Spaltung des Embryos oder seines Vorkeims ein. Vielmehr wachsen meist vegetative Zellen als Brutzellen von außen in den Embryosack hinein und entwickeln sich dort ganz wie sexuell entstandene Embryonen. Diese von STRASBURGER entdeckten vegetativen Adventivkeime entstammen meist dem Gewebe des Nucellus, so bei *Funkia ovata* (Fig. 240), *Evonymus latifolia*, *Citrus aurantium*, *Nothoscordum fragrans*, *Mangifera indica*, *Caelebogyne ilicifolia*, *Clusia alba*, *Opuntia vulgare*, *Euphorbia dulcis*, *Colchicum autumnale*, seltener dem inneren Integument (*Allium odoratum*). Auch aus den Synergiden oder aus den Antipoden können bei manchen Pflanzen (*Gnetum*, *Ulmus*) Embryonen sich entwickeln. Die Eizelle kann sich zwar nach erfolgter Befruchtung mit den Adventivkeimen zugleich weiter entwickeln, meist wird sie jedoch durch die Adventivembryonen daran gehindert. Die Samen enthalten dann kein Geschlechtsprodukt, sondern sind zu Organen der vegetativen Vermehrung geworden. Die Bildung der Adventivkeime hängt in polyembryonalen Samen oft freilich noch

insofern von der Befruchtung ab, als sie noch der vorausgegangenen Anregung durch Bestäubung bedarf. Bei der neuholländischen Euphorbiacee *Caelebogyne ilicifolia*, die ausschließlich in weiblichen Exemplaren in unseren Gewächshäusern kultiviert wird, aber auch bei *Balanophora elongata* und *Elatostema acuminatum* nach TREUB und bei *Bal. globosa* nach LOTSY, entstehen die Adventivkeime ohne Bestäubung. Hier liegen also Fälle von ausgesprochenem Geschlechtsverlust vor, wie sie auch von einzelnen Farnen bekannt und als Apogamie bezeichnet worden sind.

Bei den apogamen Farnen treten an Stelle der Geschlechtsprodukte in den Prothallien vegetative Keime auf, so in verschiedener Abstufung bei *Athyrium filix femina* var. *cristata*, *Aspidium falcatum*, *Todea africana*, sowie bei *Pteris cretica* und bei *Nephrodium pseudomas* var. *polydactyla*. Bei letzteren werden überhaupt keine weiblichen Geschlechtsorgane mehr gebildet; die junge Farnpflanze geht vielmehr durch vegetative Sprossung genau aus denjenigen Stellen am Prothallium hervor, wo die

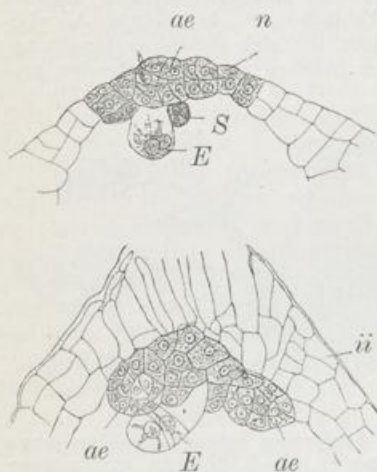


Fig. 240. Vegetative Sprossung aus dem Nucellus von *Funkia ovata* (*Hosta coerulea*). *n* Nucellus, dessen Zellen am Scheitel sich zur Anlage der Adventivkeime (*ae*) anschicken, *S* Synergide, *E* aus der Eizelle entstandener Embryo, *ii* inneres Integument.

echte Parthenogenese vor. LOEB fand, daß dabei die Anregung zur Entwicklung ausgehen kann von wasserentziehenden Lösungen ($MgCl_2$ u. a. Salzen, Zucker, Harnstoff), WINKLER wies das Gleiche nach für Extraktivstoffe des Spermas, und NATHANSOHN gibt an, daß unter Umständen Temperaturerhöhungen die parthenogenetische Weiterentwicklung auszulösen vermögen. JICKEL erblickt in schädigenden Einflüssen, die ein gewisses Maß nicht überschreiten, die allgemeinere Veranlassung dafür⁽¹⁰⁸⁾.

Vegetative Vermehrung durch Einzelzellen (Sporen, Brutzellen). Wie durch vielzellige Vegetationskörper, so kann die Vermehrung auch durch einzelne Zellen bewirkt werden. Rein formal betrachtet liegt diese Vermehrungsweise auch da vor, wo sich einzellige Bakterien, Pilze und Algen durch Teilung ihres Vegetationskörpers fortpflanzen. Eigenartig in Form und Bildungsweise treten die der vegetativen Vermehrung dienenden Zellen (Sporen, Konidien, Schwärmsporen, Brutzellen von Moosen) aber erst bei höher entwickelten Kryptogamen auf, wo sie oft an besonderen Organen oder in eigens dazu angelegten Behältern (Konidienträgern, Sporangien, Fruchtkörpern) ausgebildet werden.

Archegonien stehen müßten. (Bei dem genannten *Nephrodium* gehen, wie FARMER, MOORE und DIGBY entdeckten, Kernverschmelzungen vegetativer Prothalliumzellen der Embryobildung voraus.) Bei *Aspidium filix mas* var. *cristatum* u. a. hat sich die Apogamie erst durch die Kultur ausgebildet. — In erweitertem Sinne könnte man auch bei jenen *Allium*-arten, die an Stelle ihrer Blüten Brutzwiebeln tragen, von Apogamie reden⁽¹⁰⁹⁾.

Die in den letzten Jahren beschriebenen Fälle von Parthenogenese bei höheren Pflanzen (Kompositen, Alchimillen, *Thalictrum*, *Bryonia*?) sind als weitere eigenartige Form einer Apogamie erkannt worden. Ohne Befruchtung entwickelt sich hier der Embryo zwar scheinbar aus der Eizelle; diese hat aber mit dem Ausbleiben einer vorausgehenden Reduktionsteilung ihren sexuellen Charakter als weibliche Zelle völlig eingebüßt und ist zu einer rein vegetativen geworden. Ähnlichen Verhältnissen wird wohl auch die Nachkommenschaft der *Wikstroemia indica*, der *Ficus hirta* und der *Chara crinita* ihre Entstehung verdanken, für die gleichfalls Parthenogenese angegeben war⁽¹⁰⁷⁾.

Wie bei niederen Tieren, so kommt auch bei einzelnen Kryptogamen (Marsilia-, Saprolegniaarten), wie es scheint,

Fa
lu
we
di
lic
la

we
be
me
sic

W
fe
Cy

In
du
ge
ha
he
ta
na

le
lie
E
Se
ge
au

vo
ba
ru
au
Fu
no
un
lie
ge
ju
si
ru
Ze
ei

Wie eine Farnpflanze gelegentlich unmittelbar, unter Umgehung des Sexualaktes, aus dem Prothallium durch Sprossung hervorgehen kann, so kommt es ausnahmsweise auch vor, daß die Sporenbildung übergangen wird und die Prothallien unmittelbar aus dem Farnblatt hervorsprossen (Aposporie bei Varietäten von *Athyrium*, *Aspidium*, *Asplenium dimorphum*, *Nephrodium pseudo-mas* var. *cristata* apospora)^(108a).

Die sexuelle Fortpflanzung.

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung werden, wie erwähnt, zweierlei Fortpflanzungszellen gebildet, die einzeln in der Regel aber nicht entwicklungsfähig sind. Erst durch die Vereinigung einer männlichen mit einer weiblichen Zelle zu einer einzigen neuen embryonalen Zelle erlangt diese die Fähigkeit der weiteren Entwicklung, wobei die Elemente des männlichen und des weiblichen Kernes in dem Keimkern mehr oder weniger lange getrennt nebeneinander kenntlich bleiben können⁽¹⁰⁹⁾.

Bei der Befruchtung gelangen meist zwei einkernige Zellen zur Vereinigung, auch wenn die vegetativen Protoplasten mehrkernig sind. Doch wird das durch STEVENS bekannt gewordene Vorkommen bei *Albugo Portulacae*, *Bliti* und *Tragopogonis*, daß die mehr oder weniger zahlreichen Kerne des Eies mit ebenso zahlreichen Spermakernen sich bei der Befruchtung vereinigen, kaum allein stehen.

Nachdem O. und R. HERTWIG, BOVERI und DELAGE an tierischen Objekten die Weiterentwicklung kernloser Eifragmente nach dem Eindringen eines Spermatozoons festgestellt hatten, wurde diese sog. Merogonie von WINKLER auch bei der *Fucacee* *Cystoseira barbata* beobachtet⁽¹¹⁰⁾.

Es wurde oben bei der Parthenogenesis darauf hingewiesen, daß die der Eizelle im Interesse der Befruchtung auferlegte Unfähigkeit zur Weiterentwicklung nicht nur durch Kopulation mit der männlichen Zelle, sondern auch durch andere Mittel aufgehoben werden kann, wie es KLEBS für Algengameten auch schon gezeigt hatte. Man hat bei der Befruchtung demnach zu unterscheiden zwischen einem die Entwicklungshemmung der Eizelle beseitigenden Reizkomplex und der, ihren Entwicklungsgang qualitativ beeinflussenden Zellvereinigung (Amphimixis). Beide Einflüsse wirken bei der natürlichen Befruchtung zusammen⁽¹¹¹⁾.

Da es bei der sexuellen Fortpflanzung nicht nur darauf ankommt zweierlei Geschlechtszellen zu bilden, sondern auch deren Vereinigung zu ermöglichen, so sind für die Organe, die der sexuellen Zeugung dienen, andere Einrichtungen nötig als für die mit rein vegetativen Tätigkeiten. Die Sexualorgane erscheinen demgemäß am vegetativen Körper der Pflanzen als ganz eigenartige, ja zuweilen fremdartige Gebilde, deren Erscheinungsform aus dem vegetativen Aufbau einer Pflanze sich nicht voraussagen läßt.

Die Vereinigung der Sexualzellen (die Befruchtung) wird, abgesehen von den nötigen äußeren Vorrichtungen, vornehmlich durch chemotaktische bzw. chemotropische Reizbarkeit erzielt (S. 224, 241). Es ist zumeist die ruhende Eizelle oder das weibliche Sexualorgan, von dem die Anziehung auf die beweglichen männlichen Geschlechtszellen ausgeht. Wo äußere Formverschiedenheiten zwischen männlichen und weiblichen Sexualzellen noch nicht ausgebildet sind, da findet man gewöhnlich beide bewegungsfähig und die Anziehung scheint dann eine gegenseitige zu sein, so bei den äußerlich gleichen und beweglichen Sexualzellen (den Gameten) niederer Kryptogamen, besonders denen der Algen (Fig. 97). Bei der Kopulation der Konjugaten sind beide Sexualzellen äußerlich auch noch gleich; hier bewegt sich aber doch schon meist die eine durch den Verbindungskanal zu der ruhenden anderen. Als frei bewegliche Spermatozoiden sind die männlichen Zellen bei den meisten Algen und mit Ausnahme der Florideen (wo die cilienlosen männlichen Zellen wohl passiv vom Wasser an die weiblichen

Organe getrieben werden) im ganzen Reich der höheren Kryptogamen, selbst noch bei einzelnen Gymnospermen, entwickelt. Bei den geschlechtlich differenzierten Pilzen bleibt dagegen die männliche Substanz zumeist in einen eigenartigen Hyphenzweig eingeschlossen, der sich dem weiblichen Organ anschmiegt. Die Verschmelzung erfolgt nach der Durchbrechung der trennenden Membranen. Eine ähnliche Durchwanderung oder Auflösung trennender Membranen wie sie bei Pilzen vorkommt, ermöglicht erst die Befruchtung bei den höchst entwickelten Pflanzen, den Phanerogamen. Die männlichen Zellen sind bei diesen in der Mikrospore (dem Pollenkorn) eingeschlossen; die Eizelle liegt in der Makrospore (dem Embryosack), dieser in der Samenanlage und die Samenanlage bei den Angiospermen eingeschlossen im Fruchtknoten. Die doppelt umhüteten Pollenkörner werden mit fremder Hilfe (durch Luft- oder Wasserströmungen, vornehmlich aber durch Tiere) entweder direkt auf die Samenanlagen oder aber auf bestimmte Teile des Fruchtknotens übertragen. Hierauf wächst ihre innere Haut zu einem Zellschlauche aus, der durch chemotropische (einschließlich hydrotropische und aërotropische) Reize geführt, wie ein Pilzfaden die Gewebe des Fruchtknotens und der Samenanlage durchwächst und in den Embryosack bis zur Eizelle vordringt. Die Vereinigung der Sexualzellen kann hierauf erfolgen. (Fig. 99.)

Neuere Untersuchungen haben ergeben, daß im Embryosack nicht nur die Eizelle mit einer Spermazelle, sondern auch der Embryosackkern mit dem anderen Spermakern des Pollenschlauches verschmilzt, was als doppelte Befruchtung bezeichnet wird. Die davon abgeleiteten Endospermzellen sind demnach, wie der Embryo selbst, ein Mischprodukt, woraus sich ihr Mischlingscharakter bei der Xenienbildung erklärt. Xenien, bei denen der abweichende Samencharakter der pollensliefernden Pflanze also schon im reifenden Samen — nicht erst im Nachkommen — zur Geltung kommt, treten besonders auffällig beim Mais auf, wenn z. B. blau- und gelbkörnige Rassen oder Sorten mit zuckerhaltigen Körnern und solche mit stärkemehlhaltigen Körnern untereinander bestäubt werden. Welche Bedeutung der doppelten Befruchtung zukommt, ist ungewiß; möglich, daß der Embryosackkern als Schwesterkern des Eies zwar die gleiche chemotaktische Anziehung für die Spermazelle besitzt wie das Ei selbst, daß aber die Vereinigung für das der Resorption anheimfallende Nährgewebe nebensächlich ist⁽¹¹²⁾.

Wenn auch ein gesundes Pollenkorn für die Befruchtung je einer Samenanlage genügt, so lehrt doch die Erfahrung, daß ein besserer Erfolg durch reichlichere Bestäubung der Narben erreicht wird. Dies rührt nach CORRENS daher, daß nicht alle Pollenkörner (wie auch nicht alle Samenanlagen) zur Fortpflanzung tauglich sind. So kamen bei *Mirabilis Jalapa* auf ein taugliches Pollenkorn 4 untaugliche, auf 3 taugliche Samenanlagen 1 untaugliche. Für *Mirabilis longiflora* waren die entsprechenden Zahlen 1 : 3 und 1 : 1⁽¹¹³⁾.

Der wichtigen Pollenübertragung sind bei den Phanerogamen mannigfache Einrichtungen gewidmet. Sie sind verschieden je nach den Transportmitteln, auf die es ankommt.

Als windblütige (anemophile) Pflanzen bezeichnet man alle die, deren Pollen vom Wind übertragen wird. Da diese Übertragungsweise von den Zufälligkeiten der Luftströmungen abhängig ist, so findet man bei Windblütlern meist enorme Mengen von Pollenkörnern entwickelt. Eine mittelstarke Maispflanze erzeugt nach HOLDEN ca. 50 000 000 Pollenkörner. — In ganzen Wolken wird der Blütenstaub aus Tannen- und Fichtenwäldern in die Luft geführt und fällt oft als dichter sog. Schwefelregen nieder. Die Oberfläche des Bodensees ist davon oft weithin gelb gefärbt, „der See blüht“ sagen die Anwohner, und in norwegischen Fjords bildet, nach Beobachtungen meines Vaters F. C. NOLL, noch in 200 Faden Tiefe Koniferenpollen eine Zeitlang die Hauptnahrung einer Rhizopode (der *Saccamina*).

Die männlichen Blüten sind deshalb in Kätzchenform (Koniferen, Quereifloren) dem Luftzug frei ausgesetzt, oder ihre Staubbeutel an langen schwanken Filamenten, wie bei den Gräsern aufgehängt. Ihre Pollenkörner selbst kleben nicht oder hängen nicht durch rauhe Oberflächen zusammen, sondern entfallen wie ein leichter, loser Staub den geöffneten Staubbeuteln. Die Pollenkörner mancher Nadelhölzer sind zudem durch zwei blasige Auftreibungen der Exine ganz besonders flugfähig gemacht. Bei einigen Windblütlern wird der Pollen durch plötzliche Streckung der in der Knospe gerollten Filamente (Urticaceen, z. B. Pilea) oder durch in den Staubbeuteln ausgelöste Spannungen als Wölken in die Luft geschleudert.

Die weiblichen Organe sind zum Auffangen des in der Luft schwebenden Pollens häufig besonders eingerichtet, indem die Narben pinselförmig ausgebreitet (Haselnuß) oder wie Federchen fein behaart (Gräser) oder gefiedert (Walnuß), oder zu langen Fäden ausgezogen sind (Mais). Bei gewissen Koniferen mit freien oder doch frei vortretenden Samenanlagen bleiben die Pollenkörner in Flüssigkeitstropfen hängen, die von den Samenanlagen ausgeschieden werden. Bei anderen Koniferen, deren Samenanlagen in Blütenzapfen geborgen sind, fangen Integumentfortsätze die zufliegenden Pollenkörner auf und bringen sie zu den klebrigen Öffnungen der jungen Samenanlagen.

Das Wasser spielt bei der Befruchtung höherer Pflanzen nicht eine solche Rolle wie bei den Kryptogamen. Nur einzelne untergetauchte Gewächse bedienen sich seiner zur Pollenübertragung und werden deshalb als wasserblütige (hydrophile) Gewächse bezeichnet. — Bei den submers blühenden Seegräsern (Zostera-Arten) zeigt der Pollen gewisse mit der Befruchtung unter Wasser in Beziehung stehende Eigentümlichkeiten. Er bildet keine rundlichen Körner, sondern langgestreckte fädige Gebilde, die zudem keine Exine besitzen und das spezifische Gewicht des Seewassers haben, so daß sie von den leisesten Strömungen schwebend fortgeführt und mit den Narben in Berührung gebracht werden. Bei den ebenfalls submersen Wasserpflanzen Vallisneria, Elodea und den Enhalus-Arten des indischen Ozeans vollzieht sich die Befruchtung nicht unter Wasser, sondern auf der Oberfläche. Zu diesem Behufe trennen sich die männlichen Blüten von Vallisneria spiralis von ihren Stielen und steigen zum Wasserspiegel auf, wo sie sich öffnen und wie kleine Kähne an die weiblichen Blüten angetrieben werden. Letztere finden sich ihrerseits durch Streckung ihrer zunächst spiralig aufgerollten langen Stiele auf dem Wasserspiegel ein und werden nach der Befruchtung durch erneute spiralige Aufrollung der Blütenstiele wieder hinabgezogen⁽¹¹⁴⁾.

Die große Mehrzahl der Phanerogamen ist bei der Befruchtung auf die Vermittelung von Tieren angewiesen. Indem die Pflanzen durch verschiedenartige Lockmittel Insekten, Vögel, Fledermäuse oder Schnecken dazu heranziehen, wird neben der tierischen Bewegung auch die tierische Intelligenz in den Dienst der Befruchtung der Pflanze gestellt. Die Pollenübertragung wird dann nicht mehr dem bloßen Zufall anheimgegeben; der Pollen wird vielmehr in gesicherter Weise zu den Sexualorganen gebracht, so daß er nicht in so verschwenderischer Fülle wie bei den Windblütlern gebildet zu werden braucht. Die allermeisten der hierher gehörigen Pflanzen sind auf Bestäubung durch Insekten eingerichtet (Entomophilie). Diesen wird als Nahrung geboten sowohl Zuckersaft, der als Nektar an verschiedenen Orten der Blüte ausgeschieden werden kann, als auch Pollen selbst, der als stickstoffreiche Nahrung mit dem Honig zusammen von den Bienen zum „Bienenbrot“ verknetet wird. Um die Tiere schon von fern auf die nektarbietenden Sexualorgane aufmerksam zu machen, werden zudem eigenartige Düfte und bunte Farben erzeugt. Die „Schauapparate“ werden meist von auffallend gefärbten Blütenblättern oder Kelchblättern (Nigella, Aconitum) bzw. vom Perigon (Lilien, Tulpe) geliefert, können aber auch von dazu ausgebildeten besonderen Blüten, (Randblüten von Kompositen, Umbelliferen, des Viburnum Opulus, Duftblüten der Renanthera Lowii) gestellt werden. Hochblätter und Achsenteile, die nicht unmittelbar zur Blüte

gehören, erfüllen als sog. zirkumflorale (bei Euphorbiaceen) oder extraflorale Schauapparate (bei *Astrantia major*, *Salvia*-arten, *Melampyrum*, *Dalechampia*, *Bougainvillea spectabilis*, Aroideen) hier und da die gleiche Aufgabe.

Der Pollen der Insektenblütler ist im Gegensatz zu dem der Windblütler nicht stäubend; seine Körner kleben vielmehr mittels ölicher oder schleimiger Flüssigkeit aneinander oder sie hängen durch raue Oberflächen oder mittels viscinartiger Fäden (*Oenothera*) zusammen und werden erst durch Tiere von den Antheren abgestreift. Der Bau der Blüten ist aber, wie CHR. KONR. SPRENGEL in seinem berühmt gewordenen Buche „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“ 1793 zuerst ausführlich beschrieb, so eingerichtet, daß die Pollenkörner notwendig an bestimmten Körperstellen des nahrungsuchenden Tieres hängen bleiben und von ihm dann auf der klebrigen oder filzigen Narbe einer anderen Blüte abgestreift werden. Die hierbei im einzelnen auftretende Mannigfaltigkeit des Verfahrens ist geradezu unübersehbar, und die sich ergänzenden Ausstattungen in Körperformen und Funktionen bei Blumen und Insekten sind höchst merkwürdig.

Außer dem Ernährungstrieb werden auch die Fortpflanzungsinsteinsten der Insekten von den Pflanzen ausgebeutet. Nicht wenige Pflanzen (Araceen, Stapelien, Aristolochien) verleiten durch das mißfarbige Aussehen und den ausgesprochenen Aasgeruch ihrer Blüten Aasfliegen, ihre Eier auf ihnen abzulegen; bei diesem Geschäft besorgen sie die Pollenübertragung für die Pflanze. In den bekannten birnförmigen hohlen Blütenständen der Feige (*Ficus carica*, Fig. 575) finden sich neben langgriffeligen weiblichen Blüten, die der Samenproduktion dienen, ähnliche, aber kurzgriffelige „Gallenblüten“. In diese legt die Feigengallwespe (*Blastosphaga*) je ein Ei und bestäubt bei diesem Geschäft nebenher die Samenblüten mit dem Pollen, den sie aus den männlichen Blütenständen (des „Caprificus“) einschleppt. Die großen weißen Blüten der amerikanischen Palmlilien (*Yucca*, Fig. 493) werden ausschließlich von der Yucca-Motte (*Pronuba*) bestäubt, die erst zur Zeit des Aufblühens der Yucca im Sommer der im Boden überwinterten Puppe entschlüpft und ihre Eier durch den Griffel in den Fruchtknoten senkt, nachdem sie sich vorher mit Pollenmassen beladen hatte. Die sich entwickelnden Maden zehren zwar einen Teil der Samenanlagen auf; ohne den Besuch der Motte käme aber die Pflanze überhaupt nicht zur Samenproduktion, wie es die Unfruchtbarkeit dieser beliebten Zierpflanzen in unseren Gärten beweist.

In Südamerika sind es namentlich auch die flinken, die Blüten nach Insekten absuchenden Kolibris, oder die den wässerigen Nektar von Puya-Arten trinkenden Stare, in der alten Welt die Honigvögel, die als Befruchtungvermittler eine Rolle spielen. MARLOTH zählt in der südafrikanischen Flora ca. 40 ornithophile Pflanzen, die vornehmlich durch Vermittlung von Nektarinien bestäubt werden. Arten der Gattung *Feijoa* locken die gefiederten Bestäubungsvermittler durch genießbare, fleischig-süße Blumenblätter an.

Neben diesen vogelblütigen (ornithophilen) Pflanzen verdienen auch die durch Fledermäuse bestäubten (chiropterophilen) Blüten einer kurzen Erwähnung: zu wird beispielsweise die zweihäusige Pandanacee *Freycinetia* durch einen *Pteropus* (fliegenden Hund) bestäubt, der die inneren Blütendeckblätter zu verzehren kommt.

Die Blüten von *Calla palustris* und *Chrysosplenium*, auch die im Erdboden steckenden Blüten der viel kultivierten *Aspidistra*, sollen dem Zutun von Schnecken ihre Bestäubung verdanken (malakophile Pflanzen)⁽¹¹⁵⁾.

Selbstbefruchtung und Kreuzung. Wie gesagt, ist es bei der sexuellen Fortpflanzung gegenüber der vegetativen auf Qualitätsänderungen abgesehen; diese werden aber am besten erreicht, wenn die Sexualzellen von verschiedenen Einzelwesen abstammen. Es stimmt damit nun ganz überein, wenn man bei der sexuellen Fortpflanzung im Pflanzenreich mannigfache, oft sehr kompliziert erscheinende Einrichtungen findet, die auf eine

Kreuzung (eine Verbindung der Sexualzellen verschiedener Individuen) hinarbeiten, selbst da, wo die Einzelwesen zweierlei Geschlechtsorgane zugleich tragen, also Zwitter sind, wie u. a. die meisten Phanerogamen.

Wenn man trotzdem in einer keineswegs geringen Minderzahl von Fällen Selbstbefruchtung als Nothelf oder gar als Regel vorfindet, so beweist das, daß auch ohne die Vorteile der Mischung, also ganz wie bei vegetativer Vermehrung, die Fortpflanzung bestehender Formen unter den bestehenden Verhältnissen bei diesen Pflanzen ausreicht. Häufig führt aber die erfolgende Selbstbestäubung überhaupt nicht zur Selbstbefruchtung, indem der Pollen der eigenen Blüte auf der Narbe unfruchtbar bleibt (selbststerile Blüten), und nur derjenige anderer Individuen die Befruchtung zu vollziehen vermag (Roggen, *Corydalis cava* und einzelne Cruciferen, *Lobelia fulgens*, *Verbascum nigrum* u. a.)⁽¹¹⁶⁾.

Die Abneigung zwischen den sexuellen Organen ein und derselben Blüte geht bei gewissen Pflanzen sogar weit über diese Gleichgültigkeit hinaus, indem sie geradezu wie Gifte aufeinander wirken. So ist es von einigen Orchideen bekannt, daß die Bestäubung mit dem eigenen Pollen die Blüte zum Absterben bringt, während in anderen Fällen der Pollen von der Narbenfeuchtigkeit der eigenen Blüte in kurzer Zeit getötet wird.

In gewissen Fällen tritt Selbstbefruchtung ein, wenn eine Fremdbestäubung überhaupt nicht erfolgt, oder sie geht auch neben dieser her (Weizen-Spielarten, Gerste, *Canna*, *Viola*-arten, *Linum usitatissimum* u. v. a.). Bei manchen Familien kommen neben den großen „chasmogamen“, auf Kreuzbefruchtung durch Insekten oder Wind eingerichteten Blüten kleine unscheinbare Blütchen vor, die oft zwischen Blättern an der Erde verborgen sind, sich gar nicht entfalten und ausschließlich durch Selbstbefruchtung Samen tragen. (S. S. 218.) Den Staubbeuteln pflegt in solchen Blüten der Öffnungsmechanismus zu fehlen, so daß die Pollenschläuche durch die Antherenwände zu der Narbe durchwachsen müssen. Diese kleistogamen Blüten liefern oft den reichlichsten Samen (*Viola*-arten), bei anderen sind sie allein fruchtbar. *Polycarpon tetraphyllum* besitzt ausschließlich kleistogame Blüten. Da aber bei den meisten Arten neben der Selbstbefruchtung in kleistogamen Blüten eine Kreuzung in großen offenen Blüten erfolgt (*Impatiens noli tangere*, *Lamium*-Arten, *Stellaria*, *Specularia perfoliata*, *Juncus bufonius* u. a.), so stand wenigstens den Voreltern und steht den Nachkommen kleistogam erzeugter Geschlechter die Kreuzung zeitweilig offen.

Besondere Einrichtungen zur Kreuzung der Geschlechtszellen finden sich im ganzen Pflanzenreich, bei den niedersten wie bei den höchsten Formen.

Am sichersten wird natürlich die Selbstbefruchtung vermieden, wenn die Individuen eingeschlechtlich sind, wenn also neben rein weiblichen rein männliche Exemplare bestehen. Solche diöcische oder zweihäusige Pflanzen sind in fast allen Pflanzenklassen vertreten (gewisse Mucorineen, niedere Algen und Fucusarten, *Marchantia*, *Polytrichum*-arten, Equiseten, *Taxus*, Hanf, Hopfen, Dattelpalme usw.) Bei monöcischen, einhäusigen Pflanzen (anderen Mucorineen, Algen, *Carex*-Arten, *Ricinus*, Buchs, Nadelhölzer, *Cupuliferen* usw.) sind männliche und weibliche Geschlechtsorgane zwar auch auf verschiedene Blüten verteilt, aber diese sitzen auf ein und derselben Pflanze. Eine Befruchtung findet also da wenigstens zwischen verschiedenen Blüten statt; meist ist die Kreuzung mit anderen Individuen aber auch hier durch Dichogamie gesichert.

Als Dichogamie bezeichnet man die ungleichzeitige Geschlechtsreife von weiblichen und männlichen Sexualorganen. Wenn die männlichen Sexualorgane vor den

weiblichen oder umgekehrt die weiblichen vor den männlichen zur Reife und Befruchtung kommen, so wird auch bei morphologisch hermaphroditen (zwitterigen) Blüten Selbstbestäubung vermieden und die Kreuzung gesichert. Die monöischen und hermaphroditen Pflanzen haben vor den diöischen den Vorteil voraus, daß alle Individuen Samen bilden können, während bei den diöischen die männlichen Stücke für die unmittelbare Samenproduktion verloren gehen. Durch Dichogamie wird die Kreuzung bei Zwittern aber in so einfacher Weise erreicht, daß sie bei sonst sehr wechselndem Befruchtungsmodus eine ungemeine Verbreitung im Pflanzenreich besitzt. Je nach der Geschlechtsfolge unterscheidet man protandrische (proterandrische, androgyne) Pflanzen und protogyne (proterogyne, gynandrische) Pflanzen.

Die Protandrie, die Vorreife der männlichen Sexualorgane, ist die häufigere Form der Dichogamie. Sie ist an Blütenpflanzen zu beobachten bei Geraniaceen, Campanulaceen, Kompositen, Lobelien, Umbelliferen, Malvaceen u. v. a. Die Antheren entlassen hier zu einer Zeit ihren Pollen, wenn die Narben derselben Blüten noch unvollkommen entwickelt und nicht empfängnisfähig sind. Solche Blüten können also nur mit dem Pollen anderer und zwar jüngerer Blüten befruchtet werden.

Bei der selteneren Protogynie werden die Griffel mit ihren Narben empfängnisfähig, bevor die Staubbeutel derselben Blüte ihren Pollen entlassen; sie sind, wenn letzteres eintritt, schon bestäubt und oft gar schon welk oder abgeworfen, so daß die Blüten im ersten weiblichen Stadium nur durch den Pollen älterer Blüten befruchtet werden können (*Anthoxanthum odoratum*, *Luzula pilosa*, *Scrophularia nodosa*, *Aristolochia Clematitis*, *Helleborus*, *Plantago* (Fig. 241).



Fig. 241. Blütenstand von *Plantago media* mit protogynen Blüten. Aus den mittleren noch geschlossenen Blüten ragt der bestäubungsfähige Griffel hervor (♀). Die unteren Blüten haben den Griffel bereits verloren, dafür aber die langen Staubblätter entfaltet (♂).

Schon merkwürdiger, weil mit Hilfe morphologischer und anatomischer Verschiedenheiten arbeitend, bewirkt die Heterostylie die Kreuzung, die gegenüber der unbeschränkten Kreuzungsmöglichkeit (Panmixie) der anderen Zwitter aber auf eine bestimmte Auswahl von Individuen beschränkt bleibt. Das Wort, das man mit „Verschiedengriffeligkeit“ übersetzen müßte, bezeichnet die Eigentümlichkeit einiger Pflanzenarten, ihre Narben und Staubbeutel auf verschiedenen Individuen in verschiedener Höhe zu entwickeln. Fig. 242 stellt zwei Blüten von verschiedenen Stückchen der chinesischen Primel (*Primula sinensis*) dar. Die eine Blüte (rechts) besitzt einen kurzen Griffel, der die Narbe in der halben Höhe der Blumenröhre trägt; die Staubbeutel sitzen dagegen oben am Eingang der Röhre. In der anderen Blüte dagegen steht oben am Eingang die Narbe, auf der halben Höhe aber die Staubbeutel. In der kurzgriffeligen Blüte sind außerdem die Pollenkörner größer, die Narbenpapillen kleiner als in der langgriffeligen (Fig. 242 p, P und n, N). Den Grund für

diese schon früher bekannten morphologisch-anatomischen Abweichungen sah man erst ein, als DARWIN entdeckte, daß hier eine Einrichtung zur Kreuzung vorliegt. Die Befruchtung hat nämlich dann den besten Erfolg, wenn Pollenkörner und Narben von demselben Stockwerk zusammenkommen, wenn also Pollen der langgriffeligen Blüte auf die Narbe der kurzgriffeligen gelangt und umgekehrt. Bei solcher „legitimen“ Befruchtung werden mehr und bessere Samen erzielt als bei „illegitimer“, ja bei *Linum perenne* und *Fagopyrum esculentum* hat die legitime Befruchtung allein überhaupt Erfolg. Die legitime Befruchtung wird aber dadurch begünstigt, daß Insekten beim Blütenbesuch gleichhoch gestellte Sexualorgane mit der gleichen Körperstelle berühren. — Die Primeln besitzen Blüten mit zweierlei Griffellängen (dimorphe Heterostylie), das Gleiche ist der Fall bei *Pulmonaria*, *Hottonia*, *Fagopyrum*, *Linum*. Man hat aber auch Blüten mit trimorpher Heterostylie kennen gelernt (*Lythrum Salicaria* und *Oxalisarten*), wo bei zwei Staubblattkreisen ein dreifacher Höhenwechsel von Narben und Staubbeuteln gegeben ist.

Die heterostylen Formen sind übrigens nicht nur in der Länge der Griffel und der Staubblätter sowie in der Größe oder in der Farbe der Pollenkörner verschieden, sondern zeigen nach ERRERA auch gewöhnlich Abweichungen in der Form der Blätter, in der Größe und Farbenschattierung der Blüten und im Samengewicht.

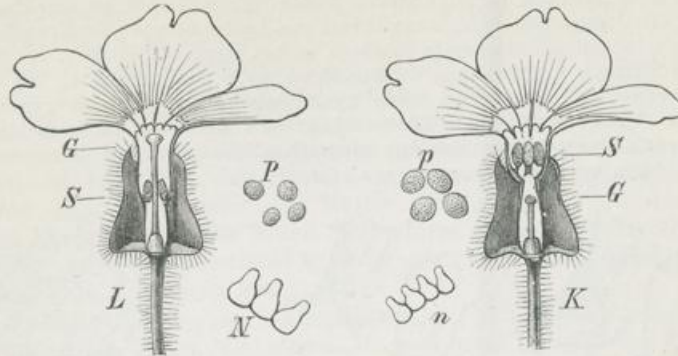


Fig. 242. *Primula sinensis*. Zwei heterostyle Blüten von verschiedenen Stöcken. L Langgriffelige, K kurzgriffelige Blütenform. G Griffel. S Staubbeutel. P Pollenkörner und N Narbenpapillen der langgriffeligen, p und n Pollenkörner und Narbenpapillen der kurzgriffeligen Form. P, N, p, n bei 110facher Vergrößerung.

Bei einer großen Zahl von Blüten wird die Selbstbestäubung mechanisch unmöglich gemacht, indem der eigene Pollen durch die gegenseitige Lage der Sexualorgane verhindert wird mit der Narbe in Berührung zu kommen (Herkogamie). So liegen bei *Iris* die Staubbeutel unter den gewölbten Griffeln verborgen. Bei der Kesselfallenblüte der *Aristolochia Clematidis* ist auch schon mittels Protogynie eine Bestäubung der Narben durch die an der Griffelsäule tiefer inserierten Antherenfächer ausgeschlossen. Kleine Insekten dienen hier zur Übertragung des Pollens aus älteren in die jüngeren Blüten. Letztere stehen zunächst mit geöffnetem Schlunde aufrecht (Fig. 243 I); die Tierchen können durch die reusenartig nach innen gerichteten Haare wohl in den Kessel vordringen, aber nicht eher zurück als bis die Antheren, nach Einrollung der Narbenflächen, ihren Pollen entleert haben. Dann erst vertrocknen die Haare und die Tiere verlassen die nun abwärts gebogene Blüte (Fig. 243 II), um den mitgeführten Pollen auf die frischen Narben einer von neuem besuchten jüngeren Blüte zu übertragen. Bei Orchideen und Asclepiadeen dagegen verhindert die eigenartige Beschaffenheit der Pollenmassen, sowie ihre Stellung, die Selbstbefruchtung. Ähnliche Beispiele ließen sich noch viele anführen. Fig. 244 zeigt die Blüte der Wiesensalbei (*Salvia pratensis*), deren Staubbeutel in der Oberlippe verborgen sind, deren Griffel mit der zweispaltigen Narbe aber weit aus dieser hervorragt. Besucht eine Hummel diese Blüte, um aus ihrem Schlunde den Honig zu saugen, so muß sie mit dem Rüssel zunächst die kleine Platte (s) aus dem Wege schaffen, die den Eingang sperrt und die aus der Verwachsung zweier steriler, blattartiger Antherenhälften hervorgegangen ist. Diese Platte befindet sich am

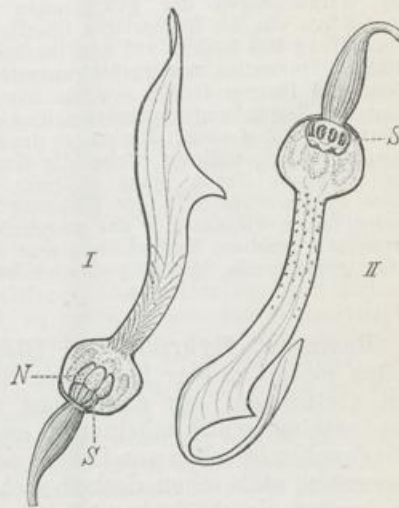


Fig. 243. Blüten von *Aristolochia Clematidis*, längs durchschnitten. I Junge Blüte. Die Narben N empfängnisfähig, die Staubbeutel S noch geschlossen. II Ältere Blüte. Die Staubbeutel offen, die Narben schrumpfend, die Reusenhaare vertrocknet. 2/1.

kurzen Hebelarm des hier sehr langen staubfadenähnlichen Konnektivs (*c*), an dessen langem Hebelarm die andere fruchtbare Antherenhälfte sitzt, die so auf den Rücken der Hummel aufgestoßen wird. Der Pollen bleibt dabei auf der Haarbekleidung des Hummelrückens haften und wird an der Narbe des verlängerten Griffels einer älteren Blüte abgestreift. Schöne Beispiele für Herkogamie finden sich weiterhin bei den Papilionaceen, auch bei *Kalmia*, deren Staubbeutel in taschenartigen Ausbuchtungen der Kronröhre zurückgehalten und erst durch besuchende Insekten befreit werden (Fig. 245), bei *Vinca*, u. a.

Gewisse Pflanzen tragen neben Zwitterblüten noch rein weibliche. Sie werden als polygam bezeichnet, wobei man noch gynodioecische Formen und gynomonöcische unterscheidet. Bei ersteren sind Zwitterblüten und weibliche auf verschiedene Individuen verteilt (*Silene inflata*, *Erodium cicutarium*, *Satureja*), bei letzteren auf demselben Individuum vereinigt (*Aesculus* u. a.).



Fig. 244. Blütenbestäubung bei *Salvia pratensis*. Die Blüte links, von einer Hummel besucht, zeigt das Herausbeugen der gekrümmten Staubblatt-konnektive aus der helmartigen Oberlippe und die Abstreifung des Pollens auf dem Insektenleib. Die ältere Blüte rechts mit zurückgezogenen Konnektiven und langem Griffel. — Die innere Einrichtung des Bestäubungsapparates zeigen die kleinen Figuren 3 und 4 oben. Rechts (4) der Staubfadenapparat in Ruhestellung, wobei die Konnektive in der Oberlippe liegen, links (3) beim Eindringen eines Insektenrüssels in der Richtung des Pfeils. *f* Staubfaden (Filament), *c* das wagebalkenartig an demselben drehbare Konnektiv, *s* eine den Blüteneingang sperrende, blattartig entwickelte Antherenhälfte.



Fig. 245. Wenigblütige Infloreszenz von *Kalmia glauca*. Die Staubbeutel in taschenartigen Ausbuchtungen der Blumenkrone festgeklemt.

Bastarde, Hybride oder Blendlinge. Die Vereinigung von Sexualzellen erfolgt in der Regel nur dann, wenn sie von Individuen derselben Art abstammen; nur dann üben sie die erwähnte Anziehung aufeinander aus, vereinigen sich miteinander und liefern ein entwicklungsfähiges Produkt. Die Geschlechtszellen von Laubmoosen und Farnen werden, von allem anderen abgesehen, sich schon deshalb nicht vereinigen, weil die Spermatozoiden der Laubmoose durch Zucker, die der Farne durch Äpfelsäure zu den weiblichen Organen gelockt werden. Bei den Phanerogamen können derartige Schwierigkeiten bereits auf verschiedenen Punkten des Pollenwegs, auf der Narbe, im Griffel usw. der Vereinigung im Wege stehen. — Jenes gewöhnlich zu beobachtende Verhalten bildet aber kein unabänderliches Gesetz, da sich unter Umständen auch die Sexualzellen verschiedener Spielarten, verschiedener Spezies, ja selbst verschiedener Gattungen zu einem entwicklungsfähigen Produkte vereinigen können. Den so entstandenen Nachkommen nennt man einen Bastard.

Die Tatsache der Bastardbildung war in mehr als einer Beziehung wichtig für die wissenschaftliche Erkenntnis. Sie war es, welche die Sexualität der

Pflanzen, an der man solange gezweifelt hatte, erst unwiderleglich bewies. In dieser Absicht wurden, nach dem Vorgange von FAIRCHILD 1717, Bastarde in großer Zahl von KÖLREUTER 1761 gezogen⁽¹¹⁷⁾. Andererseits zeigte sie aber auch erst die ganze und wahre Bedeutung der geschlechtlichen Vereinigung, nämlich die Vermischung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften, denn in den Bastarden sah man Zwischenformen der beiden verschiedenen Stammeltern entstehen, die entweder zwischen beiden genau die Mitte hielten („homodyname Bastarde“) z. B. *Nicotiana rustica* ♀ × *Nic. paniculata* ♂ oder in manchen Eigenschaften mehr dem Vater, in anderen mehr der Mutter glichen („heterodyname Bastarde“). Selten nur kommt es vor, daß der Bastard bis auf verschwindende Merkmale wieder ganz dem Vater oder der Mutter ähnlich sieht. In diesem Falle bleiben die Eigenschaften der einen Stammform latent, können aber in den Nachkommen entweder gesetzmäßig, oder aber unverhofft durch Atavismus (S. 142, 253) zum Vorschein kommen.

Häufig ist die Durchdringung der Eigenschaften aber eine vollständige. Hat die eine Art ganzrandige Blätter, die andere Art gefiederte, so trägt der Bastard eine Mittelform, nämlich eichenähnlich gebuchtete Blätter. Hat die väterliche Art rote Blüten, die mütterliche aber gelbe, so bringt der Bastard häufig Blüten hervor, die entweder orangefarbig sind, oder seltener gelb und rot gescheckt (Mosaikbastarde). Wird eine früh blühende Form mit einer spät blühenden gekreuzt, so liegt die Blütezeit des Bastards in der Mitte usw.

Auch in der freien Natur findet man auf natürlichem Wege entstandene Bastarde bei besonders dazu neigenden Pflanzen. Daß hybride Formen hier aber nicht noch häufiger sind, liegt einmal am Mangel zeitlicher oder räumlicher Gelegenheit zur Bastardierung, andererseits aber auch daran, daß der Pollen der eigenen Art bei gemischter Bestäubung meist vor anderem bevorzugt wird und allein zur Wirkung kommt⁽¹¹⁸⁾.

Der Einblick in die Gesetzmäßigkeit der Vererbung verschiedener Merkmale ist durch Untersuchungen von DE VRIES, CORRENS, TSCHERMAK u. a. wesentlich gefördert worden; die Ergebnisse lassen aber vorläufig, selbst auf beschränkten Gebieten, immer noch neue Mannigfaltigkeiten und noch keinen endgültigen Abschluß erkennen⁽¹¹⁹⁾.

Bei der Kreuzung nächstverwandter Formen (Varietäten oder sich nahe stehender Arten) lassen sich meist die nach ihrem ersten Entdecker GREGOR JOH. MENDEL (1866) benannten, von DE VRIES und CORRENS unabhängig wiederentdeckten Regeln erkennen, deren allgemeinste die Spaltungsregel ist. Ein Beispiel wird sie am besten illustrieren: Kreuzt man eine rotblühende *Mirabilis Jalapa* mit einer weißblütigen, so bekommt man zunächst eine Generation von Mischlingen, also gleichmäßig rosa blütigen Pflanzen. Werden diese untereinander bestäubt, so liefern sie eine zweite Generation, die nun nicht mehr gleichfarbig ist, sondern neben rosablütigen Pflanzen rein rotblühende und rein weißblühende liefert und zwar im Verhältnis von 50:25:25 Prozent oder 2:1:1. Die rein rotblühenden ergeben untereinander gekreuzt für die Folge nur Rotblüher, die rein weißblühenden stets nur weißblumige Pflanzen, sie sind zu den reinen Elternformen zurückgekehrt, entmischt. Die Nachkommenschaft der 50 % Rosablütigen spaltet aber in der Nachkommenschaft wieder genau wie die erste rosa Generation; liefert 25 % rein rote, 25 % rein weiße und 50 % rosa Pflanzen, also wieder Mischlinge. Diese treten bei weiter fortgesetzter Inzucht der Zahl nach natürlich immer mehr gegen die roten und weißen Pflanzen zurück, so daß in der 8. Generation nur noch 0,75 % Mischlinge übrig sind; der kleine Rest aber „mendelt“ weiter. Theoretisch sucht man die Spaltungsregel so zu verstehen, daß man annimmt die Geschlechtszellen der rosablühenden Mischlinge besäßen nicht auch Mischlingscharakter, sondern hätten sich bereits in rein rote und rein weiße Geschlechts-Elemente geschieden. Bei der Befruchtung wird dann die zu neuen Mischlingen führende Verbindung rot-weiß (weiß × rot, rot × weiß) doppelt so oft möglich sein als die Verbindung rot × rot oder weiß × weiß, wie nebenstehendes Schema, in dem die schwarzen Kreise die roten Geschlechtsprodukte vorstellen sollen, zeigt.



Die von einander abweichenden Merkmale der Eltern vereinigen sich aber im Bastard nicht immer zu einer etwa die Mitte haltenden Mischung. Der Bastard kann vielmehr

darin vollkommen dem Vater oder der Mutter gleichen, indem das Merkmal des einen Elters in dem Mischling derart prävaliert, daß das andere latent bleibt (Prävalenzregel). Dies ist der Fall z. B. bei der Kreuzung der gesägtblättrigen *Urtica pilulifera* mit *U. Dodarti* (Fig. 246). Alle Mischlinge tragen wie *U. pilulifera* gesägte Blätter, so daß in der II. Generation das

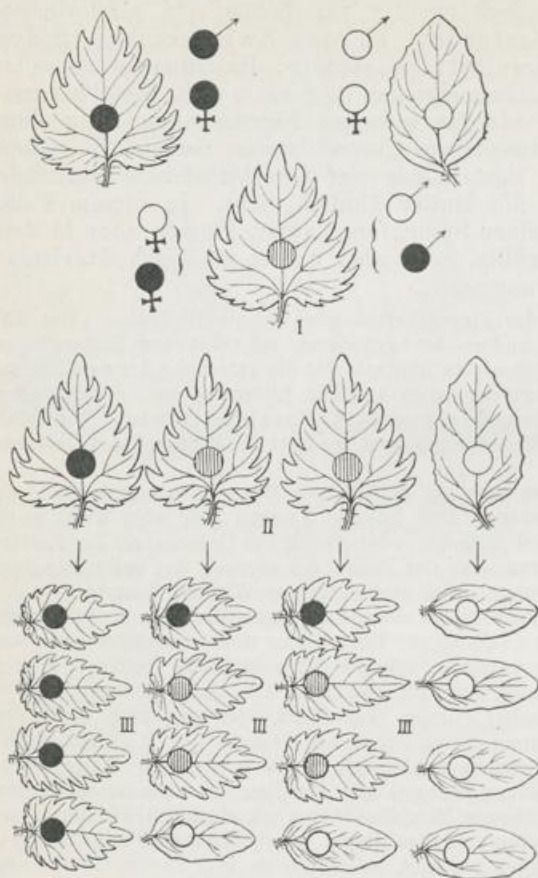


Fig. 246. Bastardierung von *Urtica pilulifera* (oben links) mit *U. Dodarti* (rechts). I. Erste Generation, die, obwohl Mischling (Grau Schild), ganz die prävalierende Blattform der *U. pilulifera* zeigt. Ihre Geschlechtszellen, gespalten in „weiß“ und „schwarz“, ergeben in der II. Generation auf eine ferner rein und konstant bleibende *Pilulifera* (Schwarz Schild) und eine reine *Dodarti* (Weiß Schild) je zwei Mischlinge. In der III. Generation die Abkömmlinge rechts und links konstant, die der mittleren Mischlinge weiter mendeind.

Bei 4 Merkmals-Paaren erhält man also schon 81 Bastardkombinationen, und unter diesen 16 konstante Formen.

Manche Merkmale bleiben aber beim Mendeln mit Vorliebe zusammen vereinigt („verkoppelte“ Merkmale).

Bei der Kreuzung mancher Rassen treten unerwartet oft ganz neue Merkmale in den Hybriden auf: So bei der Kreuzung einer weißblühenden mit einer gelbblühenden *Mirabilis* neben weißen und gelbblütigen Nachkommen solche mit rosa, roten, rot-

weil gesägte Blätter, so daß in der II. Generation das Verhältnis der gesägtblättrigen Nachkommen zu den ganzrandigen wie 75:25% (3:1) ist. Nur 50% der ersteren sind innerlich Mischlinge und spalten weiter, 25% sind wieder reine *Pilulifera* geworden. — Welche Merkmale bei der Kreuzung prävalieren werden, läßt sich nicht voraussagen, sondern nur durch Erfahrung bestimmen; merkwürdigerweise sind es meist phylogenetisch jüngere Merkmale, die prävalieren.

Waren die Eltern in zwei Merkmalen statt in einem voneinander verschieden, liegen statt Monohybriden sog. Dihybride vor, so zeigt es sich, daß die einzelnen Merkmale sich beim „Mendeln“ unabhängig voneinander verteilen können, so daß neue Kombinationen der Merkmale in den Nachkommen auftreten können, was für die Pflanzenzüchtung von großer Bedeutung ist. Aus der Kreuzung von Erbsen mit gelben, runzlichen Samen und solchen mit grünen glatten Samen erhält man unter anderen möglichen Kombinationen als neu: Gelb-glatte und grün-runzelige (Autonomie der Merkmale). Bei zwei Merkmals-paaren ist das Spaltverhältnis 9:3:3:1, wobei neun innerlich verschiedene, durch Prävalenz aber z. T. verdeckte und daher nur 4 auch äußerlich verschiedene Kombinationen geschaffen werden. Wenn m die Zahl der Merkmalspaare, dann ist die Zahl der innerlich verschiedenen Kombinationen 3^m , die Zahl der ferner konstant bleibenden Formen 2^m .

weil
Vors
sie l
ange

auch
„men
Hybr
dazu
überl
selbe
Wein
tiana
schw
will
Man
dron
Euch
mexi

einen
bei V
verei
in d
häufi

die
nebe
Abä
bild
tum
Teil
bar
um
aus
blei

bei

Veg
elte
gen
Abä
die

pfer
hyl
nun
ger
den
dur
noc
veg

weißen, gelb-weißen, rosa-roten und rosa-weißen gestreiften Blüten. Da diese neu zum Vorschein gekommenen Merkmale jedes für sich wieder „mendeln“, nimmt man an, daß sie latent in den Eltern vorhanden waren, daß letztere sog. kryptomeren Rassen angehörten.

Auch im Tierreich und beim Menschen gelten die MENDELSchen Regeln, allerdings auch nur bei der Kreuzung nächst verwandter Formen. (Neger und Neger-Albinos „mendeln“, Neger und Weiße nicht.)

Je näher sich die Formen stehen, desto leichter bilden sie im allgemeinen auch Hybriden, doch ist das keine durchgängige Regel. Manche Familien neigen leichter dazu (Solanaceen, Caryophyllaceen, Iridaceen usw.), andere bilden nur schwierig oder überhaupt keine Bastarde (Papilionaceen, Koniferen, Convolvulaceen usw.). Dasselbe abweichende Verhalten findet sich unter verwandten Gattungen und Arten vor. Weinreben, Weiden, Dianthusarten sind leicht, Silenearten nur schwer, die von Nicotiana, Verbascum, Geum leicht, die Arten von Solanum, Linaria, Potentilla dagegen schwer untereinander zu bastardieren. Eine Hybridisierung von nahe verwandten Arten will oft nicht gelingen (z. B. Apfel- und Birnbaum), dagegen lassen sich Pfirsich mit Mandel, ja sogar Spezies der verschiedenen Gattungen Lychnis und Silene, Rhododendron und Azalea, Aegilops und Triticum, Secale und Triticum (RIMPAU), Zea und Euchlaena (Zea canina, ein Kreuzungsprodukt zwischen Zea Mays ♂ und Euchlaena mexicana ♀) kreuzen, je nach ihrer „sexuellen Affinität“.

Abgeleitete Bastarde entstehen, wenn Bastarde untereinander oder mit der einen oder anderen Stammform wieder gekreuzt werden. Auf diese Weise hat man bei Weiden sechs Spezies, bei Reben noch mehr Arten in einem abgeleiteten Bastard vereinigen können. Nur in seltenen Fällen erhält sich übrigens die Form der Bastarde in den Nachkommen bei gegenseitiger Befruchtung konstant; diese zeigen vielmehr häufig die Neigung in ihre Stammformen wieder zurückzuschlagen.

Bei Bastarden treten auch bemerkenswerte neue Eigenschaften auf, die nicht durch Mischung der elterlichen entstanden sind. Es sind dies neben anderen: Eine veränderte Fruchtbarkeit, größere Neigung zu Abänderungen in Gestalt und Lebenserscheinungen (Varietätenbildung) und oft eine üppigere Gestaltung („luxurierendes Wachstum“). Die Fruchtbarkeit ist oft soweit herabgesetzt, daß Bastarde zum Teil überhaupt nicht blühen (Rhododendron, Epilobium), oder doch unfruchtbar sind (daher „Blendlinge“) und sich sexuell nicht fortpflanzen; dies ist um so mehr der Fall, je weiter die Stammmeltern in der Verwandtschaft auseinander standen; andere, wie Salix- und gewisse Hieraciumbastarde bleiben dagegen fruchtbar.

Die Variabilität der Nachkommen wird oft stark gesteigert, besonders bei der Kreuzung verschiedener Spielarten untereinander (vgl. S. 253).

Bastarde auch von nahe verwandten Arten bilden häufig kräftigere Vegetationsorgane, blühen früher, länger und reichlicher als die Stammmeltern und dabei sind die Blüten oft größer, prächtiger und zur Füllung geneigt. Dieses luxurierende Wachstum und die gesteigerte Neigung zu Abänderungen machen die Bastarde ganz besonders wertvoll für die Gärtnerei und die Landwirtschaft.

Ob bei vegetativer Vereinigung zweier Pflanzenkörper, wie beim Pfropfen und Kopulieren, unter besonderen Umständen Mischformen (Pfropfhybride) entstehen können, wie sie nach vorhandenen Angaben in Laburnum Adami (Fig. 247) und neuerdings in Mittelformen zwischen Mespilus germanica und Crataegus monogyna vorliegen sollen⁽¹²⁰⁾, ist noch fraglich; denn es ist bislang noch nicht gelungen, die genannten Mischlinge, die sich durch vegetativen Rückschlag in ihre Stammformen besonders auszeichnen, noch einmal experimentell zu erzeugen, weder auf sexuellem, noch auf vegetativem Wege. (Vgl. S. 212.)



Fig. 247. *Laburnum Adami* Poit. (*Cytisus Adami* Hort) mit Rückschlagzweigen in seine beiden Stammformen *Laburnum vulgare* (links) und *Cytisus purpureus* (rechts).

Verbreitung und Keimung der Samen.

Wenn die Samen bei ihrer Lostrennung von der Mutterpflanze einfach auf die Erde herabfielen, so wären die Keimpflanzen wieder zu Hunderten auf den von der Mutterpflanze besetzten Platz angewiesen; sie kämen dadurch aber alle in sehr ungünstige Verhältnisse und müßten sich gegenseitig zugrunde richten. Die Verbreitung der Samen ist deshalb eine Notwendigkeit, wobei zwar ein mehr oder minder großer Bruchteil ganz dem Verderben preisgegeben wird, ein anderer Bruchteil aber zuträgliche Verhältnisse vorfindet und dabei in die Lage kommt, sich neue geeignete Vegetationsgebiete zu erschließen.

Zur **Verbreitung** der Samen (wie auch der Sporen und anderer Fortpflanzungskörper) bedient sich die Pflanze ganz derselben Transportmittel wie für die Übertragung des Pollens, also vornehmlich der Luft- und Wasserströmungen, eigener Schleudervorrichtungen und des Transportes durch Tiere. Dazu kommen jetzt auch, und nicht zum wenigsten, die menschlichen Verkehrsmittel hinzu.



Fig. 248. Geflügelter Same von *Pithecoctenium echinatum* in natürlicher Größe.

Der weitaus vorwiegenden Verbreitung durch Luftströmungen dienen die mannigfaltigsten Einrichtungen, die die Oberfläche für den Luftwiderstand, also die „Segelfläche“, bei geringem Körpergewicht vergrößern. Dahin gehört die Behaarung der Samen und Schließfrüchte, wie der von *Gossypium*, *Epilobium*, *Populus*, *Typha*, *Clematis*, *Salix*, der Früchte der Kompositen mit ihrem Pappus, der von *Valeriana* u. v. a. Solche leichte Samen sieht man oft vom leisesten Windhauch fortgetragen werden. Verglichen mit dem freien beschleunigten Fall im leeren Raum beträgt bei der gleichmäßigen Fallgeschwindigkeit derartiger Samen die Fallverzögerung durch den Luftwiderstand bei *Cynara Scolymus* bereits in der ersten Sekunde das Sechsfache. — Eine weitere Segel-einrichtung ist in der Ausbildung flügelartiger Anhänge gegeben. Diese können von einzelnen vergrößerten Kelchblättern (*Dipterocarpus*), von dem Fruchtknoten (*Acer*, *Fraxinus*, *Ulmus*, *Polygonum*, Hülsen von Robinien, *Gleditschien*, Früchte mancher *Umbelliferen*), oder von dem Samen selbst, wie bei den Flügelsamen der *Bignoniaceen* und mancher *Ternströmiaceen* geliefert werden. Fig. 248 stellt den Samen einer *Bignoniacee* mit prachtvollen, seidenglänzenden Flügeln in natürlicher Größe dar; der Schwerpunkt des Samens ist so gelegen, daß dieser in nahezu wagerechter Bahn in leicht schaukelndem Fluge wie ein Tagfalter dahinschwebt. Ganz ähnlich sind die Samen bei der *Cucurbitacee Zanonina* ausgebildet. Bei den Linden ist es das mit dem Blütenstand verwachsene Tragblatt, das den Fruchtknoten als Flugorgan erhalten bleibt, und bei den Samen der *Abietineen* sorgen flügelartige Anhängsel des Samens für die Verbreitung. Der Segelflug der Samen und Früchte mit einseitiger Beflügelung erfolgt meist unter fortwährender schraubiger Umdrehung; sie steigen also nicht geradlinig, sondern wie auf einer flachen Wendeltreppe ab, wodurch eine weitere Verzögerung im Fall erreicht wird. Diese

beträgt nach DINGLER bei den Samen der genannten Bignonia bereits in der ersten Sekunde das Dreißigfache des freien Falls, bei *Pinus silvestris* noch das Siebenfache. — Wie das Schweben der Nebeltröpfchen und der Staubteilchen gegenüber dem raschen Fall dicker Wassertropfen und anderer größerer Körper lehrt, begünstigt die Kleinheit der Fortpflanzungskörper ebenfalls den Segelflug durch die relative Vergrößerung der Oberfläche gegenüber dem Volumen. Mikroskopisch kleine Pilze, Sporen und Bakterien werden daher leicht von bewegter Luft, nach Beobachtungen FALCKS selbst von der durch die Atmung der Fruchthälter erzeugten Eigenwärme, schwebend gehalten bzw. gehoben. Bei den Sporen von *Lycoperdon caelatum* fand DINGLER eine Fallverzögerung bis auf das Tausendfache, die sich aber nach NÄGELI theoretisch nur so erklären läßt,

daß eine der Spore adhärerende, unbewegliche dünne Luftschicht die Widerstandsfläche noch vergrößert⁽¹²¹⁾.

Staubfeine Sporen und Samen bilden daher die wirksamste Verbreitungsform, wie es u. a. die Neubesiedelung der 1883 vulkanisch zerstörten Insel Krakatau beweist. Gegen sie zurück stehen die behaarten Samen und Früchte und diesen in weitem Abstand folgen die geflügelten Formen.

Samen und Früchte, die sich lange schwimmend erhalten, werden durch Wasserströmungen oft weit fortgeführt. Sie sind bei Strandgewächsen häufig mit Vorrichtungen wie wasserdichtem Schwimmgewebe (Fig. 249), mit großen als Schwimmblasen dienenden Luftlicken usw. versehen, die die Verbreitung auf weite Entfernungen durch Meeresströmungen ermöglichen. So fielen LINNÉ schon die vom Golfstrom an die norwegische Küste angeschwemmten Früchte tropisch-westindischer Gewächse auf. Kokospalmen stellen sich gewöhnlich als erste Vegetation auf einsamen Koralleninseln ein, und SCHIMPER konnte im einzelnen die Bedeutung der Meeresströmungen für die geographische Verbreitung der Strandflora nachweisen⁽¹²²⁾.

Tiere werden zu Verbreitern von Pflanzensamen erstens dadurch, daß sie die wohlschmeckenden und oft durch ihre Farbe auffallenden Früchte verzehren und die unverdaulichen Samen in keimfähigem Zustande wieder von sich geben. Zweitens verschleppen sie Früchte und Samen, die sich mit Haken und Borsten in ihrer Bekleidung festsetzen, bis sie anderswo wieder abgestreift werden (*Lappa*, *Galium Aparine*, *Bidens*, *Echinopspermum*, *Xanthium*, sowie die in Schafswolle so häufigen, irrtümlich als „Wollläuse“ bezeichneten Fruchtkörper von *Medicago minima*). Andere Samen bleiben durch Klebstoffe haften, z. B. die der Mistel, welche von

Vögeln, die das Fruchtfleisch verzehren, mit dem Schnabel an Baumästen abgestreift werden. Die fast universelle Verbreitung mancher Süßwasserpflanzen über weit entlegene Gebiete ist nur durch Vermittlung der Wasservögel denkbar.

Menschliche Transportmittel aber haben, zumal seit der Hebung des Weltverkehrs durch Eisenbahnen und Dampfschiffe, in die Verbreitung der Gewächse geradezu umwälzend eingegriffen. Wertvolle Nutzpflanzen sind so über alle Erdteile verbreitet worden; aber auch die Unkräuter sind diesen auf gleichem Wege gefolgt und manch' zufällig verschleppter Same findet dank jener menschlichen Transportmittel in weit entlegenen Kontinenten eine ungewohnte Keimstätte.

Das Fortschleudern von Sporen und Samen geschieht durch die plötzliche Auslösung von hygroskopischen, Kohäsions- oder von Turgor-Spannungen. Es wurde bereits erwähnt, daß das Capillitium der Myxomyceten und die Elateren der Lebermoose die Ausstreuung der Sporen besorgen und daß die Fruchtschalen des Buchses (*Buxus*) die glatten Samen so quetschen, daß sie fortgeschleudert werden wie eine zwischen den Fingerspitzen gepreßte Bohne. Beim Auseinanderspringen der trockenen Früchte



Fig. 249. Fruchtkern der *Terminalia Catappa*, in der Drift häufig. Oben das korkartige Schwimmgewebe von außen (die umschließende glänzende Haut bereits abgerieben). Unten Durchschnitt durch das Schwimmgewebe, der Same aus seiner Höhle entfernt. (Nach SCHIMPER.)

von *Hura crepitans* soll der Urwald wie von einem Pistolenschuß widerhallen und die Teilstücke sollen wie Bombensplitter umherfliegen. Turgorkräfte, verbunden mit der Elastizität der Membranen, liefern die Spannungen beim Abschleudern der Sporangien von *Pilobolus* (Fig. 224) und beim Ausschleudern der Ascosporen mancher Ascomyceten. — Plötzlich ausgelöste Gewebespannungen führen zum Platzen der Früchtchen und zur plötzlichen Aufrollung der Fruchtblätter bei *Impatiens*, wodurch die Samen heftig fortgeschleudert werden. Bei der Spritzgurke (*Momordica elaterium*) und der Eselsgurke (*Ecballium*) dagegen ist die Fruchtwand von dem breiigen Fruchtfleisch wie die Wand eines Gummiballs gedehnt; trennt sich dann bei der Reife der Fruchtstiel los, der wie ein Champagnerpfropf in der Fruchtwand saß, so spritzt der breiige Inhalt samt den Samen mit großer Gewalt ins Weite. — Die wenigen hier angeführten Beispiele können jedoch nur einige der gebräuchlichsten oder der merkwürdigsten Verbreitungsmittel in Erinnerung bringen.

Ist aber auf irgend eine Weise für die Verbreitung gesorgt, dann muß die Keimung vorbereitet werden.

Die Keimung hat als erste Bedingung, daß der Same auf seiner Wanderung lebensfähig geblieben ist. Der geringe Wassergehalt sowie das Stillstehen der auffallendsten Lebensäußerungen machen den ruhenden Keim sowohl gegen Temperaturextreme wie gegen Trockenheit widerstandsfähig. Feste, dichte Umhüllungen schirmen ihn zudem vor mechanischer Zerstörung. Das zweite Erfordernis ist das Unterbringen in der Erde, was durch Bodenrisse, durch Wind, Regen und Tiere gefördert wird. Der Befestigung des Samens im Erdreich, die auch für das Abstreifen der Samenschalen oft von großer Wichtigkeit ist, dienen mannigfache Strukturen der Oberfläche: Rillen, Kämme, Stacheln und Haare, welche letztere sich zum Teil hygroskopisch spreizen.

Besonders schöne Einrichtungen zur Unterbringung der Samen liegen bei den Früchtchen von Geraniaceen (*Erodium*, Fig. 222) und Gramineen (*Avena sterilis*, *Stipa* und *Aristida*-Arten) vor, die sich durch hygroskopische Torsionen und mit Hilfe steifer, rückwärts gerichteter Borsten in den Boden einbohren. Bei *Trifolium subterraneum* und bei *Arachis hypogaea* besorgen diese Aufgabe die durch ihren Geotropismus in die Erde eindringenden Fruchtstiele, während die Samenkapseln der *Linaria cymbalaria* von den lichtabwendigen Fruchtstielen in Mauer- und Felsspalten eingeführt werden. Nüsse, Eicheln und dgl. nahrhafte Samen aber werden nicht selten von Eichhörnchen, Eichelhähern und anderen Tieren als Wintervorrat in die Erde vergraben, wonach sie zum Teil vergessen werden und keimen. Die Keimlinge der Mangrovebäume, *Rhizophora*, *Bruguiera* und *Kandelia* gelangen auf eine sehr merkwürdige Art in den Boden. Sie durchbrechen mit ihrer langen und kräftigen Pfahlwurzel die reife Frucht noch während sie am Baume hängt (Fig. 250), lösen sich dann entweder von ihren Kotyledonen oder von dem Fruchtstiel los, fallen ab und bohren sich dadurch wie ein Pfeil in den schlammigen Untergrund, in dem sie, aufrecht steckend, sofort

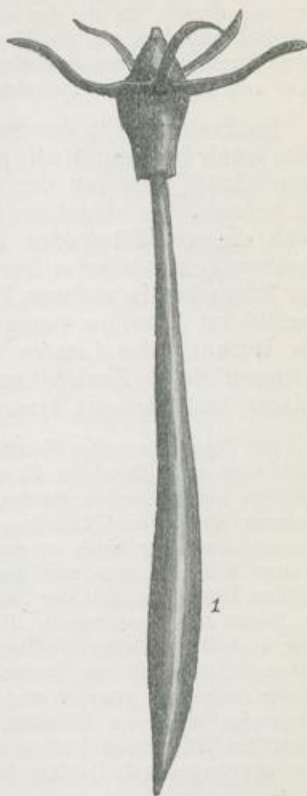


Fig. 250. *Kandelia Rheedii*. Der Keimling hat mit seiner mächtigen Keimwurzel (1) die Frucht durchbrochen, aus der er sich löst und in den Schlamm einpflügt. Aus SCHIMPER, Pflanzengeographie.

weiterwachsen können. Nackte Embryonen werden auch bei einzelnen Arten der Mimosengewächse *Inga* aus den Früchten bzw. den Samen entlassen.

Ein in doppelter Weise wirksames Befestigungsmittel im Boden besitzen manche Samen und Früchte, deren Oberflächenzellen zu mehr oder minder voluminösen Gallert-hüllen verquellen. Quittensamen, Leinsamen, Samen von *Plantago*, von Cruciferen, dann Früchtchen von *Salvia Horminum* und Samen von *Cuphea* und *Cobaea* (in deren Schleimzellen zum Teil auch zierliche Verdickungsbänder aufgerollt sind) liefern die bekanntesten Beispiele für derartige Schleimhüllen, die außer der Befestigung auch der Wasserversorgung dienen, da sie das aufgesogene Wasser nachhaltig festhalten oder gar hygroskopisch anziehen, wie das Viscin der Mistelbeeren. Auch Fruchthüllen können andererseits durch ihre schwammartige Beschaffenheit als Wasserbehälter dienen (reife Früchtchen von *Tropaeolum*, *Poterium spinosum*, *Medicago terebellum*).

Im Boden quillt der Same rascher oder langsamer auf, um dann sofort oder nach längerer Ruheperiode, die teils von verspäteter Quellung (Hartschaligkeit), teils von der nachträglichen Erstarkung des Embryos abhängt, zu keimen. In einzelnen Fällen ist die Keimung (sowohl von Samen, wie auch die von Pilzsporen und Pollenkörnern) abhängig von der Gegenwart bestimmter Stoffe oder besonderer Wirtspflanzen (*Orobanche*, *Tozzia*, Sporen der *Bulgaria*), in anderen Fällen aber vom Licht (*Viscum*, *Drosera*, *Pitcairnia maidifolia*; *Veronica peregrina*, *Nicotiana*). Bei Farn- und Moossporen kann die Wirkung des Lichtes ersetzt werden, bei ersteren durch Wärme, bei letzteren durch Zuckerlösung. Auf die Keimung von *Acanthostachys strobilacea* und *Phacelia tanacetifolia* wirkt Licht dagegen hemmend⁽¹²³⁾.

Die Samen mancher Koniferen keimen erst nach mehreren Jahren, die der Esche, Hainbuche und Zirbel im 2., der *Euphorbia cyparissias* im 4. bis 7. Jahre. Gewisse Pflanzen bringen neben Samen, die im ersten Jahre keimen, andere mit verlängerter Ruheperiode hervor (*Trifolium pratense*, *Robinia Pseud-Acacia*, *Cytisus Laburnum*, *Reseda lutea*, *Euphorbia exigua*, *Dianthusarten* u. a.) Auch unter günstigen Bedingungen keimen solche Samen erst nach Jahren. Die durch Beizmittel (konz. Schwefelsäure) erhöhte Durchlässigkeit der Samenhüllen für Wasser ermöglicht aber die Keimung auch in diesen Fällen oft rasch. Der Keimverzug oder die Keimungshemmung kann aber auch durch äußere Bedingungen hervorgerufen werden und unbeschadet der Keimfähigkeit jahrzehntelang dauern. So sah PETER aus einem Waldboden, der 46 Jahre vorher Ackerland gewesen war, sofort eine Reihe Ackerunkräuter aufgehen, als die Bedingungen für deren Keimung hergestellt wurden. Nicht selten wird aber eine geschwächte Widerstandskraft und Lebensenergie der unter solchen Umständen aus Samen hervorgegangenen Individuen beobachtet⁽¹²⁴⁾.

Die Keimung wird, nach den Beobachtungen von KLEBS, eingeleitet durch echte Wachstumsvorgänge; durch diese erfolgt erst die Sprengung der Samenhülle⁽¹²⁵⁾. Dies geschieht entweder von dem durchbrechenden Würzelchen, oder wird an dessen Stelle (bei vielen Monokotylen) vom Kottyledon besorgt. Bei anderen Samen geht dem Austreiben des Embryo das Öffnen der Schale durch das wachsende Endosperm- oder Keimblattgewebe voraus. Bei sehr harten und nicht aus zwei, durch Innendruck leicht trennbaren Hälften bestehenden Samenhüllen (wie sie z. B. bei Kirschkernen, Walnüssen vorliegen), sind oft besondere Stellen zum Austritt der Keimpflanze vorgebildet. An den großen und oft sehr harten Samenhüllen mancher Palmen lassen sich diese Stellen leicht finden. An der Spitze der Kokosnuß findet man drei solcher Durchlaßstellen für Embryonen vorgesehen, indem an diesen Orten der Schale die Bildung von Steinzellen unterblieben ist. Hinter dem dünnsten dieser Flecke findet man den kegelförmigen Embryo im Endosperm stecken. Durch die ungemein feste und dicke Samenschale einer anderen Kokospalme, der *Cocos lapidea*, führen drei lange hohle Keimkanäle, die, mit reusenartig nach auswärts gerichteten Lamellen besetzt, Tieren das Eindringen unmöglich machen, dem Keimling den Austritt aber leicht gestatten. Der Keimling von *Acrocomia sclerocarpa* braucht nur einen leicht befestigten Pfropf

aus der dicken harten Steinschale vor sich her zu schieben (Fig. 251)⁽¹²⁶⁾. Ähnliche Vorkehrungen sind bei *Pandanus*, *Canna*, *Typha*, *Potamogeton* und manchen Dikotylen (*Tetragonia expansa*, *Medicago*, *Onobrychis*arten und *Portulaca*arten) getroffen.

Das Eindringen der Keimpflanze in den Boden erfolgt durch die Streckung der Hauptwurzel oder des hypokotylen Stengelgliedes oder aber, wie bei vielen Monokotylen, zunächst durch den geotropischen Kotyledon selbst. Ist der absteigende Teil durch Wurzelhaare oder Seitenwurzeln völlig befestigt, dann erfolgt das Durchbrechen der Erde nach oben. Dabei bleiben die Keimblätter unterirdisch (hypogäisch) in der Samenhülle stecken oder sie entfalten sich oberirdisch (epigäisch). Das erstere ist oft der Fall, wenn die Keimblätter selbst mit Reservestoffen gefüllt sind (*Phaseolus multiflorus*, *Aesculus*, *Quercus*), oder wenn sie dazu dienen die Nährstoffe des Endosperms aufzusaugen (bei Palmen; Scutellum der Gräser). Häufiger werden die mit Nährstoffen gefüllten, oder aber dünnen ergrünenden Keimblätter über die Erde erhoben, oft, nachdem sie vorher noch den Inhalt des Endosperms aufgenommen haben; unterirdisch geschieht das bei vielen Monokotylen, wie auch bei *Ricinus* u. a., oberirdisch bei vielen Koniferen.

Die Befreiung der Keimblätter aus der Samenschale wird durch das peitschenförmig umgebogene Ende des hypokotylen Gliedes besorgt, oder aber es ziehen die ebenso gekrümmten Keimblattstiele die Keimblätter aus den Hüllen heraus (*Smyrnia*, *Delphinium*). Die Hüllen werden dabei oft noch mit Hilfe einer Anschwellung am Hypokotyl (viele Cucurbitaceen [Fig. 231] u. a.) weiter aufgerissen.

Sehr häufig folgt der Keimung eine Verkürzung der Wurzel. Sie wird in eigenartiger Weise durch den Turgor bewirkt, indem dieser die Zellen der Wurzelrinde nicht wie sonst allgemein in der Längsrichtung, sondern in der Querrichtung, senkrecht zur Längsachse, dehnt, wobei die Wurzel sich verdickt und oft sehr ansehnlich verkürzt. Infolgedessen wird das Keimpflänzchen tiefer in den Boden hineingezogen und sicherer befestigt. Aber auch ältere Pflanzen, zumal solche mit grundständiger Blattrosette, werden durch derartige Wurzelverkürzung, trotz des Fortwachsens ihrer Stammachse nach oben, immer dicht am Boden gehalten. Die starke Verkürzung einer Wurzel gibt sich äußerlich durch zahlreiche Querrunzeln ihrer Rinde zu erkennen. Nach den Untersuchungen von RIMBACH erreicht die Verkürzung bei *Allium ursinum* oft 30%, bei *Arum maculatum* 50%, bei *Oxalis elegans* sogar 70% der sich verkürzenden Wurzelstrecke⁽¹²⁷⁾.

Ist für ausreichende Befestigung im Boden gesorgt und sind die ersten grünen Blättchen in gesicherter Lichtstellung entfaltet, dann ist die junge Pflanze zur Ernährung und Weiterentwicklung selbständig befähigt.

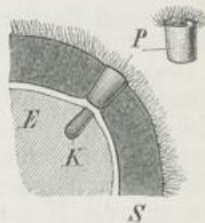


Fig. 251. Schnitt durch den oberen Teil der Frucht von *Acrocomia sclerocarpa*. S Die harte Steinschale, P der Pfropf darin, welcher von dem Keimling K bei der Keimung leicht hinausgeschoben wird. E Endosperm.
(Nach PFITZER.)