

## 27. Otto Schüepp: Zur Kenntnis der Gewebespannungen.

(Mit 1 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 6. Mai 1919.)

1. Nachweis von Spannungen in Blütenknospen. Aus vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Papilionaceen hatte ich früher den Schluß gezogen, daß die starke Raumauffüllung innerhalb der Knospe und als Folge davon verschiedene Eigentümlichkeiten des Blütenbaues, namentlich die charakteristischen Falten der Kronblätter, hervorgerufen werden durch die gegenseitige mechanische Beeinflussung der wachsenden Teile<sup>1)</sup>. Zu übereinstimmenden Resultaten war GÜNTHART für die Coniferen gelangt<sup>2)</sup>.

Über die Wirkungsweise der mechanischen Kräfte machte ich folgende Annahmen: Durch Druck wird das Wachstum gehemmt; durch Zug wird es gefördert. Es sind bereits sehr kleine Kräfte wirksam. Daraus wurde abgeleitet, daß die dauernde Einwirkung kleiner Kräfte auf das Wachstum zu ganz ähnlichen Resultaten führen müsse, wie die einmalige Einwirkung gleichgerichteter größerer Kräfte auf das fertige Organ. Dabei erweist sich das Gewebe als plastisch gegenüber der Wirkung kleiner Kräfte auf das Wachstum auch da, wo der Versuch, am fertigen Organ ähnliche Deformationen hervorzurufen, zum Zerreißen oder Zerquetschen führen müßte<sup>3)</sup>.

Nachdem es mir gelungen ist, Gewebespannungen innerhalb vegetativer Sproßspitzen nachzuweisen<sup>4)</sup>, möchte ich kurz auf die Frage der Kronblattfalten zurückkommen.

Der Nachweis der Spannungen wurde in der Weise geführt, daß ich Querschnitte durch frische Knospen auf Wasser schwimmen

---

1) SCHÜEPP, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsblüte. (Beih. z. bot. Centralbl. XXVIII, 1911, 1. Abt., p. 195—246.)

2) GÜNTHART, A., Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Coniferen. (Jena 1910.)

GÜNTHART, A., Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Coniferenblüte. (Beih. z. bot. Centralbl. XXXV, 1917, 1. Abt., p. 60—170.)

3) SCHÜEPP, l. c., p. 213—215.

4) SCHÜEPP, Über den Nachweis von Gewebespannungen in der Sproßspitze. (Diese Berichte XXXV, 1917, p. 703—706.)

ließ, und sie dann mit Nadeln in ihre einzelnen Bestandteile zerlegte (Fig. a, b, c).

2. *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. Kelch. Wird bei Knospen von 4,6, 4,7 u. 5,4 mm Länge die Kelchröhre an einer Stelle aufgeschnitten, so schieben sich die freien Enden übereinander; die Krümmung nimmt stark zu, es erfolgt eine „hyponastische“ Reaktion (Fig. a, K). In Knospen von 5,8, 5,9 und 6 mm Länge zeigt das Ende der Kelchröhre keine Spannung; an der Basis besteht die Hyponastie fort. In Knospen von 6,5, 7,6 u. 7,7 mm Länge reagiert die Basis immer noch schwach hyponastisch, die Mitte ist spannungslos, am Ende tritt bereits die entgegengesetzte Reaktion auf. Diese hat sich bei Knospen von 9,8, 10 und 13 mm Länge auf die ganze Kelchröhre ausgedehnt; sie bleibt bestehen bis zum Abschluß der Entwicklung. Beim Aufschneiden der Röhre weichen die Enden auseinander; die Krümmung nimmt ab (Fig. b). Ich bezeichne diese Reaktion als „epinastisch“, weil sie eine Öffnungsbewegung des Kelches herbeiführen müßte, wenn nicht die Röhrenform des Kelches eine solche verhindern würde.

Fahne. Jugendliche Entwicklungsstadien (4,6 u. 4,7 mm Knospenlänge) reagieren schwach hyponastisch (Fig. a). Die Krümmungstendenz steigert sich, während die Fahne im Verlauf des Wachstums allmählich aus der Kelchröhre heraustritt; sie erreicht ihr Maximum bei Knospen von 16 mm Länge (Fig. c). Die Fahne bleibt darum auch noch festgeschlossen, nachdem der Widerstand der Kelchröhre gegen ihre Ausbreitung weggefallen ist. Doch bald nimmt die hyponastische Spannung an Intensität ab und verschwindet. Eine epinastische Gegenreaktion führt zur Entfaltung der Fahne. Tiefe Längs- und Quereinschnitte, die mit der Schere in die noch geschlossene Fahne geführt werden, verhindern die Entfaltung nicht. Sie beruht auf einem epinastischen Krümmungsbestreben, das im ganzen Blatte verbreitet ist.

*Lathyrus vernus* bildet an der Basis der Fahne zwei hohlkegelförmige Ausstülpungen, die durch ihre Form an der Teilnahme bei der Entfaltungsbewegung verhindert sind. Doch auch an ihnen läßt sich gerade so wie an der Kelchröhre der Übergang von hyponastischer zu epinastischer Spannung nachweisen.

Wenn sich die Fahne von rot in blau verfärbt, führt sie eine Schließbewegung aus, die nicht Folge des Verwelkens ist. Beim Zergliedern auf Wasser schwimmender Querschnitte läßt sich wieder eine starke hyponastische Spannung nachweisen.

Flügel, Schiffchen und Staubfadenröhre verhalten sich untereinander sehr ähnlich. In jungen Stadien sind sie wie

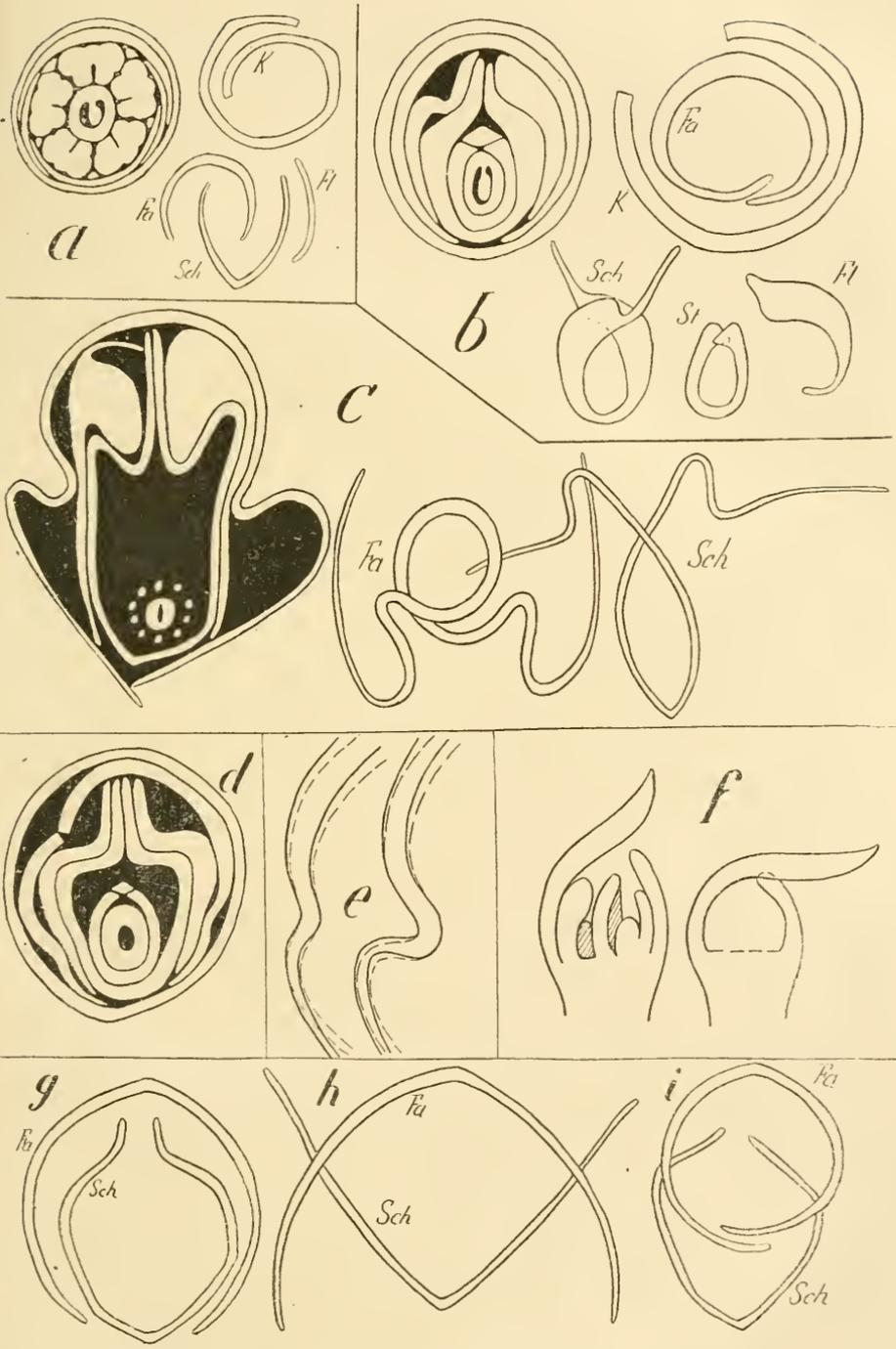


Abb. 1. Erklärung S. 223.

die Fahne schwach hyponastisch gespannt (Fig. a). Die Hyponastie verstärkt sich bis zu einem Maximum (Fig. b, c). Sie bleibt erhalten bis zum Schluß der Entwicklung; Flügel und Schiffchen nehmen an der Öffnungsbewegung nicht teil. Die bekannte Spannung im Flügelnagel, welche Flügel und Schiffchen nach oben drückt, entsteht ebenfalls aus einer hyponastischen Krümmungstendenz.

3. *Lathyrus latifolius* L. An Längsschnitten durch junge Blütenknospen läßt sich eine starke hyponastische Spannung im Kelch nachweisen. Nach dem Entfernen der inneren Blütenteile krümmt sich der Kelch nach innen (Fig. f)<sup>1)</sup>.

Fahne und Schiffchen reagieren hier anders als bei *Lathyrus vernus*. In Knospen von 11 u. 13 mm Länge sind sie stark epinastisch gespannt (Fig. g, h); später werden sie hyponastisch; die Fahne allein wird beim Öffnen der Blüte neuerdings epinastisch.

Der zeitliche Verlauf der Spannungserscheinungen wechselt also von Art zu Art.

4. Beziehungen der Spannungen zu den autonomen Bewegungen innerhalb der Knospen. Fast alle jungen Blattanlagen krümmen sich in ihren ersten Entwicklungsstadien hyponastisch gegen die Mutteraxe hin und bilden dadurch eine festgeschlossene Knospe; später, wenn sie bald ausgewachsen sind, krümmen sie sich epinastisch von der Mutteraxe hinweg; die Knospe entfaltet sich. Wird aber die eine oder andere Bewegung mechanisch gehemmt durch den Widerstand benachbarter Organe, so tritt an die Stelle der Bewegung eine entsprechende Spannung.

Hyponastische und epinastische Bewegungen, sowie hyponastische und epinastische Spannungen werden wir auf eine gemeinsame Ursache zurückführen, eine Krümmungstendenz, deren Sinn und Intensität in erster Linie vom Entwicklungszustand des Organes abhängen, daneben aber auch, wie die nastischen Krümmungen zeigen, von äußern Einflüssen mitbestimmt werden. Wir wollen diese Tendenz in Anlehnung an VÖCHTING als „hyponastische“ oder „epinastische Curvipetalität“ bezeichnen.

5. Bedeutung der Spannungen für die Ausgestaltung der Blütenplastik. Die Lagerung der Kronblätter innerhalb der Knospe ist zunächst bestimmt durch ihren Kontakt mit dem ringförmig geschlossenen Kelch nach außen und mit dem kom-

1) Dieselbe Reaktion zeigen die jungen Laubblätter von *Hippuris*. (Diese Berichte XXXV, 1917, p. 705, Fig. 2 b.)

pakten, aus Staubbeutel und Stempel aufgebauten Zylinder nach innen. Zwischen Kelch und Staubbeutel schieben sich die Ränder der Fahne vorwärts, gleiten über die Flügel und das Schiffchen hinweg und treffen sich schließlich in der Mediane (Fig. a, b). Bei manchen Arten schiebt sich auch noch der eine Fahnenrand über den andern<sup>1)</sup>. Dies zeigt, daß der Widerstand, der sich in festgeschlossenen Knospen dem Flächenwachstum der Kronblätter entgegensetzt, für sich allein keine Faltung erzeugen muß.

Falten entstehen, wie ich aus den neugewonnenen Kenntnissen über die Spannungsverhältnisse schließe, unter dem Einfluß der Hyponastie der Kronblätter. Diese Hyponastie stellt das eigentlich mechanisch aktive Prinzip<sup>2)</sup> in der Blüte dar.

Die Kronblätter zeigen die Tendenz, eine stärkere Krümmung anzunehmen, als ihre eingeeengte Lage gestattet. Daraus folgt, daß sie an jedem Punkte ihres Umfanges einen Druck nach Innen ausüben müssen. Die Existenz eines solchen radialen Druckes läßt sich auch experimentell demonstrieren (Fig. d). Schneidet man die Fahne durch an einer Stelle, wo sie vom Flügel nicht berührt wird, so bewegen sich die Schnittenden nach innen (links oben in der Figur); die Hyponastie der Fahne äußert sich dadurch, daß die Partien zu beiden Seiten der Schnittstelle ihre Krümmung verstärken.

Aus der Hyponastie der ganzen Fahne leitet sich also eine Tendenz zur Bildung von Knickungen ab, die an den Stellen geringsten Widerstandes in Erscheinung treten wird. Als Widerstände kommen in Betracht der Gegendruck der inneren Blütenteile und die Biegungsfestigkeit der Fahne selbst.

Bei *Lathyrus vernus* tritt eine Knickung ein beim Übergang vom dicken Mittelteil der Fahne zum dünnen Randteil; aus ihr gehen zuletzt die schon erwähnten Hohlkegel am Fahnengrund hervor (Fig. d links und rechts unten, Fig. c).

Eine Einknickung der Fahne müßte auch dann erfolgen, wenn an einer begrenzten Stelle im Gegensatz zur ganzen Umgebung eine Epinastie wirksam würde. Dies scheint darum schon sehr unwahrscheinlich, weil die anatomische Ausbildung der Falten keine Besonderheiten aufweist. Ferner zeigt sich beim Auseinanderlösen der Schnitte keine Verschärfung, sondern eher eine Abschwächung der Knickung (Fig. e). Ich betrachte darum

1) SCHÜEPP 1911, Tafel VI, 1, 13, 14.

2) GÜNTART (1910, p. 147) hat den Begriff „aktives Merkmal“ aufgestellt, allerdings in erweitertem nicht ausschließlich mechanischem Sinn.

die Knickung als plastische Deformation, die bedingt wird durch die Hyponastie der ganzen Fahne.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Curvipetalität der Kronblätter in doppelter Weise auf die Blütenplastik einwirkt. Sie bedingt direkt die charakteristischen Krümmungen der Organe, die Öffnungs- und Schließbewegungen der Krone. Sie ruft aber auch indirekt, im engsten Zusammenhang mit den Raumbedingungen in der Knospe, mannigfache Knickungen und Faltungen der Kronblätter hervor.

6. Einige Versuche über die physiologische Natur der Spannungen. Ich prüfte möglichst gleich alte, 9 mm lange Blütenknospen von *Lathyrus latifolius* mit Rohrzuckerlösungen von 5 bis 50 Prozent. Zur Kontrolle wurde jeweils von zwei Nachbarschnitten aus derselben Knospe der eine in Wasser, der andere in Zuckerlösung zerlegt.

Fig. g zeigt die Form von Fahne und Schiffchen vor dem Zerlegen, Fig. h die Reaktion in Wasser, Fig. i die Reaktion in 50 % Rohrzucker. In Wasser führen Fahne und Schiffchen eine starke Öffnungsbewegung aus; in 5 % und 10 % Rohrzuckerlösung ist die Öffnungsbewegung geringer; in 15 % Rohrzucker erfolgt keine Reaktion. In 20 %, 30 % und 50 % Rohrzucker schließt sich die Fahne, während das Schiffchen nicht deutlich reagiert.

In 10 % und 15 % Rohrzucker sind die Zellen aller Schichten plasmolysiert. Nach halbstündigem Aufenthalt in Wasser von 55°—65° Celsius reagieren die Schnitte nur noch schwach, nach stärkerem Erwärmen tritt keine Reaktion mehr ein.

Entsprechend fand ich an Vegetationspunkten von *Elodea*, daß in 15 % Rohrzucker keine Krümmungen eintraten, in 50 % Rohrzucker solche in entgegengesetztem Sinne wie in Wasser. In 15 % Rohrzucker trat in den Meristenzellen allgemein starke Plasmolyse ein. Erwärmen auf 60° hob nach einiger Zeit die Reaktionsfähigkeit auf.

Ich wiederholte die Versuche mit *Begoniablattstielen*. In Wasser krümmte sich die Epidermis konkav; in 7,5 % Rohrzucker blieb sie gerade, zugleich waren die Zellen aller Schichten plasmolysiert. In stärkern Lösungen ging die Reaktion dennoch weiter, die Epidermis wurde deutlich konvex. Durch kurzes Erwärmen mit Wasser über 55° werden die Wände fixiert; die Schnitte bleiben konkav, gerade oder konvex, je nach der Krümmung, welche sie vor dem Abtöten erreicht hatten.

Als Ergebnis dieser Versuche will ich vorläufig nur zwei Punkte hervorheben. Durch Plasmolyse wird die Reaktionsfähig-

keit nicht aufgehoben; neben dem Druck des Zellinhalts auf die Wand<sup>1)</sup> muß also auch der Quellungszustand der Wandung<sup>2)</sup> von Bedeutung sein. Die Möglichkeit, die verschiedenen Krümmungszustände durch Erwärmen zu fixieren, weist darauf hin, daß die wirksame Struktur der Wandung sehr labil ist und beim Abtöten der Zelle ebenfalls aufgehoben wird.

#### Erklärung der Figuren.

Figur a - e *Lathyrus vernus* (L.) Bernh.

- a, b, c. Querschnitte junger Blütenknospe. Zerlegung derselben in Kelch K, Fahne Fa, Flügel Fl, Schiffchen Sch und Staubfadenröhre St.  
 d. Knospenquerschnitt. Links oben Fahne durchschnitten.  
 e. Fahnenfalten. Ausgezogene Linie: Lage im intakten Knospenquerschnitt. Gestrichelt: Lage nach dem Zergliedern.

Figur f - i. *Lathyrus latifolius* L.

- f. Längsschnitt durch eine junge Blütenknospe intakt und nach Entfernung der innern Blütenteile.  
 g. Fahne und Schiffchen aus einem intakten Knospenquerschnitt  
 h. " " " nach dem Zerlegen in Wasser.  
 i. " " " " " " " " 50 % Rohrzuckerlösung.

1) DE VRIES, Untersuchung über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877.

2) HOFMEISTER, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. p. 267.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Schüepp (Schuepp) Otto

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Gewebespannungen. 217-223](#)