

XVIII.

Über einige horizontal wachsende Rhizome.

Von

Fredr. Elfving (Helsingfors).

Beim Studium der vertical wachsenden Hauptwurzeln und Stämme entstanden, haben sich die Begriffe Geotropismus und Heliotropismus in der Weise ausgebildet, dass man darunter jetzt wohl allgemein das Vermögen wachstumsfähiger Pflanzentheile, sich in der Richtung der Lothlinie resp. des resultirenden Lichtstrahles zu stellen, versteht. Je nachdem nun in der so erreichten Gleichgewichtslage die Spitze des betreffenden Organs gegen den Erdmittelpunkt hin oder von ihm weg gerichtet ist, unterscheidet man zwischen positivem und negativem Geotropismus. Dasselbe gilt, mutatis mutandis, für den Heliotropismus.

Dabei konnte aber nicht übersehen werden, dass außer den erwähnten senkrecht wachsenden Wurzeln und Stämmen die meisten Pflanzenorgane eine zum Horizont schiefe Lage einnehmen. Zum Verständniss dieser Thatsache sind verschiedene Erklärungsversuche gemacht. Ohne auf dieselben hier näher einzugehen, will ich nur erwähnen, dass die meisten Autoren auch den schiefen Organen geotropische und heliotropische Eigenschaften im oben gedachten Sinne des Wortes zuschreiben. Die Ursache, dass die betreffenden Pflanzentheile jedoch nicht senkrecht wachsen, wird theils in verschiedenen Combinationen von Geotropismus und Heliotropismus, theils in deren Zusammenwirken mit dem Gewicht des Organs und mit inneren Ursachen gesucht. In einzelnen Fällen endlich soll die schiefe Lage des Organs von einer vollständigen Reactionsunfähigkeit gegen äußere Kräfte herrühren.

Im Gegensatz hierzu nahm FRANK an, dass die grosse Mehrzahl der horizontal wachsenden Pflanzentheile diese Lage besonderen Eigenschaften verdankt, die er als Transversal-Geotropismus und Transversal-Heliotropismus bezeichnet und welche dahin führen sollen, dass das betreffende Organ sich senkrecht zur Schwere, resp. zum Licht stellt.

In neuester Zeit hat schließlich SACHS¹⁾ den schiefen Wuchs der meisten

1) Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeit. d. botan. Inst. in Würzburg. Zweiter Band pag. 226.

Pflanzentheile — den Plagiotropismus — auf die verschiedene organische Ausbildung ihrer Bauch- und Rückenseite — ihre Dorsiventralität — und eine davon abhängige verschiedene Reactionsfähigkeit der beiden Seiten gegen Licht und Schwere zurückgeführt. Radiäre, allseitig gleich empfindliche Organe wachsen dagegen in der Regel aufrecht — sind orthotrop. Aber auch ein radiäres Organ kann unter Umständen plagiotrop werden. Als Beispiel erwähnt SACHS die Laubspresse von *Tropaeolum*, welche unter dem Zusammenwirken von negativem Geotropismus und negativem Heliotropismus plagiotrop werden, und die schief wachsenden Nebenwurzeln, bei welchen der positive Geotropismus nur so lange wirkt, bis das Organ einen bestimmten Winkel mit der Verticalen macht.

Nun gibt es aber bekanntlich unterirdische Pflanzenorgane, die waagrecht wachsen, also rechtwinklig zur Richtung der Schwere, und es fragt sich, wie dieser horizontale Wuchs zu Stande kommt. Da das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus selbstverständlich hier ausgeschlossen ist, dachte ich, dass die horizontale Lage derartiger Organe durch ihre Dorsiventralität bedingt sein möchte. Es schien mir die Untersuchung dieses Verhältnisses wünschenswerth, um so mehr als FRANK die unterirdischen Organe nicht berücksichtigt hatte. Hierbei kam ich zu Resultaten, deren Mittheilung hier folgt.

Meine hauptsächlichsten Untersuchungsobjecte waren die horizontal kriechenden Rhizome von *Heleocharis palustris*, *Sparganium ramosum* und *Scirpus maritimus*.

Am günstigsten erwies sich die in Culturen sehr wohl gedeihende *Heleocharis*. Das Wachsthum der Rhizome, welches wie bei den Wurzeln ein ausgeprägtes Spitzenwachsthum ist, dauert fast den ganzen Sommer durch; dieselben können dabei eine Länge von mehreren Decimetern erreichen, die einzelnen Internodien sind einige Centimeter lang. Aus dieser horizontal kriechenden Achse entstehen die aufrechten, später ährentragenden Achsen mit einer Divergenz von $\frac{1}{3}$.

Um das Verhalten solcher in verschiedenen Lagen eingepflanzten Rhizome leicht beobachten zu können, brachte ich die frisch ausgegrabenen Pflanzen in die von SACHS¹⁾ beschriebenen und abgebildeten Zinkkästen mit Glaswänden. Die Rhizome wurden beim Versetzen in die mit guter Gartenerde angefüllten Kästen dicht an die Glaswände angedrückt, so dass die unten beschriebenen Erscheinungen direct, ohne die Pflanzen zu stören, beobachtet werden konnten. Um jede Einwirkung des Lichtes auszuschließen, wurden die Glaswände mit Pappscheiben bedeckt. Die so hergerichteten Culturen stellte ich ins Freie und bemühte mich, durch reichliches Begießen so weit als möglich normale Vegetationsbedingungen her-

1) Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. Erster Band pag. 367, 388.

zustellen. Die Pflanzen gediehen sehr gut und kamen auch in den Kästen zur Blüte.

Wie schon oben angedeutet, wurden beim Versetzen der Pflanzen die Rhizome in verschiedene Lagen gebracht. Einige kamen in die normale wagerechte Lage, andere wurden um ihre Längsachse um 180° gedreht, so dass sie zwar wieder horizontal, aber mit der früheren Oberseite nach unten gerichtet waren; diese Lage werde ich der Kürze halber als die inverse bezeichnen. Einige wurden mit der Spitze nach oben, andere wieder mit der Spitze nach unten gekehrt eingepflanzt, wobei das Organ bald vollkommen senkrecht, bald schief zu stehen kam. Die Lage der Rhizome beim Beginn der Versuche wurde durch Tuschemarken an den Glaswänden fixirt.

Bei hinreichend hoher Temperatur genügten gewöhnlich zehn bis vierzehn Tage, um ganz prägnante Resultate zu bekommen. Es zeigte sich hierbei, dass die in normale Lage versetzten Rhizome in derselben Richtung fortwuchsen, ein Zeichen, dass das Wachstum in meinen Culturen normal verlief. Die inversen Rhizome wuchsen ebenfalls, ohne irgend welche Krümmungen, horizontal weiter. Dabei waren keine Torsionen zu sehen; die aufrechten Seitenachsen entstanden wie vorher an allen Seiten des Rhizoms mit derselben Divergenz wie früher und schlossen sich, was ihre Entstehungsart betrifft, unmittelbar an dieses an, so dass die dritte Achse, welche nach der Inversion auswuchs, an derselben Seite des Stammes als die jüngste Achse, welche in der normalen Lage des Rhizoms ausgebildet war, stand.

Was die mit der Spitze nach aufwärts gestellten Rhizome betrifft, so ist zunächst hervorzuheben, dass die ausgewachsenen Internodien sowie diejenigen, welche am Anfang des Versuchs noch in Streckung begriffen waren, keinerlei Krümmungen erlitten. Die neu zugewachsenen Internodien dagegen standen horizontal und zwar war die Krümmung von der verticalen oder schiefen Lage zur horizontalen eine sehr scharfe. Wurde zum Beispiel das Rhizom am Anfang des Versuchs senkrecht gestellt, so war der jüngere, horizontale Theil durch ein sehr scharfes Knie von 90° gegen den älteren abgesetzt.

Ganz in derselben Weise verhielten sich die abwärts gerichteten Rhizome. In dem einen wie in dem anderen Falle erfolgte eine Krümmung — und zwar auf dem kürzesten Wege — bis die horizontale Lage erreicht war; dann wuchs das Organ in dieser Richtung weiter.

Mehrmals habe ich auch ein und dasselbe Rhizom nach einander in verschiedene Lagen zum Horizont gebracht. So wurde z. B. ein Rhizom eingepflanzt, mit der Spitze nach aufwärts gerichtet; es erfolgte eine Abwärtskrümmung zur wagerechten Lage. Dann wurde der Kasten mit der Pflanze so umgestürzt, dass die Rhizomspitze abwärts sah, es trat eine Aufwärtskrümmung ein, bis wieder die horizontale Lage erreicht war, u. s. w.

Es lassen sich in dieser Weise Krümmungen von fast beliebiger Form hervorrufen.

In Blumentöpfen cultivirte Pflanzen zeigten ein vollkommen übereinstimmendes Verhalten.

Wegen ihrer größeren Empfindlichkeit schwieriger zu cultivirende Objecte sind die Ausläufer von *Sparganium ramosum* und *Scirpus maritimus*. Bekanntlich vermehren sich diese Arten, wie auch andere Cyperaceen, durch Stolonen, die im Frühjahr die Blattseiden an der ein wenig angeschwollenen Stammbasis durchbrechen und, horizontal durch den Boden kriechend, bei einer Dicke von einigen Millimetern eine nicht unbedeutliche Länge erreichen — ich fand einzelne, die $\frac{1}{3}$ Meter lang waren — bis endlich die Spitze sich aufrichtet, eigene Wurzeln bildet und zu einer neuen Pflanze auswächst, welche dann ihrerseits wieder neue Ausläufer bildet.

Anfangs stellte ich Culturen sowohl in Wasser als in Erde an. Bei den Wasserculturen geschah es aber fast regelmäßig, dass die Stolonen nicht mehr in die Länge wuchsen, sondern ihre Spitzen richteten sich — gleichgiltig welche Richtung sie ursprünglich innehatten — aufwärts, um neue orthotrope Sprosse zu erzeugen. Dieser Umstand veranlasste bekanntlich HOFMEISTER ¹⁾ zu der Annahme, dass der horizontale Wuchs der Ausläufer von *Sparganium* und verwandten Pflanzen nur durch den Widerstand, welchen dieselben in der umgebenden Erde finden, bedingt sei. Dieselbe Erscheinung trat auch ein bei in Erde versetzten Exemplaren, wenn ich nämlich den Stamm geknickt oder stark gebogen hatte, was ich anfangs öfters that, um die Stolonen in die gewünschte Lage zu bringen. Herr Professor SACHS machte mich darauf aufmerksam, dass man es in diesem letzten Falle wohl mit einem Einflusse eines Organs auf ein anderes zu thun hat, wie ja schon für die Nebenwurzeln und Äste eine Abhängigkeit von dem Muttersprosse bekannt ist.

Im weiteren Verlauf der Versuche wurden die Pflanzen ausschließlich in Erde, bei reichlicher Wasserzufuhr cultivirt, wobei ich natürlich vermied, den Stamm irgendwie zu verletzen. — Eine Länge wie die oben angegebene, welche übrigens auch im Freien nicht häufig vorkommt, erreichten die Ausläufer in meinen Culturen nicht; sie schwankte zwischen 5 und 20 Centimeter.

Im großen Ganzen verhalten sich diese Rhizome wie die von *Helocharis*, nur stellen sie sich nicht so genau horizontal wie jene, bei welchen die größte Abweichung von der horizontalen kaum 40° beträgt, aber auch bei ihnen erreichte die Abweichung nur in einzelnen Fällen eine Größe von 25° . — Es zeigte sich somit, dass die inversen Stolonen in derselben Richtung wuchsen wie die normalen. Sehr instructiv war folgender Fall.

1) Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. III. pag. 407.

An einer Pflanze war am Anfang des Versuchs ein (circa 9 cm) langer Ausläufer horizontal ausgewachsen und unmittelbar darüber ein anderer angelegt (etwa 1 cm lang). Das Exemplar wurde in umgekehrter Lage eingepflanzt. Der junge Ausläufer wuchs dann in dieser neuen inversen Lage genau in derselben Richtung als der unter normalen Verhältnissen ausgebildete und erreichte auch dieselbe Länge.

Ausläufer, die ich mit der Spitze vertical auf- oder abwärts stellte, krümmten sich auf dem kürzesten Wege, bis sie horizontal standen, in welcher Lage sie dann weiter fortwuchsen. Sehr schön beobachtete ich diese Verhältnisse einmal an einem und demselben Exemplare, an dem zwei diametral entgegengesetzte Ausläufer angelegt waren. Die Pflanze wurde so versetzt, dass die Spitze des einen Stolo schief nach unten, die des anderen schief nach oben gerichtet war. Beide krümmten sich, bis sie die wagerechte Lage erreicht hatten; hierbei wurde in dem ersten Falle die ursprüngliche Oberseite, in dem anderen die Unterseite concav. — Nebenbei sei noch erwähnt, dass die Krümmung nicht so scharf wie bei *Heleocharis*, sondern in einem flachen Bogen erfolgt, was wahrscheinlich durch die größere Länge der wachsenden Region bedingt ist; genaue Messungen waren indessen wegen der langen Blattschuppen sehr schwer vorzunehmen.

Stellen wir jetzt die Ergebnisse der beschriebenen Versuche zusammen, so ist ersichtlich, dass die Gleichgewichtslage der betreffenden Rhizome die horizontale ist. Dabei fällt es aber auf, dass die inversen Organe keine Krümmungen oder Torsionen erfahren hatten. Anders verhalten sich andere bisher untersuchte, wagerechte Pflanzenorgane. Wenn man zum Beispiel einen horizontal gewachsenen Inflorescenzzweig von *Atropa Belladonna* in inverse Lage bringt, so krümmt sich die wachsende Spitze aufwärts und rückwärts, bis die frühere Oberseite wieder nach oben schaut, um in dieser Gleichgewichtslage weiter zu wachsen ¹⁾. In ähnlicher Weise oder durch Torsionen nehmen auch, nach FRANK ²⁾, die horizontal wachsenden, »transversal-geotropischen« Zweige von verschiedenen Bäumen und Sträuchern ihre normale Lage wieder an, wenn man sie umkehrt. Die betreffenden Organe sind eben dorsiventral. Unter dem Einfluss der Schwere erleiden aber die inversen Rhizome keinerlei Krümmungen oder Torsionen; sie lassen keine Bauch- und Rückenseite erkennen. Folglich müssen wir die betreffenden Organe als radiär bezeichnen, was auch ihre anatomische Structur und (bei *Heleocharis*) die Anordnung der orthotropen Seitenachsen vermuthen ließ.

Eine gewisse Ähnlichkeit bietet dieser Fall mit dem Verhalten der schief abwärts wachsenden Nebenwurzeln. Wie SACHS ³⁾ ausführlich erörtert hat, sind die Nebenwurzeln positiv geotropisch, die krümmende Ein-

1) SACHS in Arbeiten des botan. Instit. in Würzburg. Zweiter Band pag. 264.

2) FRANK, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen, pag. 22—43.

3) Arbeiten des bot. Instit. in Würzburg. Erster Band pag. 264 u. f. Zweiter Band pag. 240.

wirkung der Schwere hört aber auf, wenn das Organ einen gewissen spitzen Winkel mit der Verticalen macht. Den horizontalen Wuchs der untersuchten Rhizome kann man aber nicht in derselben Weise auffassen. Man müsste dann sagen: wenn die Spitze nach oben gerichtet wird, ist das Organ positiv geotropisch und krümmt sich, bis es horizontal steht; wenn dagegen die Spitze nach unten sieht, ist das Organ negativ geotropisch, wobei wieder die krümmende Einwirkung der Schwere aufhört, wenn das Organ senkrecht zur Verticalen steht.

Dem Organ als Ganzen kann man meiner Auffassung nach weder positiven noch negativen Geotropismus zuschreiben; wohl aber kann man sich ein solches Organ aus Elementen, die zum Theil positiv, zum Theil negativ geotropisch sind, aufgebaut denken; theoretische Betrachtungen, auf die ich nicht eingehen will. Auch ist mir jeder Gedanke an eine »Polarisation der Zellhäute«, wie sie FRANK annahm, fern.

Wenn es also radiäre Organe gibt, die sich unter der Einwirkung der Schwere horizontal stellen — eine Thatsache, die wir ebensowenig zur Zeit erklären können wie die Erscheinungen des gewöhnlichen Geotropismus — so scheint es mir geboten, diejenige senkrechte Lage eines Pflanzenorgans, welche durch den positiven Geotropismus hervorgerufen wird, und diejenige, welche vom negativen Geotropismus abhängt, nur als zwei Grenzfälle zu betrachten von den Richtungen, welche radiäre Pflanzentheile unter der Einwirkung der Schwerkraft annehmen können. ,

Helsingfors, October 1879.