

Geotropismus und Kamptotropismus bei Blattstielen.

Von **Dr. Ludwig Neubert** in Leipzig.

Einleitung.

Angeregt durch die sich widersprechenden Resultate, die Hegler¹⁾, Wiedersheim²⁾ und Vöchting³⁾ bei Längszug parallelotroper Pflanzenteile erhielten, stellte Keller⁴⁾ mit plagiotropen Frucht- und Blütenstielen Versuche an, die ihn zu dem Resultat führten, daß Längszug bei plagiotropen Organen keinen fördernden Einfluß auf die Ausbildung von Festigungselementen hatte. Wohl aber konnte Keller eine anatomische Veränderung antagonistischer Seiten bei gewaltsamer Krümmung oder horizontaler Zwangslage feststellen. Er fand die mechanischen Elemente der Konvexseite resp. Oberseite in ihrer Wandverdickung gefördert, während sich auf der Gegenseite nur dünnwandige, relativ großzellige Festigungselemente zeigten.

Über diesen auch von Wortmann⁵⁾, Elfving⁶⁾ und Ball⁷⁾ bei parallelotropen Krautsprossen beobachteten Reaktionserfolg des Schwerkraft- und Krümmungsreizes stellte Bücher⁸⁾ weitgehende Untersuchungen an. Hauptsächlich arbeitete er mit orthotropen Krautsprossen, doch erwähnt er nebenbei einige Versuche mit Blattstielen von *Helleborus niger* und *Helleborus hybridus* Hort.⁹⁾. Bei diesen

¹⁾ Hegler, Über den Einfluß von Zugkräften auf die Ausbildung und Festigkeit der Gewebe. *Cohns Beiträge z. Biologie d. Pfl.* 1893. Bd. 6, S. 383.

²⁾ Wiedersheim, Über den Einfluß von Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen. *Jahrb. f. w. Bot.* 1903. Bd. 38, S. 44.

³⁾ Vöchting, Zur experimentellen Anatomie. *Nachricht. d. Kgl. Gesellsch. d. Wissenschaften zu Göttingen* 1902. S. 282.

⁴⁾ Keller, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung von Festigungsgeweben. *Diss. d. Univ. Kiel.* 1904. S. 12.

⁵⁾ Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegung. *Bot. Ztg.* 1887. Bd. 45, S. 819.

⁶⁾ Elfving, Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen. *Öfversigt af Finska Vet. Soc. Förhandl.* 1880. Bd. 30, S. 101.

⁷⁾ Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung der Festigungsgewebe. *Jahrb. f. w. Bot.* 1904. Bd. 39, S. 328.

⁸⁾ Bücher, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. *Jahrb. f. w. Bot.* 1906. Bd. 43, S. 271 ff.

⁹⁾ Bücher, l. c. S. 336.

Blattstielen gelang es ihm durch Krümmung oder horizontale Zwangslage analoge Reaktionserfolge zu erzielen, wie bei orthotropen Organen.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit soll es sein, festzustellen, ob Blattstiele bei gewaltsamer Krümmung oder geotropischer Induktion Reaktionserfolge des Schwerkraft- und Krümmungsreizes erkennen lassen und ob hierbei eine Übereinstimmung mit parallelotropen Organen vorhanden ist.

Zunächst untersuchte ich den Einfluß horizontaler Zwangslage auf radiäre und dorsiventrale Blattstiele. Hierbei erhielt ich Resultate, die mit denen Büchers in prinzipieller Hinsicht übereinstimmten. Die Blattstiele, die sich für solche Versuche am besten eigneten, verwendete ich zu weiteren Untersuchungen über den Einfluß einer gewaltsamen Krümmung auf die Ausbildung des Festigungsgewebes. Sodann kombinierte ich die Reaktionsbestrebungen des Schwerkraft- und Krümmungsreizes. Immer fand ich, in gewisser Übereinstimmung mit den Resultaten Büchers, eine Förderung der Wandstärken der mechanischen Elemente auf der Oberseite, resp. Konvexseite, während auf der Gegenseite eine Hemmung in der Ausbildung der Wandverdickungen beobachtet werden konnte.

Weiterhin stellte ich Versuche mit einseitiger Beleuchtung an. Es traten in den Versuchsblattstielen Reaktionserfolge ein, die denen des Schwerkraft- und Krümmungsreizes glichen.

Zum Schluß setzte ich die von Bücher¹⁾ begonnenen Untersuchungen über intermittierende Reizung antagonistischer Seiten parallelotroper Organe fort und führte sie zu einem abschließenden Resultat. Die Expositionszeit, d. h. die Dauer der einzelnen intermittierenden Reizungen konnte ich auf 4—5 Tage ausdehnen. Ohne Einfluß auf Reaktionserfolg war es, ob die horizonale Zwangslage durch Längszug oder durch Gipsverband erreicht wurde. Es fand sich stets auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten eine Zunahme der Wandstärken der Festigungselemente. Auf den senkrecht zum Lote stehenden Flanken unterblieb dagegen gewöhnlich jede Anlage einer Wandverdickung.

Die Untersuchungen wurden im botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Es ist mir Pflicht und aufrichtiges Bedürfnis, auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. W. Pfeffer, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Miede und Herrn Dr. Gießler.

¹⁾ Bücher, l. c. S. 287.

Allgemeiner Teil.

Der geotrophische Reaktionserfolg.

Bei den Untersuchungen über den Einfluß horizontaler Zwangslage oder gewaltsamer Krümmung auf Blattstiele muß ein Unterschied zwischen Blattstielen von radiärem und dorsiventralem Bau gemacht werden. Im folgenden will ich deshalb immer zuerst die bei Versuchen mit radiären Blattstielen erhaltenen Resultate schildern, sodann den entsprechenden Reaktionen dorsiventraler Blattstiele näher treten.

Im Anschluß an die Untersuchungen Büchers suchte ich zunächst den Einfluß der Schwerkraft auf Blattstiele in horizontaler Zwangslage festzustellen. So zeigten junge Blattstiele von *Abutilon Darwinii*, wenn sie durch Längszug horizontal zu wachsen gezwungen waren, nach 4—5 Tagen in der Hauptwachstumszone eine auffällige Anschwellung. Diese Anschwellung blieb hauptsächlich auf die Unterseite beschränkt und nahm nach dem Blattstielgrund und der Lamina zu allmählich ab. Der Blattstiel schien in der Hauptwachstumszone auf der Unterseite heller und durchsichtiger, somit chlorophyllärmer.

Bei einer anatomischen Untersuchung des Blattstieles nach 10 bis 14tägiger Dauer des Versuches findet man auf Querschnitten, daß das Kollenchym der Oberseite geringere Zelllumen besitzt im Vergleich zu den mächtig gewucherten Kollenchymzellen der Unterseite. Letztere haben oft ganz ihren kollenchymatischen Charakter verloren. Die Zellwände des Kollenchyms zeigen entgegengesetztes Verhalten. Auf der Oberseite sind sehr starke Wandverdickungen, besonders in den Ecken zu konstatieren, während den kollenchymatischen Zellen der Unterseite jede Wandverdickung fehlt.

Auch der Bast läßt ähnliche Unterschiede in seiner Ausbildung erkennen. Die stark verdickten, englumigen Bastfasern der Oberseite schließen sich außerdem eng zusammen und bilden an der Außenseite der Gefäßbündel Bastsieheln. Auf der Unterseite dagegen rücken die großlumigen dünnwandigen Bastfasern auseinander. Sie stellen nur lose Bastbündel dar, die oft von parenchymatischen Zellreihen durchbrochen werden.

Diese anatomischen Veränderungen der Blattstiele bei horizontaler Zwangslage sind nur in der Hauptwachstumszone so ausgeprägt. Sowohl gegen den Blattstielgrund, als auch gegen die Blattlamina zu werden die Unterschiede weniger deutlich; sie lassen sich aber auf der ganzen Länge des Blattstieles nachweisen.

Die Bast- und Kollenchymzellen der Oberseite sind in der Ausbildung der Wandverdickungen denen normaler gleichgroßer Blatt-

stiele vorausgeeilt, besitzen aber gleiche oder kleinere Zellgröße. (Daß die Versuchsblattstiele geringere Zellgrößen besitzen, als gleichaltrige Vergleichsblattstiele, beruht nicht etwa auf einem Kleinerwerden der Zellen durch die Zwangslage, sondern die Blattstiele behalten mehr oder weniger die Zellgröße bei, die sie bei Beginn der Versuche besaßen). Die Zellgröße von Kollenchym und Bast der Unterseite übertrifft dagegen die der Vergleichsblattstiele um ein mehrfaches, dafür ist jedoch, wie schon gesagt, die Wandverdickung sehr reduziert. Versuche von 6—8 Wochen Dauer zeigten auch im Holz der Ober- und Unterseite anatomische Veränderungen, die allerdings nicht so auffällig waren wie im Bast und im Kollenchym. Bei *Abutilon Darwinii* waren die Holzzellen der Oberseite in der Ausbildung der Wandverdickungen gefördert. Dabei besaßen sie kleineres Lumen als die entsprechenden Zellen der Unterseite. Letzteren kam wiederum nur eine geringe Wandverdickung zu. Da sich bei den Versuchen von 6—8 Wochen Dauer im Bast und im Kollenchym auch eine Wandverdickung in den Zellen der Unterseite angelegt hatte, war die Frage zu erörtern, ob nicht durch längere Versuchsdauer die Unterschiede der Ober- und Unterseite von der Pflanze ausgeglichen werden?

Es wurden deshalb Blattstiele von *Abutilon Darwinii* 16 Wochen in horizontaler Zwangslage gehalten. Zwar fanden sich nach Beendigung der Versuche in den Festigungselementen der Unterseite Wandverdickungen, doch kamen diese niemals denen der Oberseite gleich. Ebenso blieb der Unterschied in der Zellgröße des mechanischen Gewebes der Ober- und Unterseite bestehen.

Bei Versuchen von langer Dauer trat jedoch auf der Oberseite eine so starke Wandverdickung der Bastzellen ein, daß das Lumen auf eine sehr geringe Größe reduziert war. Oft waren auch die Wände eingedrückt und die ganze Gestalt der Bastzellen deformiert. Die einzelnen Gefäßbündel rückten auf der Oberseite näher zusammen und stellten durch Verholzung der interfascicularen Parenchymzellen einen allerdings losen Zusammenschluß des Holzkörpers her.

Die geschilderten anatomischen Veränderungen waren zunächst nur dann zu beobachten, wenn die morphologische Oberseite des Blattstieles bei der Versuchsanordnung zenitwärts gerichtet war. Kam bei anderer Orientierung die morphologische Oberseite nach unten zu liegen, so trat zwar auch eine Differenzierung der Ober- und Unterseite im obigen Sinne ein, doch waren die Resultate unklar und unsicher. Dies hatte, wie spätere Versuche mit gewaltsamer Krümmung zeigten, nicht etwa seinen Grund in einer unterschiedlichen Empfindlichkeit der morphologischen Oberseite gegen den beschriebenen Reaktionserfolg des Schwerkraft-Reizes, sondern erklärte sich durch eine Torsion des

Blattstieles um seine Längsachse¹⁾. Bei Verhinderung der angestrebten Torsion wurden die Unterschiede in der Ausbildung der Festigungselemente auf Ober- und Unterseite sofort gutsichtbar. (s. Methodik S. 329.)

In horizontaler Zwangslage eingegipste Blattstiele ergaben analoge Resultate. Die Unterschiede in der Ausbildung der Festigungselemente auf der Oberseite und Unterseite blieben jedoch hauptsächlich auf die Wandverdickungen beschränkt. Die Größe der Zellen auf den antagonistischen Seiten war die gleiche, da Kambium und Meristem im Gipsverband nicht arbeiten können²⁾.

Brachte ich dorsiventrale Blattstiele, etwa die Stiele der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus* in horizontale Zwangslage, so trat ebenfalls in den Festigungselementen der Oberseite eine Wandverdickung ein. Auf der Unterseite dagegen zeigten die mechanischen Elemente nur großlumige, dünnwandige Zellen.

Es ist im dorsiventralen Bau begründet, daß diese anatomischen Unterschiede nur dann beobachtet werden können, wenn die morphologische Oberseite nach oben gerichtet ist. Dreht man bei der Versuchsanordnung durch entsprechende Orientierung der ganzen Pflanze den Blattstiel um 180°, sodaß die morphologische Oberseite nach unten zeigt, so setzt die Torsion des Blattstieles um seine Längsachse sehr energisch ein³⁾.

Mit vollständig eingegipsten Blattstielen gelang es indessen die morphologische Oberseite bei horizontaler Zwangslage beliebig zu orientieren. Der feste Gipsverband schloß dabei jede Torsion aus. Als Resultat ergab sich immer eine Förderung des mechanischen Gewebes auf der Oberseite.

Die Modifikation der Dorsiventralität, die sich bei horizontaler Zwangslage oder gewaltsamer Krümmung einstellte, will ich erst später besprechen, da ich, vor allem bei gewaltsamer Krümmung stärkere Reaktionserfolge erzielte als bei horizontaler Zwangslage.

Die Blattstiele zeigen also bei horizontaler Zwangslage einen analogen Reaktionserfolg, wie parallelotrope Organe. Bücher⁴⁾ nennt im Anschluß an Wiesner⁵⁾ diesen, unter dem Einfluß der Schwerkraft zustande kommenden Reaktionserfolg Geotropismus und definiert ihn wie folgt: Unter Geotropismus verstehen wir den Reaktionserfolg der in wachstumsfähigen, orthotropen Krautspossen auftritt, wenn

¹⁾ Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegung, Jahrb. f. w. Bot. 1899. Bd 32, S. 287.

²⁾ Newcombe, The influence of mechanical resistance on the development and life period of cells. Bot. Gazette. 1894. Bd. 19, S. 149.

³⁾ Pfeffer, Pflanzen-Physiologie. 1904. Bd II, S. 549.

⁴⁾ Bücher, l. c. S. 280.

⁵⁾ Pfeffer, Pflanzen-Physiologie. 1904. Bd. II, S. 83.

dieselben horizontal gelegt werden, und der sich in unserem Falle im Vergleich zum gleichaltrigen Normalsproß in einer Förderung der Wanddicke der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen der Oberseite, bei relativ kleinerer Zellweite, und in einer verminderten Ausbildung der Membranverdickungen dieser Gewebe auf der Unterseite, bei relativ größerer Zellweite, äußert.

Die oben angeführten Resultate berechtigen somit im Sinne der von Bücher gegebenen Definition von einem Geotropismus der Blattstiele bei horizontaler Zwangslage zu sprechen.

Legt man einen Blattstiel, die morphologische Oberseite nach oben, horizontal, so wird er, falls er keine Blattstielgelenke besitzt, durch ungleichschnelles Wachstum der Ober- und Unterseite in seine plagiotrope Normallage zurückkehren. Anatomische Veränderungen der Ober- und Unterseite in bezug auf Wandverdickung oder Zellgröße können dabei nicht beobachtet werden. Verhindert man aber die geotropische Aufkrümmung, so wird in den Geweben der Oberseite eine Zugspannung auftreten, während auf der Unterseite eine Druckspannung zu beobachten ist. In dieser Spannungsdifferenz, die natürlich in gleicher Weise bei parallelotropen Krantsprossen in horizontaler Zwangslage auftritt¹⁾, sieht Bücher²⁾ zu einem großen Teil die Ursache der anatomischen Veränderungen. Daß sich jedoch der Reaktionserfolg nur teilweise durch die Spannungsdifferenz erklären läßt, geht schon daraus hervor, daß auch der geotropisch nicht mehr reaktionsfähige Teil des Blattstieles geotropische Reaktionserfolge zeigt. Auch lassen Blattstiele, bei denen die tropistischen Bewegungen mit Hilfe von Gelenken ausgeführt werden, analoge anatomische Veränderungen bei horizontaler Zwangslage erkennen. (s. S. 303.)

In den nicht mehr wachstumsfähigen Teilen des Blattstiels kann aber die Schwerkraft ebensowenig eine Spannungsdifferenz induzieren, wie in Blattstielen mit Gelenken oder in völlig eingegipsten Objekten. Ich sehe mich deshalb in gleicher Weise wie Bücher³⁾ gezwungen, einen spezifischen Reiz der Schwerkraft auf die anatomische Veränderung der Festigungsgewebe auch bei Blattstielen anzunehmen.

Der Längszug ist nach den Untersuchungen von Ball⁴⁾ ohne fördernden Einfluß auf die Ausbildung der Festigungselemente und kommt deshalb bei dem Zustandekommen der Reaktion als wirkender Faktor nicht in Frage. Sollte wirklich bei Längszug eine geringe

¹⁾ Uhlitzsch, Untersuchungen über das Wachstum der Blattstiele. 1887. Diss. Leipzig. S. 42.

²⁾ Bücher, l. c. S. 284. ³⁾ Bücher, l. c. S. 286.

⁴⁾ Ball, l. c. S. 322.

Verstärkung des mechanischen Gewebes eintreten¹⁾²⁾), so würden ohne Frage die Festigungselemente der Ober- und Unterseite gleichmäßig gefördert werden und das Gesamtergebnis würde darunter nicht leiden.

Die im Vergleich zu den Resultaten einer gewaltsamen Krümmung geringen anatomischen Unterschiede berechtigen zu der Frage: „erreichen bei horizontaler Zwangslage die Blattstiele nicht ihre optimale tropische Reizlage und ist deshalb der Reaktionserfolg ein schwacher?“

Während für parallelotrope Pflanzenteile die optimale geotropische Reizlage bei einer Ablenkung von 90° aus der Vertikalen sich findet³⁾), ist für die plagiotropen Organe allein bekannt, daß sie sich nur in einer Lage in stabiler⁴⁾ und bei senkrechter Lage nach unten in einer labilen⁵⁾ geotropischen Gleichgewichtslage befinden.

Ich versuchte einen gesteigerten Reaktionserfolg zu erhalten, indem ich die Blattstiele über die Horizontallage hinaus nach abwärts zog. Zu einem bestimmten abschließenden Resultat konnte ich nicht kommen, fand aber auch keine, im Vergleich zur horizontalen Zwangslage auffällig gesteigerte Reaktion. Die Ursache dieser unsicheren Resultate ist wohl in der zugunsten der Blattlamina in den Blattstielen oft eintretenden tropistischen Umstimmung zu suchen⁶⁾.

Orientierte ich die Blattstiele so, daß sie vertikal nach unten zu wachsen gezwungen waren, so trat überhaupt keine anatomische Veränderung der Festigungselemente gegenüber normalen Blattstielen ein. Geringfügige Unterschiede in der Ausbildung der mechanischen Gewebe antagonistischer Seiten ließen sich mit einer einseitigen Lichtwirkung (s. S. 320) erklären, besonders, da sie nicht immer auf den gleichen Seiten der Blattstiele auftraten.

Bemerkenswert ist bei dem letzten Versuche, daß die Blattstiele bei einer abwärts gerichteten Lage auffällig in ihrem Längswachstum gehemmt wurden. Ein gleiches Resultat erhielt Hering bei invers gestellten parallelotropen Pflanzenorganen.⁷⁾ Bei Blattstielen, die ge-

1) Borden, The influence of traction on the formation of mechanical tissue in stems. Bot. Gazette 1909. Vol. 48, S. 271.

2) Hibbard, The influence of tension on the formation of mechanical tissue in plants. Bot. Gazette 1907. Vol. 43, S. 361

3) Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. w. Bot. 1905. Bd. 41, S. 233.

4) Pfeffer, Pfl.-Phys. Bd. II, 1904, S. 558.

5) Noll, Eine neue Methode der Untersuchung auf Epinastie. Flora 1893, S. 358.

6) Pfeffer, Pfl.-Phys. Bd. II, 1904, S. 615.

7) Hering, Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. w. Bot. 1904. Bd. 40, S. 528; auch Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd. 2, S. 126.

zwungen wurden, vertikal nach oben zu wachsen, fand ich ebenfalls keine Änderung in der Ausbildung des mechanischen Gewebes im Vergleich zu normalen Blattstielen. Wohl aber konnte ich bei dorsiventralen Blattstielen eine Modifikation der Dorsiventralität feststellen, auf die ich später näher eingehen will.

Zu den Untersuchungen über den geotropischen Reaktionserfolg wurden fast ausschließlich Blattstiele von *Abutilon Darwinii*, *Sparmannia africana*, *Pelargonium* und *Phaseolus multiflorus* verwendet. Anatomisch und morphologisch radiären Bau besitzen die Blattstiele von *Abutilon Darwinii* und *Sparmannia africana*; der anatomisch und morphologisch dorsiventrale Bau fand sich bei *Phaseolus multiflorus*. *Pelargonium* ist äußerlich von radiärem Bau, doch zeigt es eine anatomische Dorsiventralität. In physiologischer Hinsicht waren alle untersuchten Blattstiele dorsiventral. Das Vorhandensein einer physiologischen Bauch- und Rückenseite erkannte man sofort an der Torsion des Blattstieles bei Orientierung der morphologischen Oberseite nach unten. Anatomisch oder morphologisch muß diese physiologische Dorsiventralität nicht bemerkbar sein¹⁾, wie ja auch die Blattstiele von *Abutilon Darwinii* und *Sparmannia africana* beweisen²⁾. Die jungen Blattstiele der genannten Pflanzen bilden einen nach oben offenen spitzen Winkel mit der Vertikalen und eignen sich schon deshalb vorzüglich zu den Versuchen. Im Verlauf der Untersuchung hatte sich nämlich gefunden, daß Blattstiele, die in ihrer plagiotropen Gleichgewichtslage einen spitzen, oben offenen Winkel mit der Vertikalen bilden, bei horizontaler Zwangslage einen größeren geotropischen Reaktionserfolg erkennen lassen, als Blattstiele, deren Normallage sich mehr der Horizontalen nähert. Die Größe des Ablenkungswinkels ist also von Einfluß auf den geotropischen Reaktionserfolg, doch scheint letzterer bei einer Ablenkung über die Horizontale hinaus keine weitere Steigerung zu erfahren (s. S. 305). Wie ich aus den Versuchen mit kombinierten Wirkungen (s. S. 311) schließen konnte, läßt sich eine geotropische Reaktion auch noch bei Blattstielen von *Populus alba*, *Acer Pseudoplatanus* und *campestre*, *Aesculus Hippocastanum*, *Tilia americana*, *Syringa vulgaris* und *Sambucus nigra* und *glauca* erzielen. Sie ist also nicht nur eine typische Erscheinung bei parallelotropen Krautspossen, sondern findet sich auch bei plagiotropen radiären und dorsiventralen Blattstielen.

1) Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd. II, S. 558.

2) Wenn in dieser Arbeit der Kürze halber nur von radiären oder dorsiventralen Blattstielen gesprochen wird, so soll damit die morphologische und anatomische Eigenschaft des Organs charakterisiert sein.

Der kamptotropische Reaktionserfolg.

Die Zug- und Druckspannung, die bei wachstumsfähigen Blattstielen in horizontaler Zwangslage durch das ungleich schnelle Wachstum der Ober- und Unterseite entsteht, kann man auch auf mechanischem Wege hervorrufen. Denkt man sich einen zylindrischen Stab aus homogener Masse rechtwinklig gekrümmt, so leuchtet ohne weiteres ein, daß in einem solchen Stab auf der Konvexseite eine Zugspannung, auf der Konkavseite eine Druckspannung herrscht. Ein in seiner wachstumsfähigen Zone gekrümmter Blattstiel von radiärem Bau weist in der Krümmungszone etwa die gleichen Verhältnisse auf. Wenn also beim Zustandekommen der geotrophischen Reaktion die Spannungsdifferenz von ausschlaggebender Bedeutung ist, so müssen zwangsweis gekrümmte Blattstiele auf der Konvex- und Konkavseite anatomische Veränderungen zeigen, die analog denen bei geotrophischer Reizlage sind. Die einseitige Wirkung der Schwerkraft muß natürlich bei diesen Versuchen ausgeschaltet werden, weil man sonst nicht ohne weiteres feststellen kann, ob bei einer eintretenden anatomischen Veränderung eine Wirkung der Schwerkraft oder der, durch die Krümmung induzierten Spannungsdifferenz vorliegt.

Wurden junge, zwangsweise gekrümmte Blattstiele von *Abutilon Darwinii* an der horizontalen Klinostatenachse einer gleichmäßigen Drehung unterworfen (s. Meth. S. 331) so trat nach 4—5 Tagen in der Krümmungszone eine Kollenchymwucherung auf, die zum größten Teil auf die konkave Seite beschränkt blieb. Diese Wucherung hob 1 cm vor des Krümmungszone an und klang kurz hinter derselben aus.

Querschnitte durch die Krümmungszone zeigten nach dreiwöchiger Versuchsdauer auf der Konvexseite eine Zunahme der Wandstärke des mechanischen Gewebes auf Kosten der Zellweite. Auf der Konkavseite besaßen die entsprechenden Festigungselemente bei relativ großer Zellweite keine oder nur eine geringe Wandverdickung. Die anatomischen Unterschiede wurden nach dem Blattstielgrund und der Lamina zu geringer und konnten etwa 1 cm vor und hinter der Krümmungszone nicht mehr nachgewiesen werden. (s. Fig. 1—3.)

Blattstiele von dorsiventralem Bau entsprechen bei einer Krümmung in der Verteilung von Zug- und Druckspannung auf Konvex- und Konkavseite nicht vollständig einem radiär gebauten Organe. Die unterschiedliche Anordnung der Festigungselemente auf Bauch- und Rückenseite bedingt auf jeden Fall eine etwas andere Beanspruchung des mechanischen Gewebes bei gewaltsamer Krümmung. Es stellte sich gleichwohl als Reaktionserfolg auf der Konvexseite eine Förderung

¹⁾ Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd. II, S. 669.

²⁾ Bücher, l. c. S. 280.

der Wandstärke des mechanischen Gewebes ein. Die Konkavseite zeigte dagegen großzellige, unverdickte Festigungselemente.

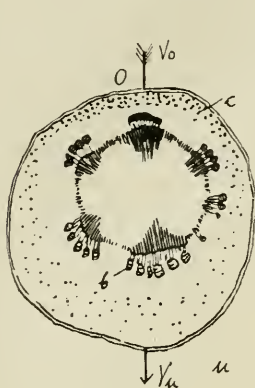


Fig. 1.

Abutilon Darwinii. Halbschem. Querschnitt eines 4 Wochen lang zwangsweise gekrümmten Blattstiels. Hauptkrümmungszone. Vo—Vu Vertikale. o Konvexe Seite (morph. Oberseite), u. Konkavseite, c Kollenchym, b Bast (Klinostatenversuch).

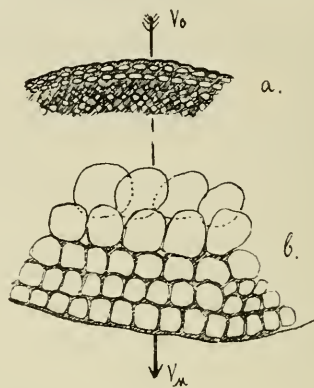


Fig. 2a u. b.

Blattstiel von *Abutilon Darwinii*. Kollenchym aus Fig. 1. a. Stück aus der Konvexe Seite (o), b. Stück aus der Konkavseite (u), Vo—Vu Vertikale Vergr. 165.

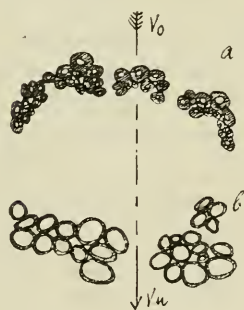


Fig. 3a u. b.

Blattstiel von *Abutilon Darwinii*. Bastbündel aus Fig. 1. a. Stück aus der Konvexe Seite (o), b. Stück aus der Konkavseite (u), Vo—Vu Vertikale Vergr. 165.

Die Spannungsdifferenz bringt also bei Blattstielen ohne Einwirkung der Schwerkraft eine anatomische Veränderung hervor. Es muß bei dieser Reaktion sowohl eine Zug- als auch Druckspannung irgend wie beteiligt sein. Von Bedeutung ist sicherlich die Differenz von Zug und Druck: vielleicht werden durch diese ungleiche Inanspruchnahme, also durch eine Unterschiedsempfindung bestimmte Reizanstöße gewonnen.¹⁾

Bücher²⁾ beobachtete bei gewaltsamer Krümmung parallelotroper Krautspresse den gleichen Reaktionserfolg und bezeichnete ihn als Kamptotropismus. Er gibt uns folgende Definition: Mit Kamptotropismus bezeichnen wir den Reaktionserfolg, den eine gewaltsame Krümmung wachstumsfähiger, orthotroper Krautspresse in der Krümmungszone hervorruft, der in unserem Falle in einer Förderung der

¹⁾ Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd. II, S. 669.

²⁾ Bücher, l. c. S. 280.

Wandverdickungen der konvexen Seite, bei relativ kleiner Zellweite, und in einer verminderten Ausbildung der Wandverdickungen der konkaven Seite, bei relativ großer Zellweite, alles im Vergleich zum gleichalterigen Normalsprosse, besteht.

Wie schon gesagt zeigten radiäre und dorsiventrale Blattstiele bei gewaltsamer Krümmung in bezug auf die Ausbildung der Zellweiten und Zellwandverdickungen der mechanischen Elemente analoge Reaktionen. Die erhaltenen anatomischen Veränderungen glichen denen der Blattstiele in horizontaler Zwangslage und berechtigten dazu, auch bei Blattstielen von einem Kamptotrophismus zu sprechen.

Durch Vergleich der kamptotrophischen und geotrophischen Reaktionserfolge fand ich, daß die Oberseite eines in horizontaler Zwangslage gehaltenen Blattstieles der Konvexseite, die Unterseite der Konkavseite analog ist. Die Übereinstimmung folgte auch schon aus der oben angegebenen Verteilung von Zug- und Druckspannung gekrümmter oder in horizontaler Zwangslage gehaltener Blattstiele.

Bei den Versuchen am Klinostaten wurden folgende zwei Orientierungen der morphologischen Oberseite in der Krümmungsebene vorgenommen:

1. Die morphologische Oberseite des Blattstieles wurde bei der Krümmung zur Konvexseite.
2. Die morphologische Oberseite des Blattstieles wurde bei der Krümmung zur Konkavseite.

Als Reaktionserfolg ergaben die beiden Anordnungen sowohl bei radiären als auch bei dorsiventralen Blattstielen eine Förderung der Wandstärken der mechanischen Elemente auf der Konkavseite bei relativ kleinem Lumen. (Hier und im folgenden ist der Kürze halber nur von der Förderung der einen Seite die Rede. Natürlich ist dann jedesmal auf der Gegenseite eine Hemmung der Wandverdickung bei relativ großer Zellweite zu konstatieren.)

Ich hatte bei der Besprechung der Resultate an Blattstielen in horizontaler Zwangslage darauf hingewiesen, daß es der eintretenden Torsion wegen nur schwer möglich war einen radiären oder dorsiventralen Blattstiel mit der morphologischen Oberseite nach unten in horizontale Zwangslage zu bringen. Bei gewaltsamer Krümmung bot es dagegen keinerlei Schwierigkeiten, die morphologische Oberseite zur Konkavseite zu machen, sie also den gleichen Spannungsverhältnissen auszusetzen wie die Unterseite bei geotrophischer Reizlage. Die Resultate glichen denen, die ich bei einer Wahl der morphologischen Oberseite zur Konvexseite erhielt. Eine Torsion konnte nicht eintreten, weil die Drehung der horizontalen Klinostatenachse die einseitige Wirkung der

Schwerkraft, die als hauptsächlichste Ursache für eine Torsion der Blattstiele in Frage kommt, ausschaltete¹⁾).

Zunächst will es scheinen, als ob Blattstiele, deren morphologische Oberseite Konkavseite geworden ist, auf der Konvexseite mehr verdickte mechanische Elemente anlegen, als Blattstiele, deren morphologische Oberseite Konvexseite ist. Diese Erscheinung hat ihren Grund in einer unterschiedlichen Ausbildung der Festigungselemente auf Ober- und Unterseite normaler Blattstiele.

Es fanden sich bei einer anatomischen Untersuchung normaler Blattstiele, mochten sie radiären oder dorsiventralen Bau besitzen, daß sowohl das Holz als auch der Bast auf der morphologischen Unterseite etwas stärker entwickelt war als auf der Oberseite. Gut sichtbar war dieser Unterschied bei Blattstielen, deren Festigungselemente radiär angeordnet waren. Weniger auffällig infolge der Anordnung des mechanischen Gewebes sind die Unterschiede bei den dorsiventralen Blattstielen. Vorhanden waren sie aber bei allen von mir zu Versuchen verwendeten Blattstielen.

Wird daher bei der Krümmung die morphologische Unterseite zur Konvexseite, so werden mehr Festigungselemente einer, die Wandverdickungen fördernden Reizung ausgesetzt, als es bei entgegengesetzter Orientierung der Fall ist. Natürlich werden auch hier, wie bei allen anderen von mir angestellten Versuchen, nur schon vorhandene Elemente weiter gebildet und verstärkt, niemals aber neue angelegt²⁾).

Eine mit großer Regelmäßigkeit bei allen meinen Versuchen wiederkehrende Erscheinung will ich an dieser Stelle noch erwähnen. Die Blattstiele wurden durch die Krümmung oder die horizontale Zwangslage im Längswachstum nicht unbeträchtlich gehemmt³⁾. Blattstiele von *Abutilon Darwinii* z. B., waren anfangs 3 cm lang. Nach der Beendigung des Versuches hatte sie eine Länge von 4 cm, während gleichgroße, derselben Pflanze angehörige Blattstiele unter normalen Bedingungen in der gleichen Zeit um wenigstens 2 cm gewachsen waren. Im Querschnitt hingegen waren die Objekte in der Krümmungszone oder in der Hauptwachstumszone etwa doppelt so stark, wie normale Blattstiele in gleicher Zone; eine Erscheinung, die hauptsächlich ihren Grund in der schon oft erwähnten Kollenchymwucherung hat.

Schwerkraft und gewaltsame Krümmungen rufen in Blattstielen analoge Reaktionen hervor. Es muß deshalb möglich sein, die

¹⁾ Schwendener und Krabbe, Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten. Abhandlung der Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1892. I, S. 47.

²⁾ Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd II, S. 149.

³⁾ Bücher, l. c. S. 337; auch Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd. II, S. 148.

kamptotrophische und geotrophische Reizungen zu kombinieren. Eine solche Kombination würde z. B. eintreten, wenn ich einen Blattstiel in der Vertikalebene krümme. Der Blattstiel wird hierbei durch die Krümmung einer kamptotrophischen Reizung unterworfen; er unterliegt aber auch einer geotrophischen Reizung, denn durch die Krümmung ist der Blattstiel aus seiner geotropischen Gleichgewichtslage gebracht worden. Im folgenden sind aus der großen Zahl der Möglichkeiten drei Grenzfälle herausgegriffen worden.

Gleichsinnige Wirkungen der geo- und kamptotrophischen Reaktionsbestrebungen.

Krümmt man einen jungen Blattstiel von *Abutilon Darwinii* aus der Normallage um 90° nach abwärts und hält man ihn durch Längszug in dieser Zwangslage fest, so tritt nach 3—4 Tagen auf der Konkavseite eine Kollenchymwucherung ein, die 1 cm vor der Krümmung beginnt und sich, allmählich abnehmend, bis zur Blattlamina verfolgen läßt. Untersucht man den drei Wochen lang zwangsweise gekrümmten Blattstiel, so findet man auf Querschnitten durch die Krümmungszone eine Förderung der Wandverdickungen der Festigungselemente auf der Konvexseite. Auf der Konkavseite tritt die schon oft geschilderte Wucherung des mechanischen Gewebes auf (s. Fig. 1—3). Die anatomischen Unterschiede beginnen 1 cm vor der Krümmungszone, erreichen in der Mitte der Krümmung ihre stärkste Ausbildung und nehmen nach der Blattlamina zu etwas ab, lassen sich aber bis zu derselben nachweisen.

Blattstiele von dorsiventralem Bau zeigen bei analoger Krümmung die gleiche Reaktion.

Bei einer Orientierung des gekrümmten Blattstieles, wie oben, unterliegt ohne Frage der Blattstiel sowohl einer geotropischen als auch einer kamptotrophischen Reizung. Der Blattstiel wird in der Krümmungszone und oberhalb derselben aus seiner geotropischen Gleichgewichtslage gebracht. Die hierdurch induzierte geotropische Reizung bewirkt auf der Konvexseite und auf der Obereite des schräg nach unten gerichteten vorderen Teiles des Blattstieles eine Membranverdickung der Festigungselemente. In der Krümmungszone ruft aber auch die kamptotrophische Reizung auf der Konvexseite eine Förderung der mechanischen Elemente hervor.

Die geotropische Reizung unterstützt somit in der Krümmungszone die Reaktion der kamptotrophischen Reizung. Es tritt eine Summation ein. Eine Folge dieser gleichsinnigen Wirkungen der beiden Reaktionsbestrebungen ist eine schnellere, äußerlich sichtbare Reaktion des

ganzen Blattstieles. (3—4 Tage gegenüber 4—5 Tagen bei Versuchen auf dem Klinostaten.)

Die Wandverdickungen der Festigungselemente auf der Konvexseite sind außerdem stärker ausgebildet als bei gleichlangen Versuchen mit geo- oder kamptotropischer Reizung.

Der Teil des Blattstieles oberhalb der Krümmung läßt nur eine Reaktion des Schwerkraftreizes erkennen. Daß wir es hier nicht mit dem Ausklingen der kamptotropischen Reizung zu tun haben, geht aus den Versuchen am Klinostaten hervor. Es blieben bei diesen Versuchen die anatomischen Veränderungen hauptsächlich auf die Krümmungszone beschränkt (s. S. 307).

Von der Basis bis kurz vor die Krümmungszone treten bei Untersuchungen über gleichsinnige Wirkungen gewöhnlich keine anatomischen Veränderungen ein. Diese Erscheinung erklärt sich nicht etwa durch eine mangelnde Reaktionsfähigkeit dieser Blattstielpartien, die schon vor Beginn des Versuches ihr Längenwachstum eingestellt haben (s. S. 304), sondern auf folgende Weise: Der Blattstiel wird, wie oben gesagt in seiner Hauptwachstumszone um 90° aus der Normallage nach abwärts gekrümmt. Der untere Teil des Blattstieles verbleibt also in seiner geotropischen Gleichgewichtslage und unterliegt daher keiner anderweitigen geotropischen Reizung. Soweit er einer kamptotropischen Reizung unterliegt, zeigt er auch die entsprechenden Reaktionen.

Im Verlauf der Untersuchungen über gleichsinnige Wirkungen verwendete ich folgende zwei Arten der Anordnung von Ober- und Unterseite der gekrümmten Blattstiele.

1. Der Blattstiel wurde in der Vertikalebene so gekrümmt, daß die morphologische Oberseite und Konvexseite zusammenfielen und zenitwärts gerichtet waren.

2. Die morphologische Oberseite wurde zur Konkavseite und zeigte nach unten.

Radiäre wie dorsiventrale Blattstiele ergaben bei den beiden Arten der Anordnung die gleichen Resultate, also immer eine Förderung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente auf der Konvexseite und auf der Oberseite der abwärts gezogenen Blattstielzone.

Die schon oft erwähnte Torsion der Blattstiele um ihre Längsachse setzte gewöhnlich dann ein, wenn die morphologische Oberseite bei der Krümmung Konkavseite geworden war. Besonders bei dorsiventralen Blattstielen bewirkte dann die eintretende Torsion, daß die Symmetrieebene des Blattstieles auf der Krümmungsebene senkrecht stand. (Zu Anfang des Versuches fielen die beiden Ebenen natürlich zusammen.) Eine weitere Torsion machte in der Krümmungszone die Glasröhre, über die der Blattstiel gezogen worden war, unmöglich,

denn der im Durchschnitt höhere als breite Blattstiel lag nunmehr mit einer seiner breiten Seiten auf. Die sich so ergebende Krümmungsanordnung war von Interesse, weil sie es ermöglichte, auch bei dorsiventralen Blattstielen etwa die gleiche Zahl der Festigungselemente auf Konvex- und Konkavseite einer kamptotrophischen Reizung zu unterwerfen. Die Resultate entsprachen in prinzipieller Hinsicht den anfangs geschilderten.

Die Untersuchungen über gleichsinnige Wirkungen, die ich zuerst bei Blattstielen von *Abutilon Darwinii*, *Phaseolus multiflorus* und *Pelargonium* anstellte, dehnte ich später auf Blattstiele von Bäumen aus.

In Bezug auf die Anordnung der mechanischen Elemente sind diese Blattstiele sehr verschieden gebaut. Gleichwohl lassen sie sich zu folgenden zwei Gruppen zusammenschließen.

1. Gruppe: Die Blattstiele zeigen äußerlich radiären oder schwach dorsiventralen Bau und besitzen peripher ringförmig angeordnete Festigungselemente. Sie ähneln im Bau den dikotylen Stämmen. Zu ihnen gehören *Sparmannia africana*, *Aesculus Hippocastanum*, *Tilia americana*.

2. Gruppe: Die Blattstiele haben äußerlich ausgesprochen dorsiventralen Bau. Die morphologische Oberseite ist gewöhnlich durch eine über die ganze Länge des Blattstieles verlaufende Rinne gekennzeichnet. Die Festigungselemente sind auf der Außenseite des sichelförmigen zentralen Gefäßbündels, dessen Hörner und dessen konkave Seite der morphologischen Oberseite zugewendet ist, zu finden. Zwei weitere kleinere Gefäßbündel verlaufen in den beiden sich rechts und links der erwähnten Rinne emporwölbenden Wülsten. Diesen Bau besitzen die Blattstiele von *Acer Pseudoplatanus* und *campestre*, *Populus alba*, *Syringa vulgaris*, *Sumbucus glauca* und *nigra*.

Die Blattstiele mit peripheren Festigungselementen ergaben bei gewaltsamer Krümmung Resultate, die denen von *Abutilon Darwinii* entsprachen, wenigsten im Kollenchym und im Bast. Der Holzkörper wies nicht immer eine analoge Reaktion auf. So waren bei *Sparmannia africana* und *Tilia americana* immer die Holzzellen der konvexen Seite in ihren Wandverdickungen gefördert, bei *Aesculus* hingegen trat immer in den Holzzellen der erdwärts gewendeten Seite, gleichgiltig ob letztere konvex oder konkav war, eine Zunahme der Wandverdickungen ein.

Blattstiele mit zentralem sichelförmigen Gefäßbündel zeigten bei gewaltsamer Krümmung auf der Konvexseite ebenfalls eine gesteigerte Wandverdickung der Festigungselemente. Wurde bei der Versuchsanordnung die morphologische Oberseite Konvexseite, so konnten folgende anatomische Veränderungen beobachtet werden:

Die Hörner des sichelförmigen Gefäßbündels verbreiterten und

verlängerten sich. Sie stellten vor allem durch ihre Verlängerung eine Verbindung her mit den Gefäßbündeln, die längs der beiden dorsalen Wülste verliefen. Im Querschnitt nahm die Sichel die Form eines großen lateinischen U an. Die offene Seite des U war dabei der konvexen Rückseite zugekehrt.

Bei der Vergrößerung und Verlängerung handelte es sich aber keineswegs um eine Neubildung von Festigungselementen, sondern die Verbindung der beiden dorsalen Gefäßbündel mit dem Zentralbündel wurde durch eine Verholzung der zwischenliegenden Parenchymzellen herbeigeführt. (s. S. 302.) Im Übrigen war diese Verholzung nur schwach und bildete sich selbst bei Versuchen von drei Monaten Dauer nicht weiter aus.

Die Blattstiele mit zentralem Gefäßbündel zeigten also bei gewaltsamer Krümmung in ihren anatomischen Veränderungen eine gewisse Übereinstimmung mit Blattstielkletterern¹⁾.

Haben z. B. Blattstiele von *Solanum jasminoides*, einem typischen Blattstielkletterer, eine Stütze umfaßt, so lassen in der Krümmungszone die Parenchymzellen zwischen den ebenfalls sichelförmigen Gefäßbündeln eine Verholzung erkennen, die nach kurzer Zeit zu einem lückenlosen, ringförmigen Zusammenschluß des Holzkörpers führt²⁾. Wir haben es vermutlich bei den Blattstielkletterern mit einer besonders stark ausgeprägten Reaktionsfähigkeit für kamptotrophische Reizungen zu tun, denn bei den von mir untersuchten Blattstielen kam es niemals zu einem ringförmigen Zusammenschluß der halbmondförmig angeordneten Festigungselemente. Außerdem trat bei Blattstielen von *Solanum jasminoides* der Zusammenschluß der Gefäßbündel in der Krümmungszone immer ein, während in den Blattstielen mit zentralem Gefäßbündel die geschilderten anatomischen Veränderungen nur beobachtet werden konnten, wenn morphologische Oberseite und Konvexseite zusammenfielen. Bei entgegengesetzter Orientierung flachte sich das sichelförmige Gefäßbündel ab. Durch die Wucherung des Gewebes auf der Konkavseite erschienen die Hörner verkürzt und auseinandergerückt. Eine Verbindung mit den dorsalen Gefäßbündeln wurde nicht angelegt.

Wenn wir es auch bei Blattstielkletterern mit einer, wie schon gesagt, gesteigerten Reaktionsfähigkeit für kamptotrophische Reizungen zu tun haben, so ist ohne Frage auch der Kontaktreiz von großem Einfluß auf die Ausbildung der Festigungsgewebe³⁾. Die Ähnlichkeit

¹⁾ Derschau, Einfluß von Kontakt und Zug auf rankende Blattstiele. Diss. Leipzig. 1893. S. 18; auch Darwin, Bewegung und Lebensweise der Pflanzen. 1876. S. 58.

²⁾ Derschau, l. c. S. 18 und Darwin, l. c. S. 58.

³⁾ Derschau, l. c. S. 14.

der anatomischen Veränderung eines gekrümmten Blattstieles und eines Blattstielkletterers, der eine Stütze erfaßt hat, berechtigen deshalb zu der Frage: „Ist auch für Blattstiele ein Kontakt mit der Glasröhre, über die die Krümmung vorgenommen wurde, von Bedeutung und hat er einen Einfluß auf die Ausbildung des mechanischen Gewebes?“ Die Beantwortung dieser Frage war um so wichtiger, als Worgitzky bei Blattstiel und Rankenkletterern fand, daß die Ranken oder Blattstiele, die gefaßt haben, auf der konkaven Seite als häufigstes Charakteristikum in radiärer Richtung eine Streckung des kollenchymatischen Gewebes aufweisen. Sie stellen so ein Gewebepolster her, das gegen Verletzung an der Stütze schützt und eine möglichst innige Berührung zwischen Ranke und Stütze herbeiführen soll¹⁾. Ähnliche Schwellungen und Streckungen des kollenchymatischen Gewebes auf der Konkavseite wurden auch an den über Glasröhren gekrümmten Blattstielen beobachtet. Es wurden daher, um festzustellen, ob nicht Kontaktreiz als wirkender Faktor mit in Anschlag gebracht werden mußte, die Blattstiele mit der Hand gekrümmt und durch Lederschlingen oder Garnfäden in der Zwangslage festgehalten. Die Resultate dieser Versuche glichen denen, die ich bei einer Krümmung über Glasröhren, also mit Kontakt erhalten hatte, und bewiesen, daß ein Einfluß des Kontaktes etwa im Sinne Derschaus oder Worgitzkys nicht vorhanden war.

Antagonistische Wirkungen der geo- und kamptotrophischen Reaktionsbestrebungen.

Zwangsweis gekrümmte Blattstiele von *Abutilon Darwinii* wurden so orientiert, daß die Konvexeite nach unten zu liegen kam. Die Blattstiele zeigten nach 5–7 Tagen in der Krümmungszone eine Kollenchymwucherung der nach oben gerichteten konkaven Seite. Diese Wucherung begann einen Zentimeter vor der Krümmungszone und klang kurz hinter derselben aus. Bis zur Blattlamina, weniger auffällig bis zum Blattstielgrund, folgte sodann eine Wucherung des Kollenchyms der nach unten gewendeten Seite des Blattstieles.

In der Krümmungszone fand sich auf der Konvexeite bei einer anatomischen Untersuchung eine Förderung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente. Am deutlichsten sichtbar waren sie im Kollenchym. Bast- und Holzzellen der Konvex- und Konkavseite unterschieden sich weniger durch die stärkeren Membranen als vielmehr durch die Größe der Zellen.

Machte man von der Krümmungszone nach der Blattlamina und dem Blattstielgrunde zu in kurzen Zwischenräumen Querschnitte, so

¹⁾ Worgitzky, Vergleichende Anatomie der Ranken. Flora 1887. S. 50 ff.

fand man, daß mit dem Ausklingen des Krümmungsreizes die anatomischen Veränderungen auf Konvex- und Konkavseite abnahmen. Etwa 1 cm oberhalb und unterhalb der Krümmung zeigte sich eine Zone, die keinerlei anatomische Unterschiede der antagonistischen Seiten erkennen ließ. Auf diese Zone, die 3—5 mm lang war, folgte bis zur Blattlamina, resp. bis zum Blattstielgrund eine Förderung des mechanischen Gewebes auf der zenitwärts gerichteten Seite. Folgende anatomische Veränderungen traten also vom Blattstielgrund bis zur Lamina auf: Förderung des mechanischen Gewebes der Oberseite — eine Zone ohne anatomische Veränderungen — Förderung der Festigungselemente auf der nach unten gerichteten Konkavseite — eine Zone ohne anatomische Veränderungen — Förderung der mechanischen Elemente der Oberseite.

Dorsiventrale Blattstiele ließen die gleichen Reaktionen erkennen. Ebenso galt, was im vorigen Kapitel über den Einfluß der geotropischen Torsionen gesagt wurde, auch für die Untersuchungen über antagonistische Wirkungen.

Die folgenden zwei Arten der Orientierung der morphologischen Oberseite des gekrümmten Blattstieles kamen bei den Versuchen zur Anwendung.

1. Die morphologische Oberseite wurde Konvexseite und war erdwärts gerichtet.
2. Die morphologische Oberseite wurde Konkavseite und zeigte nach oben.

Die Resultate der nach diesen beiden Anordnungen angestellten Versuche waren immer denen gleich, die ich von *Abutilon* Darwinii beschrieben habe.

Es ist ohne weiteres klar, daß bei einer Orientierung der Konvexseite nach unten die geotropische Reizung der kamptotropischen entgegenwirken mußte. Dieses Entgegenwirken machte sich zunächst durch eine verlängerte Reaktionszeit (5—7 Tage gegenüber 3—4 Tagen bei gleichsinnigen Wirkungen) bemerkbar. In anatomischer Hinsicht konnte in der Krümmungszone nur eine geringe Gegenwirkung der geotropischen Reizung beobachtet werden. Die Zellwände der Festigungselemente auf der Konvexseite waren weniger stark verdickt als bei gleichlangen Versuchen mit gleichsinnigen Wirkungen.

Anders lagen die Verhältnisse außerhalb der Krümmungszone. Mit dem Ausklingen der kamptotropischen Reizung wurde die geotropische Reizung wirksam. In den beiden Zonen, die keinerlei anatomische Unterschiede von Ober- und Unterseite besaßen, hoben die beiden Reizungen einander auf. Von diesen Zonen bis zum Blattstielgrund, resp. bis zur Lamina herrschte sodann die geotropische Reizung vor.

Im Gegensatz zu den Resultaten bei gleichsinnigen Wirkungen zeigte der Blattstiel auf seiner ganzen Länge Reaktionen. Es war dies eine Folge der Orientierung des Blattstieles, durch die derselbe gewöhnlich vollständig aus seiner geotropischen Gleichgewichtslage gebracht wurde (s. Mth. S. 332).

Die Untersuchungen wurden mit gleichem Erfolge auf Blattstiele von Bäumen ausgedehnt. Die Resultate lieferten den Beweis für die auf Seite 306 ausgesprochene Behauptung, daß die Schwerkraft auch einen Einfluß auf die anatomischen Veränderungen vom Blattstiele der Bäume habe. Es ließ sich nämlich in den durch Krümmung des Blattstieles in geotropische Reizlage gebrachten ungekrümmten Partien des Organes immer ein geotrophischer Reaktionserfolg nachweisen.

Die Reaktionsfähigkeit dieser Blattstiele auf die geotropische Reizung scheint allerdings eine recht geringe zu sein, denn nur Versuche von langer Dauer ließen die entsprechenden Veränderungen erkennen.

Erfolge bei rechtwinkligem Aufeinanderwirken der geo- und kamptotropischen Reaktionsbestrebungen.

Läßt man bei einem gekrümmten Blattstiel Krümmungsebene und Horizontalebene zusammenfallen, so werden in der Krümmungszone die kamptotropische und geotropische Reizung senkrecht zueinander angreifen. Die Reaktion muß deshalb einen bestimmten Aufschluß über die Stärke der beiden Reaktionsbestrebungen geben. Als Resultante der beiden wirkenden Reizungen läßt sich dann gewöhnlich eine Zone stärkster Förderung des mechanischen Gewebes feststellen. Ist diese Zone nach der Konvexseite verschoben, so hat der Krümmungsreiz den vorwiegenden Einfluß besessen, finden sich aber die meisten verdickten mechanischen Elemente auf der Oberseite, so hat die Schwerkraft die stärkste Reaktion ausgelöst.

Die Resultate lassen sich nach zwei Haupttypen anordnen. Der eine Typus tritt sehr deutlich bei *Sparmannia africana* in die Erscheinung. Bei diesen Blattstielen war fast ausschließlich das Festigungsgewebe der Konvexseite in seiner Wandstärke gefördert. Die geotropische Reizung hatte also einen sehr geringen Einfluß.

Ein guter Vertreter des anderen Typus ist *Abutilon Darwinii*. Die geo- und kamptotropischen Reaktionsbestrebungen sind fast gleich stark. Die Festigungselemente der Konvexseite und der Oberseite zeigen eine Förderung der Wandstärke. Gleichwohl sind die Verstärkungen der Festigungselemente ein wenig mehr nach der Konvexseite hin ausgebildet. Der kamptotropische Reaktionserfolg ist, wie auch aus den anatomischen Veränderungen dieser Blattstiele

bei antagonistischen Wirkungen hervorgeht, etwas größer als der Reaktionserfolg der Schwerkraft.

Die übrigen von mir untersuchten Blattstiele konnten einer dieser beiden Hauptformen zugeordnet werden. Einen Typus, wie ihn Bücher¹⁾ beschreibt, bei dem der Krümmungsreiz ohne Einfluß ist, konnte ich nicht finden. Ich bin überzeugt, daß keiner der von mir zu Versuchen verwendeten Blattstiele dieser Bedingung entspricht. Wenn ich auch nicht alle Blattstiele, mit denen ich bei meinen sonstigen Versuchen arbeitete, nach der oben beschriebenen Weise krümmte, so geht aus den Versuchen über antagonistische Wirkungen (s. S. 315) hervor, daß in der Krümmungszone die kamptotrophische Reaktionsbestrebung immer die geotrophische übertrifft.

Über die Reaktionszeiten.

Aus den Untersuchungen ergibt sich, daß die Reaktionszeit, d. h. die Zeit vom Beginn der Reizung bis zum ersten äußerlich sichtbaren Erfolg nicht für alle Versuchsanordnungen die gleiche ist. Es konnten folgende Zeiten festgestellt werden: Bei geotrophischer Zwangslage tritt ein äußerlich sichtbarer Reaktionserfolg bei Blattstielen von *Abutilon Darwinii* nach 4—5 Tagen ein, bei gleichsinnigen Wirkungen nach 3—4 Tagen, bei antagonistischen Wirkungen nach 5—7 Tagen und bei Untersuchungen auf dem Klinostaten nach 4—5 Tagen.

Modifikation des radiären und dorsiventralen Baues der Blattstiele bei gewaltsamer Krümmung oder geotrophischer Reizlage.

Zunächst will ich die Modifikation des radiären Baues besprechen. Schon Ricome²⁾ wies darauf hin, daß ehemalig radiäre Fruchtsiele, welche gezwungen wurden, wagrecht zu wachsen, sich abplatteten und dorsiventralen Bau zeigten. Analoge Beobachtungen konnte ich bei radiären Blattstielen in horizontaler Zwangslage oder bei gewaltsamer Krümmung machen. Die Kollenchymwucherungen der Unter- resp. Konkavseite bewirkten die Ausbildung einer Bauch- und Rückenseite. Der Schwerkraft- und Krümmungsreiz induzierte somit bei radiären Blattstielen eine labile Dorsiventralität, die sich natürlich bei einer Änderung der wirkenden Induktion modifizieren ließ³⁾.

Auch bei dorsiventralen Blattstielen war die Möglichkeit einer Modifikation der fraglichen Eigenschaft gegeben. Doch waren die

¹⁾ Bücher, 1. c. S. 295.

²⁾ Ricome, *Recherches experimentales sur la symétrie des rameaux floraux*. Ann. des sc. nat. Serie VIII. tome VII. S. 393.

³⁾ Pfeffer, *Pfl.-Phys.* 1904. Bd. II. S. 681.

Bedingungen hierfür nicht so einfach wie bei radiären Blattstielen. Vor allem mußte ein Unterschied zwischen einer Modifikation der morphologischen und der anatomischen Dorsiventralität gemacht werden.

Ricome¹⁾ und Keller²⁾ fanden, daß plagiotrope dorsiventrale Fruchtstiele, die vertikal nach oben zu wachsen gezwungen waren, einen Ausgleich der unterschiedlichen Ausbildung von Ober- und Unterseite zeigten. Die Organe wurden radiär oder wenigstens im radiären Sinne verändert. Hingegen nahm der Unterschied zwischen Bauch- und Rückenseite der Organe bei einer Abwärtskrümmung über ihre plagiotrope Gleichgewichtslage hinaus zu. Die dorsiventralen Blattstiele ließen, wenigstens in ihrem morphologischen Bau, ähnliche Veränderungen erkennen.

Fiel bei der Krümmung eines Blattstieles (*Phaseolus*) morphologische Oberseite und Konkavseite zusammen, so wurde durch die Wucherung des mechanischen Gewebes sowohl die morphologische als auch die anatomische Dorsiventralität verschärft (s. Fig. 4b).

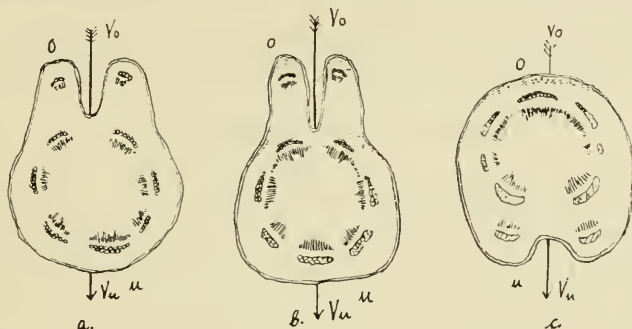


Fig. 4.

Blattstiele von *Phaseolus multiflorus*. Halbschem. Querschn.

- a. Normaler Blattstiel.
 - b. Querschnitt aus der Hauptkrümmungszone eines acht Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstieles. Morphologische Oberseite = Konkavseite.
 - c. Querschnitt aus der Hauptkrümmungszone eines acht Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstieles. Morphologische Oberseite = Konvexeite.
- Vo—Vu Vertikale. o konvexe, u konkave Seite. Immer die gleiche Zone.

Anders lagen die Verhältnisse bei einer Krümmung, durch die die morphologische Oberseite Konkavseite wurde. Die Rinne, die längs der Rückenseite verlief, wurde durch die Wucherung der Gewebe auf der Konkavseite weniger tief. Der Blattstiel wurde dem morphologisch radiären Bau genähert. Anatomisch bildete sich auch hier infolge Wandverdickungen auf der Konvexeite eine Verschärfung der Dorsiventralität aus (s. Fig. 4c). Ich bespreche nur die Veränderung

¹⁾ Ricome, l. c. S. 393.

²⁾ Keller, l. c. S. 56.

bei gewaltsamer Krümmung, da die der horizontalen Zwangslage analog war (s. S. 309).

Wuchsen die Blattstiele zwangsweise vertikal nach oben, so fand sich gleichfalls die morphologische Dorsiventralität abgeschwächt. Junge Blattstiele nahmen oft fast drehrunde Gestalt an. Die anatomische Dorsiventralität wurde aber im Vergleich zu normalen Blattstielen nicht geändert.

Inwieweit bei diesen Veränderungen eine einseitige Lichtwirkung mit im Spiele war, wurde nicht näher untersucht; doch ergaben Versuche, die mit gekrümmten Objekten auf der senkrecht zum einfallenden Lichte stehenden horizontalen Klinostatenachse ausgeführt wurden, die nämlichen Veränderungen, obgleich ja bei ihnen die einseitige Lichtwirkung aufgehoben war¹⁾. Auf keinen Fall sind die Wirkungen der einseitigen Beleuchtung von so weitgehender Bedeutung für die Ausbildung der Dorsiventralität, wie bei den Stengeln von *Hedera Helix*. Diese Stengel bleiben nach Czapek²⁾ am Klinostaten bei allseitig gleicher Beleuchtung radiär, durch einseitige Beleuchtung wird jedoch eine labile Dorsiventralität induziert und im Zusammenhange damit eine plagiotrope Orientierung der Sprosse verursacht³⁾.

Einfluß von Beleuchtung.

Wortmann⁴⁾, Ball⁵⁾ und Bücher⁶⁾ fanden bei vertikaler Zwangslage und einseitiger Beleuchtung parallelotroper Stengel auf der belichteten Seite eine Förderung der Wandverdickung des mechanischen Gewebes, während die verdunkelte Seite jedesmal eine Wucherung der entsprechenden Elemente zeigte. Ricome⁷⁾ und Keller⁸⁾ stellten sodann einen Einfluß der Beleuchtung auf die Ausbildung der Dorsiventralität von Blütenstandachsen fest, und Massart⁹⁾ konnte bei *Ficus repens* eine durch einseitige Beleuchtung hervorgerufene Hypertrophie beobachten.

Um auch bei Blattstielen den Einfluß einseitiger Beleuchtung bei Hinderung der heliotropischen Krümmung studieren zu können, stellte ich folgende Untersuchungen an.

Ich setzte Blattstiele einseitiger, seitlicher Beleuchtung aus (s. Meth. S. 343) und hinderte sie durch Zug in der Richtung ihrer Längsachse

¹⁾ Sachs, Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen. Arbeiten d. bot. Inst. in Würzburg 1882. Bd. 2, S. 216.

²⁾ Czapek, Sitzungsbericht der Wiener Akademie 1895. Bd. 104, Abt. I. S. 236.

³⁾ Sachs, Arbeiten des bot. Inst. i. Würzburg 1882. Bd. II, S. 267.

⁴⁾ Wortmann, l. c. S. 819. ⁵⁾ Ball, l. c. S. 335.

⁶⁾ Bücher, l. c. S. 298. ⁷⁾ Ricome, l. c. S. 393.

⁸⁾ Keller, l. c. S. 15.

⁹⁾ Massart, Mém. cour. de l'acad. roy. d. Belg. 02, S. 36.

die angestrebte heliotropische Krümmung auszuführen. Nach 10 bis 14 Tagen fand ich die belichtete Seite in der Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente gefördert. Auf der verdunkelten Seite traten nur weitlumige, dünnwandige Zellen auf. Diese anatomischen Unterschiede ließen sich auch in den nicht mehr heliotropisch reaktionsfähigen Teilen des Blattstieles sowie bei Blattstielen mit Gelenken feststellen. Ebenso zeigten radiäre und dorsiventrale Blattstiele den gleichen Reaktionserfolg.

Die einseitige Beleuchtung ruft also die gleichen Veränderungen im Festigungsgewebe hervor, wie die Schwerkraft. Die Resultate berechtigen uns, auch bei Blattstielen einen dem Geotropismus analogen Heliotropismus anzunehmen.

Bei den Versuchen hatte ich zunächst die beiden, senkrecht zur Symmetrieebene des Blattstieles stehenden Flanken einer einseitigen Beleuchtung ausgesetzt. Es geschah dies, um möglichst die Reizung auf Seiten wirken zu lassen, die unter normalen Bedingungen gleiche Beleuchtung erfuhren.

Da bei Blattstielen die morphologische Oberseite mehr Licht erhält, als die Unterseite, so fragt es sich, inwieweit die beiden Seiten gegen den heliotropischen Reaktionserfolg unterschiedlich empfindlich sind. Ich beleuchtete deshalb Blattstiele (*Phaseolus*), die durch Längszug an jeder heliotropischen Krümmung verhindert waren, einmal ausschließlich von oben, das andere Mal von unten.

Die erste Art der Beleuchtung ergab nur eine minimale Förderung der Festigungselemente auf der beleuchteten morphologischen Oberseite. Auch die Unterseite zeigte nur geringe Wucherungen des mechanischen Gewebes. Die zweite Art der Beleuchtung rief dagegen einen stärkeren Reaktionserfolg hervor. Die mechanischen Elemente der beleuchteten morphologischen Unterseite wiesen sehr starke Wandverdickungen bei relativ kleinem Lumen auf. Die entsprechenden Elemente der Gegenseite besaßen bei größerem Lumen überhaupt keine Membranverdickungen.

Ober- und Unterseite eines Blattstieles sind also gegen eine heliotropische Reizung unterschiedlich empfindlich, während sie bei geoder kamptotropischer Reizung in bezug auf die Tendenz ihrer Reaktion gleiche Resultate lieferten (s. S. 312).

Geotropische Erfolge an orthotropen Stengeln bei intermittierender Reizung antagonistischer Seiten.

Bücher¹⁾ hatte zum näheren Studium der geotropischen Reaktionserfolge Hypokotyle von *Ricinus communis* und Epikotyle von *Phaseolus*

¹⁾ Bücher, l. c. S. 287.

multiflorus in horizontaler Zwangslage abwechselnd um 180° gedreht, also beide Seiten gleichlang aufwärts und abwärts gewendet. Bei zweistündiger Intermittierung fand er, selbst bei längerer Versuchsdauer, keine anatomische Veränderung. Bei 24stündiger Intermittierung trat bei *Ricinus communis* eine geringe Dickenzunahme der Organe in der Angriffsrichtung der geotropischen Reizung ein, ohne daß anatomische Veränderungen der betreffenden Seite sich feststellen ließen. Auch bei Epikotylen von *Phaseolus m.* fand er bei 48-stündiger Intermittierung nur eine erhöhte Zunahme des Querschnittes in der Angriffsrichtung der Schwerkraft. Im Querschnitt hatten die Rindengewebe auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten eine größere Flächenausdehnung angenommen, als auf den Flanken. Bücher folgerte aus diesen, von ihm angestellten Versuchen, daß bei kurzen Zeiten der gleichmäßig abwechselnden Reizung antagonistischer Seiten die induzierte Spannung sich ausgleicht und daß die geotropische Reizung ausklingt, ehe der gereizte Teil wieder in dieselbe Reizlage kommt. Er spricht dabei die Vermutung aus, daß Versuche mit Expositionszeiten, die so lang gewählt werden, daß ein geotrophischer Erfolg eingetreten ist, bevor das Organ in die andere Reizlage übergeht, eventl. auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten den gleichen Erfolg (Förderung der Wanddicke der mechanischen Gewebe gegenüber den beiden Flanken) auslösen müßten.

Da Bücher angibt, daß nach drei Tagen sowohl bei *Ricinus c.* als auch bei *Phaseolus m.* in geotrophischer Zwangslage eine deutliche Differenzierung der Ober- und Unterseite eintritt, so wurden zunächst Versuche mit dreitägiger intermittierender Reizung angestellt. Obwohl diese Versuche über die Dauer von zwei Monaten ausgedehnt wurden, zeigten sich auf Querschnitten keinerlei anatomische Veränderungen. Nur das Kollenchym ließ etwas großlumigere Zellen auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten erkennen, als auf den Flanken. Dieses Verhalten des Kollenchyms bewirkte hauptsächlich, daß die Querschnitte ellipsoidische Gestalt besaßen, wobei die große Achse des Ellipsoids in die Richtung des Lotes fiel.

Es wurden nun sehr lange Zwischenzeiten gewählt.

In geotrophischer Zwangslage wurden Hypokotyle von *Ricinus communis* jeden achten Tag um 180° gedreht und diese intermittierende Reizung 8 Wochen lang fortgesetzt. Mit Absicht wurden acht Tage gewählt, weil sich in dieser Zeit in einfacher horizontaler Zwangslage schon eine starke Differenzierung der opponierten Seiten im Kollenchym und im Bast einstellte. Nach Beendigung des Versuches zeigten die Stengel einen stark ellipsoidischen Querschnitt. Das Kollenchym der aufwärts und abwärts gerichteten Seiten war großlumig und hatte geringere Wandstärke als das der Flanken. Ein entgegengesetztes Ver-

halten zeigten die Holz- und Bastzellen. Auf den in der Richtung des Lotes liegenden Seiten besaßen die Bastzellen bedeutend größere

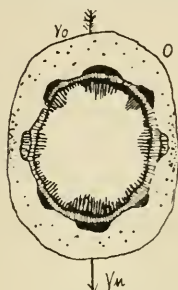


Fig. 5.

Ricinus communis. Halbschem. Quersch. eines 8 Wochen jeden 6. Tag um 180° gedrehten Hypokotyls. Vo—Vu Vertikale, o und u abwechselnd aufwärts und abwärts gerichtete Seiten.

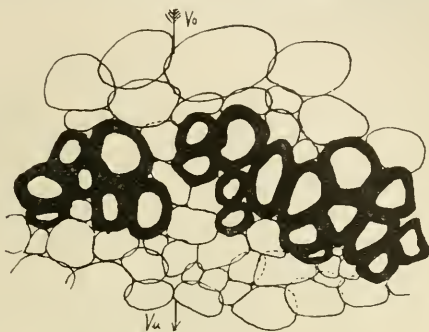


Fig. 6.

Ricinus communis. Bastbündel der abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten aus Fig. 5. Vo—Vu Vertikale. Vergr. 234.

Wandverdickungen als auf den seitlichen Flanken. Die Größe der Zellumina war etwa die gleiche (s. Fig. 6 u. 7).

Die Holzzellen waren auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten stark verdickt auf Kosten der Zellweite (s. Fig. 8),

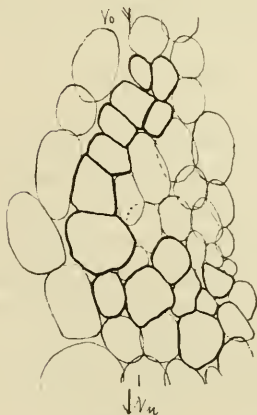


Fig. 7.

Ricinus communis. Bastbündel aus den senkrecht zum Lote stehenden Flanken von Fig. 5. Vo—Vu Vertikale. Vergrößerung 234.

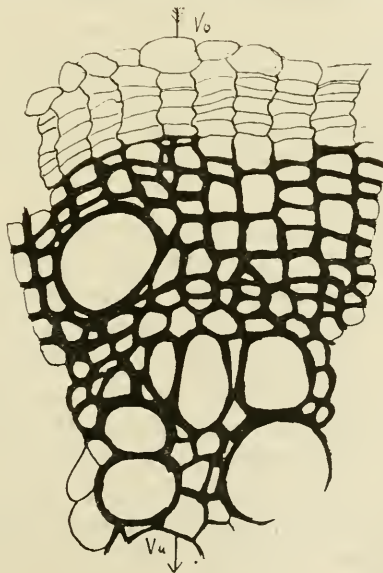


Fig. 8.

Ricinus communis. Stück des Holzkörpers der abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten aus Fig. 5. Vo—Vu Vertikale. Vergr. 234.

während auf den beiden senkrecht zum Lote stehenden Flanken bei größerer Zellweite keine oder nur eine geringe Wandverdickung vorhanden war (s. Fig. 9).

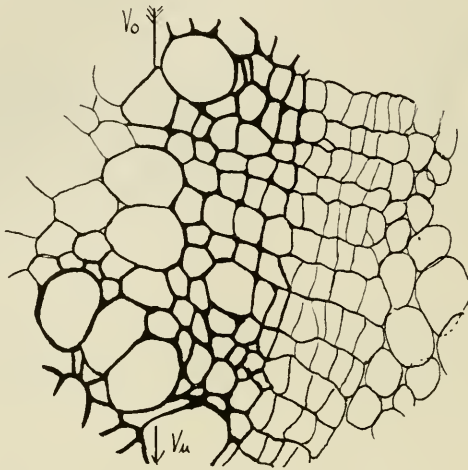


Fig. 9.

Ricinus communis. Stück des Holzkörpers der senkrecht zum Lote stehenden Flanken aus Fig. 5. Vo—Vu Vertikale. Vergr. 234.

Versuche mit gleichlanger Dauer der intermittierenden Reizungen, die mit *Phaseolus multiflorus* angestellt und ebenfalls bis zu einer Dauer von 2 Monaten ausgedehnt wurden, ergaben ähnliche Unterschiede in der Ausbildung der Festigungselemente.

Die Resultate, die ich bei achttägiger intermittierender Reizung erhalten hatte, entsprachen also ganz der von Bücher ausgesprochenen Vermutung.

Es soll nunmehr die Zeitgrenze festgesetzt werden, bis zu der die einzelnen Reizungen wieder ausklingen.

Wie schon oben gesagt, ergab eine intermittierende Reizung von drei Tagen keine anatomischen Unterschiede der Festigungselemente. Wurde *Ricinus communis* jeden vierten Tag in horizontaler Zwangslage um 180° gedreht, so trat wohl eine geringe anatomische Veränderung des mechanischen Gewebes auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten im Vergleich zu den senkrecht zum Lote stehenden Flanken ein. Doch waren die Unterschiede sehr gering und selbst Versuche von dreimonatlicher Dauer ergaben keine deutlicheren Resultate. Bei einer intermittierenden Reizung von 5 zu 5 Tagen wurden die Unterschiede schon klarer und deutlicher. Die günstigste Zeit lag zwischen 6 und 8 Tagen. Etwas länger als bei *Ricinus communis* mußten die Expositionszeiten bei *Phaseolus multiflorus* gewählt werden, etwa 8—10 Tage.

Auffallend ist, daß die besprochenen Unterschiede erst nach einer Zeit eintreten, die hinter der von Bücher für horizontale Zwangslage angegebenen und durch andere Versuche bestätigten Zeit zurückbleiben. Dieses Verhalten findet vielleicht eine Erklärung wie folgt. Der induzierte Reiz wird jedesmal von den entgegenwirkenden wieder teilweise aufgehoben, ganz besonders natürlich bei kürzeren Reizungen.

Trotz der beschriebenen Vorkehrungen (s. S. 345) waren die Resultate mitunter unklar. Zunächst ist es bei noch so starkem Längszug nicht möglich, die Pflanzen in der Horizontallage völlig gestreckt zu erhalten, denn selbst bei so starker Belastung, daß die Pflanzen fast aus den Töpfen gerissen wurden, machte sich eine geringe geotropische Aufkrümmung bemerkbar. Sodann führte beim Umwenden des Versuches der wiederum geotropisch reagierende Stengel seine Krümmung nicht genau in der Vertikalebene aus, sondern wich leicht etwas nach rechts oder links ab. Es kam so die Ober- und Unterseite nicht genau in die erforderliche Reizlage. Solche kleine Schwankungen konnten zwar niemals den Gesamterfolg vernichten, führten aber immerhin zu Störungen, die eine Verwischung der Resultate verursachten.

Um diese Fehlerquellen nach Möglichkeit auszuschalten, gipste ich die Stengel auf Zweidrittel ihrer Länge ein. Der Gipsverband besaß die Form eines Prismas von 1 cm Höhe, 3 cm Breite und 5—7 cm Länge.

Bei der intermittierenden Reizung kam abwechselnd eine der breiten Flächen des Gipsverbandes, der horizontal gelegt worden war, auf den als Stütze dienenden Blumentopf zu liegen. Eine Ungenauigkeit war hierbei ebenso ausgeschlossen, wie eine seitliche Wirkung des Lichtes (s. S. 321).

Natürlich muß bei den letzten Versuchen in Betracht gezogen werden, daß Kambium und Meristem im Gipsverband nicht arbeiten können¹⁾ und daß deshalb nur ein Unterschied in den Membranverdickungen, nicht in den Zellgrößen beobachtet werden kann.

Mit den eingegipsten Objekten wurden die gleichen Versuche angestellt wie mit den durch Längszug in Horizontallage gehaltenen Pflanzen. Die Resultate glichen einander fast vollkommen.

Nach den Erfolgen, die der Schwerkraftreiz bei intermittierender Reizung in parallelotropen Organen hervorgerufen hatte, ergab sich die Frage, ob auch der Krümmungsreiz ähnliche Reaktionen verursacht.

Ball²⁾ krümmte die Stengel der Versuchspflanzen in kurzen Zwischenzeiten abwechselnd nach entgegengesetzten Seiten. Als Re-

¹⁾ Newcombe, l. c. S. 149.

²⁾ Ball, l. c. S. 334.

sultat erhielt er eine Verdickung der Gewebe in der Krümmungszone. Einen Unterschied in der Ausbildung einzelner Flanken konnte er nicht bemerken. Ich wählte deshalb längere Zwischenzeiten.

Zunächst wurden Hypokotyle von *Ricinus* in der Vertikalebene jeden zweiten Tag nach der entgegengesetzten Seite gebogen und dabei mit den Glasröhren, über die die Krümmung vorgenommen wurde, dem Längenwachstum des Stengels gefolgt, damit immer die gleiche Zone gekrümmt werden konnte. Schon nach dreimaliger Umkehrung zeigten die Stengel in der Krümmungszone eine Anschwellung, vor allem in der Richtung der Krümmungsebene. Diese Schwellung begann 3 cm vor der Krümmungszone und setzte sich, allmählich schwächer werdend, bis zu den Kotyledonen fort. Anatomische Untersuchungen solcher acht Wochen lang wechselseitig gekrümmter Organe ließen jedoch nur eine Wucherung des Kollenchyms auf den abwechselnden konvexen und konkaven Seiten erkennen. Im Holz und im Bast war kein anatomischer Unterschied zu finden. Auch bei einer intermittierenden Krümmung von drei zu drei Tagen konnte keine Förderung der mechanischen Elemente auf den wechselweise gekrümmten Seiten nachgewiesen werden. Erst bei viertägiger abwechselnder Krümmung wurde bei Versuchen von acht Wochen Dauer eine anatomische Veränderung in der Membranverdickung der Festigungselemente wahrgenommen. [Die gefundenen Unterschiede ähnelten den bei inter-

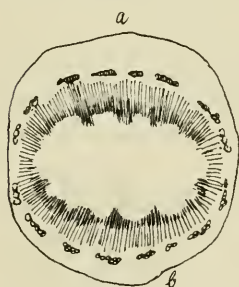


Fig. 10.

Ricinus communis.

Halbschem. Querschn. eines 8 Wochen lang jeden fünften Tag in der Vertikalebene nach entgegengesetzten Seiten gebogenen Hypokotyls. a u. b abwechselnd konvexe u. konkave Seiten.

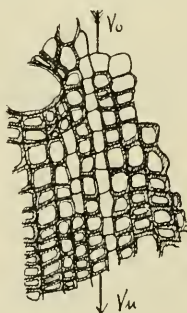


Fig. 11.

Ricinus communis.

Holzkörper der abwechselnd konvexen u. konkaven Seiten aus Fig. 10. Vo - Vu Richtung der Krümmungsebene. Vergr. 150.

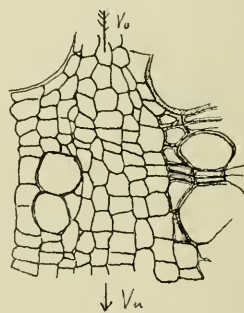


Fig. 12.

Ricinus communis. Teil des Holzkörpers der senkrecht zur Krümmungsebene stehenden Flanken aus Fig. 10. Vo - Vu Richtung der Krümmungsebene. Vergr. 150.

mittierender geotrophischer Reizung gefundenen (s. Fig. 10). Im Kollenchym glichen die Resultate einander vollkommen. Der Bast war weniger stark ausgebildet und konnte auf den senkrecht zur Krümmungsebene stehenden Flanken vollkommen fehlen. Oft ließ er

sich nur mit Reaktionsfärbungen nachweisen. Der Holzkörper hingegen übertraf an Mächtigkeit der Ausbildung die Resultate der in horizontaler Zwangslage abwechselnd gereizten Pflanzen (s. Fig. 11, 12).

Die Holzzellen der abwechselnd konvexen und konkaven Seiten waren in der Wandverdickung denen der senkrecht zur Krümmung stehenden Flanken um ein bedeutendes vorausgeeilt, dabei besaßen sie kleineres Lumen als letztere. Die Unterschiede in der Ausbildung des Bastes konnten nur in der Krümmungszone beobachtet werden. Die Differenzierungen der Zellen des Holzkörpers ließen sich dagegen bis 3 cm abwärts der Krümmungszone verfolgen. Der Holzkörper der Versuchspflanzen zeigte somit in seiner anatomischen Veränderung eine Übereinstimmung mit der der Bäume, die durch entsprechende Befestigung vom Winde nur in einer Ebene hin- und hergebogen werden konnten. Knight¹⁾ fand hier die Jahresringe in der Richtung der Schwingungsebene kräftiger ausgebildet.

Da die Hypokotyle aus der Vertikalen um 90° gebogen wurden, kam die Zone zwischen der Krümmung und den Kotyledonen in horizontale Lage und somit in eine geotrophische Reizlage. Bei dem Hin- und Herkrümmen wurde diese Zone demnach einer intermittierenden geotrophischen Reizung unterworfen. Sie zeigte auch entsprechende anatomische Veränderungen (s. S. 223).

Wurden beim Krümmen noch größere Zwischenräume gewählt, so fanden sich die gleichen Resultate wie oben. Im ganzen wurde bis zu achttägiger intermittierender Krümmung und achtwöchiger Dauer der Versuche gegangen.

Zusammenstellung der Resultate.

Der von Bücher als Geotropismus beschriebene Reaktionserfolg (s. S. 303) tritt auch bei Blattstielen auf, nur ist seine geringe Wirkung geringer als bei parallelotropen Pflanzenteilen.

Der vom gleichen Autor bei parallelotropen Krautsprossen als Kamptotropismus bezeichnete Reaktionserfolg läßt sich auch bei Blattstielen erzielen und äußert sich in analoger Weise.

Läßt man die geo- und kamptotropische Reizung gleichsinnig wirken, so erhält man eine Summation der beiden Reaktionsbestrebungen.

Beim antagonistischen Wirken der geo- und kamptotropischen Reizung erzielt man als Resultat eine Differenz der beiden Reaktionsbestrebungen, wobei die kamptotropische die geotrophische immer übertraf.

Wirken geo- und kamptotropische Reizung senkrecht zu einander,

¹⁾ Knight, Phil. trans. 1803 Band II, S. 280. 1811 S. 217.

so bildet sich als resultierende Reaktion eine Zone stärkster Förderung der Festigungselemente aus. Diese Zone ist je nach der Stärke der einzelnen Reizungen nach der Konvex- oder Oberseite hin verschoben.

Dorsiventrale und radiäre Blattstiele verhalten sich bei zwangsweiser Krümmung oder horizontraler Zwangslage vollständig analog, ebenso ist es in Hinsicht auf die Tendenz der Reaktion gleich, ob die morphologische Ober- oder Unterseite zur Konvexseite resp. Oberseite wird.

Die morphologische Dorsiventralität der Blattstiele wird gefördert oder gehemmt, je nach der Lage der Bauch- und Rückenseite zur Krümmung und Schwerkraftrichtung. Die anatomische Dorsiventralität kann nur verschärft werden.

Der geo- und kamptotrophische Reaktionserfolg wird mit der Zeit nicht oder nur im bestimmten Maße ausgeglichen. Im Gipsverband unterbleibt aus mechanischen Gründen eine Reaktion in der Zellgröße; Differenzen in den Wandstärken treten jedoch auf.

Die Reaktionszeit, d. h. die Zeit zwischen dem ersten sichtbaren Erfolg und dem Beginn der Reizung, beträgt für Blattstiele von *Abutilon Darwinii* bei geotropischer Zwangslage 4—5 Tage, bei gleichsinnigen Wirkungen 3—4 Tage, bei antagonistischen Wirkungen 5—7 Tage und bei Untersuchungen auf dem Klinostaten 4—5 Tage.

Wie es bei Blattstielen einen Geotropismus gibt, so läßt sich auch ein Heliotrophismus feststellen. Die belichtete Seite zeigt dabei immer eine Förderung der Wandverdickung des mechanischen Gewebes, während die verdunkelte Seite Wucherungen der Festigungselemente erkennen läßt.

Bringt man ein parallelotropes krautiges Organ in horizontale Zwangslage und dreht es in gleichen Zwischenzeiten um 180°, so tritt bei einer intermittierenden Reizung von 5 zu 5 Tagen folgende Reaktion der Schwerkraft ein: Die aufwärts und abwärts gerichteten Seiten lassen stärkere Wandverdickungen der Bast- und Holzzellen erkennen, als die senkrecht zum Lote stehenden Flanken. Das Kollenchym zeigt entgegengesetztes Verhalten. Auf den in der Richtung des Lotes liegenden Seiten ist es relativ großlumig und hat geringe Wandverdickungen; auf den seitlichen Flanken besitzt es geringere Zellweite und starke Wandverdickungen.

Bei wechselseitiger Krümmung parallelotroper Organe in der Vertikalebene tritt bereits bei viertägigen Zwischenzeiten eine anatomische Veränderung ein. Wiederum sind die Holz- und Bastzellen in ihrer Membranverdickung auf den abwechselnd konvexen und konkaven Seiten gefördert. Das Kollenchym dagegen hat auf diesen Seiten größere Zellweite und geringere Wandstärke als auf den senkrecht zur Krümmungsebene stehenden Flanken.

Experimenteller Beleg.

1. Der geotrophische Reaktionserfolg.

Methodik.

Durch eine entsprechende Orientierung der ganzen Pflanze wurde der Versuchsblattstiel in Horizontallage gebracht und durch Längszug in derselben festgehalten. Die Zugfäden, die unmittelbar vor der Blattlamina ansetzten, waren aus weichem Leder geschnitten, um eine Verletzung der Blattstiele zu vermeiden. Sie liefen über eine in gleicher Höhe mit den Blattstielen angebrachte horizontale Glasröhre und trugen an ihren freien Enden die Gewichte, gewöhnlich Bleirohrstücke.

Sollte bei horizontaler Zwangslage die morphologische Oberseite des Blattstieles nach unten zeigen, so wurden, um eine Torsion nach Möglichkeit auszuschalten, noch folgende Vorkehrungen getroffen. Der horizontal gelegte Blattstiel wurde dicht vor der Blattlamina mit einem Gips-Rechteck umgossen, dessen Längskanten horizontal lagen und senkrecht zum Blattstiele standen. Beim Versuch lag dieses Rechteck auf einer horizontalen Unterlage (etwa einem umgestülpten Blumentopf) und verhinderte durch seine breite Auflage und sein Gewicht eine Torsion des Blattstieles. Das vollständige Eingipsen der Blattstiele wurde nach der von Pfeffer 1893 p. 239 ff. angegebenen Weise ausgeführt.

1. Versuch.

Blattstiele von *Abutilon Darwinii* wurden mit der morphologischen Oberseite nach oben in horizontale Zwangslage gebracht. Dauer der Versuche 3, 6, 8 Wochen.

Schon nach 4—5 Tagen trat äußerlich eine Wucherung des Kollenchyms ein, die in der Hauptwachstumszone besonders deutlich sichtbar war. Diese Wucherungen blieben hauptsächlich auf die Unterseite beschränkt und bewirkten, daß die Versuchsblattstiele im Durchmesser normale gleichalterige Blattstiele um ein bedeutendes übertrafen. Die Zellen des Kollenchyms, des Bastes, und bei Versuchen von 8 Wochen auch die des Holzes, besaßen bei relativ kleiner Zellweite eine starke Membranverdickung. Diese Verdickung führte mitunter zu einem Schwinden des Lumens, besonders in den Zellen des Kollenchyms und des Bastes. Auf der Unterseite ließen die Kollenchym-Bast- und Holzzellen eine Wucherung der Zellumina erkennen. Eine Wandverdickung fehlte vollständig.

2. Versuch.

Blattstiele von *Abutilon D.* wurden, die morphologische Oberseite nach unten, in horizontale Zwangslage gebracht. Versuchsdauer 4, 6, 8 Wochen.

Die anatomischen Unterschiede von Ober- und Unterseite entsprachen denen im ersten Versuch.

3. Versuch.

Die Blattstiele der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus* wurden mit der morphologischen Oberseite nach oben in horizontale Zwangslage gebracht. Versuchsdauer 3, 5, 8 Wochen.

Die nach 4–5 Tagen eintretende Kollenchymwucherung war äußerlich wenig sichtbar, fand sich aber auf Querschnitten. Die anatomische Untersuchung zeigte auf der Oberseite, vor allem in den Zellen des Blattes, starke Wandverdickungen. Ebenso fanden sich die Kollenchymzellen der beiden dorsalen Wülste verdickt. Die Unterseite besaß nur großlumige unverdickte Festigungselemente.

4. Versuch.

Blattstiele von *Pelargonium* wurden, teils mit der morphologischen Oberseite nach oben, teils mit der morphologischen Oberseite nach unten in horizontale Zwangslage gebracht. Dauer der Versuche 3, 6, 8 Wochen.

Die Resultate waren für die beiden Arten der Orientierung dieselben. Die ringförmig angeordneten Bastzellen waren auf der Oberseite stark verdickt. Die Unterseite besaß nur großlumige, unverdickte Bastzellen. Der Ring, den die Bastzellen bildeten, war auf der Oberseite relativ schmal, machte aber den Eindruck einer kompakten Masse, während auf der Unterseite derselbe sehr breit war und oft von Parenchymzellen durchbrochen wurde. Die sehr spärlich ausgebildeten Kollenchym- und Holzzellen ließen keine anatomischen Veränderungen erkennen, ebensowenig die Festigungselemente der markständigen Gefäßbündel.

5. Versuch.

Blattstiele von *Sparmannia africana* wurden mit der morphologischen Oberseite teils nach oben, teils nach unten in geotrophische Reizlage gebracht. Versuchsdauer 3, 5, 10 Wochen.

Die Resultate für die beiden Arten der Orientierung waren dieselben. Bei den Versuchsobjekten besaßen auf der Oberseite die Zellen des Kollenchyms, Bastes und Holzes bei geringer Zellweite starke Membranverdickung. Auf der Unterseite besaßen die Zellen große Lumina bei fehlender Wandverdickung.

6. Versuch.

Die Blattstiele von *Abutilon Darwinii*, *Sparmannia africana*, *Phaseolus multiflorus* und *Pelargonium* wurde gezwungen, vertikal aufwärts oder abwärts zu wachsen. Dauer der Versuche 4, 6, 8 Wochen.

Die Blattstiele, die nach oben wachsen mußten, zeigten keine anatomischen Veränderungen des Festigungsgewebes. Wohl aber ließen die dorsiventralen Blattstiele von *Phaseolus multiflorus* eine Abnahme der morphologischen Dorsiventralität erkennen (s. S. 320).

Beim Wachstum nach unten stellte sich in den Blattstielen eine Hemmung des Längenwachstums ein.

7. Versuch.

Blattstiele von *Abutilon Darwinii* und *Phaseolus multiflorus* wurden in horizontaler Zwangslage eingegipst. Dauer der Versuche 3, 5, 8 Wochen.

Die Resultate entsprachen denen der nicht eingegipsten Blattstiele (s. Versuch 1—5), nur blieben die Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite hauptsächlich auf die Zellwandverdickungen beschränkt, da der feste Gipsverband jede Zellvergrößerung verhinderte.

2. Der kamptotrophische Reaktionserfolg.

Methodik.

Verwendet wurde ein durch einen kleinen Elektromotor betriebener Klinostat. An dessen horizontaler Achse war es möglich, acht Blumentöpfe zu gleicher Zeit anzubringen und der Drehung zu unterwerfen. Die Blattstiele der Versuche wurden über Glasröhren gekrümmt und mit Lederschlingen festgehalten. Die Stäbe, an die die Glasröhren befestigt waren, wurden mit in die Gipsbrücke, die das Herausfallen der Erde am besten verhinderte, eingeschlossen. Gegossen wurden die Pflanzen mit einer Glasröhre in das Abflußloch des Topfes. Die Versuchsobjekte wurden an der horizontalen Klinostatenachse so angebracht, daß die Sehne, die man sich bei einem gekrümmten Blattstiel vom Blattstielgrund nach der Lamina gezogen denken kann, senkrecht auf der horizontalen Klinostatenachse stand oder zu dieser parallel lief. Die Drehungsebene stand während der Versuche parallel zum einfallenden Licht.

8. Versuch.

Gekrümmte Blattstiele von *Abutilon Darwinii* wurden auf dem Klinostaten 3, 5, 8 Wochen lang der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen. Die Versuche zeigten zunächst oberhalb und unterhalb der Krümmungszone normale Entwicklung der Festigkeitselemente. In der Krümmungszone war eine Wandverdickung des Kollenchyms, Bastes und Holzes auf der konvexen Seite zu konstatieren. Auf der konkaven Seite fanden sich nur großlumige Zellen des Kollenchyms, Bastes und Holzes, die ganz geringe Membranverdickungen besaßen. Natürlich war es für den Reaktionserfolg gleichgültig, ob die morphologische Oberseite oder Unterseite zur Konvexseite wurde (s. Fig. 1 bis 3, S. 308).

9. Versuch.

Blattstiele von *Pelargonium* wurden unter gleichen Bedingungen wie im 8. Versuche der Drehung am Klinostaten unterworfen. Die Resultate glichen denen von *Abutilon Darwinii* im vorhergehenden Versuche.

10. Versuch.

Blattstiele von *Phaseolus multiflorus* wurden wie oben auf dem Klinostaten gleichmäßiger Drehung ausgesetzt. Dauer der Versuche 4 und 8 Wochen.

Die Blattstiele, die 8 Wochen gekrümmt waren, ließen auf der Konvexseite Verdickungen der Membranen des Kollenchyms, Bastes und Holzes erkennen. Oberhalb und unterhalb der Krümmungszone, soweit nicht die ausklingende kamptotrophische Reizung wirksam war, zeigten die Festigungselemente normale Ausbildung. Für die anatomischen Veränderungen war es nicht von Belang, ob die morphologische Ober- oder Unterseite Konvexseite wurde, wohl aber war diese Orientierung für die morphologische Gestalt des Blattstieles von Wichtigkeit.

Wurde die morphologische Oberseite Konvexseite, so vertiefte sich die auf der Rückenseite des Blattstieles verlaufende Rinne, die Dorsiventralität wurde verschärft. Machte man die morphologische Oberseite zur Konkavseite, so wurde durch die Wucherungen des Kollenchyms die Rinne weniger tief, die morphologische Dorsiventralität wurde verwischt (s. Fig. 4, S. 319).

3. Gleichsinnige Wirkungen der geo- und kamptotrophischen Reaktionsbestrebungen.

a) Versuche im Gewächshaus.

Methodik.

Mit Draht oder Bindfaden wurden Glasröhren von 5—6 mm Dicke und 5—6 cm Länge rechtwinklig an Holzstäben befestigt, die senkrecht in den Töpfen der Versuchspflanzen steckten; einen sicheren Halt fanden die Holzstäbe durch eine quer über den Blumentopf gegossene Gipsbrücke. Die Blattstiele wurden in der Hauptwachstumszone, die vorher ermittelt worden war, über die Glasröhren um 90° nach abwärts gekrümmt. In dieser Lage wurden sie durch Lederschlingen, denen Gewichte angehängt, oder die durch Stecknadeln an die Holzstäbe befestigt waren, festgehalten. Die Stecknadeln wurden, entsprechend dem Längenwachstum der Blattstiele von Zeit zu Zeit umgesteckt und so die Lederschlingen nachgespannt. Bei Versuchen, die eine Inverslage der Pflanzen benötigten, wurde der ganze Topf mit einer Gipsfläche abgeschlossen, in die dann zur Durchlüftung Löcher gestochen waren. Ein bequemes Gießen der Pflanzen ermöglichte hierbei die vorherige teilweise Entfernung des Bodens des Topfes.

11. Versuch.

Blattstiele von *Abutilon* wurden in ihrem oberen Drittel so gekrümmt, daß die morphologische Oberseite zur Konvexseite wurde. Die Blattstiele, die in ihrer Normallage um 45° gegen die Horizontale geneigt waren, wurden im Winkel von 90° nach unten umgebogen. Versuchsdauer 1, 3, 6, 10 Wochen. Beschrieben ist im folgenden der Versuch von 5 Wochen.

Nach 3—4 Tagen trat äußerlich eine gut sichtbare Kollenchymwucherung ein. Bei einer anatomischen Untersuchung zeigte sich das Kollenchym der Konvexseite bei relativ geringem Lumen stark verdickt, während auf der Konkavseite das entsprechende Gewebe keine Wandverdickungen besaß, dafür aber große Zelllumina aufwies. Die gleichen Unterschiede fanden sich im Bast. Auch hier waren die Wandverdickungen der Konvexseite denjenigen der Konkavseite vorausgeeilt. Umgekehrt wie die Zellenwandstärken verhielten sich die Lumina. Die Konvexseite wurde hierin von der Konkavseite um ein vielfaches übertroffen. Auch standen die einzelnen Bastbündel der Konkavseite nicht so dicht beieinander wie auf der Gegenseite, sondern wurden oft von parenchymatischen Zellreihen durchbrochen. Im Holz waren die Unterschiede nicht so auffallend, doch fand sich hier auf der Konvexseite ein Zusammenschluß der Gefäßbündel durch eintretende Verholzung des zwischenliegenden Parenchyms. Differenzen in der Ausbildung der Membranverdickungen des Holzes waren ebenfalls vorhanden und denen der Bastzellen analog. Diese anatomischen Unterschiede begannen etwa einen Zentimeter vor der Krümmungszone, erreichten in dieser ihr Maximum und nahmen nach der Blattlamina zu im Verlauf der nächsten 10 mm rasch ab, um dann bis zur Lamina die gleichen zu bleiben.

12. Versuch.

Blattstiele von *Abutilon Darwinii* wurden wie im Versuch 11 gekrümmt, nur wurde die morphologische Oberseite zur Konvexseite gemacht. Dauer der Versuche 5, 6, 10 Wochen.

Die anatomischen Gewebeveränderungen waren die gleichen wie im vorhergehenden Versuche.

13. Versuch.

Blattstiele von *Sparmannia africana* wurden in der oben angegebenen Weise gekrümmt. Die morphologische Oberseite wurde dabei zur Konvexseite. Die Versuche dauerten 2, 4, 10 Wochen. Beschrieben ist der Versuch von 4 Wochen Dauer.

Die Blattstiele zeigten ebenfalls eine Kollenchymwucherung auf der Konkavseite, die bei den 10-wöchigen Versuchen so stark war, daß das hellere Rindengewebe wie eine Wulst von etwa halber Dicke des Blattstieles der Konkavseite anlag. Die Wucherung begann

6—8 mm vor der Krümmungszone, schwoll in derselben gewaltig an und nahm nach der Lamina zu im Verlauf der nächsten 10 mm rasch ab, um dann in sich gleichbleibender Stärke bis zur Lamina zu verlaufen. Querschnitte durch die Hauptkrümmungszone zeigten auf der Konvexseite starke Wandverdickungen des Kollenchyms, besonders in den Ecken (s. Fig. 13). Die Zellweiten waren bedeutend geringer als

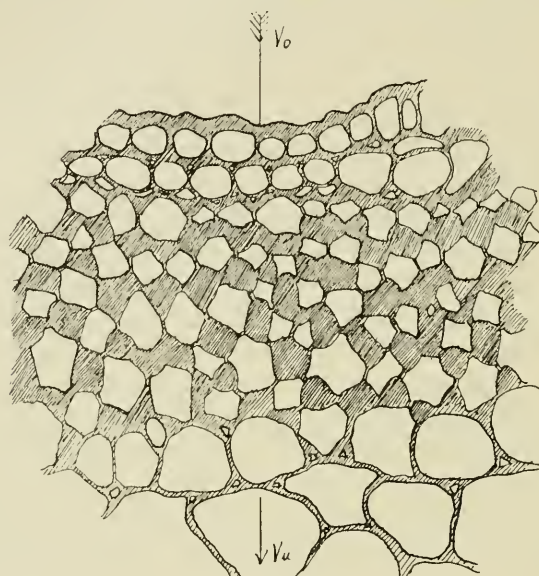


Fig. 13.

Sparmannia africana. Kollenchym der Konvexseite eines 4 Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstiels. Hauptkrümmungszone. Morpholog. Oberseite und Konvexseite fielen zusammen. Vo—Vu Vertikale. Vergr. 225.

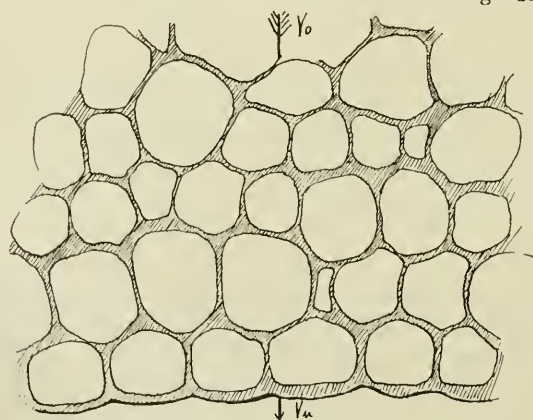


Fig. 14.

Sparmannia africana. Kollenchym der Konkavseite eines 4 Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstiels. Hauptkrümmungszone. Morph. Unterseite = Konkavseite. Vo—Vu Vertikale. Vergr. 225.

bei Vergleichsblattstielen. Auf der Konkavseite hingegen hatten die Kollenchymzellen bei ganz geringer Wandstärke ein relativ großes Lumen (s. Fig. 14). Der Bast der Konkavseite besaß gleichfalls geringe Zellweite bei starker Wandverdickung (s. Fig. 15), während auf der

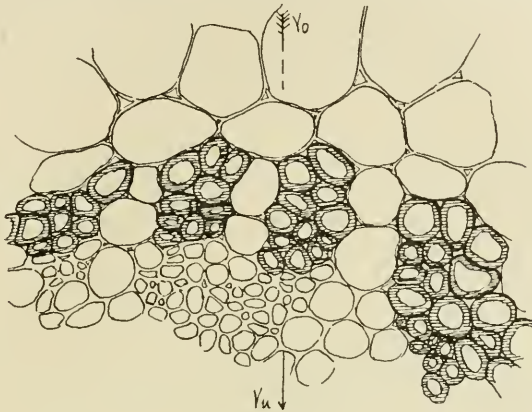


Fig. 15.

Sparmannia africana. Bast der Konkavseite eines 4 Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstiels. Hauptkrümmungszone. Morphologische Oberseite = Konkavseite. V_0 — V_u Vertikale. Vergr. 225.

Konkavseite die Bastzellen die der Gegenseite durch ihre Zellweite übertrafen (s. Fig. 16). Die Holzzellen der Konkavseite zeigten ein dem Bast analoges Verhalten.

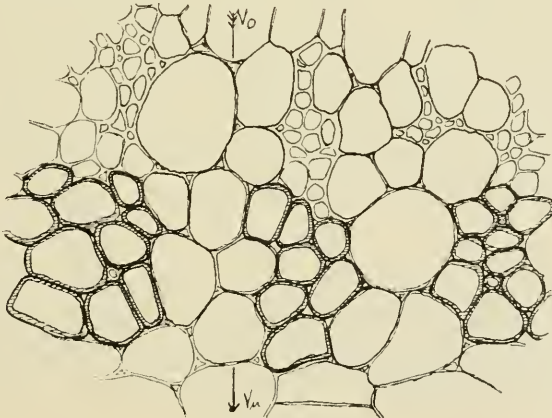


Fig. 16.

Sparmannia africana. Bast der Konkavseite eines 4 Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstiels. Hauptkrümmungszone. Morphologische Oberseite = Konkavseite. V_0 — V_u Vertikale. Vergr. 225.

Bei diesen Versuchen trat noch folgende Erscheinung auf. Die Bastzellen der Konkavseite rückten infolge einer Wucherung der

Parenchymzellen zwischen Holz und Bast um etwa die vierfache normale Entfernung vom Holze ab. Die einzelnen Bastbündel dieser Seite wurden auch zugleich von weitleumigen Parenchymzellen auseinander gedrängt. Auf der Konvexseite hingegen lagen die dicht bei einander stehenden Bastfasern wie eine Siebel dem Gefäßbündel auf.

Wurde bei diesen Versuchen die morphologische Oberseite zur Konkavseite, so erhielt man die gleichen Resultate.

14. Versuch.

Die Blattstiele von *Pelargonium* wurden in ihrer Hauptwachstumszone so gekrümmt, daß die morphologische Oberseite zur Konvexseite wurde. Dauer der Versuche 3, 5, 12 Wochen. Geschildert ist der Versuch von 12 Wochen Dauer.

Schon nach 3 Tagen zeigten die Blattstiele in der Krümmungszone eine Anschwellung, eine Folge der Gewebewucherung auf der Konkavseite. Anatomische Untersuchungen zeigten auf der Konvexseite eine Verdickung der Wände des Kollenchyms und der Epidermiszellen auf Kosten der Lumina. Auf der Konkavseite wurden bei großer Zellweite keine Wandverdickungen gefunden. Der Bast, der als peripher angeordneter Ring die Gefäßbündel umgibt, ließ das gleiche Verhalten erkennen. Auf der Konkavseite war er mehrschichtiger als auf der Gegenseite, bestand aber nur aus Bastzellen von großer Zellweite und unterbliebener Wandverdickung. Es fand sich in extremen Fällen, daß der Ring auf der Konkavseite nicht vollkommen geschlossen, sondern nur an den Gefäßbündeln ausgebildet und zwischen denselben von großlumigen Parenchymzellen unterbrochen war. Auf der Konvexseite hingegen waren die Zellen oft so stark verdickt, daß der Bastring an diesen Stellen den Eindruck eines festen Bandes machte. An den markständigen Gefäßbündeln, sowie an den spärlich ausgebildeten Holzzellen, ließ sich keine anatomische Veränderung nachweisen.

15. Versuch.

Blattstiele von *Pelargonium* wurden so gekrümmt, daß die morphologische Unterseite zur Konvexseite wurde. Dauer der Versuche 3, 5, 8 Wochen. Die einzelnen Differenzen der Ausbildung der Festigungsgewebe waren die gleichen wie im 14. Versuch.

16. Versuch.

Die Blattstiele der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus* wurden, wenn sie etwa die Hälfte der normalen Länge erreicht hatten, in der Anordnung gekrümmt, daß die morphologische Oberseite zur Konvexseite wurde. Die Versuche dauerten 2, 5, 8, 12 Wochen. Beschrieben ist der Versuch von 8 Wochen.

Äußerlich zeigten die Blattstiele gegenüber normal gewachsenen hauptsächlich ein Rückbleiben im Längenwachstum. Am Schluß des Versuches betrug die Länge eines gekrümmten Blattstiels nur Dreiviertel bis Vierfünftel der eines normalen Vergleichsblattstiels. Eine anatomische Untersuchung der Krümmungszone zeigte im Kollenchym der Konvexseite eine Förderung der Wandstärke bei geringem Lumen. Auf der Gegenseite war das umgekehrte Verhalten zu konstatieren (s. Fig. 17). Viel deutlicher waren die Unterschiede in der Ausbildung des Bastes. Während sich in den beiden dorsalen Wülsten und etwa bis zur Mitte des Querschnittes stark verdickte Bastzellen vorfinden, konnten auf der Gegenseite nur durch Reaktionsfärbungen Bastzellen nachgewiesen werden (s. Fig. 18).



Fig. 17.

Phaseolus multiflorus.

Halbschem.

Querschn. eines

8 Wochen zwangsweise

gekrümmten Blattstiels.

Hauptkrümmungszone.

Konvexe Seite = Morph.

Oberseite.

c Kollenchym. b Bast.

o konvexe, u konkave

Seite. Vo—Vn

Vertikale.

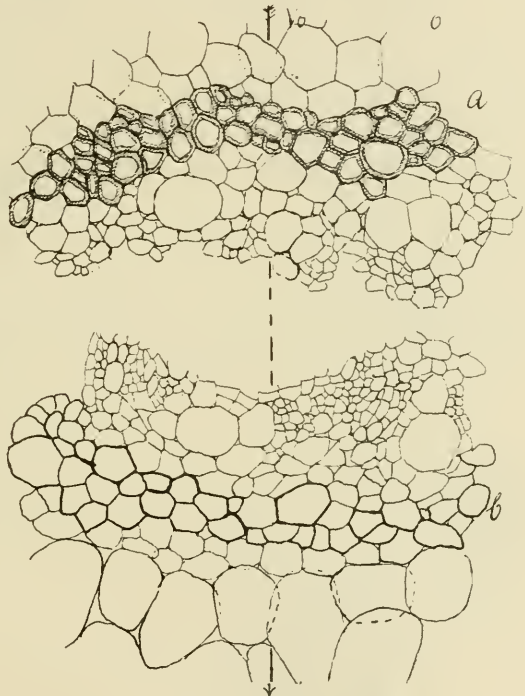


Fig. 18 a und b.

Blattstiel von Phaseolus multiflorus. a Stück aus

dem Bast der konvexen Seite der Fig. 17 (o) b. Stück

aus dem Bast der konkaven Seite der Fig. 17 (u.)

Vergr. 225.

17. Versuch.

Bei der Krümmung der Blattstiele von Phaseolus multiflorus wurde die morphologische Oberseite zur Konkavseite gemacht. Dauer der Versuche 3, 5, 12 Wochen. Die Resultate waren die gleichen wie die im 16. Versuch. Infolge der Kollenchymwucherung war die auf der morphologischen Oberseite verlaufende Rinne weniger tief und

die anliegenden Wülste breiter und im geringeren Maße vom übrigen Blattstiel abgesetzt. Die Dorsiventralität war äußerlich verwischt. Im vorübergehenden Versuch war sie gefördert worden.

b) Versuche im Freien.

18. Versuch.

Junge Blattstiele von eingetopften *Acer Pseudoplatanus* und *campestre* wurden über Glasröhren gekrümmt. Hierbei wurde in der einen Versuchsreihe die morphologische Oberseite, in der andern die morphologische Unterseite zur zenitwärts gewendeten Konvexseite gemacht. Die Versuche wurden bis auf die Dauer einer Wachstumsperiode ausgedehnt. Die Blattstiele zeigten auf der konkaven Seite eine Kollenchymwucherung und im Querschnitt einen Durchmesser, der den normaler Blattstiele um das Doppelte übertraf. Eine anatomische Untersuchung der 10 Wochen lang gekrümmten Blattstiele ließ in den Festigungselementen der Konvexseite eine Dickenzunahme der Zellwände erkennen. Außerdem schlossen sich durch Verholzung der zwischenliegenden Parenchymzellen die Gefäßbündel, die in den dorsalen Wülsten verliefen, mit den Hörnern des sichelförmigen zentralen Gefäßbündels zusammen (s. S. 313). Der Zusammenschluß trat jedoch nur ein, wenn die morphologische Oberseite Konvexseite geworden war. Bei entgegengesetzter Orientierung flachte sich das sichelförmige Gefäßbündel ab. Die Zellwände der Festigungselemente waren wiederum auf der Konvexseite verstärkt.

19. Versuch.

Junge Blattstiele von eingetopften *Populus alba* wurden über Glasröhren in gleicher Weise wie im 18. Versuch gekrümmt und 2—12 Wochen in dieser Zwangslage festgehalten. Die Resultate glichen denen des 18. Versuches (s. Fig. 19).

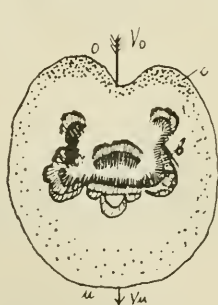


Fig. 19.

Populus. Blattstiel 5 Wochen zwangsweise gekrümmt. Hauptkrümmungszone.

Morph. Oberseite = Konvexseite.

$V_o - V_u$ Vertikale. o konvexe, u konkave Seite. Halbschem. Querschn.

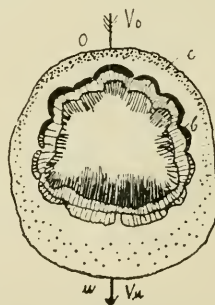


Fig. 20.

Aesculus Hipp. Blattstiele 3 Wochen gewaltsam gekrümmt. Hauptkrümmungszone.

Morph. Oberseite = Konvexseite.

$V_o - V_u$ Vertikale. o konvexe, u konkave Seite. Halbschem. Querschn.

20. Versuch.

Junge Blattstiele von *Aesculus Hippocastanum* wurden durch einfaches Umbiegen und Festbinden mit Garnfäden gekrümmt. Dabei wurde sowohl morphologische Ober- wie Unterseite zur Konkavseite. Dauer der Versuche 3, 5, 7 Wochen. Äußerlich trat nach einigen Tagen die typische Kollenchymwucherung auf der Konkavseite ein. Eine anatomische Untersuchung ergab eine Förderung der Wandstärken der Bast- und Kollenchymzellen auf der Konkavseite. Das Holz zeigte entgegengesetztes Verhalten. Auf der Konkavseite war eine Wucherung der Zellen bei geringer Wandstärke zu konstatieren, auf der Gegenseite eine Zunahme der Membranverdickungen auf Kosten der Zellweiten (s. Fig. 20 und 21).

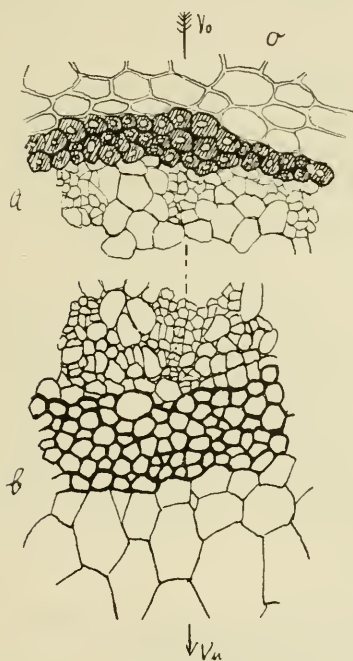


Fig. 21.

a) Bastbündel der konvexen Seite (o) aus Fig. 20.

b) Bastbündel der konkaven Seite (u) aus Fig. 20.

Vo—Vu Vertikale. Vergr. 225.

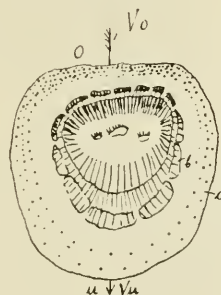


Fig. 22.

Tilia americana. Blattstiel
5 Wochen zwangsweise gekrümmt.

Hauptkrümmungszone. Morph.

Oberseite = Konkavseite.

Vo—Vu Vertikale. o konvexe,

u konkave Seite. Halbschem.

Querschn.

21. Versuch.

Unter gleicher Anordnung wie im 20. Versuch wurden Blattstiele von *Tilia americana* gekrümmt. Die Kollenchymwucherung der Konkavseite war eine so starke, daß die Blattstiele in der Krümmungszone den doppelten Durchmesser normaler Blattstiele aufwiesen, dabei aber um $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4}$ im Längenwachstum zurückblieben (s. Fig. 22). Im Bast

und Kollenchym (s. Fig. 23) und auch im Holz war eine Wandverdickung der Zellen auf der Konvexseite festzustellen. Im Holzkörper der Konkavseite waren zwar mehr Zellen angelegt, doch besaßen diese bei großem Lumen dünne Membranen.

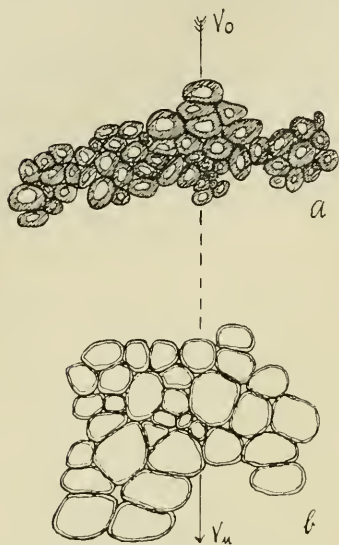


Fig. 23.

Tilia americana. Bastbündel aus der Hauptkrümmungszone eines 5 Wochen zwangsweise gekrümmten Blattstiels. Morphologische Oberseite = Konvexseite. V_o — V_u Vertikale. Vergr. 225.

- a) Bastbündel der konvexen Seite.
- b) Bastbündel der konkaven Seite.

gekrümmt worden waren, kein auffallender Unterschied gegenüber normalen Blattstielen zu konstatieren.

22. Versuch.

Blattstiele von *Sambucus glauca* und *nigra* wurden wie im 20. Versuch gekrümmt. Eine Kollenchymwucherung trat ebenfalls ein. Die anatomische Untersuchung von Blattstielen, die 5 Wochen gekrümmt gewesen waren, ließ eine Förderung der Wandstärken des Kollenchyms auf der Konvexseite erkennen. Im Bast und im Holz konnte weder bei *Sambucus nigra* noch bei *S. glauca* eine ausgesprochene Förderung der Festigungselemente auf der Konvexseite beobachtet werden.

23. Versuch.

Die Blattstiele von *Syringa vulgaris* zeigten bei einer Versuchsanordnung wie im 22. Versuch die gleichen Resultate. Auch hier war in Bast und Holz bei Blattstielen, die 4 Wochen lang gewaltsam ge-

4. Antagonistische Wirkungen der geo- und kamptotropischen Reaktionsbestrebungen.

a) Versuche im Gewächshaus.

Methodik.

Die eingetopften Versuchspflanzen wurden, nachdem ihre Blattstiele wie im Versuch 11 gekrümmt worden waren, in Inverslage¹⁾ gebracht. Durch diese Versuchsanordnung kam die zur konvexen Seite gewordene morphologische Oberseite des gekrümmten Blattstieles nach unten zu liegen. Eine geotropische Ankrümmung der Stammachsen verhinderte das Festbinden derselben an Stützstäbe. Sollte

¹⁾ Methodik s. Hering l. c. S. 510.

die morphologische Unterseite als Konvexseite erdwärts zeigen, so wurde zunächst die ganze Pflanze in der Weise orientiert, daß die Versuchsblattstiele einen nach unten offenen Winkel von 45° mit der Vertikalen bildeten. Sodann wurde der Blattstiel in seiner wachstumsfähigen Zone um 90° über eine Glasröhre nach aufwärts gezogen.

24. Versuch.

Blattstiele von *Abutilon Darwinii*. Dauer der Versuche 3, 6, 8 Wochen. Es wurde sowohl die morphologische Ober-, als auch die Unterseite zur Konvexseite gemacht. Beschrieben ist der Versuch, in dem die morphologische Unterseite Konvexseite geworden war. Wählte man die morphologische Oberseite zur Konvexseite, so mißglückten die Versuche infolge der Torsionen des Blattstieles oft. Im allgemeinen entsprachen die Resultate denen der anfangs erwähnten Anordnungen (s. Versuch 11).

Die anatomischen Untersuchungen ergaben, wenn wir an der Blattlamina beginnen, zunächst eine Förderung der Wandstärke des mechanischen Gewebes auf der zenitwärts gewendeten Seite; sodann gliederten sich etwa 1 cm vor der Krümmungszone die Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite auf einige Millimeter aus. Es folgte bis zur Mitte der Krümmungszone eine ständige Zunahme der Wandstärken des Festigungsgewebes auf der Konvexseite, die nach unten gerichtet war. Von der Mitte der Krümmungszone nahmen die Wandstärken allmählich wieder ab. Etwa 1 cm hinter derselben kam zunächst wieder eine, einige Millimeter lange Zone des Ausgleiches beider Seiten. Hierauf folgte bis zum Blattstielgrund eine Förderung des mechanischen Gewebes der nach oben gerichteten Seite. Die Differenzen der beiden antagonistischen Seiten waren im Verlauf der Krümmungszone nicht so auffallend wie bei gleichsinnigen Wirkungen (s. Versuch 11).

25. Versuch.

Blattstiele von *Phaseolus multiflorus*. Dauer der Versuche 4, 6, 8 Wochen. Bei *Phaseolus* ist die Schwerkraft von keinem so großen Einfluß auf die Veränderung des mechanischen Gewebes, wie bei *Abutilon*. So klang der durch den Krümmungsreiz verursachte Reaktionserfolg nicht schon 1 cm hinter und vor der Krümmungszone aus, sondern ließ sich weiter verfolgen. Auch waren in der Krümmungszone die Membranverdickungen der Festigungselemente durchaus nicht schwächer ausgebildet als bei gleichsinnigen Wirkungen. Die oben (s. Versuch 24) geschilderte Zone des Ausgleiches der beiden wirkenden Reizungen war gleichfalls vorhanden. Ebenso fand sich in den hierauf folgenden ungekrümmten Partien des Blattstieles eine Förderung des mechanischen Gewebes auf der zenitwärts gerichteten Seite.

26. Versuch.

Blattstiele von *Sparmannia africana* und *Pelargonium*. Dauer der Versuche 3, 6, 8 Wochen. Die Resultate entsprachen mit geringen Abweichungen denen von *Abutilon Darwinii* im 24. Versuch.

b) Versuche im Freien.

Methodik.

Durch Umbiegen schwächerer Seitenäste wurden die Blattstiele in die erforderliche Lage gebracht und über Glasröhren gekrümmt. Wo dies, wie bei hohen Bäumen, nicht möglich war, wurden die Blattstiele mit der Hand gekrümmt und durch Festbinden in dieser Lage fixiert. Ein mit Gewichten belastetes Lederriemchen war hierbei um die Krümmungszone geschlungen und zog diese nach unten, sodaß die Konvexeite erdwärts zeigte.

27. Versuch.

Blattstiele von *Acer Pseudoplatanus* und *campestre*. Dauer der Versuche 4, 6, 10 Wochen. Zu diesen Versuchen wurden die Blattstiele kleiner, etwa einen Meter hoher Bäumchen benutzt, die eingetopft im Freien standen.

In der Krümmungszone entsprachen die Reaktionen denen, die durch gleichsinnige Wirkungen hervorgerufen worden waren (siehe Versuch 18). Außerhalb der Krümmungszone machte sich in den nicht gekrümmten, aber aus ihrer geotropischen Gleichgewichtslage gebrachten Teilen der Blattstiele ein allerdings schwacher Reaktions-erfolg der geotropischen Reizung bemerkbar. Die Bast- und Kollenchymzellen der nach oben gerichteten Seiten waren in ihrer Membranver-
dickung gefördert. Die Holzzellen zeigten analoges Verhalten.

28. Versuch.

Blattstiele von eingetopften *Populus alba* und *nigra* ergaben entsprechende Resultate in der Ausbildung der Wandverdickungen des mechanischen Gewebes wie im Versuch 27.

29. Versuch.

Die Versuche, die mit Blattstielen von *Tilia americana*, *Aesculus Hippocastanum*, *Syringa vulgaris* und *Sambucus nigra* und *glauca* an-
gestellt wurden, ergaben Resultate, die in der Krümmungszone denen bei gleichsinnigen Wirkungen entsprachen (s. Versuch 20—23). Außerhalb der Krümmungszone bewirkte die Schwerkraft eine geringfügige Verstärkung der Membranen des mechanischen Gewebes auf den nach oben gerichteten Seiten. Bei *Aesculus* war der Holzkörper auf der ganzen Unterseite stärker entwickelt (s. Versuch 20).

5. Erfolge bei rechtwinkligem Aufeinanderwirken der geo- und kamptotrophischen Reaktionsbestrebungen.

Methodik.

Die Blattstiele wurden zunächst durch Abwärtskrümmen in horizontale Zwangslage gebracht und dann in der Horizontalebene um 90° gekrümmt. Zur bequemen Ausführung dieser beiden Krümmungen wurden Glasstäbe von nebenstehender Form (s. Fig. 24) verwendet. Über a) wurde der Blattstiel in der Horizontalebene um 90° gekrümmt, b) diente zur Befestigung des ganzen Gestelles an einen Holzstab und c) war Auflage für das Lederriemchen, das den Blattstiel in der Zwangslage durch Gewichtszug festhielt.

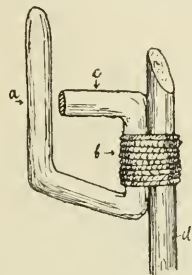


Fig. 24.

Gebogener Glasstab, um ein Krümmen von Blattstielen in horizontaler Lage zu ermöglichen. a, b, c die nach den 3 Dimensionen des Raumes orientierten, zu einander senkrechten Teile des Glasstabes. d Holzstab.

30. Versuch.

Blattstiele von *Abutilon Darwinii*. Dauer der Versuche 2, 6, 8 Wochen. Die anatomische Untersuchung zeigte, daß der Reaktionserfolg des Krümmungsreizes den des Schwerkraftreizes nur um ein geringes übertrifft. In der Hauptkrümmungszone fanden sich verdickte Festigungselemente sowohl auf der Konvexseite als auch auf der Oberseite. Die Zone der stärksten Wandverdickung war etwas nach der Konvexseite zu verlagert und bildete einen Winkel von $35\text{--}40^\circ$ mit der Horizontalen.

31. Versuch.

Blattstiele von *Sparmannia africana*. Versuchsdauer 3, 6, 8 Wochen. In der Krümmungszone zeigten sich fast ausschließlich die Festigungselemente der Konvexseite gefördert. Der Krümmungsreiz hatte also eine stärkere Reaktion ausgelöst als der Schwerkraftreiz.

32. Versuch.

Blattstiele von *Pelargonium*. Dauer der Versuche 4, 8 Wochen. Die Resultate ähnelten denen von *Abutilon Darwinii* (s. Versuch 30).

6. Einfluß von Beleuchtung.

Methodik.

Die Blattstiele wurden durch Längszug, der in der Richtung ihrer Normallage angriff, gehindert, tropistische Bewegungen auszuführen. Es gab nun zwei Möglichkeiten, die eine Flanke der Blattstiele zu verdunkeln. Das eine Mal wurden mit dünnen Bastfäden schmale Stanniolstreifen an die eine Flanke gebunden, sodaß diese nicht vom Licht

getroffen werden konnte. Das andere Mal wurden die Pflanzen in Dunkelkästen gestellt, in deren Vorderwand Schlitz geschnitten waren, sodaß das einfallende Licht die eine Seite der Blattstiele beleuchtete. Die Methode der Stanniolstreifen hatte den Vorteil, daß sie sich zugleich bei mehreren Pflanzen anwenden ließ, während im Dunkelkasten mit nur je 1 Exemplar gearbeitet werden konnte. Außerdem rief hier das einfallende Licht bei etwas durchsichtigen Blattstielen nur eine schwache Lichtabstufung der beleuchteten gegenüber der nicht beleuchteten Flanke hervor.

33. Versuch.

Blattstiele von *Abutilon Darwinii* wurden auf der einen Seitenflanke durch Stanniolstreifen verdunkelt. Dauer der Versuche 5 und 8 Wochen. Auf der beleuchteten Seite trat in der ganzen Länge des Blattstieles, in der Wachstumszone am auffälligsten, eine Wandverdickung des mechanischen Gewebes auf. Die verdunkelte Seite zeigte eine Zellwucherung. Der Bast, das Holz und ganz besonders die Kollenchymzellen besaßen auf dieser Seite große unverdickte Zellen.

34. Versuch.

Blattstiele von *Phaseolus multiflorus* wurden wie im 33. Versuch einseitiger Beleuchtung ausgesetzt. Dauer der Versuche 2 und 6 Wochen. Die Wandstärken des Kollenchyms, Bastes und Holzes waren auf der Lichtseite auffällig gefördert. Auf der Gegenseite traten nur dünnwandige, relativ großlumige Zellen auf.

35. Versuch.

Blattstiele von *Abutilon Darwinii* und *Phaseolus multiflorus* wurden im Dunkelkasten in heliotrophische Zwangslage gebracht. Dauer der Versuche 3 und 5 Wochen. Die Resultate glichen denen, die im Versuch 33 und 34 angegeben sind. Nur waren die Differenzen nicht so deutlich infolge des schon erwähnten geringen Unterschiedes der Lichtintensitäten auf den gereizten Seiten.

36. Versuch.

Blattstiele von *Phaseolus multiflorus* wurden auf der morphologischen Unterseite durch Stanniolstreifen verdunkelt. Dauer der Versuche 4 und 6 Wochen. Die Festigungselemente der belichteten Oberseite waren im Vergleich zu denen der Unterseite nur wenig verstärkt. Eine Gewebewucherung der Unterseite konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

37. Versuch.

Blattstiele von *Phaseolus multiflorus* wurden wie im vorigen Versuch teilweise verdunkelt, nur wurde die morphologische Oberseite

mit einem Stanniolstreifen überdeckt. Durch weißes Kartonpapier, das auf die Töpfe der Versuchspflanzen gelegt worden war, wurde annähernd eine Belenchtung der Unterseite erzielt, wie sie unter normalen Bedingungen auf der Oberseite herrschte. Dauer der Versuche 4 und 6 Wochen.

Die mechanischen Elemente der belichteten Unterseite zeigten starke Membranverdickungen, während die verdunkelte Oberseite nur großlumige, unverdickte Festigungselemente besaß.

7. Geotrophische Erfolge an orthotropen Stengeln bei intermittierender Reizung.

Methodik.

Die Blumentöpfe wurden, nachdem sie mit einer Gipsbrücke versehen waren, zu zweien rechts und links an ein Stativ mit Topfhaltern befestigt. Am oberen Ende des Stativstabes war rechtwinklig ein Glasstab angebracht, der nebenstehende Gestalt und Befestigung zeigte (s. Fig. 25).

Über die beiden freien Schenkel (a und b) wurden die Fäden, die am einen Ende durch die von Ball¹⁾ beschriebene Lederschlinge mit dem Stengel verbunden waren, auf der andern Seite die Gewichte trugen, geführt. Die Reibung der Fäden auf den glatten Glasstäben war eine geringe.

Die Stative lagen während der Versuche mit ihrer breiten Seite auf dem Tisch, vorn, in der Nähe des Glasstabes wurden sie durch entsprechend hohe, mit Sand gefüllte Blumentöpfe, gestützt. Die Gewichte hingen über den Tisch herab.

Eine solche Anordnung ermöglichte ein leichtes Wenden des ganzen Apparates mit freier Hand um 180°. Es wurden hierbei einfach die Zugfäden auf die andere Seite der freien Schenkel des Glasstabes gelegt. Die entstehende Exzentrizität der Fadenführung war bei der Stärke der Glasstäbe von 6 mm so gering, daß sie gegenüber der

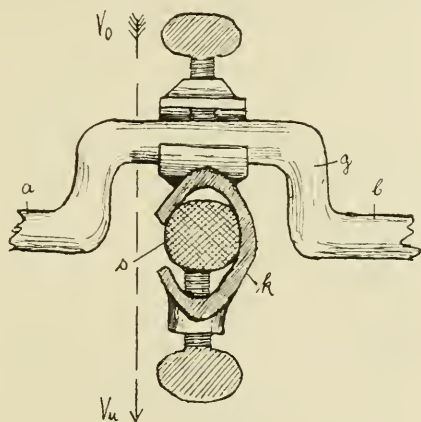


Fig. 25.

g Glasstab, a, b dessen freie Schenkel, die parallel zur Langsseite des Stativfußes laufen. k Klammer, s Stativstab von vorn gesehen. Vo—Vu Vertikale. $\frac{3}{4}$ nat. Größe. Gezeichnet bei horizontaler Lage des Stativstabes.

¹⁾ Ball, l. c. S. 308.

großen Einfachheit der Anordnung außer Betracht gelassen werden konnte. Auch entstand bei noch so starkem Zuge eine geringe geotropische Aufkrümmung der Stengel und somit Fehler, die größer waren, als die der Fadenführung.

Um größere Versuchsreihen ohne zu großen Aufwand von Stativen anstellen zu können, wurden noch folgende Apparate verwendet. Es wurde in eine Holzleiste, die lang genug war, um 6 Blumentöpfen mittlerer Größe nebeneinander Raum zu bieten, etwa 3 cm vom Rand je ein Loch gebohrt, durch das der Stab eines Statives mit Reibung hindurchging. Dann wurde der Fuß des Statives mit Bindfaden an diese Leiste befestigt. Auf die beiden Enden der Stativstäbe wurde eine zweite, gleichlange, schmalere Leiste, die in gleicher Entfernung (3 cm vom Rand) Löcher besaß, gesteckt, sodaß ein Rahmen entstand, dessen beide Längsseiten von den Leisten, und dessen Kurzseiten von den Stativstäben gebildet wurden. In die dünnere, schmalere Leiste waren in gleichen Abständen 6 Löcher gebohrt, in die abgeschmolzene Glasröhren mit Siegelack eingeschmolzen waren. Auf die breite Grundplatte wurden die Töpfe der Versuchspflanzen mit Bindfaden festgebunden und ihre Zugfäden durch die, dem Abstände der Töpfe entsprechenden Glasröhren, geführt. Das ganze Gestell lag horizontal, hinten mit dem Brett, das natürlich breiter gewählt worden war, als der größte Durchmesser der Töpfe, auf. Vorn gaben entsprechend hohe, mit Sand gefüllte Blumentöpfe die nötige Unterstützung. Bei Drehen um 180° wurde das Gestell, das doch ein Ganzes darstellte, mit der Hand umgelegt.

Zur Kontrolle wurden die antagonistischen Seiten, die abwechselnd nach oben und unten gewendet werden sollten, durch Tuschstriche markiert und streng darauf gehalten, daß die Kontrollmarken beim Drehen immer nach oben resp. nach unten zu liegen kamen.

Da sich jedoch eine Torsion des Stengels in seiner ganzen Länge nicht immer vermeiden ließ, so wurden die Stengel an den Stellen, wo bei den anderen Versuchen die Lederschlingen ansetzten, mit einer Gipsplatte von 5 mm Dicke, 60 mm Länge und 40 mm Breite umgossen. Diese Gipsplatte, an die symmetrisch die Zugfäden angebracht waren, lag bei geotropischer Reizlage der Stengel auf einem entsprechend hohen umgestülpten Blumentopf auf. Eine Torsion des Stengels war somit unmöglich, da er sich in dem festen Gipsverband nicht drehen konnte. Die geringe Stärke der Gipsplatte verbürgte ein ungehindertes Wachstum des Stengels und übte einen weit geringeren Einfluß auf die Pflanze aus, als die leicht tief einschneidenden Lederschlingen. Ferner wurden, um den Unterschied in der Beleuchtung der Ober- und Unterseite etwas auszugleichen, auf die Tischplatte unter die Stengel flache Rinnen von weißem Papier gelegt, die durch

Reflektion des Lichtes eine etwa gleichstarke Beleuchtung der Unterseite ermöglichen.

Zu den folgenden Versuchen wurden beide Arten von Gestellen und Zugvorrichtungen verwendet. Bei den im Winter ausgeführten Orientierungsversuchen wurden Stative bevorzugt. Im Sommer hingegen fanden vor allem die zuletzt beschriebenen Gestelle Verwendung.

38. Versuch.

Hypokotyle von *Ricinus communis* wurden in horizontaler Zwangslage jeden zweiten Tag um 180° gedreht. Die Versuche dauerten 6, 8 und 10 Wochen.

Eine anatomische Untersuchung der von Zentimeter zu Zentimeter ausgeführten Querschnitte ergab eine Wucherung des Kollenchyms in den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten. Die Zellweite des Kollenchyms übertraf die normaler Vergleichspflanzen. Die Wandverdickung war etwa die gleiche wie in den senkrecht zum Lote stehenden Flanken. Bast und Holz waren im ganzen Umkreis des Schnittes gleichmäßig entwickelt und von dem normaler Pflanzen nur durch ihre mehr ellipsoidische Anordnung unterschieden.

39. Versuch.

Hypokotyle von *Ricinus communis* wurden in horizontaler Zwangslage jeden vierten Tag um 180° gedreht. Die Versuche dauerten 6 bis 8 Wochen.

Äußerlich trat eine Abflachung des Stengels in horizontaler Richtung ein, eine Folge der Kollenchymwucherung auf den in der Lotrichtung liegenden Seiten.

Eine anatomische Untersuchung ergab eine Wucherung des kollenchymatischen Gewebes auf den abwechselnd nach oben und unten gerichteten Seiten. Die Zellen waren größer als die der horizontalen Flanken, zeigten aber eine etwas geringere Membranverdickung als diese. Desgleichen ließ der Bast auf den in der Lotrichtung liegenden Seiten stärkere Wandverdickung und geringeres Lumen erkennen, als auf den Flanken. Die gleichen Verhältnisse zwischen Zellweite und Zellwandverdickung fanden sich im Holz, nur waren die Unterschiede sehr gering. Selbst im Bast waren die anatomischen Veränderungen nur in zwei Exemplaren der Versuchsreihe so deutlich ausgesprochen, wie es eben geschildert wurde.

40. Versuch.

Unter gleicher Anordnung wurden Hypokotyle von *Ricinus communis* jeden sechsten Tag um 180° gedreht. Dauer der Versuche 8 und 10 Wochen.

Bast und Holz waren in ihrer Wandstärke auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten ganz bedeutend gefördert und hatten dabei ein geringeres Lumen, als es den Bast- und Holz-zellen auf den horizontalen Flanken zukam. Die einzelnen Gefäß-bündel standen auf den in der Lotrichtung liegenden Seiten dicht beieinander, nach den horizontalen Flanken zu rückten sie etwas aus-einander. Diese Unterschiede fanden sich besonders gut sichtbar in der Hauptwachstumszone und nahmen nach der Wurzel zu allmählich ab. Sie ließen sich aber selbst in den Teilen des Stengels kurz vor der Wurzel noch nachweisen.

41. Versuch.

Hypokotyle von *Ricinus communis* wurden in horizontaler Zwangs-lage jeden 8. Tag um 180° gedreht. Die Versuche dauerten 6 und 8 Wochen.

Anatomisch zeigten auch diese Versuche die gleichen Resultate wie Versuch 40, jedoch waren alle Unterschiede noch besser sichtbar.

42. Versuch.

Epikotyle von *Phaseolus multiflorus* wurden in horizontaler Zwangs-lage jeden 3. Tag um 180° gedreht.

Die Unterschiede in Kollenchym, Bast und Holz waren denen von *Ricinus communis* bei zweitägiger intermittierender Reizung gleich (s. Versuch 38).

43. Versuch.

Wurden Epikotyle von *Phaseolus multiflorus* in horizontaler Zwangs-lage jeden 6. Tag um 180° gedreht, so traten in Kollenchym, Bast und Holz die typischen anatomischen Veränderungen auf.

Bei einer Dauer der Versuche von 8 Wochen machte sich eine Dickenzunahme der Epikotyle in der Lotrichtung bemerkbar. Das Kollenchym war auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten großlumiger als auf den horizontalen Flanken, besaß aber etwa gleiche Wandstärke. Bast und Holz zeigten auf den in der Lotrichtung liegenden Seiten größere Wandverdickungen und geringeres Lumen als auf den horizontalen Flanken.

44. Versuch.

Unterwarf man Epikotyle von *Phaseolus multiflorus* einer inter-mittierenden Reizung von 8 zu 8 Tagen, so traten die gleichen Ge-webedifferenzen auf wie im 42. Versuch.

45. Versuch.

Hypokotyle von *Ricinus communis* wurden in horizontaler Zwangs-lage auf Zweidrittel ihrer Länge eingegipst und jeden 5. und 7. Tag

um 180° gedreht. Dauer der Versuche 10 Wochen. Eine anatomische Untersuchung ergab im Kollenchym (es soll bei den Resultaten nur von der eingegipsten Strecke gesprochen werden) geringe Unterschiede. Auch im Bast und im Holz fanden sich Unterschiede zwischen den senkrecht zu einander stehenden Seiten nur in Form einer verschiedenen Ausbildung der Wandstärke. Die Größe der Zelllumina war die gleiche. Auf den abwechselnd nach aufwärts und abwärts gerichteten Seiten traten sowohl im Bast als auch im Holz starke Membranverdickungen auf, die auf den horizontalen Flanken vollständig fehlten.

46. Versuch.

Epikotyle von *Phaseolus m.* wurden auf $\frac{2}{3}$ ihrer Länge eingegipst und in horizontaler Zwangslage jeden 3., 5. und 7. Tag um 180° gedreht. Die Versuche dauerten 8 Wochen.

Eine intermittierende Reizung in Zwischenräumen von 3 zu 3 Tagen zeigte keinerlei anatomische Veränderungen der Festigungsgewebe auf den senkrecht zueinander stehenden Seiten. Bei Zwischenräumen von 5 und 7 Tagen fanden sich wiederum nur Unterschiede in der Ausbildung der Wandverdickung des mechanischen Gewebes, die denen von *Ricinus c.* im 45. Versuch glichen. Die Größe der Zellweite war auch hier, bei der gleichen Gewebeart, auf den senkrecht zueinander stehenden Seiten, dieselbe.

8. Versuche mit wechselseitiger Krümmung orthotroper Stengel.

Methodik.

Zur wechselseitigen Krümmung orthotroper Organe wurde folgender Apparat verwendet. Zwei Glasröhren von 2 cm Durchmesser und 6 cm Länge wurden in breite Korke parallel zueinander so befestigt, daß sie einen 1—2 cm breiten Spalt zwischen sich ließen. An den Korken wurden, senkrecht zu den Glasröhren, zwei Holzstäbe von 40—50 cm Länge in ihrer Mitte festgebunden und die gegenüberliegenden Enden der beiden, einander parallelen Holzstäbe durch eine dünne Glasröhre vereinigt. Dieses ganze horizontal liegende Gestell ließ sich an 2 mit Reibung durch die Korke gesteckten vertikalen Holzstäben, die mit ihrem unteren Ende im Blumentopf einander parallel eingegipst waren, verschieben. So war es möglich, mit der Krümmungszone dem Längenwachstum des Stengels zu folgen.

Sollten mit diesem Apparate Pflanzen in einer Ebene abwechselnd nach entgegengesetzten Seiten gekrümmt werden, so wurden die Stengel zwischen die beiden parallelen Glasröhren gebracht. Dann wurde das ganze Gestell in die Höhe der Hauptwachstumszone geschoben und der Stengel über eine der beiden Glasröhren um 90° gekrümmt.

Die Fäden mit der Belastung liefen dabei entsprechend über die äußeren Glasröhren. Die beiden antagonistischen Seiten wurden mit Tusche markiert, ebenso die Krümmungszone. Sollten nach bestimmter Zeit die Stengel nach der entgegengesetzten Seite gekrümmt werden, so wurde sehr vorsichtig der Stengel zunächst in vertikale Lage gebracht und dann langsam (etwa durch gesteigerte Belastung) über die zweite Glasröhre gekrümmt. Hierbei wurde natürlich streng darauf gehalten, daß die frühere Konkavseite zur Konvexseite wurde.

Fast ausschließlich stellte ich Versuche mit *Ricinus communis* an, da bei *Phaseolus m.* eine wechselseitige Krümmung nur schwer vorgenommen werden konnte. Auch die Versuche mit *Ricinus* mißlangen öfters, weil die Hypokotyle beim Umkrümmen zerrissen. Bei *Phaseolus m.* geschah dieses Zerreißen gewöhnlich schon beim ersten Wechsel der Krümmung. Am besten ließen sich Versuche mit der letztgenannten Pflanze ausführen, wenn die Glasröhren, über die die Krümmung vorgenommen wurde, etwa 4 cm Durchmesser besaßen.

47. Versuch.

Hypokotyle von *Ricinus c.* wurden jeden zweiten Tag wechselseitig gekrümmt. Dauer der Versuche 8 Wochen. Die Versuche zeigten in der Krümmungszone und oberhalb derselben das gleiche Resultat, wie bei einer Reizung antagonistischer Seiten an jedem zweiten Tag (s. Versuch 38). Unterschiede in der Ausbildung der Festigungselemente auf den senkrecht zueinander stehenden Seiten konnten nicht beobachtet werden.

48. Versuch.

Hypokotyle von *Ricinus communis* wurden jeden vierten Tag wechselseitig gekrümmt. Dauer der Versuche 8 Wochen.

Schon nach viermaliger, wechselseitiger Krümmung hatten die Hypokotyle in der Krümmungszone so an Durchmesser zugenommen, daß nur mit großer Vorsicht ein Umkrümmen nach der andern Seite vorgenommen werden konnte. Am Schluß des Versuches zeigten die Hypokotyle eine so starke Anschwellung der Krümmungszone, daß sie normale Hypokotyle um ein bedeutendes übertrafen.

Ganz besonders hatte der Durchmesser in der Richtung der Krümmungsebene zugenommen. Schnitte 6 cm oberhalb der Erde hatten einen Durchmesser von 4,2–4,5 mm, während in der Krümmungszone, die 9–12 cm über dem Boden lag, die große Achse des ellipsoidischen Querschnittes 6,5–7 mm betrug, die kleine 5–5,5 mm.

Die anatomischen Unterschiede der senkrecht zu einander stehenden Seiten waren die gleichen, wie sie im Versuch 40 beschrieben sind. Nur war der Holzkörper auf den abwechselnd konvexen und kon-

kaven Seiten gewaltiger entwickelt. Die Holzzellen waren englumig und besaßen starke Wandverdickungen. Auch waren mehr Holzzellen entwickelt als auf den senkrecht zur Krümmungsebene stehenden Flanken. Der Holzkörper bildete einen Ring, dessen äußere Begrenzung ein Kreis, dessen innere eine Ellipse war, deren große Achse senkrecht auf der Krümmungsebene stand (s. Fig. 10). Nach den Kotyledonen zu ließen sich diese Unterschiede bis zur Ansatzstelle des Längszuges verfolgen, nach der Wurzel zu bis auf eine Entfernung von 3 cm abwärts der Krümmungszone.

49. Versuch.

Hypokotyle von *Ricinus communis* wurden jeden 5., 6., 7. Tag wechselweise gekrümmt. Die Gesamtergebnisse dieser Versuche von 8 Wochen Dauer waren die gleichen, wie im 48. Versuch.

50. Versuch.

Hypokotyle von *Cucurbita Pepo* wurden wechselweise jeden 6. Tag gekrümmt. Die Kollenchymwucherung in der Krümmungszone war so stark, daß die sonst ellipsoidischen Stengel einen kreisförmigen Querschnitt annahmen. Versuche von 6 Wochen Dauer ergaben die gleichen anatomischen Veränderungen wie Versuche mit *Ricinus communis*.

Literaturverzeichnis.

- Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Jahrb. f. w. Bot. 1904. Bd. 39, p. 308, 322 ff.
- Bordner, The influence of traction on the formation of mechanical tissue in stems. Bot. Gazette. 1909. Vol. 48, p. 271.
- Bücher, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. w. Bot. 1906. Bd. 43, p. 271 ff.
- Čzapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegung. Jahrb. f. w. Bot. 1898. Bd. 32, p. 287.
- Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln. Sitzungsbericht der Wiener Akademie. 1895. Bd. 104, Abt. 1, p. 1236.
- Darwin, Bewegung und Lebensweise der Kletterpflanzen. 1876. p. 58.
- Derschau, Einfluß von Kontakt und Zug auf rankende Blattstiele. Dissert. Leipzig. 1893. p. 14 u. 18.
- Elfving, Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen. Öfversigt af Finska Vet. Soc. Förhandl. Bd. 30, p. 101.
- Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. w. Bot. 1905. Bd. 41, p. 233.
- Frank, Über die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig 1870. p. 62.

- Hegler, Über den Einfluß von Zugkräften auf die Ausbildung und Festigkeit der Gewebe. Cohns Beiträge z. Biologie der Pflanzen. 1893. Bd. 6, p. 333.
- Hering, Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. w. Bot. 1904. Bd. 40, p. 510, 528.
- Hibbard, The influence of tension on the formation of mechanical tissue in plants. 1907. Bot. Gazette. Vol. 43, p. 361.
- Keller, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung der Festigungsgewebe. Diss. Kiel. 1904. p. 12 ff.
- Knight, Phil. trans. 1803. II, p. 280; 1811 p. 217. Eine Übersetzung findet sich bei Treviranus, Physiologie der Gewächse. 1835.
- Massart, Sur l'irritabilité des plantes supérieures, Mém. cour. par l'acad. roy. de Belgique, p. 36 ff.
- Newcombe, The influence of mechanical resistance on the development and life period of cells. Bot. Gazette. 1894. Vol. 19, p. 149 ff.
- Noll, Eine neue Methode der Untersuchung auf Epinastie. Flora 1893. p. 358 ff
- Pfeffer, Pflanzen-Physiologie, Bd. II. 1904. Die betreffenden Paragraphen.
- Druck und Arbeitsleistung. 1893. Bd. 20 der Abhandlung. d. Kgl. Sächs. Akademie d. Wiss., p. 239 ff.
- Ricome, Recherches experimentales sur la symétrie des rameaux floraux. Ann. des. se. Série VIII. tome VII. p. 393.
- Sachs, Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen. Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. 1882. Bd. 2, p. 216.
- Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg. 1882. Bd. 2, p. 267.
- Schwendener und Krabbe, Orientierungstorsionen der Blüten und Blätter. Abhandlung der Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1892. I, p. 47.
- Sperlich, Untersuchungen an Blattgelenken. Innsbruck 1910. p. 53 ff.
- Uhlitzsch, Untersuchungen über das Wachstum der Blattstiele. Diss. Leipzig. 1887. p. 42.
- Vöchting, Bewegungen der Blüten und Früchte. 1882. p. 122.
- Zur experimentellen Anatomie. Nachrichten der Königlichen Gesellschaft der Wiss. zu Göttingen. 1902. Bd. 38, p. 282.
- Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908. p. 287.
- Über Spitze und Basis an den Pflanzenorganen. Botan. Zeitung. 1880. Bd. 38, p. 599.
- Wiedersheim, Über den Einfluß von Belastung auf die Ausbildung von Holz und Bastkörper bei Trauerbäumen. Jahrb. f. w. Bot. 1903. Bd. 38, p. 44.
- Wiesner, Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Bericht d. D. bot. Gesell. 1895. Bd. 13, p. 486.
- Worgitzky, Vergleichende Anatomie der Ranken. Flora 1887. p. 50 ff.
- Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Bot. Zeitung. 1887. Bd. 45, p. 819.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Biologie der Pflanzen](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [10_3](#)

Autor(en)/Author(s): Neubert Ludwig

Artikel/Article: [Geotrophismus und Kamptotrophismus bei Blattstielen 299-352](#)