Untersuchungen über Anisophyllie und Blattasymmetrie.

Von **Georg Gentner.**

(Mit 6 Abbildungen im Texte.)

Goebel hat in seinen „Archegoniatenstudien“¹⁾ über Asymmetrie und Anisophyllie verschiedener, neuseeländischer Laubmoose Untersuchungen angestellt und die Ansicht ausgesprochen, daß diese Wuchsformen durch Ernährungsverhältnisse bedingt werden.

Die Asymmetrie und Anisophyllie tritt hier bei dorsiventralen Sprossen auf und äußert sich darin, daß durch Verschiebung der Blattinsertionen aus einer radiären Anordnung ein flachbeblättertes Stämmchen zustande kommt. Die Verschiebung erfolgt in der Richtung der Längsachse der Sprosse aber nicht gleichmäßig in der ganzen Blattinsertion, sondern auf der Rückseite der Sprosse, wo diese auch kräftiger entwickelt und ernährt werden. Dieser besser ernährten Rückseite entspricht auch der Teil des Blattes, welcher stärker wächst und die größere Blatthälfte darstellt.

Schon früher hatte Wiesner²⁾ betont, daß die Anisophyllie auf verschiedene Ernährung der Seiten eines Sprosses und damit auf einseitig gesteigerte Wachstumsförderung zurückzuführen sei.

Eine Reihe von Untersuchungen und Beobachtungen, die ich aber unvollendet lassen muß, haben mich sowohl bezüglich der Asymmetrie wie der Anisophyllie zu gleichen Ergebnissen geführt. Von diesen möchte ich einige Beispiele als Beitrag zu dieser Frage bekannt geben.

Auch bei den höheren Pflanzen sehen wir eine ähnliche Verschiebung der Blatininsertion in der Richtung der Längsachse, wie es Goebel für die Moose beschrieben, häufig dann eintreten, wenn die Pflanze einen dorsiventralen Bau besitzt. Bei vielen Arten der Gattung *Begonia*, z. B. bei *Begonia Rex* kann man schon an den Blattnarben der abgefallenen Blätter sehen, daß die Blattstielseinsertion auf der Rückenseite des Sprosses nach oben verschoben ist. Diesem Teil der Insertion entspricht auch, ebenso wie es Goebel bei den Laubmoosen gezeigt hat, die größere Blatthälfte. Daß die Rückenseite des *Begonia*sprosses besser ernährt ist, zeigt sich sowohl anatomisch in Ausbildung der größeren Gefäßbündel, wie auch in der stärkeren Wurzelbildung dieser Seite. Bei anderen, namentlich hochwüchsigen *Begonia*arten z. B.

1) *Flora*, Jahrg. 1906, H. 1.

2) J. Wiesner, Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. *Ber. d. D. bot. Gesellsch.*, XIII. Jahrg., 1895.

Begonia hybrida, *B. argentea*, *B. foliosa* u. a. ist dagegen die Oberseite die besser ernährte und anatomisch besser entwickelte und die größere Blatthälfte fällt auf diese Seite. Das gleiche sehen wir bei *Elatostemma sessile*. Hier läßt sich zwar anatomisch nicht nachweisen, daß die Sproßoberseite, gegen welche zu die größere Blatthälfte inseriert ist, besser entwickelt ist. Setzt man aber eine solche Pflanze ins Dunkle, so bemerkt man schon nach kurzer Zeit, daß die Sproßspitze sich stark nach unten krümmt. Es besitzt also die Sproßoberseite ein stärkeres Wachstum, das nur infolge des Heliotropismus bei normalwachsenden Pflanzen nicht in Erscheinung treten kann. Bei Sproßstecklingen dieser Pflanze treten außerdem die ersten Wurzeln gewöhnlich zuerst an der Basis der Oberseite auf und bleiben auch lange Zeit gegenüber den später auf der Unterseite des Sprosses sich bildenden im Wachstum voran, was ebenfalls darauf hindeutet, daß die Sproßoberseite die besser ernährte ist.

Ist die Blattasymmetrie tatsächlich auf verschiedene Ernährung der Blatthälften von seiten des Muttersprosses zurückzuführen, so liegt die Frage nahe, ob sich nicht symmetrische Blätter durch Hemmung des Nahrungszustromes auf der einen Seite des Blattes in asymmetrische verwandeln lassen. Zur Ausführung dieses Versuches wählte ich bequemlichkeitshalber Pflanzen mit größeren Blättern aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen, durchschnitt an den eben erst aus der Knospe hervorgetretenen Blättern die Gefäßbündel des Blattstiels an der einen Flanke und steckte, um jede spätere Verwachsung der Gefäßbündel hintanzuhalten, in den Schnitt Deckglassplitter. Wie auch die photographische Abbildung (Fig. 1) zeigt, erhielt ich auf diese Weise in allen Fällen Blätter, bei welchen die eine Seite gegenüber der anderen in mehr oder minder deutlichem Maße in ihrer Entwicklung zurückblieb. Bei handförmig geteilten Blättern, wie bei *Ampelopsis*, *Heptapleurum verrucosum* waren es die Teilblättchen der verletzten Seite, die in der Entwicklung zurückblieben. In einigen Fällen konnte ich bei *Begonia*-arten die Asymmetrie direkt umkehren. Wichtig für das Gelingen des Versuches ist es, daß der Schnitt möglichst nahe der Lamina in den Blattstiel gemacht wird, da sonst die Gefäßbündel der verletzten Seite noch im Blattstiel oberhalb der Schnittfläche in Verbindung mit denen der unverletzten Seite treten und so die Asymmetrie weniger deutlich sich ausbildet.

Ähnlich wie das Einschneiden wirkte bei den wenigen angestellten Versuchen die Torsion des Blattstiels. Zu diesem Zwecke wurden möglichst junge Blätter von *Boehmeria platyphyllos* um 180° an der

Basis gedreht und während der Weiterentwicklung in dieser Lage zwischen Glasplatten festgehalten. Dabei stellte es sich heraus, daß die Seite des Blattes eine stärkere Entwicklung aufwies, deren entsprechende

Fig. 1. Normalsymmetrische Blätter, durch einseitige Verletzung in asymmetrische verwandelt. (Die verletzte Partie des Blattstiels ist durch einen * angedeutet.)
 1. *Boehmeria platyphyllos*. 2. *Vitis vinifera*. 3. *Rubus molucanus*. 4. *Eupatium macrophyllum*. 5. *Rubus alceaefolius*.

Blattstielpartie infolge der Drehung Zugspannung erlitt. Damit stimmen auch meine Beobachtungen überein, die ich an Pflanzen machte, bei denen neben symmetrischen Blättern manchmal mehr oder weniger

deutlich asymmetrische vorkommen. Diese asymmetrischen Blätter wären infolge ihrer Lage gezwungen, schon im jungen Zustand eine starke Torsion ihres Blattstiels auszuführen, um in günstige Lichtlage zu kommen. Auch hier zeigte sich — besonders deutlich bei *Vitis inconstans*, — daß der durch Zug gespannten Blattstielflanke auch die größere Blatthälfte entsprach.

Wie Goebel¹⁾ schon früher betonte, wird die Asymmetrie und Anisophyllie bei Pflanzen mit habitueller Anisophyllie bereits am Vegetationspunkt ausgebildet und hängt von der Dorsiventralität desselben ab. Es ist daher von vornherein anzunehmen, daß durch Änderung der Lage, der Beleuchtung oder des Schwerkraftreizes nicht so leicht eine Änderung oder ein Aufheben dieser Erscheinungen hervorgerufen werden kann. Es müßte zuerst eine Umwandlung des ganzen Sproßaufbaues erfolgen, der wiederum den Vegetationspunkt beeinflußt. Dadurch wird es auch verständlich, warum an etiolierten Sprossen, wenn auch manchmal in schwächerem Maße die Anisophyllie und Asymmetrie der Blätter erhalten bleibt. Sprosse von *Callisia*, *Elatostemma*, die ich horizontal die Rückenseite nach unten kultivierte, hätten um ihre Blätter senkrecht zur Lichtquelle zu stellen, durch ein wenig gesteigertes Wachstum ihrer schlechter ernährten Rückenseite diese Lage erzielen können. Statt dessen wuchs die besser ernährte Bauchseite in noch erhöhtem Maße, die Sproßspitze beschrieb nach unten also vom Lichte weg einen Kreis, um so nach Vollendung desselben die ihr günstige Lichtlage einzunehmen. Rhizome von *Begonia Rex* und *Begonia semperflorens*, die ich mit der Bauchseite nach unten in den Boden legte, gingen früher oder später zugrunde, ohne daß eine Umwandlung der Bauch- in Rückenseite und hiermit eine Umdrehung der Asymmetrie der Blätter eintrat.

Daß die Asymmetrie der Blätter vom Muttersproß aus induziert wird und von der Art der Insertion an diesem bedingt wird, zeigt auch der Querschnitt durch die Blattstielbasis solcher asymmetrischer Blätter. Bei *Klugia Notoniana* (Fig. 2) z. B. läuft die Blattstielseite, welche der größeren Blatthälfte entspricht, in eine sich verschmälernde Kante aus, in der die Gefäßbündel gegen den Rand zu immer kleiner werden. Die gegenüberliegende Seite dagegen, welcher die kleinere Blatthälfte aufsitzt, ist abgerundet, von Anfang an nach innen eingeschlagen und „kongenital“ mit dem mittleren Teil des Blattstiels verwachsen. Der Querschnitt hat daher die Form einer Mondsichel, bei welcher aber ein

1) K. Goebel, Organographie der Pflanzen, I. Jena 1898.

Sichelende nach innen eingerollt ist und der Mitte anliegt. Infolgedessen sind die kleinsten Gefäßbündel dieser Seite gegen die Mitte zu aufgelagert. Erst in der Nähe der Lamina rollt sich diese eingeschlagene Seite nach außen.

Bezüglich der Anisophyllie finden wir ähnliche Verhältnisse. Läßt man Sprosse anisophyller Pflanzen sich neu bewurzeln, so zeigt sich, daß die ersten Wurzeln immer an der Seite der Sproßachse auftreten, an welcher weiter oben das größere Blatt sitzt. So hatte z. B. *Strobilanthus glomeratus* auf der besser ernährten Seite drei große Wurzeln, auf der weniger gut ernährten, der weiter oben das kleine Blatt ansaß, sechs um die Hälfte kleinere Wurzeln etwas später hervorgebracht. Das größere Blatt hat einerseits bereits bei seiner Entstehung am

Fig. 2. Querschnitt durch den Blattstiel von *Klugia Notoniana*. I. An der Basis. II. Gegen die Mitte zu. Die rechte Flanke entspricht der größeren Blatthälfte.

Vegetationspunkt günstigere Entwicklungsverhältnisse gehabt als sein Gegenüber, vermag andererseits auch infolge seiner größeren Blattfläche die Seite, an welcher es entstanden ist mit größeren Mengen von Baustoffen zu versehen, also besser zu ernähren. Dadurch muß, da die größeren Blätter an der vom Licht abgewandten Seite entstehen, der Gegensatz der Ober- und Unterseite des Sprosses mit jedem neu auftretenden Blattpaar sich steigern. Woher aber der erste Anstoß der Ernährungsdifferenz der jeweiligen Ober- und Unterseite kommt, bedarf noch genauer Einzeluntersuchungen. Wie bereits Goebel u. a. früher gezeigt haben, spielen außer der Beeinflussung von seiten des Mutter-sprosses Licht- und Schwerkraftreize eine Hauptrolle hierbei. Die Wirkung der letzteren auf die Ernährung ließe sich vielleicht zum Teil so erklären, daß die verschiedenen Pflanzenarten in verschiedenem Maße gegenüber dem Licht und der Schwerkraft reagieren. Je nachdem der eine oder andere Faktor stärker zur Wirkung gelangt, wird die Wachstumsrichtung erfolgen. Nehmen wir z. B. an, ein Sproß ist negativ geotropisch, wird aber durch die Einwirkung des Lichtes gezwungen, wagrecht zu wachsen, so wirkt der Schwerkraftreiz beständig der Lichtwirkung entgegen, ohne imstande zu sein, diese auf sie einwirkende

Spannung zu überwinden. Fortwährend neue Nährstoffe wandern infolge dieses Spannungsreizes in die Sproßunterseite, um deren mechanische Elemente zu verstärken. Dadurch wird der Sproß auf der Unterseite besser ernährt und damit auch der Vegetationspunkt und die ersten Blattanlagen. Hiermit würden auch die Untersuchungen übereinstimmen, die Bücher¹⁾ an Sprossen verschiedener Pflanzen machte, die wagrecht kultiviert und an der Aufrichtung in die vertikale Lage mechanisch verhindert wurden.

Wie sehr die Einwirkung des Lichtes an der Erscheinung der Anisophyllie beteiligt ist, möge an einem Beispiele etwas eingehender dargestellt werden.

Die jungen Sprosse des in den Mittelmeerländern so häufigen *Mesembryanthemum edule* sind orthotrop, und besitzen fleischige, sitzende, dreikantige Blätter in dekussierten Blattpaaren. Die beiden Blätter je eines Blattpaares sind von gleicher Form und Größe. Hat der Sproß eine bestimmte Länge erreicht, so legt er sich dem Boden an und wächst plagiotrop weiter. Sobald die Pflanze plagiotropen Wuchs angenommen hat, wendet sich die Sproßspitze sichelförmig nach oben, indem die dem Boden aufliegende Seite des Sprosses stärker wächst und kräftiger ernährt wird, was sich durch stärkere Ausbildung der Gewebe der Unterseite deutlich wahrnehmen läßt. Infolge dessen erhält auch das nach unten zu liegende Blatt mehr Nahrungsstoffe als sein Gegenüber, ist infolgedessen etwas größer als dieses. Später macht nun das Internodium eine halbe Drehung nach einer Seite, so daß die Blattpaare nicht mehr rechtwinklig, sondern schiefwinklig gekreuzt erscheinen oder fast zweizeilige Blattstellung vortäuschen. Durch diese Drehung sind beide Blätter mit ihrer Blattoberseite mehr oder weniger senkrecht zum einfallenden Lichte gestellt, ohne daß eine Drehung des nach oben liegenden Blattes notwendig ist. Die Drehung der Internodien geschieht abwechselnd, das eine wendet sich nach rechts, das andere nach links usw.

Hieran schließt sich eine Gruppe aus der Gattung *Mesembryanthemum*, die Sonder²⁾ unter dem Namen *Linguaeformia* Haw. zusammenfaßt. Er definiert sie „Blätter zweireihig, zungenförmig, an der Spitze schief gekielt“. Salm Reifferscheid-Dyck gibt in seiner „*Monographia generum Aloes et Mesembryanthemi*“ Abbildungen von einigen dieser Arten wie *M. adscendens* Haw. *M. cultratum* Nob. *M. uncatum* Nob. *M. depressum* Haw. *M. scalpatrum* Haw. *M. grandiflorum*

1) Pringsheim's Jahrbücher der Botanik, Jahrg. 1906.

2) *Flora capensis*. Siehe Engler, *Natürliche Pflanzenfamilien*.

Haw. u. a. und beschreibt sie in gleicher Weise wie Sonder im Gegensatz zu den übrigen Mesembryanthemumarten mit „foliis distichis“ (Fig. 3) *M. linguaeforme*, der Hauptvertreter dieser Gruppe, besitzt ein nach allen Seiten hin dem Boden anliegendes Sproßsystem. Die Blätter

Fig. 3. *Mesembryanthemum linguaeforme*.

sind am Grunde scheidig verwachsen, fleischig, breitlinealisch und sichelförmig nach oben gekrümmt. Wie aus den oben zitierten Beschreibungen hervorgeht, erscheinen sie zweizeilig und zwar in der Weise, daß das eine Blatt je eines Blattpaares größer als das andere ist, der Sproß also anisophyll ist. Zugleich sind die fleischigen Blätter

durch eigenartige Druckformen ausgezeichnet, die sich darin äußern, daß das kleinere Blatt in der Knospenlage eine seiner Form entsprechende Mulde in das größere preßt, die auch bei der Weiterentwicklung der Blätter erhalten bleibt. Die Sproßinternodien sind sehr kurz, so daß die Blattpaare dicht aufeinander sitzen.

Es ist nun sehr auffallend, daß diese Gruppe allein unter der Gattung *Mesembryanthemum* nicht gekreuzte, sondern zweizeilige Blattstellung besitzen solle. Van Tieghem¹⁾ ist dieser Frage näher getreten und hat sie in folgender Weise zu erklären versucht.

Fig. 4. *Mesembryanthemum linguaeforme*.
Jugendform.

sich über das große und das große über das kleine, während der Blütenstand auf die Seite gedrängt wird und als Achselsproß des kleineren erscheint. Hernach bringt das große Blatt des Astes in seiner Achsel einen neuen Ast, der sich dann genau so verhält, wie

Der Sproß trägt hier an jedem Knoten ein Paar ungleiche Blätter und endigt mit einer Blüte. Das große Blatt bringt aus seiner Achsel einen Zweig hervor, der nichts trägt als ein Paar ungleicher Blätter, von denen das eine nach vorn, das andere nach rückwärts liegt. Das große ist vorn, folglich mit einer Übergangsdifferenz $\frac{1}{2}$ angeordnet und trägt eine Blüte, das kleinere Blatt ist steril. Dieser Zweig stellt sich in die Verlängerung des vorangehenden und sein Blattpaar über das des vorausgehenden, aber in umgekehrter Weise, das kleinere stellt

1) Ramification verticillée isotique. Annales des sciences naturelles, 8. Sér., 2, 1896.

der Hauptsproß an dem er entstanden. Dieses wiederholt sich wieder und es resultiert daraus ein echtes Sympodium, auf dessen Flanken die Blätter in unregelmäßigen Paaren eingefügt sind, alle superponiert von Paar zu Paar, in Wirklichkeit aber von zwei zu zwei Paaren, gleichsam eine zweizeilige Blattstellung vortäuschend. Daß diese Erklärung von van Tieghem nicht richtig ist, zeigt sowohl die Entwicklungsgeschichte als der Vegetationspunkt. Die jungen Keimpflanzen von *Mesembryanthemum linguaeforme* (Fig. 4) sind wie die aller übrigen *Mesembryanthemum*-arten orthotrop, isophyll und die auf die Cotyledonen folgenden Blattpaare normal mit einander gekreuzt. Erst später nimmt die Pflanze einen plagiotropen, anisophyllen Wuchs an, die Blätter krümmen sich sichelförmig nach oben und die Blattpaare gehen in jene scheinbare Zweizeiligkeit über. Um zu untersuchen, ob die Schwerkraft oder das Licht die Ursache des plagiotropen Wuchses ist, wurden orthotrope Keimpflanzen wagrecht in Töpfen kultiviert und durch schräg gestellte Spiegel von unten beleuchtet. Es zeigte sich, daß hierbei die neuentstehenden Blätter durch stärkeres Wachstum der von der Lichtquelle abgewandten Seite sich sichelförmig nach unten zu gegen das Licht krümmten und der Sproß plagiotropen Wuchs annahm. Sobald die Pflanze plagiotropen Wuchs angenommen hat, tritt bei ihr, ähnlich wie wir es bei *Mesembryanthemum edule* gesehen haben, abwechselnd nach rechts und nach links eine Torsion der Internodien ein, so daß die Blätter nicht mehr gekreuzt, sondern zweizeilig zu stehen scheinen. Durch diese Drehung der Internodien wird auch die Oberseite jener Blätter, die bei gekreuzter Lage die Rückenseite gegen das einfallende Licht zeigen würden, in günstige Lichtlage gebracht. Diese Torsion kann an der normal wachsenden Pflanze nicht beobachtet werden, da die Internodien sehr kurz und außerdem vom Blattgrund umhüllt sind. Kultiviert man aber eine solche scheinbar zweizeilige Pflanze einige Monate im Dunkeln, so strecken sich die Internodien und die Blattpaare erscheinen schief gekreuzt mit einander. Wir sehen daraus, daß durch die Einwirkung des Lichtes einerseits aus einem orthotropen Sproß mit rechtwinklig gekreuzten Blattpaaren ein plagiotroper Sproß mit schiefwinklig gekreuzten Blattpaaren entsteht, der, einmal gebildet, sich durch Ausschaltung des Lichtes nicht mehr in einen orthotropen umwandeln läßt. Andererseits aber wirkt das Licht noch weiter in der Weise ein, daß die Internodien eine Drehung ausführen, um die Blattoberseite senkrecht zum Licht zu stellen. Diese Drehung unterbleibt, so bald wir das Licht ausschalten.

Bei anderen plagiotropen Arten der Gattung *Mesembryanthemum*, z. B. *M. difforme*, *M. praecipue*, *M. angustatum*, zeigen sich ebenfalls zugleich schiefwinkelige Kreuzung, Anisophyllie und jene typischen Druckformen auf den Blättern, so daß wir an diesen Pflanzen deutliche Übergänge der verschiedenen Wuchsformen der Gattung *Mesembryanthemum* besitzen. Wie diese schiefgekreuzte Blattstellung und die Anisophyllie zustande kommt, sehen wir am Vegetationspunkt von *M. linguaeforme*. Fig. 5 I zeigt, daß derselbe nicht gleichmäßig gebaut ist, sondern von Anfang an verschoben und auf einer Seite verbreitert ist. Infolge der Torsion der Sproßachse unterhalb der nächstälteren Blätter fällt diese verbreiterte Partie auf die besser ernährte Rückseite des Sprosses, an ihr wird das größere Blatt des entstehenden Blatt-

Fig. 5. Vegetationspunkt von *Mesembryanthemum linguaeforme*.
I. Von oben gesehen; II. ein anderes Stadium von der Seite.

paares angelegt. Dieses wächst bedeutend rascher heran und erhält durch die Wirkung des Lichtes eine fixe Lage gegenüber dem größeren Blatte des vorhergehenden Paares. Dadurch, daß sich dieses größere zuerst ins Freie tretende Blatt senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stellt, erfolgt eine Torsion des unter ihm liegenden Internodiums. Infolgedessen kommt dies eine Blatt der nächstjüngeren Blattanlage wiederum auf die Sproßunterseite, also in die Zone der besseren Ernährung zu liegen und erfährt wiederum im Gegensatz zu seinem Gegenüber ein stärkeres Wachstum. Fig. 5 II zeigt ein anderes Stadium des Vegetationspunktes von der Seite aus gesehen. Es sind vier Blätter angelegt, die schief gekreuzt erscheinen, von einem Sympodium im Sinne van Tieghems ist also nichts zu bemerken.

Wir sehen aus diesem Beispiel von *M. linguaeforme*, daß durch die Wirkung des Lichtes und wohl auch der Schwerkraft aus einer

radiären Pflanze mit normal dekussierter Blattstellung eine plagiotrop wachsende erzeugt wird. Infolge des plagiotropen Wuchses treten Reizvorgänge im Pflanzenkörper auf, welche bewirken, daß die Sproßunterseite besser ernährt wird. Zugleich wird auch der Vegetationspunkt plagiotrop unsymmetrisch und einseitig stärker ernährt, wodurch von Anfang an Anisophyllie bedingt wird.

Die Druckformen auf den Blättern lassen sich in der Weise erklären, daß die junge Knospe von den Scheiden der älteren Blätter in ihrer Entwicklung gehemmt ist, beim Heraustreten ins Freie eine bedeutende Spannung zu überwinden hat, so daß das kleinere etwas später entstehende dicht an das größere noch weiche und plastische gepreßt wird. Wenn man alle älteren Blätter und Blattscheiden vorsichtig entfernt, solange die Knospe noch ganz jung ist, so gelingt es manchmal diese groß zu ziehen, ohne daß die Druckformen an den Blättern auftreten.

Daß die Blüte am Ende der Sproßachse entsteht, wie van Tieghem angibt und ein Seitensproß in die Verlängerung des Hauptsprosses tritt, ließe sich daraus schließen, daß bei anderen Mesembryanthemumarten die Blüte ganz allgemein endständig auftritt. Doch muß dieses Aufdiesitedrängen der Blüte von seiten des zum Hauptsproß werdenden Seitensprosses schon sehr bald eintreten. Auf Grund der Untersuchung einer Reihe von Vegetationspunkten, die allerdings das erste Stadium der Blütenentwicklung nicht zeigten, möchte ich jedoch eher vermuten, daß die Blüte hier seitlich entsteht, ähnlich wie es W. Müller¹⁾ bei den dorsiventralen Blütenständen der Boragineen und Solaneen gezeigt hat.

Für diese Lagen- und Formveränderung sukkulenter Blätter durch die Wirkung des Lichtes bietet *Gasteria decipiens* ein weiteres Beispiel. Im Gegensatz zu *M. linguaeforme* besitzt hier der Sproß von Anfang an zweizeilige Blattstellung und bleibt während seiner ganzen Entwicklung orthotrop. Da die Blätter ziemlich dicht aufeinander stehen, so müssen sie sich durch teilweise Beschattung gegenseitig in der vollen Ausnützung des Lichtes behindern. Es wächst nun eine Kante des ungestielten, fleischigen Blattes stärker als die andere, infolgedessen die Lamina schräg nach rückwärts gebogen erscheint. In gleicher Weise folgen die übrigen Blätter und es wird so der Anschein erweckt, als hätten wir es hier mit spiral angeordneten Blättern zu tun. Nach-

1) W. Müller, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Infloreszenzen der Boragineen und Solaneen. Flora 1905, Bd. 94.

dem ich die Pflanze fast ein Jahr lang im Dunkeln gezogen hatte, zeigte sich, daß an den älteren Blättern vom Tage der Dunkelstellung an jedes weitere Zurückkrümmen unterblieben war, ein neu hinzugewachsenes ohne jede Krümmung gemäß seiner ursprünglichen Anlage weiter wuchs. Es vermag also die Wirkung des Lichtes bei diesen sukkulenten Pflanzen aus einer dekussierten Blattstellung eine scheinbar zweizeilige und aus einer normal zweizeiligen eine scheinbar spiralige zu erzeugen, je nachdem ein platiotroper oder ein orthotroper Sproß vorliegt.

Goebel hat die Ansicht ausgesprochen¹⁾, daß auch die Symmetrieverhältnisse der Blüten durch Ernährungsverhältnisse bedingt seien und

Fig. 6. Blüte von *Mimulus cardinalis*.
V entspricht der verletzten Seite des Blütenstieles.

dafür eine Reihe von Beweisen erbracht. Zur experimentellen Bestätigung dieser Ansicht machte ich Versuche, durch mechanische Eingriffe an ganz jungen Blütenanlagen, ähnlich wie bei den oben erwähnten Blattversuchen, die Symmetrieverhältnisse der Blüten zu ändern. In den weit- aus meisten Fällen mißlangen diese jedoch, weil entweder die Blütenbildung schon zu weit vorgeschritten war oder die Blüten die Operation nicht aushielten und vertrockneten. Bei einer sehr jungen Amaryllisblüte konnte ich aber durch vorsichtiges Zerstören der Leitungsbahnen mit einer glühenden Nadel erreichen, daß die oberen Kronblätter auffallend in der Entwicklung zurückblieben und eine typisch dorsiventrale Blüte entstand. Auf die gleiche Weise gelang es mir bei den zygomorphen Blüten von *Rehmannia angulata* H. eine Blütenform zu erzielen, welche statt fünf verschieden großen Blumenblättern vier gleich große besaß, die eine radiäre Blüte bildeten. Das fünfte Blumenblatt saß als winziges, braunes, abgestorbenes Gebilde seitlich an. Bei *Mimulus cardinalis* (Fig. 6) blieb das Blumenblatt, das der auf gleiche Weise verletzten Blütenpartie entsprach, ebenfalls wesentlich in seiner Entwicklung zurück. Außerdem zeigte sich, daß die rote Punktierung auf gelbem Grunde, durch welche diese Blütenform ausgezeichnet ist, an der in der Entwicklung zurückgebliebenen Partie bis auf wenige Punkte ausgeblieben war.

1) Wiesner-Festschrift 1907: Über Symmetrieverhältnisse in Blüten.