© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Nutation der Blüthenstiele der Papaver-Arten und der Sprossenden von Ampelopsis quinquefolia Michx.

Von

Dr. Max Scholtz.

Mit Tafel XIII. und XIV.

I.

Die Nutation des Blüthenstiels bei Papaver.

Wiederholt ist die Richtung der Blüthenstiele der *Papaver*-Arten Gegenstand der Untersuchung gewesen.

Frank arbeitete mit *Papaver dubium* und *P. pilosum* (1868)[1]). Ein im Topf eingewurzeltes Exemplar von *P. dubium* wurde in aufrechter Stellung 48 Stunden im Dunkeln gehalten. Während dieser Zeit hatte sich ein junger Blüthenstiel halbkreisförmig nach unten gekrümmt. Hierauf wurde die Pflanze umgekehrt, so dass die Concavität der Krümmung des Stieles nach oben gerichtet war. Nach 18 Stunden hatte sich der Krümmungsbogen soweit geöffnet, dass das vorher senkrecht nach Oben gerichtete Ende des Blüthenstieles mit der Knospe horizontal stand. Ebenso verhielten sich abgeschnittene in Wasser stehende Pflanzen von *Papaver pilosum*, welche im dunklen Raume in verkehrter Richtung aufgestellt waren. Aus diesen Versuchen und aus der Erwägung, dass Gewebespannungen die Ursache der Krümmung nicht sein können, da dieselben während der gesammten Dauer der Umkrümmung in genau dem gleichen Sinne vorhanden sind, wie im gerade gestreckten Blüthenstiele, schliesst Frank, dass der abwärts gekrümmte Theil der Blüthenstiele von *Papaver* positiv geotrop sei. Einen Versuch, welcher entscheiden konnte, ob die Ausgleichung der Krümmung bei verkehrt aufgestellten Pflanzen durch das nach unten ziehende Gewicht der Knospe bewirkt wird, stellte Frank nicht an.

De Vries wiederholte diese Versuche mit demselben Erfolg (1872)[2]).

[1]) B. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868 pag. 49 V. und pag. 87.

[2]) de Vries, Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg Bd. I. (1874) pag. 229.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Als Kontrolversuch aber wurde bei im übrigen gleicher Versuchsanordnung das Verhalten von Exemplaren beobachtet, deren Blüthenknospen entfernt worden waren. Solche decapitirte Blüthenstiele in normaler Stellung gehalten streckten ihr abwärts gekrümmtes Ende senkrecht nach oben (die Krümmung wurde völlig ausgeglichen), während bei den in verkehrter Richtung befestigten Exemplaren sich das Ende des Stengels genau senkrecht aufwärts stellte, wodurch die Krümmung bisweilen noch schärfer wurde. Ausserdem entfernte de Vries von überhängenden Blüthenstielen von *Papaver pilosum* und *dubium* die Endknospen sammt dem nächsten geraden Theile des Stieles, und steckte darauf den ganzen untern geraden Theil desselben in eine enge Glasröhre, so dass nur der gekrümmte Theil frei blieb. Die so vorbereiteten Stiele wurden im dunklen feuchten Raume so befestigt, dass die Krümmungsebene derselben horizontal lag. Bei allen Versuchsobjecten hatte sich im Verlauf mehrerer Stunden der gekrümmte Theil senkrecht aufwärts gerichtet.

Durch diese Ergebnisse ist für de Vries bewiesen, dass die herabgebogenen Enden der Blüthenstiele negativ geotrop sind; „und dass also die Abwärtskrümmung Folge des Gewichtes der Blüthenknospe ist", nicht, wie Frank behauptet, durch positiven Geotropismus verursacht werde. Der nothwendige entscheidende Versuch über das Verhalten decapitirter Blüthenstengel, welche an ihrem Ende mit einem dem der weggeschnittenen Knospe gleichen Gewichte beschwert waren, wurde nicht angestellt.

Sachs[1]) vertritt die gleiche Auffassung wie de Vries bezüglich der Abwärtskrümmung von Blüthenstielen. Das Streben der Stiele, sich aufwärts zu krümmen, kann deshalb nicht in die Erscheinung treten, weil die Last der Blüthe hinreicht, den Stiel abwärts zu biegen.

Am ausführlichsten wurden Richtung und Bewegung der Blüthenstiele von *Papaver (P. Rhoeas, Lecocqii, dubium, somniferum, orientale, umbrosum, bracteatum, argemonoides)* von Vöchting untersucht (1882)[2]).

Er wies nach, dass es nicht das Gewicht der Knospe sei, welches die Abwärtskrümmung des tragenden Stieles verursache.

Kehrt man knospentragende Sprosse um und schneidet die Knospen ab, so wird die Krümmung nicht ausgeglichen, sie bleibt um so genauer in ihrer ursprünglichen Form erhalten, je jünger die Knospe ist (l. c. p. 96). Dieser Umkehrungsversuch allein beweist nicht, dass das Gewicht der Knospe nicht die Krümmung des Blüthenstieles verursacht. Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, dass die Krümmung durch das Gewicht der Knospe verursacht und darauf durch Wachsthum fixirt wird, so dass ein Entfernen der Knospe zu der Zeit, zu welcher die Krümmung durch dieses nachträgliche Wachsthum bereits unveränderlich geworden ist, keinen Einfluss mehr auf dieselbe aus-

---

[1]) Sachs, Lehrbuch der Bot., 4. Aufl. Leipzig 1874 p. 815, 816.

[2]) H. Vöchting, Die Bewegungen der Blüthen und Früchte. Bonn (1882) pag. 92 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

üben kann. Werden Exemplare mit gekrümmten Stielen am Klinostaten befestigt und um horizontale Axe im Dunkeln in Rotation versetzt, so strecken sich die Stiele gerade, indem sie dabei dem Gewicht der Knospe in allen Lagen um ein Geringes nachgeben (l. c. p. 100); der Stiel mit der Knospe wird nicht schlaff hin und herbewegt, und hängt nicht je nach seiner Stellung in der Rotationsebene nach verschiedenen Seiten herab. Dies aber müsste der Fall sein, wenn das Gewicht der Knospe den oberen Theil des Blüthenstieles mechanisch herabkrümmte. Es ist, wie Vöchting hervorhebt, bei diesem Versuche nicht ausgeschlossen, dass die Stiele in Folge der Rotation ihre plastische, biegsame Beschaffenheit verlören und ihre Gewebe festigten, in Folge dessen sie dann in gerader Richtung (rectipetal) fortwüchsen, nachdem die ursprüngliche Krümmung durch verstärktes Wachsthum der concaven Seite ausgeglichen wurde. Schliesslich wird die Frage nach der Beziehung zwischen dem Gewichte der Knospe und der Abwärtskrümmung der Stiele durch ein anderes Experiment klar entschieden. Schneidet man an abwärts gekrümmten Stielen die Knospen ab und befestigt sie wieder an dem decapitirten Stengel mit feinem Faden, so richtet sich das herabhängende Ende in 12 bis 48 Stunden vertikal nach oben. Als die Last, welche ein solcher sich aufrichtender decapitirter Stiel noch zu heben vermag, wird von Vöchting das Gewicht von drei Blüthenknospen angegeben (ib. pag. 103). Durch diese Versuchsanordnung ist bewiesen, dass nicht das Gewicht der Knospe den oberen Theil des Stengels abwärts zieht.

Weiterhin wird nachgewiesen, dass die Abwärtskrümmung eine Erscheinung von positivem Geotropismus ist.

An einer im Topf gezogenen Pflanze wurde um eine Knospe, welche sich eben abwärts zu neigen anfing, ein Coconfaden geschlungen, dieser über eine sehr leicht bewegliche in einer Klammer befestigte hölzerne Rolle geführt und an seinem freien Ende mit einem Gewicht (0,15 g?) beschwert. Der Stiel mit der Knospe krümmte sich trotz der Belastung abwärts (l. c. p. 100). Wiederholt wurde dieser Belastungsversuch an *P. somniferum* und *P. Rhoeas* von M. Fünfstück[1]). Es ergab sich, dass bei der Abwärtsbewegung des Stieles sich eben umkrümmender Knospen eine Kraft thätig ist, die durchschnittlich das doppelte Gewicht der Knospe fortbewegen kann.

Dieser Versuch für sich allein entscheidet nicht, dass die Krümmung auf positivem Geotropismus beruht; sie könnte unter denselben Verhältnissen auch dann eintreten, wenn es sich um eine spontane Nutation handelte. Beweisend dagegen ist die Geradestreckung der Stengel am Klinostaten, nachdem durch das Verhalten der decapitirten und an ihrem Ende mit Knospen belasteten Stiele nachgewiesen war, dass das Gewicht der Knospe die Krümmung nicht verursacht.

Endlich zeigte Vöchting, dass nur diejenigen Stengel ihren oberen

---

[1]) M. Fünfstück, Zur Frage nach der aktiven Krümmung der Knospenstiele der *Papaveraceen*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. I. 1883 p. 429.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Theil positiv geotrop abwärts krümmen, welche einen sich entwickelnden Fruchtknoten an ihrer Spitze tragen, und dass es nur der Fruchtknoten, kein anderer Blüthentheil ist, durch welchen im Blüthenstiel diejenigen Vorgänge ausgelöst werden, welche ihn positiv geotrop machen. Wird nämlich in abwärts gerichteten Knospen der Fruchtknoten zerstört, während die übrigen Blüthentheile unversehrt bleiben, so richtet sich der Stengel in kurzer Zeit vertikal aufrecht, genau so, als wenn die ganze Knospe abgeschnitten worden wäre. Bleibt dagegen das Gynoeceum erhalten, und wird nur der eine oder andere oder alle andern Kreise der Blüthe entfernt, so verhält sich der Stengel in seinem Krümmungsverlaufe wie ein solcher, welcher eine vollständige gesunde Knospe trägt. Er streckt sich erst unmittelbar vor der Empfängnissfähigkeit der Narben senkrecht nach oben.

Diesen Untersuchungen entgegen rechnet Wiesner (1880, 1890)[1]) die nickenden Blüthenknospen des Mohnes zu den geocentrisch gekrümmten Pflanzentheilen. Der weiche spannungslose Stengel wird durch das Gewicht der Knospe herabgekrümmt (Lastkrümmung); hierdurch wächst die convexe Seite des Stengels unter Zug, die concave Seite unter Druck. Die Dehnung wirkt fördernd, der Druck hemmend auf das Wachsthum ein. Das Resultat dieses Zug-Druckwachsthums ist die Fixirung der Krümmung derart, dass dieselbe auch erhalten bleibt, wenn die Pflanze umgekehrt wird.

Meine eigenen Untersuchungen über die Krümmung des Knospenstieles bei *Papaver* wurden im Anschluss an Untersuchungen über Wachsthumscorrelationen ausgeführt; sie erstrecken sich auf die Arten *Papaver dubium, Rhoeas, somniferum, Argemone, hybridum* L., *P. Hookeri* Baker. Sämmtliche Versuche, mit Ausnahme derjenigen am Klinostaten, wurden mit kräftigen im botanischen Garten zu Karlsruhe im freien Lande angestellt.

Die jungen Knospenstengel wachsen Anfangs in der Richtung ihrer Anlage rectipetal[2]) weiter, bis sie eine Länge von 0.5 bis 2 cm erreicht haben. Hierauf beginnen sie sich abwärts zu krümmen. Diese Abwärtskrümmung erfolgt in verschiedener Weise; entweder sehr scharf und deutlich von dem basalen gerade bleibenden Theile des Stieles abgesetzt, oder sie vollzieht sich im flachen nach unten geöffneten Bogen, wobei der ganze Stengel eine leichte Krümmung erfährt. Die Längsachse der Knospe selbst fällt in der Regel mit derjenigen des abwärts geneigten Theiles des Stieles zusammen. Nicht selten aber ist die Knospe in Bezug auf das Ende des Stieles ein Wenig aufwärts gerichtet. Diese Richtungsabweichung der Knospe erklärt sich aus einem Zurückbleiben derselben in ihrer vormaligen rectipetalen Stellung, während der Stiel schon nach unten gewendet ist. Bald aber wird auch hier die Knospe abwärts geführt und in die Verlängerung der Achse

---

[1]) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. II. Theil. Denkschriften d. K. Academie d. Wissensch. Wien. Bd. 43 (1882) pag. 63; u. Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Wien. (1890) pag. 293.

[2]) Vöchting, l. c. pag. 31.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Stielendes gestellt. Dieses Ende richtet sich nun vertikal nach unten, während der basale Theil sich senkrecht nach oben stellt. Die gekrümmte Zone des Stengels hat meist die Gestalt eines Halbkreises. Nicht selten aber ist die Krümmung flacher und stellt ein kleineres Bogenstück einer kreisähnlichen Curve vor. Man kann denjenigen Theil der Krümmung, welcher von ihrem Culminationspunkte nach der Basis des Stengels zu liegt, zweckmässig als den aufsteigenden Ast, und den Theil, welcher nach der Knospe zu liegt, als den absteigenden Ast der Krümmung bezeichnen, und in Uebereinstimmung hiermit die sich an diese Krümmungstheile anschliessenden Stücke des Stengels als den aufsteigenden und den absteigenden Theil desselben. Ist der Knospenstengel das Ende eines Hauptsprosses, so erfolgt die Abwärtskrümmung nicht in einer bestimmten Orientirung zum übrigen Aufbau der Pflanze. Seitensprosse dagegen krümmen sich in der Weise, dass die Knospen nach aussen an den Umfang des Sprosssystems zu hängen kommen. (Fig. 1).

Der Stengel selbst ist meist starr und biegungsfest, die Bezeichnungen schlaff oder weich passen zur Beschreibung desselben nicht. Auch ist derselbe nicht, wie Wiesner angiebt, spannungslos, sondern man kann fast immer deutlich ausgeprägte Spannungsverhältnisse nachweisen. Dieselben hat Frank[1]) näher bei *Papaver dubium* untersucht. Wird ein noch nicht gekrümmter Knospenstiel der Länge nach gespalten, so spreizen die Theile auseinander. Zieht man aus Rinde und Gefässbündel bestehende Streifen von einem solchen jungen Stengel ab, so werden sie kürzer als der isolirte Markcylinder und nehmen dabei bisweilen eine schwache, an der Epidermisseite concave Krümmung an. Bei abwärts gebogenen Stielen weisen freipräparirte Rinden-Gefässbündelstreifen der convexen Oberseite, sowie der concaven Unterseite der Krümmung ebenfalls Spannungsverhältnisse in Bezug auf das Mark auf. Die entstehende Längendifferenz zwischen den Schichten der Oberseite und dem Marke ist deutlich kleiner als diejenige zwischen dem Gewebe der Unterseite und dem Markcylinder. Es herrscht also an der convexen oberen Seite eine geringere Spannung als an der concaven unteren. Alle diese Spannungsverhältnisse werden auch hier deutlicher, wenn man die präparirten Gewebestreifen in Wasser einlegt.

Diese von Frank angegebenen Gewebespannungen konnte ich für die von mir untersuchten Arten völlig bestätigen. An noch nicht gekrümmten jungen Knospenstengeln werden frei präparirte Stücke der Rinde kürzer, das dazu gehörige Mark länger als sie im unverletzten Stengel sind. Die Rinden-Gefässbündschicht ist negativ, das Mark positiv gespannt.

---

[1]) l. c. pag. 57 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es betrug bei:

I. *Papaver dubium.*

Länge des unverletzten noch nicht gekrümmten Knospenstieles.	Länge des isolirten Markes [1]).	Länge des dazugehörigen Rinde-Gefässbündelstreifens [1]).
1	1.1	1 cm

bei Frank sind die entsprechenden Zahlen (l. c. pag. 58):

0.62	0.62	0.60
1.46	1.46	1.40

Die Verlängerung des isolirten Markes tritt fast ausnahmslos ein, dabei krümmt sich dasselbe bisweilen schwach bogenförmig; häufig dagegen unterbleibt die Verkürzung der frei präparirten Rindenstreifen.

II. *Papaver somniferum* [2]).

Länge des mit halbkreisförmiger Krümmung nach unten gebogenen unverletzten Blüthenstieles von dem Ansatz der Knospe bis zur Insertion des obersten Blattes.	Länge des aus Rinde und Gefässbündeln bestehenden Streifens der Oberseite.	Länge des Markes.	Länge des aus Rinde und Gefässbündeln bestehenden Streifens der Innenseite.	Länge der Streifen von den Flanken des Stengels.
6.2	6.5	6.7	6	6.2 cm.
(Nach halbstündigem Liegen im Wasser:				
	6.2	7.6	6	6.3 cm.)

Wie die Zahlen ergeben, ist die Rinde der Oberseite sowie das Mark positiv, die Rinde der Innenseite negativ gespannt. Die Rinde an den Flanken des Stengels ist nicht gespannt. Entfernt man die Rinde an der Innenseite des gekrümmten Stengels, so richtet sich das abwärts geneigte Stück über die Horizontale hinaus auf (Fig. 6,3). Nimmt man an der Oberseite die Rinde weg, so wird die Krümmung schärfer, das abwärts geneigte Ende bewegt sich dem aufsteigenden Stengeltheile entgegen (Fig. 6,2). Der frei präparirte Markcylinder bleibt gekrümmt, der Krümmungsbogen aber wird weiter, der Krümmungsradius vergrössert sich (Fig. 6,4). Die von den Flanken abgetragenen Gewebestreifen behalten genau die Form des unverletzten Stengels bei (Fig. 6,1).

Die Figur 8 giebt den Verlauf des Wachsthums eines Blüthenstieles von *Papaver somniferum* wieder. Die Lage wurde immer nach 24 Stunden gezeichnet. Man erhält diese Wachsthumsbilder leicht, wenn man ein Stück starkes Papier hinter den Stengel legt, denselben schwach

[1]) Mittelwerthe aus 5 Messungen an ursprünglich gleich langen Stielen.

[2]) Längs der Krümmung des Blüthenstieles, bezw. der Gewebestreifen desselben wurde ein Seidenfaden angelegt und die Länge desselben gemessen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

an dasselbe andrückt und seine Richtung durch eine Reihe von Punkten auf dem Papiere bestimmt. Die Verbindung der Punkte durch eine Linie giebt dann das gewünschte Bild. Bringt man Tuschmarken am Stengel an und beobachtet das Auseinanderrücken derselben während des Wachsthums, so ergiebt sich, dass dasselbe eine zeitlang auf dem ganzen Stengel gleichmässig vertheilt ist, und dass sich ein schwaches Wachsthumsmaximum am Scheitelpunkte der Krümmung ausbildet, sobald der Stengel die Nutation vollzieht; während gleichzeitig der untere Theil desselben stärker wächst als sein oberes Ende. Wenn der Knospenstiel ungefähr seine halbe Länge erreicht hat, rückt das intensivste Längenwachsthum in den oberen Theil desselben und erreicht meist unmittelbar unterhalb der Krümmung am aufsteigenden Stengeltheile ein starkes Maximum. Bisweilen aber liegt das stärkste Wachsthum am absteigenden Stengel, und dieser wächst dann dem aufsteigenden Theile bedeutend voraus, bis durch energische Verlängerung dieses letzteren das allgemeine Wachsthumsbild, wie es in den Figuren 1, 2, 8 dargestellt ist, erreicht wird. In Fig. 8 ist einer der mit Tuschmarken versehenen Blüthenstiele gezeichnet. Gemessen wurde immer nach 24 Stunden. Die in den Verlauf der Kurven eingetragenen Zahlen geben die aus fünf Ablesungen bestimmten Mitteltemperaturen für die einzelnen Tage an.

Der jedesmal höchste Punkt der Krümmung selbst wandert bei *Papaver somniferum* in 24 Stunden durchschnittlich 2.5 cm weiter nach oben. Dieses Vorrücken der Krümmung erfolgt in der Weise, dass zwar die ganze Krümmungszone wächst, aber gleichzeitig die concave Innenseite des aufsteigenden Astes der Krümmung stärker verlängert wird als die zugehörige convexe Oberseite; während umgekehrt am absteigenden Aste die Oberseite länger wird als die Innenseite. In Salzlösungen gelegt, welche Turgorspannungen aufzuheben vermögen (10% wässerige Lösung von Kalisalpeter), bleiben die Krümmungen unverändert. Wendet man die von de Vries eingeführten Bezeichnungen an, so kann man sagen, dass der aufsteigende Ast hyponastisch, der absteigende Ast epinastisch wächst [1]). Da also die Krümmung auf ungleichem Längenwachsthum verschiedener Seiten des Stengels beruht, so ist sie als Nutation in der von Sachs diesem Worte gegebenen Bedeutung zu bezeichnen [2]).

Während des Vorrückens der Krümmung verändert dieselbe häufig ihre Gestalt; bald wird sie schärfer zusammengezogen, bald öffnet sie sich zu einem flacheren Bogen. Die Knospe selbst bleibt dabei meist in ihrer vertikal abwärts gerichteten Lage, häufig aber wird sie auch dem aufsteigen-

---

[1]) l. c. pag. 252, 257. C. Kraus erklärt die epinastischen Krümmungen als Folgen der Belastung und ihrer Nachwirkung; sodass seine Ansicht über die Blüthenstiele bei *Papaver* mit derjenigen von Wiesner übereinstimmt. (Ursachen der Richtung wachsender Laubsprosse, Flora 1878 p. 366).

[2]) Sachs, Lehrbuch 4. Auflg. pag. 827.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Theile des Stengels schräg entgegengeführt (Fig. 2). Dagegen konnte ich nur bei *Papaver Rhoeas*, und auch hier nur selten, beobachten, dass diese Einkrümmung des absteigenden Stengeltheiles so energisch erfolgt, dass der vordere Theil des Stengels eine Schlinge bildet. (Vgl. Fig. 4). Bei *Papaver argemonoides* dagegen ist nach Vöchting eine derartige durch Epinastie des absteigenden Theiles des Stengels verursachte Schlingenbildung häufig; ebenso eine in der entgegengesetzten Weise durch Hyponastie dieses Stengelstückes entstehende völlige Umkrümmung [1]). Eine Andeutung eines solchen hyponastischen Wachsthums ist gelegentlich auch bei *P. Rhoeas* und *hybridum* zu beobachten. Es finden sich hier vereinzelt Knospenstengel, welche an ihrem oberen Ende stufenförmig gewachsen sind. An der innern Ecke der Stufe fand hyponastisches Wachsthum statt, dasselbe wurde aber bald durch Epinastie der entgegengesetzten Seite überholt (Fig. 5).

Kurze Zeit vor dem Aufblühen der Knospe richtet sich der abwärts geneigte Theil des Stengels senkrecht auf. Diese Aufrichtung erfolgt von der Stelle aus, an welcher zu dieser Zeit gerade die Krümmung liegt. Die Innenseite derselben wächst stärker als die Aussenseite, dadurch wird das die Knospe tragende Ende zunächst in horizontale, endlich in aufrechte Stellung gebracht. Ist der Stengel aufgerichtet, so wächst er an seinem oberen Ende noch ein Stück in die Länge. Dieses Wachsthum betrug bei Stengeln nach je 24 Stunden

3, 1.2, 0.3 bez.
3.6, 2.2, 0.5, 0.1 cm.

Die im Vorhergehenden beschriebenen Richtungsverhältnisse des Stengels werden in erster Linie durch seine geotropen Eigenschaften bedingt.

Junge noch nicht gekrümmte Knospenstengel besitzen noch keine geotrope Reizbarkeit; sie wachsen in der Richtung ihrer Anlage weiter. Bringt man einen Spross mit jungen Knospen in horizontale oder abwärts geneigte Lage, so wird an der Wachsthumsrichtung der jungen Stiele nichts geändert, während die älteren Theile energische Krümmungen machen.

Nach dem Eintreten der Nutation ist, wie man an Exemplaren im Freien leicht beobachten kann, der aufsteigende Theil des Stengels energisch negativ geotrop. Wird dieser Theil aus der vertikalen Richtung in schräge oder horizontale Lage gebracht, so richtet er sich bei günstigen Wachsthumsbedingungen in wenigen Stunden wieder auf. Das am stärksten negativ geotrope Stück des Stengels liegt unmittelbar unterhalb der Krümmung. Es erreicht bei *P. Rhoeas, dubium, Argemone* durchschnittlich eine Länge von 7—9 cm; nicht selten aber erstreckt es sich über eine Ausdehnung von 15 bis 20 cm. Nach unten geht es schnell in den erstarrten, nicht mehr wachsenden und nicht mehr geotrop reizbaren Theil des Stengels über. Ist die Knospe zur Entfaltung aufgerichtet, also der ganze Stengel gestreckt, so ist meist nur noch ein kleiner 1.5 bis 4 cm langer Theil desselben unmittelbar

[1]) l. c. pag. 95.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

unterhalb der Knospe negativ geotrop. Der übrige Stengel hat seinen Geotropismus verloren, er verbleibt in jeder beliebigen Lage, die man ihm ertheilt.

Es ist nun der Geotropismus des nutirenden Stengelendes zu bestimmen.

Auf diesen Theil des Stengels wirkt die Schwerkraft in doppelter Weise ein. Erstens durch das Gewicht der Knospe und dann als geotrop richtende Kraft. Soll der Einfluss jeder dieser beiden Componenten für sich allein bestimmt werden, so muss ihr Zusammenwirken aufgehoben werden. Dies ist leicht zu erreichen, wenn man die Knospe an ihrer Insertionsstelle abschneidet. Die Folgen davon sind, je nach der Richtung des Knospenstengels im Augenblicke der Decapitation, verschiedene. War der Stiel noch nicht abwärts gekrümmt, so wächst er fernerhin negativ geotrop; er krümmt sich während seines gesammten Wachsthumsverlaufes nicht nach unten. Werden an nutirenden Stengeln die Knospen entfernt, so richtet sich das überhängende Ende negativ geotrop auf. Diese Geradestreckung erfolgt bei warmer Sommertemperatur meist innerhalb von 12 Stunden. Unmittelbar nach dem Wegschneiden der Knospe bewegt sich bei biegsameren Stengeln das nutirende Ende ein wenig nach aussen und oben. Als Maximum dieser Entfernung vom aufsteigenden Theile des Knospenstieles wurden bei *P. Rhoeas* 3 mm beobachtet. Die bei weitem festeren Stengelstücke des *P. somniferum* bewegten sich nur 1.5 bis 1.7 mm nach aussen. Starre und spröde Stengel führen eine derartige Wegbiegung überhaupt nicht aus. Die Schnittwunde am Ende des Stieles wird sofort durch ausgeschiedenen Milchsaft geschlossen und verheilt bald. Die Stengel wachsen in die Länge, aber beenden ihr Wachsthum früher, als die knospentragenden Sprosse. Dass nicht die durch den Schnitt bedingte Verletzung die Ursache der Geradestreckung des Stieles ist, geht daraus hervor, dass man in der Krümmungszone und den benachbarten Stengeltheilen nutirender Blüthenstiele Längs und Quereinschnitte anbringen kann, ohne dass eine Geradestreckung des Stieles erfolgte, solange die Knospen unversehrt bleiben. (vergl. auch pag. 384). Zu diesem Decapitirungsversuch gehört ein nothwendiger Controlversuch, wenn die Frage nach der Wirkung des Knospengewichtes entschieden werden soll.

Es darf nicht vergessen werden, dass mit der Knospe von dem Ende des Stengels nicht nur ein Gewicht, sondern gleichzeitig ein sich entwickelndes Organ entfernt wird. Es ist daher zu untersuchen, wie sich der Stengel verhält, wenn die Knospe zwar entfernt, an ihre Stelle aber ein gleich grosses Gewicht gesetzt wird, und es ist zu bestimmen, ob eine Wachsthumscorrelation zwischen dem Stengel und der Knospe besteht. Schneidet man die Knospe ab, und befestigt statt derselben mittels eines feinen Faden sein Steinchen von gleich grossem Gewicht am Ende des Stengels, so richtet sich derselbe ebenso auf, als wenn er völlig frei wäre [1]). Er vermag bei seiner Geradestreckung eine weit grössere Last zu heben, als das Gewicht

[1]) Vergl. Vöchting l. c. pag. 103.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Knospe beträgt. Die Knospen wogen bei den Versuchen mit kräftigen Sprossen von *P. hybridum* 0.67 g (Mittelwerth von 8 Wägungen). Das Gewicht, welches von decapitirten Stengeln gehoben wurde, ohne dass sich die Aufwärtskrümmung verzögerte, konnte bis auf 2.10 g gesteigert werden. Bei weniger kräftigen Sprossen betrug dieses Gewicht nur 1.24 g. Wendet man bei diesen Versuchen ein Gewicht an, welches nahe an der Grenze der genannten Zahlen liegt, oder dieselben um ein Geringes überschreitet, so wird der Stengel an einer Stelle, die vor dem Anfang der Krümmung nach seiner Basis zu liegt, rechtwinkelig umgebogen. Der längere oder kürzere auf diese Weise horizontal gestellte Theil dieses Stengels wird dabei nicht selten nach oben concav eingekrümmt. (Lastkrümmung.) Je weiter die Erstarkung des Stengels von der Basis nach der Spitze zu vorgeschritten ist, um so kürzer ist das Stengelstück, welches sich horizontal stellt (Fig. 5).

Dieses ganze umgebogene Stück befindet sich im labilen Gleichgewicht. Es genügt ein geringer Stoss, um es in weite pendelförmige Schwingungen zu versetzen; der untere aufsteigende Theil des Stengels bleibt dabei unbewegt. Häufig kehrt das angestossene Ende nicht in seine alte Lage zurück, sondern es bleibt in einer anderen Ruhelage stehen. Stösst man dagegen die Knospe eines normal nutirenden Stengels an, welcher nicht mit einem Gewichte beschwert ist, so schwingt die durch aufsteigenden und absteigenden Stengel bestimmte Ebene (Nutationsebene) in ihrer ganzen Ausdehnung. Das abwärtsgebogene Ende mit der Knospe bewegt sich dabei nicht aus dieser Schwingungsebene heraus. Die schliesslich entstehende Ruhelage fällt mit der ursprünglichen Stellung zusammen.

Hängt man an das Ende eines decapitirten Stengels ein Gewicht von solcher Grösse an, dass derselbe in seinem ganzen Verlaufe von der Basis an horizontal oder schräg nach unten gezogen wird, so wächst das Ende desselben dennoch negativ geotrop nach oben. Die Aufrichtung erfolgt aber langsamer als bei der Hebung eines kleineren Gewichtes. Kann das Gewicht nicht mehr gehoben werden, so krümmt sich das Stengelende um dasselbe herum und stellt sich senkrecht nach oben.

Bei Anwendung eines grösseren Gewichtes (1,5—2 g) beobachtet man nicht selten, dass das Ende des Stengels während des Wachsthums in längerem oder kürzerem Bogen in horizontaler Ebene hin und her nutirt. Diese Bewegungen werden dadurch verursacht, dass während des Wachsthums durch Druck und Zug Gewebespannungen entstehen, welche wie ein äusserer Stoss wirken und das leicht bewegliche Stengelende aus der jedesmaligen Lage wegbewegen.

Ebenso wie der sich aufrichtende Stengel im Stande ist, ein beträchtliches Gewicht mit zu heben, so überwindet der sich herabkrümmende junge Knospenstiel einen in entgegengesetzter Richtung wirkenden Zug von nicht unbedeutender Grösse. Junge sich eben abwärtsneigende Knospenstiele von *P. dubium* krümmten sich in normaler Weise, wenn sie ein über eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Rolle laufendes Gewicht von 2 g zu heben hatten. Ein grösseres Gewicht kam nicht zur Verwendung, weil eine stärkere durch ein angehängtes Gewicht verursachte Dehnung an einem wachsenden Pflanzentheil selbst eine Krümmung auszulösen im Stande ist [1]).

Aus diesen Versuchen folgt, dass es nicht das Gewicht der Knospe ist, welches das Ende des Stengels herabkrümmt.

Es ist nun zu bestimmen, ob die Nutation in Correlation steht mit Entwicklungsvorgängen in der Knospe. Wie Vöchting gezeigt hat, hängt die Krümmung ab von dem sich entwickelnden Fruchtknoten [2]). Entfernt man an nutirenden Stengeln von der Knospe den Kelch, oder die Blumenblätter, oder die Staubfäden, oder zwei dieser Blüthenkreise, oder alle drei gleichzeitig und lässt den Fruchtknoten unversehrt, so verhält sich ein solcher Stengel genau so, als wenn er eine vollständige Knospe trüge: er bleibt zunächst gekrümmt; die Nutation schreitet nach oben weiter und wird schliesslich ausgeglichen, indem sich der herabhängende Stengeltheil mit dem Gynoeceum wie eine sich entfaltende Blüthe aufrichtet. Schneidet man dagegen den Fruchtknoten aus der hängenden Knospe heraus und lässt die übrigen Blüthentheile unversehrt, so verhält sich der Stengel so, als wenn die ganze Knospe abgeschnitten worden wäre; er streckt sich je nach den äusseren Wachsthumsbedingungen in 12 bis 48 Stunden gerade. Dasselbe Resultat tritt ein, wenn man nach Abtragung der Narbenfläche nur die Ovula aus dem Fruchtknoten herauskratzt, seine Wand aber stehen lässt; eine Präparation, die bei einiger Vorsicht und Uebung leicht auszuführen ist. Nimmt man diese Operationen an jungen, noch nicht nutirenden Knospenstielen vor, so wachsen diejenigen, bei denen der Fruchtknoten weggeschnitten wurde, weiter ohne dass eine Krümmung eintritt, während die übrigen, bei denen die Fruchtblätter mit den Samenanlagen erhalten blieben, bald zu nutiren anfangen. Stirbt bei den Versuchen der Fruchtknoten aus irgend einem Grunde nach der Operation ab, so verhält sich der betreffende Stengel wie ein decapitirter Blüthenstiel. Bisweilen findet man auf Beeten von *Papaver* Stengel mit gerade nach oben stehender Knospe, während gleich lange und gleich kräftige an demselben Stocke oder an den Nachbarstöcken stark nutiren. Untersucht man dann solche Knospen, so findet man immer, dass die Ovula im Fruchtknoten abgestorben sind.

Es ergiebt sich aus diesen Versuchen der Schluss, dass es Entwickelungsvorgänge in den Samenknospen sind, welche die auslösende Ursache für die Nutation des Stengels bilden.

Ist nun der Fruchtknoten mit den Samenanlagen oder der oberste Stengeltheil das Aktive bei dieser Bewegung? Richten sich die Ovula selbst so, dass dadurch die Fruchtwandungen und das Stengelende passiv senkrecht

---

[1]) Scholtz, Ueber den Einfluss von Dehnung auf das Längenwachsthum der Pflanzen: in Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. IV. pag. 351.

[2]) l. c. pag. 108 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach unten gezogen werden, oder krümmt sich das Ende des Stengels aktiv und bringt dadurch den Fruchtknoten mit den Samenanlagen in die vertikal abwärts geneigte Lage?

Die erste Annahme, dass die Ovula die Bewegung activ ausführten, ist von vornherein unwahrscheinlich, da man keine Meristeme kennt, welche geotropische oder heliotropische Reizbarkeit durch Wachsthumsrichtung ihres eigenen Gewebes anzeigten. Auch das geotropische Verhalten decapitirter Wurzeln bietet für die hier gegebene Fragestellung kein Analogon. Mag man die Meinung von Ciesielski-Darwin oder von Sachs-Wiesner über den Geotropismus solcher Wurzeln für richtig halten, so bleibt doch die Thatsache bestehen, dass die geotropische Krümmung in der Wachsthumszone der Wurzel erfolgt, und dass sich nicht der Vegetationskegel der Wurzel durch active Wachsthumsbewegung in die Richtung der Schwerkraft stellt, und den darüber liegenden Wurzeltheil nur passiv mitkrümmt [1]).

Der bei der Krümmung aktive Theil der Blüthensprosse von *Papaver* wurde durch drei Versuchsreihen bestimmt.

Befestigt man junge Stiele, die sich eben zu krümmen anfangen, vertikal so an Stäben, dass nur die Knospe frei und beweglich bleibt, so verharrt dieselbe so lange in ihrer aufrechten Richtung, bis der Knospenstiel um ein bis drei mm über das Ende des Stabes hinausgewachsen ist, dann erst wird sie nach unten geführt. Ebenso verhalten sich ältere Knospen an normal nutirenden Stengeln, die man so an Stäben festbindet, dass nur die Knospe in senkrechter Stellung nach oben frei bleibt. Tötet man das kurze hervorgewachsene Stengelstück ab (durch Bepinseln mit verdünnter Kalilauge, durch Anbringen von Schnittwunden und Einstreichen von Jodtinctur in dieselben), wobei die Knospe nicht verletzt werden darf, so erhält sich dieselbe meist so lange am Leben, bis die Controlexemplare, deren hervorgewachsenes Stengelstück nicht getötet wurde, sich deutlich abwärts geneigt haben. Die Knospe bleibt aber dabei senkrecht nach oben gerichtet. Erst wenn sie abzusterben beginnt, sinkt sie schlaff herab. Bleiben in dem mit Jodtinctur injicirten Stielende nur einige kleine Gewebepartieen von Mark und Rinde erhalten, so tritt die Nutation der Knospe unverändert ein; ein Beweis, dass zu dem Zustandekommen der Wachsthumscorrelation zwischen Knospe und Stengel nicht das ganze Stengelgewebe wirksam sein braucht.

Befestigt man andererseits die Knospe und das untere Ende des Sten-

---

[1]) Th. Ciesielski, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. In Cohn, Beiträge zur Biologie d. Pfl. Bd. I. 1875 p. 17 § V.

Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen; übers. von V. Carus, Stuttgart 1881 p. 448 ff.

J. Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg. Bd. I. p. 439 § 25.

J. Wiesner, besonders: Untersuchungen über die Wachsthumsbewegungen der Wurzeln. Sitzber. d. K. Akad. d. Wissensch. Bd. 89 I. Abth. Jahrg. 1884 März-Heft.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gels an einem Stabe und lässt das obere Stengelende frei, so krümmt sich dasselbe innerhalb 12 bis 36 Stunden *(P. dubium)* vertikal nach unten, nachdem es soweit in die Länge gewachsen ist, dass es die nöthige Bewegungsfreiheit zwischen den an der Knospe und der Basis des Stengels angebrachten Schlingen hat. Die festgebundene Knospe entwickelt sich weiter, sie erreicht unter der Fessel ihre völlige Ausbildung. Löst man das Band, sobald der Kelch durch die hervorquellenden Blumenblätter gesprengt wird, so faltet sie sich zur Blüthe auf. Nicht selten gelingt es dem sich abwärts richtenden Stengeltheile, die Knospe aus der Schlinge herauszuziehen und in ihre normale Nutationsstellung zu bringen. Das in seiner Abwärtsbewegung durch die festgebundene Knospe behinderte Stengelstück fällt dadurch auf, dass es bedeutend stärker in die Dicke anschwillt, als frei nutirende Stengel. Ausserdem zeigt es starke Torsionen, die man sehr deutlich an dem Verlaufe der Riefen am Stengel verfolgen kann. Diese Torsionen kommen dadurch zustande, dass der wachsende Stengel auf einer Seite, welche bei frei beweglichen Stengeln zur Oberseite der Nutation wird, stärker wächst, als auf den übrigen Seiten. Da die Richtung des stärker wachsenden Stengelstreifens nicht genau parallel der Achse des Stengels verläuft, sondern durch die Spannung, welche der an seinen Enden festgebundene Stengel bei seinem Ausdehnungsbestreben erfährt, aus dieser Lage verschoben wird, so ergeben sich die Torsionen als der äussere Ausdruck dieser Spannung und der Epinastie des Stengelendes[1]). (Fig. 9, 11.) Würde das stärkere Längenwachsthum der einen Seite des Stengels genau parallel der Achse desselben erfolgen, so würde nur eine bogenförmige Auswärtskrümmung, aber keine Torsion entstehen.

In Bezug auf die Ursache des abnormen Anschwellens der Stengel, welche in ihrer freien Bewegung gehemmt werden, ist zu der Darstellung bei Vöchting nichts hinzuzufügen[2]); sie beruht nur auf Volumenvergrösserung der Zellen aller Gewebe des Stengels.

Es wurde endlich noch ein dritter Versuch angestellt, behufs der Bestimmung desjenigen Theiles des Sprosses, welcher die Abwärtskrümmung activ ausführt und desjenigen, welcher dabei passiv mitgezogen wird.

Ueber mehrere im freien Lande dicht neben einander wachsende Pflanzen von *P. hybridum* mit zahlreichen eben aus den Blattachseln hervorschauenden Knospen, wurde ein an beiden Seiten offener Thoncylinder von passender Grösse gestellt, so dass die Pflanzen allseitig umschlossen waren. Hierauf wurde der Cylinder mit Gartenerde vollgesiebt und seine obere Oeffnung zugedeckt. Nach Verlauf von 7 Tagen wurde der Cylinder und die Erde vorsichtig entfernt. Die Pflanzen waren etiolirt und in ihrer Entwickelung gegen die normal wachsenden Vergleichsexemplare sehr zurück-

[1]) Vergl. Sachs, Lehrbuch (1874) pag. 832.
[2]) Vöchting, l. c. pag. 123.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geblieben. Die jungen, vorher mit Tuschmarken bezeichneten Knospen waren wenig gewachsen, ihr Stiel hatte die Länge von 1.5—3 cm erreicht. Die Stiele waren schwach negativ geotrop aufgerichtet, sie standen meist schräg nach oben. Bei einigen war die Abwärtsneigung ausgeblieben, andere dagegen hatten ihr vorderes Ende wie eine positiv geotrop wachsende Wurzel nach unten gekrümmt. Die Knospe selbst aber, durch die unter ihr befindliche Erdschicht gestützt, war in ihrer ursprünglichen schräg nach oben gerichteten Lage zurückgeblieben. Bisweilen stand sie horizontal, sehr selten schräg nach unten geneigt (Fig. 10).

Aus allen diesen Versuchen geht hervor, dass das sich an die Knospe anschliessende Stengelstück die Abwärtskrümmung ausführt, und dass die Knospe selbst bei dieser Bewegung passiv mit herabgebogen wird.

Es ist weiter die Art der Nutation zu bestimmen, ob sie das Resultat innerer Wachsthumsvorgänge ist (spontane Nutation), oder ob sie durch äussere Einwirkungen: Licht, Schwerkraft verursacht wird (receptive, paratonische Nutation).

Dass die Krümmung nicht durch das Licht inducirt wird, beweist der zuletzt beschriebene Versuch: die Nutation tritt auch ein, wenn die Lichtwirkung ausgeschlossen wird.

Dass ferner keine spontane Nutation vorliegt, dafür spricht schon der Umstand, dass sich das Stengelende mit der Knospe unter allen Umständen senkrecht nach unten stellt, man mag ihm eine Lage aufzwingen, welche man wolle, wenn es überhaupt nur wächst und dabei Bewegungen ausführen kann. Bemerkenswerth in dieser Hinsicht ist das Verhalten nutirender Knospen, welche aufwärts gebogen und mit einem Faden an dem absteigenden Stengelende befestigt sind. Erfolgt die Aufbindung der Knospe in der in Fig. 17 dargestellten Weise, so wird in selteneren Fällen die Richtung nach unten dadurch wieder hergestellt, dass die Krümmung a der Nutation durch Wachsthum ausgeglichen wird. Dadurch wird das herabhängende Stengelstück gehoben, und die Knospe kommt wieder in ihre normale Lage. Meistens aber wird die Abwärtsstellung der Knospe auf eine andere Art erreicht. Sie wird zunächst durch Wachsthum des Stengeltheils b in Horizontalstellung und von da aus nach unten geführt. Gleichzeitig streckt sich a negativ geotrop nach oben. Ganz analog verhalten sich die Knospen, die man nach aussen an den Stengel festbindet. Derjenige Theil des Stengels, welcher diese Bewegungen ausführt, schwillt stark an und macht scharfe Torsionen. (Fig. 11).

Näheren Aufschluss über das Wesen der Nutationen giebt das Verhalten der Stengel am Klinostaten. Es wurde ein gesunder im Topf gezogener Stock von *P. Rhoeas* mit Knospenstengeln in allen Stadien der Nutation an der horizontalen Achse eines Wortmann'schen Klinostaten befestigt und der Rotation unterworfen (eine Umdrehung in 15 Minuten bei gewöhnlicher Zimmertemperatur.) Der ganze Apparat wurde so an einem Fenster aufgestellt, dass die Rotationsachse parallel mit demselben lief. Nach

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

9tägiger Rotation waren alle Stiele gestreckt, auch diejenigen der jungen Knospen, welche bei Beginn des Versuches eben zu nutiren anfingen. Vöchting kam in Bezug auf die älteren Stengel zu demselben Resultate. Die jüngeren eben gekrümmten Knospenstiele dagegen erfuhren nur selten eine Streckung. Vöchting giebt die Dauer der Rotation bei seinen Versuchen nicht an; möglicherweise war dieselbe zu kurz bemessen[1]).

Aus diesem Klinostatenversuch in Verbindung mit den übrigen Ergebnissen folgt, dass die Nutation der Blüthenstiele der *Papaver*-Arten durch die Wirkung der Schwerkraft verursacht wird; dass sie eine Erscheinung von positivem Geotropismus ist.

Die geotrope Reactionsweise des Stengels steht, wie wir gesehen haben (pag. 383), in sehr deutlich ausgesprochener Beziehung zu den sich entwickelnden Samenanlagen. Solange die Ovula sich in der unentfalteten Blüthe entwickeln, ist das Stengelende energisch positiv geotrop; wenn sich die Blüthe öffnet, wird es eben so stark negativ geotrop.

Solche durch Correlation benachbarter Organe beeinflusste geotrope Eigenschaften von Achsenorganen sind schon bekannt zwischen Haupt- und Nebenachsen derselben Pflanze. Ein sehr geläufiges Beispiel geben entgipfelte Bäume, welche ihren Hauptstamm dadurch ersetzen, dass sich ein oder mehrere dem weggenommenen Gipfel zunächst stehende Seitenäste vertikal nach oben richten. Goebel beschreibt solche Correlation der Richtung zwischen Hauptachse und Seitensprossen für die Rhizome von *Stachys palustris, Lycopus europaeus, Sparganium, Sagittaria, Circaea-* und *Achimenes*-Arten[2]). Diese Pflanzen bilden aus den Achseln der untersten Blätter Ausläufer, welche in den Boden eindringen, solange die Hauptachse am Leben bleibt. Stirbt diese ab, so krümmen sich einer oder mehrere der Ausläufer negativ geotrop aufwärts.

Eine correlative Beeinflussung von Blüthenstiel und zugehöriger Blüthe, ähnlich wie die bei *Papaver* beschriebene, scheint weit verbreitet zu sein. *Clematis cylindrica* Sims. und viele andere Arten krümmen ebenfalls die anfangs rectipetal wachsenden Knospenstiele herab; auch die entfaltete Blüthe bleibt in nutirender Stellung, erst der Fruchtstand richtet sich senkrecht nach oben. Decapitirt man Blüthenstiele bei irgend einem Entwickelungsstadium der Knospe, so führen sie keine Bewegungen aus, sie wachsen überhaupt nicht weiter. Lässt man aber an jungen noch geraden Stielen von der am Ende stehenden Knospe nur das Gynoeceum unversehrt und entfernt alle übrigen Blüthentheile, so tritt die gewöhnliche Abwärtskrümmung bald ein. Ebenso verhält sich der Stiel der Infloreszenz von *Dahlia variabilis*. Vor der Entfaltung der Blüthen ist derselbe an seinem oberen

---

[1]) Vöchting, l. c. pag. 100.

[2]) Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes, Bot. Ztg. (1880) pag. 813.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ende scharf herabgebogen, so dass der Hüllkelch in horizontaler oder schräger Lage nach oben gekehrt sich ausbreitet. Schneidet man die Blüthenstände in diesem Entwickelungsstadium ab, so bleibt der Stiel gekrümmt. Lässt man die Infloreszenz zur Entfaltung kommen, so streckt sich der Stiel negativ geotrop. Es lässt sich durch Beseitigung der betreffenden Theile leicht nachweisen, dass an dieser Bewegung der Hüllkelch oder der äussere Kranz der Zungenblüthen keinen Antheil hat. Die junge Infloreszenz von *Allium sativum* u. a. A. ist stark abwärts gekrümmt, die Stiele der einzelnen Knospen selbst sind ebenfalls nach untengerichtet. Bei der Entfaltung der Blüthen krümmen sich die Blüthenstiele stark negativ geotrop nach oben, und gleichzeitig damit richtet sich auch der ganze Blüthenschaft auf. Schneidet man die Infloreszenz an der Spitze desselben weg, so bleibt seine Abwärtskrümmung dauernd erhalten. In diesen Fällen wird also der Stiel durch die Blüthe überhaupt erst geotrop reactionsfähig. Während er nach dem Wegschneiden der Knospe bei *Papaver* weiter wächst und eine eigene geotropische Reizbarkeit besitzt, bleibt er bei den oben genannten Pflanzen in der Lage, die er bei der Amputation der Knospe gerade einnahm. Hier ist eine Correlation des Wachsthums derart vorhanden, dass der Stiel zu wachsen aufhört, wenn durch Entfernung der Knospen seine Funktion, Bau- und Bildungsstoffe nach den sich entwickelnden Blüthen zu leiten, aufgehoben wird; dass er dagegen weiter wächst und gegen die Schwerkraft in bestimmter Weise reagirt, sobald er als Leitungsbahn in Thätigkeit bleibt.

Bei dem geringen Wissen, welches wir gegenwärtig über die inneren physikalischen und chemischen Vorgänge beim Wachsthum der Zellen besitzen, ist es unmöglich, die Abhängigkeitsbeziehungen der Wachsthumsursachen des Stengels von denen der Knospe näher zu bestimmen. Wir müssen uns zunächst damit begnügen, die hier beschriebene Correlation so unter den Funktionsbegriff zu bringen, dass die Wachsthumsursachen in den Samenknospen als die eine Variable, der Complex der Wachsthumsursachen im Stengel als die von dieser abhängige Veränderliche aufgefasst wird. Damit ist freilich noch nichts gewonnen. Der Begriff würde erst dann fruchtbar auszunutzen sein, wenn es gelänge, die ermittelten Abhängigkeitsbeziehungen durch messbare Grössen auszudrücken.

In Bezug auf die physiologische Methodik ergiebt sich, dass Vorsicht zu gebrauchen ist bei der Entfernung von Theilen an einem zusammengesetzten Pflanzenkörper, in der Absicht, das zu beobachtende Organ reiner dem Experiment unterwerfen zu können. Es muss immer ein Controlversuch angestellt werden, ob mit den weggeschnittenen Theilen nicht auch Vorgänge entfernt worden sind, welche für das zu untersuchende Pflanzenglied Entwickelungsursachen darstellen. Durch das Vorstehende wurden also die Untersuchungen von Vöchting in allen Theilen bestätigt.

Endlich wurde noch das heliotrope Verhalten der Blüthenstiele der *Papaver*-Arten untersucht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein grosser innen geschwärzter Kasten aus Zinkblech (60 : 60 : 80 cm), dessen eine Seitenwand durch eine Glasscheibe ersetzt war, wurde über eine im freien Lande wachsende Gruppe von Pflanzen von *P. somniferum* gesetzt. Die Glaswand war nach Süd-Ost gerichtet. Die zur Beobachtung gelangenden Blüthenstiele waren bei Beginn des Versuches auf ihrer der Glasscheibe zugekehrten Seite mit einer ihrer Längsachse parallel laufenden Tuschlinie gezeichnet worden. Jede Pflanze war an einen dünnen Holzstab gebunden; an ihrem oberen Theile, welcher den zur Beobachtung kommenden Stengel trug, war sie frei beweglich. Während des Versuches eintretende Richtungsunterschiede des Stengels und des Stabes wurden in der von Pfeffer[1]) eingeführten Methode durch Einschieben von Pappdreiecken bestimmt. An dem Ende eines anderen Holzstabes wurde ein Kreisring aus starkem Kartonpapier befestigt, und derselbe so über den nutirenden Knospenstengel gezogen, dass die Spitze der Knospe nur wenige mm von der Papierfläche entfernt war. Durch einen Bleistiftpunkt wurde die jedesmalige Lage der Knospe auf dem Papier fixirt (Fig. 21). Die Kreisringe wurden in zwei verschiedenen Grössen benutzt:

Radius des äusseren Kreises;	des inneren Kreises:
1) 10 cm	2 cm und
2) 5 cm	1,5 cm.

Temperatur im Mittel 20° C; dieselbe stieg im Kasten um die Mittagszeit nicht unbeträchtlich höher als die der äusseren Luft; der Maximalunterschied am dritten Beobachtungstage betrug 12° C; 27,5° gegen 39,5°.

Die Stiele verhalten sich je nach dem Entwickelungsstadium ihrer Knospe verschieden. Eine Knospe, die zum Aufblühen senkrecht nach oben gerichtet war, hatte ihren Stiel in zwei Stunden bei hellem Sonnenscheine aus der senkrechten Stellung um einen Winkel von 28° dem Lichte zugeneigt. Diese Pflanze stand vorn im Kasten nahe der Glaswand. Von fünf normal nutirenden Knospen in der Mitte des Kastens waren nach 6 Stunden drei genau den einfallenden Lichtstrahlen zugewendet. Die Nutationsebene stand in der Richtung der Lichtstrahlen, die Stiele selbst waren dem Lichte zugeneigt (um 22°, 26°, 12°). Das vierte Exemplar brauchte zu derselben Bewegung 9, das fünfte 24 Stunden. Zwei dieser nutirenden Stengel hatten die Nutationsebene um 180° gedreht, ihre Knospen standen zuerst nach der dem Glase gegenüberliegenden Hinterseite des Kastens zu. Die übrigen hängenden Blüthenstiele wiesen mit ihren Knospen nach der rechten, bezw. linken Seitenwand des Kastens und hatten sich aus dieser Lage bei Anfang des Versuches um 90° nach vorn gedreht, so dass sie nunmehr mit den beiden ersten parallel standen. An dem Verlauf der Tuschlinien waren an den unteren Theilen der Stengel deutlich die mit diesen Wendungen verbundenen Torsionen zu erkennen. Bei der einen von denjenigen Pflanzen, deren Stengel sich um 180° gedreht hatten, stand die Knospe aus der

[1]) Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875, p. 49.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nutationsebene nach links heraus[1]); in allen übrigen Fällen fiel die Knospenachse in diese Ebene hinein.

Von drei jungen sich eben krümmenden Knospenstielen hatte sich ein vorn an der Glaswand stehender, der seine Knospe bei Beginn des Versuches dem einfallenden Lichte zugewendet schräg nach oben stehen hatte, nach 6 Stunden um 15° der Glasfläche genähert. Eine andere in der Mitte des Kastens stehende Knospe des gleichen Entwickelungszustandes war in derselben Zeit unverändert geblieben; nach Verlauf von 24 Stunden hatte sie sich um 18° dem Lichte zugeneigt. In derselben Zeit waren auch eine Anzahl decapitirter Stiele aus dem Hintergrunde des Kastens nach vorn dem Lichte zugewendet worden.

Aus diesen Versuchen folgt, dass die Blüthenstiele von *P. somniferum* positiv heliotrop sind, und dass bei einseitiger Beleuchtung die Knospe in das einfallende Licht gedreht wird[2]).

Der Versuch wurde mit *P. hybridum* in derselben Weise wiederholt. Die Glaswand aber war herausgenommen, und das Licht trat von Süden her frei in den Kasten ein; Kreisringe wurden nicht angebracht, eintretende Richtungsunterschiede der Stengel wurden nicht zahlenmässig bestimmt. Im ganzen wurden mehr als zwanzig Blüthenstiele beobachtet. Drei kräftig nutirende Stengel wurden an Stäben so befestigt, dass nur die Krümmung und der absteigende Stengeltheil frei blieben. Fünf andere scharf umgekrümmte Stengel wurden in der Weise festgebunden, dass das nutirende Ende gestreckt wurde, und der Stiel in seinem ganzen Verlaufe am Holzstabe unbeweglich war, so dass nur die Knospen, die jetzt nach verschiedenen Richtungen schräg nach oben standen, sich drehen konnten. Bei diesen letzteren Exemplaren wuchsen die Stiele zunächst ein Stück über das Ende des Stabes hinaus und krümmten sich dann abwärts (vergl. pag. 384). Gleichzeitig neigte sich das sich abwärts krümmende Stück dem Lichte zu. Eine Drehung der Nutationsebene, wie oben beschrieben, fand nicht statt. Diejenigen festgebundenen Stengel, deren ganzes nutirendes Ende frei beweglich gelassen war, verhielten sich ähnlich. Sie wuchsen ein Stück über den Stab hinaus, und die Nutationsebene neigte sich aus ihrer ursprünglichen vertikalen Stellung schräg vor gegen das Licht. Allmählich (nach 36 bis 48 Stunden) drehte sich dann das hängende Ende weiter in die Richtung der Lichtstrahlen hinein, so dass die Knospen in dieselben hinein zu stehen kamen.

Durch diese Versuche ist bewiesen, dass auch das nutirende Ende des Stengels positiv heliotrop ist. Decapitirte und nur am Ende frei bewegliche Stiele sind ebenfalls positiv heliotrop.

Schneller und schärfer führen die heliotropen Krümmungen diejenigen Sprosse aus, welche in ihrem ganzen Verlaufe frei beweglich sind. Die

[1]) Der Beschauer vor der Glasscheibe des Kastens stehend gedacht.

[2]) Auch Vöchting bestimmte schon durch einen vorläufigen Versuch die Stengel der von ihm untersuchten Arten als positiv heliotropisch. l. c. pag. 94.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nutationsebene dreht sich in eine den Lichtstrahlen parallele Stellung, der aufsteigende Stengeltheil neigt sich dem Lichte zu, der absteigende Theil richtet sich schräg nach vorn, so dass hierdurch die Krümmung mehr oder minder geöffnet wird. (Zusammenwirken von positivem Geotropismus und positivem Heliotropismus.) (Fig. 12). Je weiter die Stengel von der Oeffnung, durch welche das Licht einfällt, entfernt sind, um so stärker sind ihre heliotropen Bewegungen.

An der Hinterwand des Kastens stehende Blüthenstiele stellten ihre Knospen in horizontaler Richtung nach vorn. Bei einigen neigte sich die Nutationsebene, ehe sie sich parallel den Lichtstrahlen stellte in ihrer ganzen Ausdehnung dem Lichte zu, so wie es oben für die festgebundenen Stiele beschrieben worden ist. In einzelnen Fällen (bei Blüthenstielen, welche die Knospen nach der rechten oder linken Seitenwand des Kastens hängen hatten) war deutlich zu beobachten, dass die heliotrope Neigung zuerst an der gekrümmten Stelle des Stengels auftrat; die kreisförmige Krümmung neigte sich in 14 Stunden stark dem Lichte zu, und erst später traten die übrigen heliotropen Bewegungen ein. Diese Bewegungen wurden von jungen sich eben krümmenden Stielen in 72 bis 86 Stunden, von normal nutirenden in 48 bis 72 Stunden (trübe Witterung) ausgeführt.

Anders gestaltete sich der heliotrope Bewegungsgang bei einer scharf nutirenden Knospe, welche genau der Hinterwand des Kastens zugekehrt war. Indem der aufsteigende Stengel gerade unterhalb der beginnenden Krümmung stark positiv heliotrop wuchs, krümmte er sich nach hinten convex und führte dadurch (in 104 Stunden) das Stengelende mit der Knospe in einem in senkrechter Ebene liegenden Bogen dem Lichte zu; die frühere Oberseite der Nutation wurde also zur Innenseite derselben.

Decapitirte nutirende Stengel strecken sich negativ geotrop und krümmen sich positiv heliotrop. Die letztere Bewegung erfolgt nicht schneller als bei Stengeln, welche ihre Knospe tragen. Alle einseitig beleuchteten Blüthen stellen sich so, dass sie von den Lichtstrahlen auf ihren Innenflächen annähernd unter rechtem Winkel getroffen werden.

Schliesslich wurde der Lichtversuch noch mit *P. dubium* wiederholt. Ein Stock mit mehreren nutirenden Sprossen wurde mit einer innen geschwärzten Glasglocke überdeckt, die nur an einer Stelle, in mittlerer Höhe ihrer Wand, einen nicht geschwärzten Fleck von ca. 1 dcm^2 besass. Die Nutationsebenen neigten sich erst schräg gegen das Licht und stellten sich dann den einfallenden Strahlen parallel. Die Knospen blieben bei der Bewegung zunächst ein wenig in ihrer alten Stellung zurück, wurden aber bald in die Nutationsebene geführt.

Bei diesem Versuche trat hierauf eine Erscheinung ein, die auch bei den Pflanzen von *P. somniferum*, die sich in der mit einer Glasscheibe versehenen heliotropen Kammer befanden, vom zweiten bezw. dritten Versuchstage an beobachtet wurde.

Die Stengel wachsen lebhaft in die Länge, sie neigen sich stark nach

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dem Erdboden zu, ihr vorderes Ende mit der Knospe befindet sich im labilen Gleichgewicht (pag. 382). Ihre Farbe ist blassgrün, der neue Zuwachs blassgelbgrün; sie sind mehr oder minder etiolirt. In diesem Zustande können sie das Gewicht der Knospe nicht tragen, sie verhalten sich wie Stiele, die an ihrem Ende mit einem Gewichte beschwert worden sind. Eine geringe Zuwachsbewegung des Stengels genügt, das die Knospe tragende Ende in starke Nutationen in horizontaler Ebene zu versetzen. Diese Nutationsform gehört zu den von Baranetzki[1]) als symmetrische Nutation bezeichneten Bewegungen. Die nutirende Spitze behält in allen Stellungen dieselbe relative Lage sowohl zum Horizonte, als zum unteren, aufrechten Stengeltheile, und die am stärksten wachsende Stengelseite wird jedesmal zur Oberseite der Nutationskrümmung. Ueber den Gang dieser Nutationen geben die Bleistiftmarken auf den Kartonringen näheren Aufschluss. Wenn die Knospe über den Kartonrand hinausgewachsen war, wurde die Richtung ihrer Achse auf die Papierfläche proji cirt. Die Figur 7 giebt eine von den zwölf beobachteten horizontalen Nutationen wieder. Eine geschlossene Kreisbewegung (rotirende Nutation, revolutive Bewegung Sachs[2]), Circumnutation Darwin[3]) wie in Fig. 7 wurde in zwei Fällen beobachtet; bei den übrigen beschränkten sich die Nutationen auf Dreiviertelkreise und Halbkreise. Bei der Figur geben die Zahlen an der äusseren Kreisperipherie die Nummer der Beobachtung an. Der Pfeil bedeutet die Richtung der Nutation, L. die Stellung des Stengels bei der Einnahme der Lichtlage; die dicken Striche sind die Projektionen des Stengels auf den Kreisring, nachdem die Blüthe sich entfaltet hatte. Der rechte vertikale Rand der Papierfläche der Tafel giebt die Lage der Glaswand zu dem Kreisringe an.

Die Stellungen der Knospe bezw. des Stengelendes wurden zu folgenden Zeitpunkten beobachtet:

1)	August	11.	8^{v}	10)	August	13.	6^{n}
2)	=	11.	5^{n}	11)	=	14.	8^{v}
3)	=	12.	8^{v}	12)	=	14.	10^{v}
4)	=	12.	2^{n}	13)	=	14.	12
5)	=	12.	5^{n}	14)	=	14.	3^{n}
6)	=	13.	8^{v}	15)	=	15.	4^{n}
7)	=	13.	2^{n}	16)	=	14.	6^{n}
8)	=	13.	4^{n}	17)	=	15.	7^{v}
9)	=	13.	5^{n}	18)	=	15.	12.

Von der dritten oder vierten Beobachtung an wurden die nächsten Lagen des Stengels bei allen Exemplaren immer auf dem kürzesten Wege erreicht.

In der Mehrzahl der Fälle verlaufen diese horizontalen Nutationen so, dass die Knospe vor dem Aufblühen wieder in die Nähe der Lichtlage zu

[1]) J. Baranetzki, Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mémoires de l'académie imp. des sciences de St.-Pétersbourg. VII. série. Tome XXXI., No. 8. 1883 p. 11, 18.

[2]) Sachs, Vorlesungen. II. Aufl. p. 560, Lehrbuch d. Bot., 3 Aufl. p. 758.

[3]) l. c. pag 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stehen kommt. Die Blüthe selbst stellt sich dann mit ihrer Oeffnung senkrecht zu den einfallenden Strahlen, indem sich das äusserste Ende des horizontal übergeneigten Stengels schwach aufrichtet.

Die Knospenstiele von unter gewöhnlichen Verhältnissen im Freien wachsenden Pflanzen zeigen keine horizontalen Nutationen. Das Gewicht der Knospe hat hier keinen Einfluss auf die Wachsthumsrichtung des gefestigten Stengels. Beschwert man normal nutirende Knospen oder decapitirte Stengel mit Gewichten von solcher Grösse, dass die Stengel in der entstehenden Lastkrümmung energisch nach unten gezogen werden, so dass sie sich in stabilem Gleichgewicht befinden, so wachsen die Stengel zwar und heben das Gewicht bei ihrer negativ geotropischen Aufrichtung auch mit in die Höhe, aber horizontale Nutationen werden nicht ausgeführt. Die während des Wachsthums entstehenden inneren Bewegungsanstösse (Gewebespannungen) kommen gegen die Wirkung des angehängten Gewichtes nicht in Betracht. Die benutzten Gewichte betrugen bei den decapitirten Stengeln 2.04, 2.50, 2.56, 2.76 g; bei denjenigen, denen die Knospe belassen war, 0.95, 0.99, 1.20 g.

Endlich wurde noch das Verhalten der Pflanzen bei völligem Lichtabschluss genauer untersucht. Ein Beet von *P. Argemone* wurde mit einem geschwärzten völlig lichtdichten Kasten überdeckt. Die Sprosse wuchsen stark in die Länge und wurden etiolirt. Besonders fiel das neue Zuwachsstück durch seine weiche schlaffe Beschaffenheit, seine hellgelbgrüne Farbe und seinen Wasserreichthum auf. Decapitirte Stengel streckten sich aufwärts, wuchsen noch ein wenig und blieben dann unverändert. Bei Stengeln, welche zu Beginn des Versuches normal nutirten, traten nach 24 bis 36 Stunden scharf ausgeprägte, durch das Gewicht der Knospe verursachte Lastkrümmungen und Nutationen in horizontaler Ebene wie die oben beschriebenen ein (Fig. 13). Nur diejenigen Blüthenstiele, welche in 6 bis 12 Stunden nach Beginn des Versuches sich aufgerichtet und die Blüthe entfaltet hatten, führten diese Nutationen nicht aus. Solche Blüthen hatten auch die normale Beschaffenheit und die gewöhnliche hochrothe Färbung der Blumenblätter. Aus den zu Beginn des Versuches stark nutirenden Knospen entwickelten sich die Blüthen nicht. Bei einzelnen wurde zwar der Kelch abgeworfen, aber die Blumenblätter blieben zusammengefaltet, sie besassen blass blauviolette Färbung, die Staubbeutel waren nicht zur Reife gekommen, die Ovula sehr klein geblieben und von erdbrauner Farbe. Die ganze Blüthe war sehr wasserreich und gerieth leicht in Fäulniss. Die jungen Knospen standen auf bis 7 cm langen Stielen schräg nach oben; es war fast nirgends die geotrope Abwärtskrümmung eingetreten, nur wenige Knospen waren durch ihr Gewicht schwach gegen die Horizontale geneigt. Bei näherer Untersuchung zeigte sich, dass in fast allen Knospen die Blüthentheile, im besonderen die Samenanlagen abgestorben waren. Dies war die Ursache für das Ausbleiben der Nutation des Stengels. Die jüngsten Knospen, die zu Anfang eben aus den Blattachseln hérausschauten, waren gelb und nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weiter gewachsen. Stengel, aus deren Knospen der Fruchtknoten entfernt worden war, zeigten ebenfalls die Lastkrümmung, sowie horizontale Nutationen.

Ein gleicher Versuch mit *P. Hookeri* ergab dieselben Resultate.

Bei den Versuchen mit *P. somniferum* im Lichtkasten (pag. 389) wurden zwei in der Mitte desselben, also im abgeschwächten Lichte, stehende junge Knospenstiele beobachtet, welche sich eben abwärts neigen wollten. Die Stengel wuchsen nur schwach in die Länge, eine Abwärtskrümmung unterblieb, sie richteten sich den einfallenden Lichtstrahlen parallel und stellten die Knospe in dieselbe Lage. Als nach Beendigung des Versuches diese Knospen, die sich nicht weiter entwickelt hatten, untersucht wurden, zeigte sich, dass sie abgestorben waren. Die Ovula waren missfarben und sehr klein geblieben, so dass der zusammengefallene Fruchtknoten eine hohle Kapsel darstellte.

Aus diesem Verhalten der Pflanzen bei schwachem Lichte, oder bei gänzlichem Lichtabschluss folgt, dass die Knospen, und insbesondere die Samenanlagen zu ihrer Entwickelung Licht bedürfen. Bei einseitiger Beleuchtung werden sie durch Bewegungen des Stengels dem Lichte zugeführt, bei Lichtmangel sterben sie ab.

Diese Erkenntniss giebt die Grundlage zu einer möglichen Erklärung der biologischen Bedeutung der Nutation der Blüthenstiele. In der abwärts geneigten Lage der Knospe befindet sich der Fruchtknoten in der günstigsten Lichtlage. Aufrecht gedacht ist derselbe von der grossen Menge der Staubbeutel bedeckt, darüber sitzt noch der dicht zusammengefaltete Bausch der Blumenblätter, und der Kelch hält das Ganze zusammen. Es muss bei weitem weniger Licht zum Fruchtknoten gelangen, wenn es erst diese Organschichten zu passiren hat, als wenn es bei abwärts geneigter Lage der Knospe nur den Kelch und das Gehege der feinen Staubfäden durchbricht. (Fig. 14). Es breitet sich dann auf der Wandung des in abgestumpfter Kegelform entgegenstehenden Fruchtknotens aus, während das wenige Licht welches denselben bei aufrechter Stellung von der Narbe aus träfe, auf der breiten Fläche derselben aufgefangen wird und kaum an die Placenten und die Samenanlagen gelangen kann.

Bei der jungen noch nicht abwärts geneigten Knospe kommen diese Beleuchtungsdifferenzen nicht in Betracht. In diesem frühen Stadium der Entwickelung sind die Blumenblätter noch klein, dünnhäutig, weiss, stellenweise durchsichtig; sie erreichen kaum die Höhe des jungen Fruchtknotens. Die Antheren sind ebenfalls weiss oder blasswachsgelb, und nur ein kleiner Theil derselben biegt sich über die Narbenfläche herum. Von dieser Fläche bis zur Spitze des Kelches ist ein mit der Länge des Fruchtknotens ungefähr gleich hoher Raum völlig leer und dazu bestimmt, den sich rasch entwickelnden Blumenblättern Platz zu ihrer Entfaltung zu geben.

Vöchting hat durch Kulturversuche nachgewiesen, dass die Samenanlagen in Fruchtknoten, welche von ihrer ersten Entwickelung an dauernd in senkrecht aufgerichteter Lage gehalten wurden, sich zu reifen, ent-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wickelungsfähigen Samen ausbilden, und dass im Wesentlichen kein Unterschied besteht zwischen Pflanzen, die aus derartigen invers gehaltenen Samenknospen hervorgehen, und solchen, welche sich aus Samen von unter normalen Verhältnissen erwachsenen Kapseln entwickeln[1]). Die nutirende Stellung der Knospe ist somit für die Erhaltung der Art nicht unbedingt nothwendig. Dies beweist auch der Umstand, dass *P. bracteatum* Lindl. keine herabgekrümmten Knospen besitzt, sondern dieselben von Anfang an senkrecht nach oben streckt. Bei dieser Art würde der Fruchtknoten in abwärtsgeneigter Lage auch nicht in günstigere Belichtungsverhältnisse kommen, als wenn er in aufrechter Richtung wächst, da die laubige Aussenhülle unter der Knospe den Zutritt des Lichtes ebenfalls stark erschwert.

Oeffnet man junge noch nicht nutirende Knospen, so dass der Fruchtknoten belichtet wird, so krümmen sie sich doch, sofern sie durch die Präparation nicht zum Absterben gebracht werden, in normaler Weise nach unten. Dies würde, wenn die hier geäusserte Ansicht über die biologische Bedeutung der Nutation richtig ist, darauf hinweisen, dass letztere weit in die Entwickelung der Art zurückreicht und zu den durch Vererbung fixirten Eigenschaften gehört und nicht ein Vorgang ist, der in enger Abhängigkeit von den äusseren Wachsthumsbedingungen steht.

II.

Die hakenförmige Krümmung der Sprossenden von Ampelopsis quinquefolia Michx.

Auch diese Krümmung ist schon mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen, ohne dass bisher ihre wahre Natur erkannt worden ist. Hofmeister (1863) lässt diese Beugung vorwiegend durch das Licht und nur nebenher durch die Schwerkraft hervorgerufen werden. Der Grund dieser Annahme ist, dass sich die Sprossenden häufig über die Lotlinie hinaus einkrümmen, und dass die Krümmung im Dunkeln mehr oder weniger ausgeglichen wird[2]).

Dutrochet behauptete schon vorher (1837), dass die analogen Krümmungen bei *Vitis* und *Corylus* durch Lichtwirkungen zu Stande kämen[3]).

Wiesner fasste sie zuerst (1878)[4]) als spontane Nutation auf und

[1]) l. c. pag. 116 ff.

[2]) Hofmeister, Ueber die durch die Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik III. 1863 pag. 110.

[3]) Dutrochet, De la tendance des végétaux à se diriger vers la lumière et de leur tendance à la fuir. Mémoire pour servir à l'histoire anatomique etc. Paris 1837.

[4]) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschriften der k. Akademie d. Wissensch. zu Wien. Bd. 39 (1879) pag. 150.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stellte sie den Krümmungen der Keimstengel der Dicotyledonen gleich. Später 1880)[1]) führte er aus, dass dieselben verursacht werden durch das Eigengewicht der Sprossenden. Die nächst älteren Stengelglieder richten sich schwach negativ geotrop auf und neigen sich schwach positiv heliotrop dem Lichte zu. Das weiche, plastische Stengelende hängt in Folge dessen durch sein Gewicht nach der Lichtseite über. Zug und Druck induciren nun an den entgegengesetzten Seiten des sich beugenden Theiles neue Wachsthumsverhältnisse; die Krümmung wird durch Zugwachsthum fixirt (geocentrische Krümmung).

Darwin giebt als die augenfälligste Erklärung der hakenförmig gekrümmten Spitzen von *Vitis, Ampelopsis, Cissus* die an, dass die Biegung Folge eines vermehrten Wachsthums der convexen Seite entlang ist (spontane Nutation durch Epinastie). Das Gewicht des Theiles, sowie geotrope Beeinflussung kommt nur zuweilen als nebensächlich in Betracht. Dagegen soll bei *Ampelopsis hederacea* das Gewicht der Spitze bei der Hakenkrümmung eine bedeutungsvollere Rolle spielen (1880)[2])

Wenn der wilde Wein eine Mauer oder einen Zaun bekleidet, so wachsen aus der Laubhülle die Sprossenden hervor und strecken die jungen Internodien oft weit hinaus dem Lichte entgegen. Im flachen, lose herabhängenden nach oben weit geöffneten Bogen erheben sie sich von den älteren durch Verholzung erstarrten Stengeltheilen. Wo die Pflanze den oberen Rand einer freistehenden Mauer oder einer Laube umhüllt, da beobachtet man sehr deutlich, dass die jungen Sprossenden strahlenförmig nach allen Himmelsrichtungen hervorwachsen, sich nicht nach einer bestimmten Seite zuwenden. Das letzte frei sichtbare Internodium trägt an seiner Spitze die Endknospe des Sprosses, welche von grossen, hellgrünen oft röthlich angehauchten, flach kahnförmigen schuppenartigen Blattgebilden, den Stipulen der Laubblätter eingehüllt wird. An der Funktion von Knospenschuppen nehmen nicht mehr Nebenblätter Theil als Laubblätter in der Knospe angelegt sind. Zu jedem Nebenblattpaar ist eine junge, sich später entwickelnde Laubblattanlage nachzuweisen.

In dieser Beziehung verhält sich also die Knospe von *Ampelopsis* ähnlich wie die von *Alnus (glutinosa, incana, pubescens),* wo die Stipulen des untersten in der Knospe befindlichen Laubblattes die Knospenschuppen bilden, letzteres aber selbst völlig ausgebildet ist[3]).

---

[1]) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. ib. Bd. 43 (1882) pag. 28. Vergl. dazu Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss. Wien, math. nat. Cl., 1. Abth. 81. Bd. pag. 16 und: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, Wien 1881 pag. 136, 150. und: Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Wien 1890 pag. 293.

[2]) Darwin, The power of movement in plants, London, 1880. Deutsche Uebersetzung von Victor Carus, pag. 230, 231.

[3]) Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botanische Zeitg. 1880. (38) pag. 774.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Jenes letzte von Nebenblättern nicht verdeckte Internodium, bisweilen auch noch das vorhergehende nächst ältere, ist mit dem Sprossgipfel nach unten geneigt, während in dem oberen Ende des nach der Basis des Zweiges zu folgenden Internodiums die Abwärtskrümmung meist im scharfen halbkreisförmigen Bogen beginnt.

Das abwärts geneigte Ende hängt in der Regel vertikal nach unten; häufig ist es jedoch auch aus der Lothlinie heraus nach dem aufgerichteten Sprossende hin, bisweilen bis zur Schlingenbildung, eingekrümmt. Nur selten kommt es vor, dass die zuerst concave Unterseite der Krümmung stärker als die Oberseite zu wachsen anfängt, und dass dadurch das Sprossende schlingenförmig umgekrümmt wird. Aber auch in diesen Fällen werden schliesslich die jüngsten Internodien mit der Endknospe wiederum senkrecht nach unten gestellt.

Die Krümmung schreitet mit der Streckung der Internodien in der Endknospe immer gleichmässig mit vor, während das nach hinten folgende Internodium, das eben noch gekrümmt war, sich gerade streckt, so dass das wachsende Zweigende immer denselben Anblick bietet.

Die Gewebe der Internodien sind stark gespannt, das Mark positiv, Rinde und Gefässbündelschicht negativ. Am stärksten ist diese Spannung in der halbkreisförmigen Krümmung selbst; nach den jüngeren Internodien zu nimmt sie schneller ab, als nach den hinteren älteren.

Schneidet man die Endknospe ganz oder theilweise weg, oder verletzt dieselbe in irgend einer anderen Weise, so werden keine neuen Internodien von der Knospe aus eingeschoben, die Krümmung läuft bis an das Ende des Sprosses vor, und dieser ist dann in seinem ganzen Verlaufe gerade gestreckt. Indem sich seine Internodien schwach geotrop aufrichten, nimmt er die Form eines flachen nach oben geöffneten Bogens an. Diese Geradestreckung erfolgt je nach der Ausdehnung der Verletzung und der Lebensenergie des Sprosses in 4 bis 12 Tagen. Die kräftigsten Sprosse strecken sich am spätesten. Immer bleiben die aus einer verletzten Knospe noch hervorgehenden Internodien kurz, gestaucht. Man findet nicht selten an Hecken von *Ampelopsis* herabhängende Sprosse, deren Enden nicht gekrümmt sind. In solchen Fällen ist immer die Endknospe verdorrt, oder sonst wie beschädigt. Auch im Herbst, wenn die Pflanze das Wachsthum einstellt, strecken sich die Zweigenden gerade. Dasselbe geschieht bei abgeschnittenen und in Wasser gestellten Sprossen.

Den Verlauf und die Intensität des Wachsthums für zwei gleichalterige Sprosse von *Vitis pterophora* Baker, welcher sich ebenso wie *Ampelopsis* verhält, giebt die folgende Uebersicht wieder. Die Sprossgipfel waren durch Wegschneiden einer Gewebepartie an der Spitze verletzt worden. Die unterstrichenen Zahlen bedeuten das Wachsthum derjenigen Stelle, an welcher die halbkreisförmige Krümmung lag. (T im Mittel 22° C.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zweites Internodium unterhalb der Endknospe.		Erstes Internodium unterhalb der Endknospe.		Endknospe (das von Nebenblättern eingehüllte Sprossende)		Spätere Endknospe.	
Länge zu Beginn der Messungen in cm							
I.	II.	I.	II.	I.	II.[1]	I.	II.
2.4	2.6	1.3	1.2	1.2	1.7		
Zuwachs in je 24 Stunden in mm							
0.2	0.1	0.1	0.2	0	0		
0.5	0.4	0.2	0.3	0.2	0.1		
0.5	0.6	0.2	0.2	0.1	0.2		
0.3	0.5	0.4	0.5	0.1[2]	0.1[2]		
0.1	0.6	0.1	0.2	0.1	0.3	0.1	0.4
0.5	0.2	0.4	0.4	0.3	0.3	0.0	0.0
0.3	0.4	0.5	0.2	0.2	0.3	0.1	0.3[3]
0.2	0	0.3	0.3	0.3	0.3	0.1	0.2
0		0.4	0.1	0.2	0.1	0.1	0.3
		0.6	0.6	0.3	0.1	0.2	0.3
		0.6	0.4	0.2	0.2	0.3	0.4
		0.3	0.1	0.3	0.1	0.2[3]	0.3
		0.2	0.3	0.5	0.3	0.1	0.1
		0	0	0.2	0.2	0.4	0.1
				0.5	0.7	0.4	0.9
				0.5	0.4	0.1	0.6
				0.2	0.3	0.0[4]	0.2
				0.3	0.1	0.2	0.5
				0.2	0.1	0.3	0.6
				0.1	0.2	0.1	0.4
				0	0	0	0.3
							0.7
							0.8
							0.9[4]
							1.0
							0.8
							0.3
							0

[1]) I. Exemplar von gewöhnlicher Entwickelung, Endknospe zur Hälfte weggeschnitten,

II. sehr kräftiges Exemplar, nur die äusserste Spitze der Endknospe weggeschnitten.

[2]) Die Zahlen in dieser Columne geben von hier ab den Zuwachs des untersten bisher in der Knospe eingeschlossen gewesenen und nun gestreckten Internodiums an; der Zuwachs der nunmehrigen Endknospe ist in der vierten Columne verzeichnet.

[3]) Die von hier ab sich wieder aus der Knospe frei streckenden Internodien wurden mit dieser gemessen.

[4]) Der Spross war gerade gestreckt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eine schon oft beschriebene Folge des Gipfelns ist auch bei *Ampelopsis* das Austreiben der in den Achseln der dem Sprossende zunächst liegenden Blättern stehenden Knospen. Es sind bei *Ampelopsis* in der Regel die ersten 4 bis 5 Kurztriebe (Geizen), welche sich kräftig zu Langtrieben entwickeln, alle an ihrem Ende mit einer hakenförmigen Krümmung. Einer derselben, meist nicht der oberste, sondern der zweite oder dritte überholt die übrigen und setzt den ursprünglichen Spross fort. Das Austreiben der Achselknospen bewirkt hier auch blosses Entblättern ohne Decapitation der Endknospe. Die Kurztriebe wachsen dann aus und entwickeln ihr unterstes Laubblatt sehr kräftig, so dass ein Ersatz für das abgeschnittene Blatt des Langtriebes geschaffen wird. In der Regel bewirkt eine seitliche Verletzung des Sprossgipfels ebenfalls eine Geradestreckung des Zweiges und ein Austreiben der Seitenknospen. Nur selten, und wenn die Verletzung sehr gering war, wird die Wunde geheilt, und der Spross wächst normal nutirend weiter.

Ist die Hakenkrümmung eine spontane Nutation, ist sie eine Lastkrümmung, oder eine geocentrische Krümmung, wird sie durch Geotropismus oder Heliotropismus verursacht?

Zunächst kann der Heliotropismus ausgeschieden werden. Man beobachtet nicht selten Sprossenden, welche im tiefsten Schatten an der Fläche einer Mauer völlig verdeckt durch das Laub der darüber hängenden Zweige etiolirt wachsen, und dabei eine sehr starke Hakenkrümmung besitzen. Nicht selten auch wachsen die Sprossenden unter lose auf der Erde liegende Steine, sodass sie vom Lichte fast völlig abgeschnitten sind. Sie werden in solcher Lage stark etiolirt, nehmen gelbe und röthliche Farbe an, besitzen aber an ihrem Ende eine scharfe Umkrümmung. Genau so verhalten sich kräftige Sprosse, welche man unter eine geschwärzte Glasglocke oder in einen Dunkelkasten einführt. Die Hakenkrümmung bleibt hier immer scharf ausgebildet. Dagegen beobachtet man bei solcher Cultur im Dunklen nicht selten, dass dünne Sprosse ihr Wachsthum einstellen, sich gerade strecken und dass sich aus den Blattachseln die Kurztriebe entwickeln. Diese auf Unterdrückung des Längenwachsthums beruhende Geradestreckung der Sprossenden mag Hofmeister über die Art der Einwirkung des Lichtes getäuscht haben.

Dass die Hakenkrümmung keine Lastkrümmung ist, dass sie nicht durch das blosse Gewicht des Zweigendes verursacht wird, geht daraus hervor, dass dieselbe unverändert erhalten bleibt, wenn man den Spross umkehrt, so dass die Oeffnung der Krümmung nach oben zeigt; dass ferner häufig das herabhängende Ende über die Vertikale hinaus eingekrümmt ist, und dass das Gewebe an der Biegung nicht weich und schlaff, sondern starr und spröde und stark gespannt ist.

Wäre die Krümmung geocentrisch, so entstünde sie primär durch das Eigengewicht des Sprossendes als reine Lastkrümmung und würde dann durch Zug- und Druckwachsthum fixirt. Es wird dabei angenommen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dass die convexe Oberseite der Krümmung durch das herabgeneigte Ende gedehnt wird, während auf die concave Innenseite aber gleichzeitig ein Druck ausgeübt wird, und dass diese Dehnung das Wachsthum steigert, der Druck aber dasselbe hemmt. Die gedehnte Seite wird hierbei also einmal durch Einlagerung von Baustoffen in ihrer Lage fixirt, andererseits aber erfährt sie ein erhöhtes Wachsthum. Die Folge davon ist, dass das herabhängende Zweigende bisweilen stärker nach innen eingekrümmt wird [1]).

Dieser Anschauung steht die Thatsache gegenüber, dass ein wachsendes Organ nicht unerheblich gedehnt werden muss, damit eine Wachsthumsbeschleunigung eintritt.

Keimlinge von *Helianthus annuus* und *Linum usitatissimum* erfahren durch ein am Gipfel derselben mittels eines Fadens angebrachten und über eine Rolle geleiteten Gewichtes von 5 g überhaupt keine Dehnung. Die geringsten Gewichte, welche eine deutlich wahrnehmbare Dehnung und eine Steigerung des Längenwachsthums verursachen, sind bei Keimlingen von *Helianthus annuus*, *Fagopyrum esculentum*, *Tropaeolum majus*, *Linum usitatissimum*, *Cucumis sativus* 10 bis 15 g [2]).

Die hängenden Enden von *Ampelopsis*, bis zum Gipfelpunkt der Krümmung genommen, wiegen bei sehr kräftigen Exemplaren, deren Stengeldurchmesser im Mittel 2.5 mm beträgt, im frischen, stark turgescenten Zustande nur 0.26 g (Mittel aus 5 Wägungen), Sprosse aber, welche annähernd dieselbe Dicke (2 mm) haben, wie das hypocotyle Glied der Keimlinge von *Helianthus annuus* (1.86 mm), wie sie bei *Ampelopsis* am häufigsten zu finden sind, wiegen nur 0.13 g (Mittel aus 6 Wägungen).

Dazu kommt folgender Versuch.

Ein normal gekrümmter kräftiger Zweig von *Ampelopsis* wurde so an einem Stabe befestigt, dass nur das ursprünglich abwärts geneigte Ende frei blieb, sich aber in horizontaler Lage befand. An der Spitze dieses 3.2 cm langen Sprossendes wurden mittels einer Schlinge Gewichte angehängt. Erst bei 1.1 g Belastung begann der Hebelarm sich eben abwärts zu neigen, bei 3.1 g stellte er sich vertikal nach unten.

Diese Verhältnisse sind jedenfalls der Annahme einer geocentrischen Krümmung nicht günstig. Widerlegt aber wird eine solche Vorstellung durch einen einfachen Versuch. Wie wir sahen, entwickeln sich an decapitirten Sprossen die obersten Kurztriebe zu Langtrieben.

Während normale Kurztriebe gestreckt bleiben, krümmen solche, die sich zu Langtrieben umwandeln, ihre Spitzen hakenförmig um. In ganz jungem Zustande aber sind auch sie gerade, sie krümmen sich erst, nachdem sie eine durchschnittliche Länge von 0.5 bis 1 cm (auch mehr) erreicht haben. Unterstützt man solche Triebe durch ein unter denselben befestigtes Stück Pappe oder dergleichen, sodass ihre Gewichtswirkung aufgehoben wird, so

[1]) Wiesner, l. c. de Vries, l. c. pag. 276.

[2]) Scholtz, l. c. pag. 332 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

krümmen sie ihr fortwachsendes Ende doch in normaler Weise nach unten. Sie wachsen ähnlich wie eine auf fester horizontaler Unterlage aufliegende Wurzel [1]).

Die Endknospe aber ist nicht senkrecht nach unten gerichtet, sondern sie wird durch das Wachsthum der convexen Seite der Krümmung auf der Oberfläche der Unterlage hingeschoben. Häufig findet man auch Zweige des wilden Weines, welche auf der Erde aufliegen, und ihre Krümmung am Ende genau in der eben beschriebenen Weise ausgebildet haben, so dass also das sonst senkrecht nach unten hängende Sprossende horizontal auf dem Boden aufliegt.

Durch diese Beobachtung und den zuletzt beschriebenen Versuch, ist bewiesen, dass das Gewicht des Zweigendes an dem Zustandekommen der Hakenkrümmung keinen Antheil hat.

Um das geotrope Verhalten der Sprossenden zu bestimmen, wurden Versuche mit Hülfe des Klinostaten ausgeführt.

Diese Versuche sind mit Vorsicht zu deuten. Es wurden Stecklinge des wilden Weines in einen Topf eingepflanzt und an der horizontalen, dem Fenster parallel laufenden Achse in Rotation versetzt (eine Umdrehung in 20 Minuten; T. 20° C.). Diejenigen, welche nicht noch nachträglich abstarben, wurden gerade gestreckt. Ebenso aber waren auch die unter dem Einfluss der Schwerkraft wachsenden Controllexemplare (gleichalterige Stecklinge) gestreckt. Die Endknospen hatten sich nicht weiter entwickelt und durch das Austreiben der Kurztriebe waren die Stecklinge zu kleinen Büschen herangewachsen. Es ist also nicht sicher, ob die Geradestreckung der Pflanzen am Klinostaten durch die Aufhebung der einseitigen Wirkung der Schwerkraft, oder durch unterdrücktes Wachsthum der Endknospe verursacht worden war.

Sicheren Aufschluss über die Art des Geotropismus geben Sprosse, deren Enden in verkehrter Richtung befestigt werden (Fig. 18, 19, 20). Unter allen Umständen wird, sobald der Spross überhaupt noch beweglich bleibt, die Abwärtsstellung der jüngsten Internodien erreicht. Die Blätter solcher Zweige, die in einer von der normalen Lage abweichenden Richtung befestigt sind, nehmen in kurzer Zeit eine neue Lichtlage ein, und unter starken Torsionen (vergl. pag. 386), oft auch unter beträchtlicher Anschwellung der aus ihrer normalen Lage gebrachten wachsenden Theile, erfolgt die Abwärtskrümmung des Endes. Ebenso verhalten sich decapitirte Sprosse, solange sie noch wachsen.

Aus diesen Versuchen in Verbindung mit der Thatsache, dass das Gewicht keinen Einfluss auf die Krümmung ausübt, ergiebt sich, dass dieselbe eine Erscheinung von positivem Geotropismus ist.

Durch den zuletzt beschriebenen Versuch wird gleichzeitig die Annahme zurückgewiesen, dass es sich um eine spontane Nutation handele; denn

---

[1]) Sachs, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg. Bd. I (1874) pag. 447.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine solche müsste immer in derselben Weise zum übrigen Körper der Pflanze gerichtet sein.

Der Sitz der positiv geotropen Reactionsweise liegt in dem halbkreisförmig gebogenen, stark gespannten Theile des Hakens. Das Sprossende selbst mit der Knospe wird passiv gerichtet. Indem der absteigende Ast der kreisförmigen Biegung sich genau senkrecht nach unten stellt, wird das nicht geotrop reizbare Ende des Sprosses häufig nach hinten zurückgeworfen und dem aufsteigenden Ende des Zweiges schlingenförmig genähert.

Die jungen Internodien, welche aus der Krümmung gerade gestreckt hervorgehen und die Verlängerung des Zweiges bilden, verändern mit dieser Streckung ihren Geotropismus. Sie werden schwach negativ geotrop und richten sich schräg nach oben auf. In Fig. 16 ist die Richtung eines durch Decapitation des Sprossgipfels sich zum Langtrieb entwickelnden Kurztriebes von *Vitis pterophora,* der in horizontale Stellung gebracht war, nach je 24 Stunden abgebildet. Die stärkere Linie giebt die Lage des Hauptsprosses an. Der junge Trieb wächst zunächst energisch positiv geotrop nach unten, und richtet dann die sich streckenden hinteren Internodien negativ geotrop auf.

Der negativ geotrope Zweigtheil ist gleichzeitig positiv heliotrop. Führt man die Enden von im Freien wachsenden Zweigen in den Lichtkasten ein (pag. 389), so krümmen sich die eben gestreckten Internodien, nach welcher Richtung auch die nutirenden Enden stehen mögen, dem Lichte zu. Eine so scharfe Lichtstellung wie sie die nutirenden Blüthenstiele der *Papaver*-Arten bei einseitiger Beleuchtung einnehmen, wird aber nicht erreicht. Die Nutationsebene bei *Ampelopsis* stellt sich nicht in die Richtung des einfallenden Lichtes. Zeigt das nutirende Ende nach der dunklen Rückwand des Kastens, so wird dasselbe durch die heliotrope Krümmung der auf dasselbe nach unten zu folgenden Internodien ein wenig nach vorn dem Lichte entgegengezogen (Fig. 15).

Auch bei der Nutation von *Ampelopsis* scheint es sich darum zu handeln, die Zweigspitze in die günstigste Lichtlage zu bringen. Dass der Endknospe zu ihrer Entwickelung Licht zuträglich ist, beweist das oft zu beobachtende Verhalten der Sprossenden bei völligem Abschluss von Licht, wo die Knospe ihr Wachsthum einstellt.

Bei der Entwickelung unter normalen Verhältnissen wird durch das negativ geotrope und positiv heliotrope Verhalten der sich streckenden Internodien das Sprossende zunächst aus der Beschattung der Laubhülle der älteren Zweige an das Licht hervorgestreckt. Indem sich nun das vordere Ende des Sprosses positiv geotrop nach unten krümmt, wird die eine Seite desselben (die nunmehrige Oberseite) wie eine Blattfläche senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen gestellt. Hierdurch wird die Lichtwirkung vollkommener ausgenutzt, die Zweigspitze stärker durchleuchtet, als wenn die Lichtstrahlen parallel der Wachsthumsachse des Sprosses auf denselben einwirken.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Auch hier ist die Nutation durch Vererbung in den Entwickelungsgang der Art fest eingefügt. Sie tritt auch dann ein, wenn die Sprosse von allen Seiten gleichmässig beleuchtet werden, oder wenn sie im tiefen Schatten stehen.

Vitis vinifera scheint sich in allen Beziehungen wie *Ampelopsis* zu verhalten; jedoch habe ich mit dieser Pflanze nur unvollständige Versuchsreihen ausgeführt. Dasselbe gilt von *Micania*- und *Tropaeolum*-Arten mit nutirenden Zweigspitzen.

Es muss besonderen Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu ermitteln, wie weit die im Pflanzenreiche so verbreiteten Nutationen der Enden vegetativer Sprosse oder von Blüthen- und Inflorescenzstielen auf positivem Geotropismus beruhen, oder auf andere Ursachen zurückzuführen sind.

Die beschriebenen Richtungsverhältnisse der Knospenstiele von *Papaver* und des Sprossendes von *Ampelopsis* bieten einen interessanten Fall von Anisotropie[1]) dar. Der eine Theil des Organs wächst in gerade entgegengesetzter Richtung, als der übrige Theil desselben; das obere und das untere Ende der Axe sind antitrop. Diese Antitropie ist verursacht durch ein entgegengesetztes geotropisches Verhalten der Theile der Axe. Bemerkenswerth dabei ist die Thatsache, dass dieselben Theile der Axe ihre Reactionsweise gegen die unverändert bleibende Einwirkung der Schwerkraft im Laufe ihrer Entwickelung verändern. Derjenige Theil, der eben noch positiv geotrop wuchs, gewinnt allmählig negativen Geotropismus und kehrt dadurch seine Wachsthumsrichtung um.

Anisotropie an einem und demselben Sprosse derart, dass der fortwachsende Theil desselben seine geotrope oder heliotrope Reizbarkeit umkehrt, dann aber unverändert beibehält, solange die Richtung der Schwerkraft und des Lichtes zu seiner Wachsthumsrichtung unverändert bleibt, ist keine seltene Erscheinung. Die Endknospe plagiotroper dorsiventraler Kletter- und Schwebesprosse des Epheus wandelt sich häufig plötzlich oder allmählich in einen orthotropen Spross um. Die dorsiventralen Ausläufer der Erdbeere liegen zuerst plagiotrop dem Erdboden dicht an, die Endknospe ist dabei bisweilen nach dem Erdboden zu schwach eingerollt. Plötzlich erhebt sich diese Endknospe und bildet einen orthotropen Spross aus. Der dorsiventrale und plagiotrope Thallus von *Marchantia* erzeugt unmittelbar aus seinen Vegetationspunkten orthotrope Archegonien- und Antheridienträger. Das hypocotyle Glied der Keimpflanze des Epheus, sowie das epicotyle Glied des *Tropaeolum*-Keimlings sind anfangs stark positiv heliotrop, später wenden sie sich von der Lichtquelle negativ heliotrop weg.

Durch die Schwerkraftwirkung bildet sich an den Blüthenstielen von *Papaver* und an den Sprossenden von *Ampelopsis* in der Krümmungszone eine Oberseite und eine Unterseite aus; die Sprosse werden an dieser Stelle

[1]) Vgl. hierüber, sowie über das Folgende: Sachs, Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg Bd. II 1882 p. 226 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dorsiventral. Diese durch eine bestimmte Anfangslage des Organs ausgebildete Dorsiventralität wird aber dem Organ nicht unveränderlich aufgeprägt; Ober- und Unterseite werden vielmehr vertauscht, sobald die Lage der Axe gegen die Schwerkraft umgekehrt wird. In dieser Beziehung verhält sich *Papaver* und *Ampelopsis* analog den plagiotropen Sprossen von *Hedera* und *Tropaeolum*. Hier wird immer die beleuchtete Seite der Axe zur Rückenseite, die beschattete Seite wird Bauchseite und zur Anlage von Wurzeln disponirt. Kehrt man bei unveränderter Lichtrichtung die Lage der Sprosse um, sodass die Wurzelseite beleuchtet wird, so gestaltet sich die frühere Rückenseite zur Bauchseite um.

Karlsruhe i. B., September 1891.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Figurenerklärung.

Fig. 1. *Papaver hybridum* L. Knospen am Ende von Seitensprossen hängen nach aussen am Umfange des Sprosssystems (pag. 377).

Fig. 2. Nutirende Knospen von *P. dubium* L. (pag. 380).

Fig. 3. *Papaver Rhoeas* L., stufenförmiges Wachsthum des nutirenden Endes eines Knospenstieles (pag. 380).

Fig. 4. *P. Rhoeas*, Schlingenbildung am nutirenden Ende (pag. 380).

Fig. 5. *P. hybridum*, Lastkrümmung des Knospenstieles verursacht durch ein an der Knospe befestigtes Steinchen (pag. 382).

Fig. 6. Gewebespannung im nutirenden Ende des Knospenstieles von *P. somniferum*. 1. der unverletzte Stiel; 2. derselbe nach Wegnahme des Rinden-Gefässbündelstreifens an der Oberseite; 3. nach Wegnahme des entsprechenden Streifens an der Innenseite der Krümmung; 4. der frei präparirte Markcylinder (pag. 378).

Fig. 7. Verlauf der horizontalen (rotirenden) Nutation eines Blüthenstieles von *P. somniferum* (pag. 392).

Fig. 8. Verlauf des Wachsthums an einem Stengel von *P. hybridum* (pag. 378).

Fig. 9. *P. dubium* L. Krümmungen von Blüthenstielen, die in ihrer freien Bewegung gehindert waren. Die Knospe war festgebunden, ebenso das untere Ende des Stieles. Die Anschwellung des sich geotrop richtenden Stengelstückes sowie dessen Torsionen sind deutlich zu sehen (pag. 385).

Fig. 10. *P. hybridum*. Zwei Knospen, die in Erde wuchsen. Der Stiel ist an seinem vorderen Ende positiv geotrop gekrümmt (pag. 386).

Fig. 11. Zwei der in Fig. 9 beschriebenen Knospen nach ihrem Aufblühen; Anschwellung und Torsionen am ursprünglich nutirenden Ende (pag. 385).

Fig. 12. *P. hybridum*. Lichtstellung einer Knospe. Die untere Kante des Papiers giebt die Lage der schwarzen Hinterwand des Lichtkastens an (pag. 391).

Fig. 13. Lastkrümmung eines etiolirten Knospenstengels von *P. Argemone* L. verursacht durch das Gewicht der Knospe (pag. 393). Spiritusexemplar.

Fig. 14. Längsschnitt einer Knospe von *P. hybridum* (pag. 394).

Fig. 15. Sprossenden von *Ampelopsis quinquefolia* mit positiv heliotropischer Krümmung dicht unter dem Ansatz des nutirenden Endes (pag. 402). Die Zweige waren zu Anfang des Versuches genau vertikal nach oben gerichtet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 16. Verlauf der Nutation eines Zweigendes von *Vitis pterophora* Baker, (pag. 402).

Fig. 17. *P. hybridum.* Zwei Blüthenstiele, deren Knospen an das nutirende Ende heraufgebunden wurden. Die Knospen werden zuerst in horizontale Ebene dann senkrecht nach unten gestellt (pag. 386).

Fig. 18, 19, 20. Abwärtskrümmung eines in verkehrter Lage festgebundenen Sprossendes von *Ampelopsis quinquefolia.* 18. ursprüngliche Stellung: 19. die Zweigspitze wird horizontal gestellt; 20. dieselbe richtet sich positiv geotrop nach unten, die hinteren Internodien strecken sich negativ geotrop schräg nach oben (pag. 401).

Fig. 21. Vorrichtung zur Bestimmung der heliotropischen Bewegungen und der horiz. Nutationen der nutirenden Blüthenstiele von *Papaver* (pag. 389, 392).

Die Figuren sind verkleinert. Die Objekte wurden von Herrn F. Schmidt, Dozenten für Photographie und verwandte Fächer an der technischen Hochschule Karlsruhe photographirt.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 6.

Fig. 5.

Fig. 7.

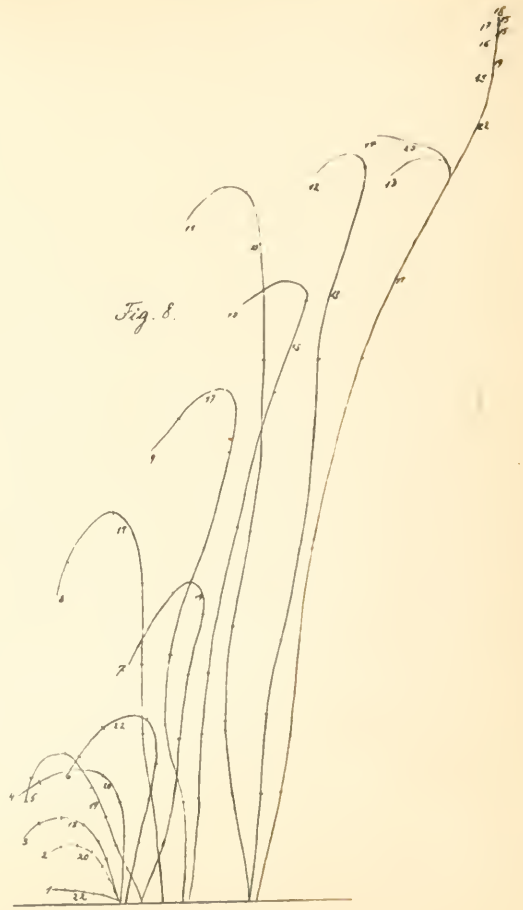

Fig. 8.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

F. Schmidt, phot.

J. Schober, Hofkunstanstalt f. Lichtdruck, Karlsruhe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

F. Schmidt, phot

J. Schober, Hofkunstanstalt f. Lichtdruck, Karlsruhe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Biologie der Pflanzen

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: 5_3

Autor(en)/Author(s): Scholtz Max

Artikel/Article: Die Nutation der Blüthenstiele der Papaver-Arten und der Sprossenden von Ampelopsis quinquefolia Michx. 373-406