

# Die Wirkung mechanischer Inanspruchnahme auf Bau und Biegungsfestigkeit der Blattstiele.

Von HEINRICH HAERDTL (Prag).

## EINLEITUNG.

Das Laubblatt unterliegt den Einwirkungen der Atmosphärrillen und der Schwerkraft und muss als wichtiges Organ für die Ernährung der Pflanze ihnen den nötigen Widerstand entgegensetzen können. Wie die Beobachtung zeigt, wird dieser nicht durch eine grosse Steifigkeit, sondern durch Biegungsfestigkeit erzielt.

Die Inanspruchnahme durch Atmosphärrillen erfolgt in keiner bestimmten Richtung, weshalb die Biegungsfestigkeit nach allen Seiten gleich sein könnte. Die Schwerkraft wirkt konstant in einer Richtung, und die Gewebe des Blattes bilden sich bei deren einseitiger Einwirkung ungleich aus. (TOST II, 61). Entsprechend zeigten die Querschnittsbilder von Blattstielen in den meisten Fällen eine ausgeprägte Dorsiventralität. (PLITT 1886, URSPRUNG 1903). Daher wird die Schwerkraft sowohl für die anatomisch-morphologischen, als auch physiologischen Eigenschaften des Blattstieles von besonderer Bedeutung sein.

Bei einer künstlichen mechanischen Inanspruchnahme eines voll entwickelten Blattes ist die Biegungsfestigkeit je nach der Richtung der dauernden Inanspruchnahme durch die Schwerkraft verschieden, woraus man auf eine Anpassung schliessen kann. Die natürliche Inanspruchnahme auf Biegung und die dadurch bedingten Spannungsdifferenzen im Stiel sind infolge der Entfaltungsbewegungen wechselnd. Daher musste dies, wenn ein Zusammenhang von Biegungsfestigkeit und Inanspruchnahme besteht, in den Organen merkbar sein.

Das Ziel dieser Arbeit führt nun dahin, den Wechsel der Biegungsfestigkeit während der Entwicklung des Blattes festzustellen, und den Grad der Steifigkeit je nach der Grösse der mechanischen Inanspruchnahme, verbunden mit den anatomisch-morphologischen Differenzierungen des Blattstieles, zu erkennen.

## I. MESSUNG DER BIEGUNGSFESTIGKEIT.

### LITERATURBESPRECHUNG UND VORVERSUCHE.

SCHWENDENER hat in seinem Buche "Das mechanische System im Bau der Monokotylen" (1874) den Satz von der Zweckmässigkeit in der Natur für die mechanische Festigung bestätigt gefunden. Die von SCHWENDENER knapp behandelten dorsiventralen Organe untersuchte URSPRUNG (1901), indem er die Frage der Biegungsfestigkeit theoretisch und experimentell ausführt. Er geht von der Verschiedenheit der Ober- und Unterseite aus. "Die am Querschnitt vertikal gerichtete grosse Axe verleiht dem Ast eine grössere Festigkeit in dieser Richtung als ein runder Querschnitt, denn die zur Hervorbringung einer bestimmten Deformation notwendige Kraft ist proportional der 3. Potenz der Höhe, aber nur der 1. Potenz der Breite." Unter dem Hinweis auf die verschiedenen anatomisch-morphologischen Verhältnisse in Beziehung zur Festigung hebt er den Vorteil der elliptischen Querschnitte für die Festigung hervor, als mit einer Zunahme der Beanspruchung gegen die Basis der

Unterschied zwischen den beiden Axen der Querschnittsellipse zunimmt.

Für Äste fand SONNTAG (1904) bei geringer Belastung keine bleibende Veränderung. In unserm Fall kompliziert sich die Messung, weil mehr parenchymatische Organe vorliegen, wo Schädigungen leichter eintreten. Die mechanischen Eigenschaften sind in beiden Organen durch das Vorherrschen einer bestimmten Gewebeart verschieden, als Gewebe wie Bast, Kollenchym und Parenchym, verholzte und unverholzte Gewebe andere mechanische Eigenschaften besitzen (SCHWENDENER 1874, WEINZIERL 1877, AMBRONN 1879, LUKAS 1882-83, SONNTAG 1901, DAMM 1902). Ferner rücken Trag- und Festigkeitsmodul in ausgewachsenen Zellhäuten einander näher als bei im Wachstum befindlichen Membranen (PFEFFER 1904, 16). Aus diesen Ergebnissen folgt ein Wechsel der mechanischen Eigenschaften des Blattes im Laufe der Entwicklung und HABERLANDT (1918) bezeichnet dementsprechend das Kollenchym junger Organe als Arbeitsgerüst. Messungen über das Verhalten wachsender Organe liegen aber nicht vor (vergl. URSPRUNG 1903, PRINGSHEIM 1914).

Am ausgewachsenen Blatt wurde die Biegung ungleich gefunden, je nachdem es mit der morphologischen Oberseite nach oben oder nach unten gerichtet war. Sobald die normale Zugseite Druckseite wird, ist die Biegefestigkeit geringer. Diesen Wechsel fand SACHS (1887) an rinnenförmigen monokotylen Blättern; PRINGSHEIM (1914) gibt bei gleicher Orientierungsänderung eine Veränderung der Steifheit bei dikotyler Blattspreite an und beschreibt deren gefaltete Form in neuer Lage. NEGER (1918) beobachtet die festigende Wirkung der spiraligen Drehung bandartiger Blätter (Resupination).

Die Festigkeit der jungen Blätter wird besonders durch osmotischen Druck (JOST II. 238) der embryonalen Zellen und Gewebespannungen (SCHUEPP 1917, 1919, LINSBAUER 1920, p.312, JOST II. 21) aufrecht erhalten. Die Gewebespannung tritt auch bei entwickelteren Blattstielen auf (URSPRUNG 1903, p.12). Weil das Wachstum nicht gleichmässig über den Tag verteilt ist, kann diese (PFEFFER 1875) und damit die Steifigkeit des Blattes wechseln. Mit dem Wachstum und der damit verbundenen Gewichtszunahme seiner Abspreizung von der vertikalen Tragaxe vergrössert sich der Hebelarm, und die Beanspruchung auf Biegefestigkeit wird ansteigen, je mehr sich das Blatt der Horizontalstellung nähert. Dementsprechend muss auch die Festigung des Organes gehen, d.h. sie muss mindestens ausreichend sein für das Gewicht der Spreite.

Zum Versuch werden hauptsächlich die Primärblätter von *Phaseolus multiflorus* Willd. wegen der zur Kontrolle geeigneten Gegenblätter verwendet, denn in dem einen Gegenblatt liegt ein unter gleichen Bedingungen entstandenes Vergleichsblatt vor. Dieses Verhalten ermöglicht es, in den Schlussfolgerungen sicherer zu gehen, da ja meist nur innerhalb eines Versuchsobjektes verglichen wurde. Demnach waren Lichtschwankungen, Feuchtigkeitswechsel und andere Milieueinflüsse von nicht besonderem Belang <sup>1)</sup>.

An diesen Primärblättern werden die ersten Wachstumsstadien, während der die Länge des Stieles 1 - 2 cm beträgt, in nahezu vertikaler Stellung zugebracht. Bei dem Einstellen in die Endlage verhält sich Stiel und Spreite verschieden. Erst beginnt sich die Spreite der Horizontalen zu nähern. Der Stiel setzt - in unserem Falle 2 - 3 Tage später - mit der Senkung gegen die Horizontale erst dann ein, wenn die Spreite diese ganz oder nahezu erreicht hat. In eben dieser Zeit befindet sich der Stiel oft noch im Stadium der grössten Streckung. Beim Stielwachstum bemerkt man eine Zu- und Abnahme der Gesamtverlängerung (grosse Wachstumsperiode) <sup>2)</sup>.

Das Blatt besitzt im Jugendzustand ungefähr gleichmässiges Wachstum; mit dem Übergang in den Dauerzustand, wobei der Stiel seine Steilstellung vermindert, sind nur noch bestimmte Teile wachstumsfähig, und im Stiel kann die am längsten wachstumsfähige Zone bei verschiedenen Spezies verschieden gelagert sein, und die Zone grösster Streckung wandert zur Lamina hinauf (UHLITSCH 1887, KNIEP 1910,

1.) Über den Einfluss der Standortverhältnisse auf den Bau der Pflanzen vergl.: TSCHIRCH 1881, GUNTZ 1886, KELLER 1904, GOEBEL 1908, BORESCH 1912, RIPPEL 1919 und andere dort cit.Aut.

2.) Vergl. die Wachstumskurven des Normalblattstieles in den Abb. 4 - 8.

DENNECKE 1924). Da die Länge des Stieles noch in einer Zeit zunimmt, wo die mechanische Inanspruchnahme durch das Blattgewicht erheblich wird, so würde, falls noch der ganze Stiel in Streckung wäre, die zur Aussteifung führende innere Differenzierung noch nicht so weit vorgeschritten sein können, wie es tatsächlich den Bedürfnissen entsprechend der Fall ist. Die Zartheit der wachsenden Gewebe ist somit der wachsenden Inanspruchnahme entgegengesetzt. Damit dürfte es zusammenhängen, dass wir das Wachstum in diesem Stadium auf kurze Strecken zusammengedrängt finden, die sich durch Turgor allein steif genug zu halten vermögen.

Während des Stielwachstums findet man bei der Verlängerung und Senkung gegen die Horizontale ein Ansteigen und Abfallen der in der Zeit zurückgelegten Strecke. Mit beiden Veränderungen ist eine Zunahme der Inanspruchnahme auf Biegungsfestigkeit verknüpft.

Bei der Einübung in die Methodik <sup>1)</sup> der Messung der Biegungsfestigkeit wurden einige Beobachtungen gemacht: Die Last war unterhalb der Spreite des am Spross sitzenden Blattes an ihrer Ansatzstelle am Stiel befestigt. Der erzielte Ausschlag konnte mit Hilfe eines Winkelmessers abgelesen werden, dessen Mittelpunkt in die Ansatzstelle des Blattstieles am Spross fiel. Der erfolgende Ausschlag bleibt nun nicht gleich, sondern wächst mit der Zeit. Die Grösse des gleich erreichten Winkels und auch die fortschreitende Winkelvergrösserung sind abhängig vom der Grösse der Belastung. Die dauernde Zunahme der Stielbiegung bei starker Belastung geht verschieden vor sich: Junge Organe krümmen sich meist über den ganzen Stiel, und bei ausgewachsenen führen die Stielenden die Biegung aus. Nach Abnahme des Gewichtes vollzieht sich der Rückgang in die Ausgangsstellung, bei jungen Stielen langsamer als bei ausgewachsenen. Dies lässt erkennen, dass ältere Stiele elastischer und junge plastischer sind.

Belastet man einen eben entlasteten Stiel von neuem, so rückt er sofort in die während der ersten Belastung innegehabte Lage zurück. Die hierzu nötige Zeit verhält sich keineswegs gleich, sondern bei erneuter Belastung wird ein gleicher Weg viel schneller zurückgelegt. Nicht merkbar wird diese Erscheinung bei kleiner Belastung in kurzer Zeit, da kein Überschreiten der Elastizitätsgrenze eintritt <sup>2)</sup>. Aus der äusseren Gestalt kann darum nicht auf die Leistungsfähigkeit des Organs geschlossen werden. Für das Organ selbst ist genügend Festigkeit eingetreten, nicht aber für die Mehrbelastung. Gewisse Nachwirkungen bleiben trotz der wieder eingenommenen Lage erhalten.

Ausser dem Senkungswinkel bei Belastung in Normallage wurde noch das Biegungsausmass festgestellt, worunter die Differenz der Winkel zwischen Stiel und Stengel verstanden wird, wenn der Stiel in wagerechter Lage einmal die Oberseite nach oben und dann nach unten kehrt (DRÜCKE 1848).

Auch der Stiel ohne Blattgrund (das Mittelstück des Stieles) wurde untersucht, indem bei *Phaseolus* das Blattgelenk samt der ganzen Ansatzstelle und dem Spross teil in derbes Plastilin gehüllt oder das Blatt abgeschnitten und horizontal angespannt wurde, wobei die eingespannte Stelle nicht zerquetscht werden durfte, da sonst die Wirkung der Querschnittform verloren ging.

Für die Erkennung der Verteilung der Biegungsfestigkeit längs des Stieles wandte ich folgende Methode an: Der spreitenlose Stiel mit nur einem kurzen Stück der Mittelrippe und des Stengels wurde auf zwei runde dünne Glasstäbe gelegt, die im Abstand von meist 3 - 4 cm fixiert waren. Die Abstände wurden bei derberen Objekten nicht zu eng genommen, da sonst die Durchbiegung zu grosse Gewichte erfordern und dann die Objekte durch Pressung geschädigt würden. In der Mitte dieses Stielabschnittes wurde eine gebogenes Glassübchen als Sattel für das Gewicht gelegt,

1.) Die Methodik ist möglichst einfach, da es ja nur auf Durchschnittswerte ankommen kann, weil die physikalischen Eigenschaften dauernd wechseln. Die anatomische Ausbildung erleidet bis zu einem gewissen Alterszustand Veränderungen und die Festigung durch Turgor wechselt mit den Aussenbedingungen. Darum wurde auch von der Untersuchung der Objekte in Wasser als Medium, wie es KOSANIN anwandte, abgesehen. Diese einfache Methode führte aber doch dazu, die Biegungsfähigkeit des Blattstieles zu bestimmen.

2.) Schädigung bei zu starker Inanspruchnahme vergl. GOEBEL 1924, p. 114.

das an ihm nach unten befestigt war. Durch diesen Sattel vermied man ein Einschneiden des Fadens in die weiche Rinde des Stieles. Das Gewicht richtete sich nach der gröberen oder zarteren Struktur des Stieles. Als Markierungspunkt für das Ablesen der Durchbiegung im Horizontalmikroskop diente eine auf dem Sattel angebrachte Spitze. Die verwendete Vergrößerung brachte es mit sich, dass die erhaltenen Werte nach beiden Seiten schwanken können, womit eine nicht glatt verlaufende Kurve oder Zahlenreihe erklärt werden muss. Der allgemeine Verlauf der Werte wird sich jedoch erkennen lassen. Die Zahl der am Stiel untersuchten Strecken war an den einzelnen Objekten verschieden gross.

Da die Grösse der Blätter an den Objekten variabel ist, sei darauf hingewiesen, dass besonders bei Treibhauspflanzen an oft mehrere Jahre erhaltenen Blättern ein Wechsel in der Blattgrösse erkannt wird. *Conocephalus niveus* (Tabelle 1) zeigte

*Conocephalus niveus*:

Mai 1924. Für die Erklärung der Tabellen gilt allgemein, dass die Blätter in ununterbrochener Reihenfolge von Spitze zur Sprossbasis - bei vertikaler Sprossachse - herab untersucht werden. Unter Winkelausschlag versteht man die am Winkelmessers abgelesene Senkung des Stieles infolge Belastung. Längen sind in cm, Winkel in Grad und Gewichte in Gramme ausgeführt.

Stiellänge	Spreitenlänge	Blattlänge	Winkelausschlag bei 0,5 g Belastung
1	4	5	1 °
2	13.5	15.5	2 °
4.5	15	19.5	6 °
3	15.5	18.5	2 °
9.5	22.5	3.2	4 °
4.5	16.5	21	2 °
8.5	18.5	27	3 1/2 °
15.5	23	38.5	2 °
7.5	20	27.5	2 °
9	16.5	25.5	1 1/2 °
11	14	25	3 °

Tabelle 1.

von der Sprossspitze abwärts eine zweimalige Zu- und Abnahme der Längen von Stiel und Spreite. Diese Erscheinung ist bedingt durch den Jahreswechsel. Die älteren Blätter haben zwei Vegetationsperioden durchlaufen (ebenso *Ficus elastica* u. a.). Daraus erkennen wir deutlich, dass die Blattentwicklung von der Zeit der Entstehung abhängig ist. Die gegen den Frühsommer entstandenen Blätter sind grösser, wie auch an anderen Gewächsen (*Carpinus*, *Aktinidta* etc.) zu sehen ist, und die spät gebildeten, am Sprossende, bleiben klein. Dazu kommt noch, dass von einem bestimmten Entwicklungsstadium an die Pflanzen grössere Blätter besitzen (z. B. junger und älterer Ahorn).

**A. DIE MESSUNG DER BIEGUNGSFESTIGKEIT AM NORMALEN BLATT.**

**a. Die Biegungsfestigkeit in normaler Stellung.**

Die Blätter eines aufrechten Sprosses mit gleichen Gewichten an den Stielspitzen belastet, zeigen von der Sprossspitze nach unten fortschreitend folgendes Bild (Tabelle 1): Die Grösse der Winkelausschläge erreicht sehr bald ein Maximum, welches sich dort befindet, wo das Blatt schon eine gewisse Stiellänge erreicht hat, aber noch nicht ausdifferenziert ist. Gegen die Sprossbasis treten in den Winkelausschlägen Schwankungen auf, die abhängig sind von Alter und Grösse (vergl. Tabelle 1). *Clerodendron fragrans* (Tabelle 2) liess nur eine Zunahme der Winkelausschläge erkennen, weil nur relativ junge Blätter vorhanden waren.

Damit ist gezeigt, dass zu entsprechender Festigkeit auch die innere Ausbildung gehört, die aber erst nach beendetem Längenwachstum voll eintritt.

*Clerodendron fragrans.*

Mai 1924.		Stiellänge	Spreitenlänge	Blattlänge	Winkelausschlag bei 1.5 g Belastung.
Blattpaar 1		1	5	6	0 °
		1	5	6	0 °
" 2		3	13	16	1 °
		3	14	17	1 °
" 3		7.5	15	22.5	2 °
		6.5	15.5	22	2 1/2 °
" 4		7	12.5	19.5	3 °
		9	13	22	2 °
" 5		7	8	15	7 °
		6	7.7	13.7	5 °

Tabelle 2.

## b. Die Biegefestigkeit der Stielzonen.

Mit Hilfe der Methode bei Unterstützung des Stieles an zwei Punkten ermittelt man die Verteilung der Biegefestigkeit am Stiel. Am *Acer*-Stiel (*A. platanoides*), mit Tuschemarken in cm geteilt, wurde bei jeder neuen Messung um 1 cm horizontal vorgeschoben und so Zone um Zone gemessen. Abwechselnd wurde die Oberseite auf Zug und dann durch Drehung des Stieles auf Druck beansprucht. Die morphologische Oberseite als Druckseite verwendet, besass an den Stielenden ein Maximum der Ausbiegung (Tabelle 3). Die als Zugseite verwendete Oberseite besass im unteren und mittleren Stielteil eine gleichmässige Ausbiegung und erfuhr erst im apikalen Stielteil eine Zunahme. Die Durchbiegung nach beiden Seiten zusammen (= Biegeausmass) lässt ein biegsames basales Stielende erkennen; im Mittelteil des Stie-

*Acer pseudoplatanus.*

Belastungsdauer 5 Sek.; Belastung 100 g.; Abstand der Unterstützungspunkte: 3 cm. Vergrösserung durch das Horizontalmikroskop: 20fach. Die Zahlen geben die Teilstriche der Skala im Okular an.

	Basis ..... Spitze des Blattstieles.															
Oberseite oben	5	8	6	5	4	4	3	2	2	3	10	8	8	4	3	7
Oberseite unten	6	5	5	5	6	6	6	5	5	6	8	6	8	11	8	6
Biegeausmass	11	13	11	11	10	10	9	7	7	9	18	14	16	15	11	13

Tabelle 3.

les nimmt die Biegsamkeit wieder ab, um im keulenförmigen Stielende hohe Werte zu erreichen. Der grösste Wert findet sich vor dem Spreitenansatz, und ausgewachsene Stiele besitzen hier meist einen plastischen Abschnitt, während die Stielmitte sich als biegefestes Mittelstück herausgebildet hat. Die Grösse der Unterschiede in den Zonen verbindet sich innig mit der morphologisch-anatomischen Ausbildung. Junge Stiele weisen bei analoger Messung der Biegefestigkeit ein viel gleichmässigeres Kurvenbild auf.

Die Flanken des Stieles ergeben meist etwas höhere Werte als die Messungen in der Vertikalen (= Symmetrielinie). Damit stimmt die Querschnittform des Stie-

les überein, denn der wagerechte Durchmesser der Stielmitte ist gewöhnlich kleiner als der vertikale. Am auffallendsten findet sich dies wohl an *Populus tremula*. Die Verschiedenheit der Biegsamkeit nach den Seiten wird als Anpassung für die leichte Beweglichkeit im Winde angesehen (WIESNER 1914, HERTEL 1917). Die grösste Biegemöglichkeit im apikalen Stielteil besitzt den Vorteil, dass bei Bewegung der Spreite durch Wind die Ansatzstelle am Stamm entlastet und einer Gefahr des Abreissens vorgebeugt wird. Bei starker Beanspruchung tritt Erschlaffung des biegsamsten wasserreichen Stielabschnittes ein. Nach starkem Winde hängen die Spreiten oft ganz unregelmässig. Infolge vorwiegend parenchymatischen Baues wird dieser Abschnitt leicht turgescenter und die frühere Form und Festigkeit wieder hergestellt. Wegen des kürzeren Hebelarmes ist die nötige Arbeit zur Geradestreckung geringer.

### c. Das Biegeausmass junger und alter Blätter.

Das wachsende Blatt verhält sich in normaler Stellung gegenüber mechanischer Inanspruchnahme verschieden, ebenso die Biegefähigkeit in den Stielzonen, in welchen wir schon eine Verschiedenheit je nach der Orientierung bemerkten. Besonders letzterem weiter nachzugehen geschah mit Hilfe der Messung des Biegeausmasses. Der jeweils in die maximale Lage der Beanspruchung auf Biegefestigkeit gebrachte Stiel behält das Stielmittelstück, besonders bei Stielen mit typischen Gelenken annähernd gerade.

Auf diesem Wege schuf man Bedingungen, welche eine verschiedene Biegefestigkeit der Ober- und Unterseiten erkennen lassen mussten. Die Winkelausschläge konnten angeben, welchen Einfluss der Wechsel der normalen Zug- und Druckseiten ohne Änderung des Gewichtes ausübt, und wir gewinnen eine Vorstellung über die Leistungsfähigkeit dieser Seiten in verschiedenem Alter.

Bei einer Orientierung junger und alter Blattstiele bei Oberseite gleich Zugseite findet stets ein geringerer Winkelausschlag statt als nach der anderen, also bei umgekehrter Orientierung (Tabelle 4). Der Vergleich dieser Ausschläge von jun-

	<i>Cecropia palmata.</i>		<i>Aralia Baueri</i>	
	junges	altes Blatt	altes	junges Blatt
Normalstellung	47 °	19 °	36 °	65 °
Winkelausschlag				
Oberseite oben	1 °	0 °	1/2°	1 °
Oberseite unten	4 °	13 °	9 °	3 1/2°
Biegeausmass	5 °	13 °	9 1/2°	4 1/2°
Stiellänge	3.5	7.5	9.8	4.5

Mit Normalstellung sei der Winkel bezeichnet, welcher vom Stiel in natürlicher Lage mit der Horizontalebene eingeschlossen wird. Die Differenz der Winkel von den beiden Horizontallagen (Oberseite Zugseite und Unterseite Zugseite) ergibt das Biegeausmass. Die Winkelausschläge werden von der Normalstellung aus gemessen.

Tabelle 4.

gen und alten Stielen zeigt in ersteren jedoch einen geringeren Winkelunterschied, und man kann sagen, dass mit Zunahme des Alters die morphologische Oberseite verwendet, keinen so grossen Widerstand leisten kann im Vergleich zu entgegengesetzter Orientierung. Junge Stiele sind in der Biegefestigkeit der Seiten gleichmässiger als alte, woraus hervorgeht, dass eine allmähliche Anpassung in der Richtung der normalen Inanspruchnahme erfolgt. Auf erhöhte Inan-

spruchnahme folgt eine entsprechende Festigung.

Das Eigengewicht wirkt in natürlicher Schrägstellung oder Horizontallage auf die Oberseite dehnend und die Unterseite drückend, woraus z.B. bei einem jungen Blatt von *Acer platanoides* ein gerader Stiel resultiert. Die gerade Form kommt nicht durch Steifheit zustande, sondern durch ein Zusammenwirken von bestimmten Faktoren; hängt man das Blatt vertikal abwärts, so tritt im oberen Stielteil eine konkave Krümmung der Oberseite ein, welche nach dem Abschneiden der Spreite schärfer wird. Diese Formänderung nach Aufheben der Lastwirkung findet man ausgeprägt bei jüngeren Stielen, weil bei ihnen noch nicht eine hinreichende Festigung durch Membranversteifung stattfand. Ein Gleiches tritt auch sehr auffällig an den später besprochenen dauernd belasteten Stielen auf. Nach Abnahme des Gewichtes wird die Oberseite konkav gebogen, und die stärkste Krümmung erscheint in der oberen Stielhälfte. Bei der beiderseitigen Entlastung der gleich grossen Stiele von *Clerodendron* tritt die starke Krümmung des Versuchstieles klar zu Tage.

#### d. Die Biegefestigkeit des Spreitenansatzes und der Spreite.

Der Spreitenansatz kann mit der Rippe morphologisch und anatomisch einen allmählichen Übergang bilden oder sich scharf abgrenzen. Dementsprechend verhält sich dieser Ansatz bei mechanischer Inanspruchnahme verschieden. Im ersten Falle krümmt sich bei um 180° gedrehter Lage das ganze Blatt gleichmässig, im anderen Falle aber tritt eine Vergrösserung des Winkels Rippe-Stiel ein.

An der Spreite, die meist rinnen- oder trichterförmig ist, zeigt sich eine Festigung durch die Form. Lässt man eine Last in der Nähe der Spreitenspitze einwirken, so tritt zuerst eine Biegung im Blattstiel auf. Wird die Kraft grösser, so verflacht sich die Spreite, und sobald die Blattränder in eine Ebene mit der Mittelrippe kommen, schlägt die Spreite nach unten. Die Rinnenform wirkt in normaler Lage. Eine entgegengesetzte Kraftrichtung hat die Krümmung der Rippen zur Folge, welche entsprechend der Rippenstärke am apikalen Ende am stärksten ist. Zu erinnern wäre hier an die von PAULMANN (1914) gefundene grössere Blattstärke am basalen Spreitenende, durch welche gleichfalls die Spreitenfestigung mitbestimmt wird.

Eine selbst eingetretene Lagenänderung wurde an *Hartwegia comosa* beobachtet, verursacht durch seitlichen Lichteinfall. Die vom Fenster abgewandten Spreitenhälften hatten sich aus ihrer schrägen Lage aufgerichtet. Die Bewegung ging noch weiter, dass die typisch ausgeprägte rinnige Spreitenform ihre festigende Wirkung einbüsste, das Blatt einknickte und absank. An diesem Beispiel sieht man den Vorteil eines ausgeprägten Stiels für die Erhaltung der Lage gegenüber stiellosen Blättern.

Beachtenswert erscheint die Formfestigung bei Gräsern, welche bei Trockenheit einrollen und dadurch formfest werden. Sonst bilden die schräg nach oben gestellten Blattränder gleichsam zugfeste Stränge, die an dikotylen Spreiten anatomisch erkennbar sind (HINTZ 1899, HABERLANDT 1918, PAULMANN 1914, GOEBEL 1922).

Dass die Blattränder als Zugleisten fungieren, erweist der Versuch des Einschneidens der Spreiten bis an die Mittelrippe. Das Blatt von *Ficus elastica* schien wegen seiner Nervatur am geeignetsten. Dieses in der Spreitenmitte parallel der Nerven von beiden Seiten bis zur Mittelrippe durchschnittenen Blatt lässt die Ränder der Schnittlinien auseinanderweichen. Den Zusammenhang der Spreitenteile ermöglicht nur die Mittelrippe. Diese hat nun nicht mehr gerade Form, sondern weist an der Stelle der beiden seitlichen Einschnitte in dies Spreitengewebe eine geringe, aber scharfe Biegung auf. Die Spreite trägt mithin selbst zu ihrer Festigung bei und entlastet die Mittelrippe. Wird die Spreitenspitze beschwert, so wird eine erhöhte Krümmung der Rippe an der Stelle der seitlichen Einschnitte erkannt. Bei gleichem Versuch am normalen Blatt bleibt die Rippe gerade, und dafür tritt eine erhöhte Krümmung im Stiel auf. Verbindet man versuchsweise die geteilten Spreitenhälften mit Klammern, so verhält es sich wie ein normales Blatt. Innerhalb mehrerer Wochen festigt sich das Blatt wieder, erkennbar in der geringeren Krümmung der Rippe bei Wiederholung des Belastungsversuches.

Manche Spreiten besitzen nicht die nötige Steifheit, sich in annähernd horizontaler Lage zu halten. Das sind normal hangende Spreiten (*Aristolochia Sipho*).

In Bezug auf den Blattstiel beobachtet GOEBEL (1916), dass der Blattstiel von *Anthurium Veitchii* mit hängender Spreite schwächer ist als bei anderen mit nicht vertikal gestellter Spreite (*Xanthosoma robustum*). Durch Vertikalstellung wird das statische Moment verkleinert und die mechanische Inanspruchnahme im Stiel herabgesetzt.

Nicht nur die Gesamtform der Spreite, sondern auch die einzelnen Areale scheinen an der Festigung beteiligt zu sein. Die Spreiten haben mit Ausnahme der succulenten Spreiten das Spreitengewebe zwischen den stärkeren Rippen konvex gewölbt (Spreitenwölbungen). KNY (1885) erklärt die Spreitenwölbungen als Anpassungserscheinung an Regen und Hagel, weil die Durchschlagsmöglichkeit für Schrotkörner und Borsten grösser war sobald die Unterseite getroffen wurde als umgekehrt. Auch URSPRUNG (1903) findet, dass z.B. die *Nymphaea*-Blätter einer Verletzung durch Hagelkörner grösseren Widerstand entgegensetzen als z.B. Ahornblätter. Doch muss betont werden, dass die hängenden Blätter von *Anthurium* besonders ausgebildete Wölbungen besitzen. Die Wölbungen dürften wohl bestimmten Bau- und Wachstumsverhältnissen entstammen<sup>1)</sup> Bei *Phaseolus* waren an solchen in Vertikalstellung gewachsenen Spreiten die Oberseiten runzelig. Die Rippen ragten an der Oberseite hervor, und das Spreitengewebe war zwischen den stärkeren Nerven nach der Unterseite eingedrückt.

#### Zusammenfassung.

Die Gewichte bei einmaligen Belastungen dürfen das Eigengewicht eines ausgewachsenen Blattes nicht erheblich überschreiten, weil sonst Schädigungen hinterbleiben. Relativ mehr belasten kann man junge Stiel auf Grund des anfänglich bedeutenden Dickenwachstums und der kleinen Zellen bei kleinem Hebelarm. Wachsende Stiele erhalten ihre Festigkeit durch eine Einschränkung der Wachstumszone auf kleine Abschnitte und durch verschieden starkes Wachstum der Gewebe.

Die Grösse des Blattes ist von der Zeit der Entwicklung beeinflusst.

Geringste Belastungsmöglichkeit besitzen nicht ganz ausgewachsene Blattstiele. Am Blattstiel selbst sind biegeunfähige Zonen besonders in der Stielmitte ausgeprägt. Das apikale Ende ist am biegsamsten; dies steht mit der Abnahme der mechanischen Inanspruchnahme gegen den Schwerpunkt hin in Beziehung.

Morphologische Ober- und Unterseite sind am intakten Stiel verschieden biegeunfähig. Die Winkelausschläge der Ober- und Unterseite eines horizontal gestellten Stieles unterscheiden sich um immer kleinere Werte, je näher der Stiel normal der Lotrechten gestanden war; mithin waren die jungen Blattstiele nach den Seiten fast gleichmässig biegeunfähig.

Zug und Druck wirken so auf die Gewebe, dass eine bestimmte Form des Stieles daraus resultiert. Ausschaltung der Belastung durch Entfernen der Spreite lässt Spannungsdifferenzen zwischen Ober- und Unterseite sichtbar werden. Jede andere Verringerung der Belastung äussert sich ähnlich.

Die Rinnenform der Spreite ist für deren Festigkeit von Bedeutung. Durch Vertikalstellen konnten die Spreitenwölbungen bei *Phaseolus* zum Verschwinden gebracht werden.

Gegenüber einem Stamm sieht man beim Blattstiel eine nach einer Richtung besonders ausgeprägte Festigkeit. Die Biegeunfähigkeit nimmt nicht wie beim Stamm (DETLEVSEN, VOCHTING 1908) gleichmässig gegen den Unterstützungspunkt zu, sondern bei ausgeprägtem Stiel findet man verschieden biegeunfähige Abschnitte. Dadurch wird die nötige Biegeunfähigkeit erhöht, ohne einen Abschnitt allzu biegsam zu bauen.

#### B. DIE BIEGEUNFÄHIGKEIT VERSCHIEDEN MECHANISCH BEANSPRUCHTER BLÄTTER.

##### Literaturbesprechung und Fragestellung.

Auf eine Bildung mechanischer Gewebe und damit auf eine Änderung der Festigkeit durch äussere Faktoren wies bereits MÄGELI (1884) hin, woraufhin mehrere

1.) Man beachte bei verschieden stark resezierter Spreite das geringere Wachstum der Mittelrippe gegenüber dem übrigen Gewebe (NEMEC 1902, Abb. 4, 17).

Arbeiten (siehe Literaturnachweis) in dieser Richtung unternommen wurden, deren Ergebnisse nicht einheitlich sind. Für einen erfolgreichen Versuch war neben der Wahl des entsprechenden Vergleichsobjektes auch die der Inanspruchnahme (HABERLANDT 1918, RASDORSKY 1925) notwendig. So kam bei Blattstielen nur eine Inanspruchnahme auf Biegung in erhöhtem oder vermindertem Masse in Betracht, wobei die Spannungsdifferenzen im Stiel bedeutungsvoll erscheinen.

Allseits gleichmässig wirkender Längszug oder Druck (VÖCHTING 1908) sei ohne Einfluss auf die Ausbildung und Festigung der mechanischen Gewebe (vergl. JOST 1923, 63). WIEDERSHEIM (1903) konnte nur beim Spross von *Corylus* eine Verstärkung des Sklerenchyms angeben und HIBBARD (1907, c.n. KÜSTER 1925) in ganz geringem Masse bei Axen von *Vinca major*. Auf die Entwicklung junger wachstumsfähiger Sprosse sind Zug und Druck von Einfluss (VÖCHTING 1908, RASDORSKY 1925) äusserlich sowohl als auch im Stamminnern.

Mit Spannungsdifferenzen verbundene Versuche führte KELLER (1904) aus. Er belastete plagiotrope Fruchtstiele so stark, dass sie nach abwärts hingen und fand dann einen annähernden anatomischen Ausgleich von Ober- und Unterseite. Hierbei war manchmal eine Verlängerung des Fruchtstieles, verbunden mit einer Abnahme der Querschnittsfläche, merkbar. Eine Verstärkung des mechanischen Gewebes wurde nicht erzielt. Nur Verlängerung des Stieles bei einer freihängenden Frucht fand FLASKÄMPER (1910). Im Gegensatz zu VÖCHTING, der bei solchen Stielen eine Vermehrung des Sklerenchyms gegenüber solchen von am Boden liegenden Früchten feststellt, beobachtet FLASKÄMPER keine Verstärkung der mechanischen Gewebe eines mit freihängender Frucht belasteten Stieles von *Cucurbita pepo* und führt das ungleiche Ergebnis auf Ernährungsverhältnisse zurück. Er kommt zu dem Schluss, dass an die Pflanze angehängte Gewichte keinen Einfluss im Sinne einer Selbstregulation haben. Da bei ihnen die Ernährung bzw. die Transpiration als ausschlaggebend für das Endergebnis war, wurden hier in dieser Arbeit Gegenblätter verwendet und an ihnen folgende Frage experimentell untersucht: Kann sich der Blattstiel an ein grösseres Gewicht, also höhere oder auch geringere Inanspruchnahme jeweils anpassen und in welchem Masse geschieht dies?

#### Methodik.

Ausser *Phaseolus*, aufgezüchtet in gleichgrossen Töpfen, wurden noch andere Objekte mit dekussierten Blättern benutzt (*Acer*, *Aesculus*, *Clerodendron*).

Die Versuche waren im Treibhaus ausgeführt worden, weil man im Freiland vielen Schwierigkeiten begegnete (vergl. VÖCHTING 1908). Die Beleuchtung wirkte diffus auf alle Objekte gleichmässig ein, und keine heliotrophischen Wirkungen (NEUBERT 1911) gaben sich zu erkennen.

Um bei einem Blatt die Beanspruchung auf Biegungsfestigkeit auszuschalten, wurde es in Zwangslage gebracht: An einem vertikal neben der Pflanze angebrachten Stab war die Sprossaxe unter und etwas über der Ansatzstelle der Blätter festgebunden und gleichzeitig das eine Blatt, wenn die Stiellänge 2 - 3 cm betrug, am apikalen Stielende am Stabe angeknüpft. Während des Wachstums war dafür zu sorgen, dass das Blatt die aufgenötigte Lage beibehielt, was durch erneutes Anbinden geschah. Ebenso durfte die in manchen Versuchen auch vertikal gestellte Spreite nicht durch ihr starkes Einstellungsbestreben in die Horizontallage vom Stabe abgedrückt werden.

Die inverse Lage erhielt man durch Abwärtskrümmen im Epikotyl, senkrecht zur Richtung der Blattstielebene, um hierauf die Befestigung von Stengel und Blatt in oben beschriebener Form vorzunehmen.

Mit den Zwangslagen schaltet man zwar das Eigengewicht aus, hindert aber nicht die Faktoren, welche das Blatt in die natürliche Stellung zu bringen suchen und Reaktionen auslösen können. Darum wurde noch eine andere Art der Entlastung vorgenommen. Durch einen Gewichtszug senkrecht auf die Richtung des Blattstieles hebt man die Wirkung des Eigengewichts vom Blatt auf. Bei verschiedener Wahl des Entlastungsgewichtes musste sich zu erkennen geben, inwieweit das Blatt aktiv die Schrägstellung einzunehmen bestrebt ist.

Das Entlastungsgewicht war an einem über eine leicht bewegliche Rolle laufenden Faden befestigt; an dem Blatt umgab der Faden in einer Schlinge das apikale

Gelenk. Stiel und Faden schlossen einen rechten Winkel ein und lagen in einer Ebene. Eine Gewichtsvermehrung führte man durch Anhängen der Belastung am oberen Stielende herbei (Bleigewichte an weissen Wollfäden). Nur in den Fällen, wo es sich um Feststellung der Anpassung handelte, wurde keine Rücksicht auf eintretende Schädigung (Zerrung) durch starke Belastung genommen.

a. Erhöhung der mechanischen Inanspruchnahme durch Belastung.

Die im wachstumsfähigen Zustand belasteten Stiele besaßen je nach der Grösse der Belastung einen kleineren Stiel als beim Vergleichsblatt. (Man vergleiche die später noch näher erläuterten Abbildungen 3 und 4 und Tabelle 13.) Sie vermindern dadurch die Länge des Hebelarmes und bewirken eine Abnahme des statischen Momentes weiterhin durch eine Verminderung des Spreitenwachstums. Diesem für eine Anpassungserklärung günstigen Moment ist die Änderung der Schrägstellung entgegenzuhalten. In der Versuchsreihe bei *Phaseolus* steht der Stiel des Versuchsblattes der Horizontalen, vornehmlich in der Zeit der Funktionshöhe, näher als normalerweise.

Vor dem Urteil über die Grösse der Biegefestigkeit erscheint die Kenntnis der Spannungen, denen der Stiel durch die Belastung ausgesetzt ist, notwendig. Die Entfernung der Belastung bewirkte neben der erwähnten Formänderung des Stieles ein Emporschnellen, ausgeführt vom Basalgelenk. Diese gleich sichtbare Winkelzunahme gegenüber der Horizontalen verdoppelt sich nach einiger Zeit und war am folgenden Tag weiterhin gestiegen (Tabelle 5). Wo nur die Spreite oder eine geringe

*Phaseolus multiflorus.*

Mai 1925. Das Versuchsblatt war mit 5.76 g belastet und mit dieser Belastung herangewachsen. Jetzt der Versuchsstiel horizontal und voll ausgewachsen. Der Winkelmesser war dauernd am Objekt befestigt. Bezüglich der Blattgrösse vergleiche man Tabelle 6.

Die Entfernung des Gewichtes liess den Stiel emporschnellen auf	10 °
nach 1 Minute weiter gestiegen	11 °
nach 5 Minuten " "	16 °
nach 15 Minuten " "	23 °
am nächsten Tage	42 °
Belastet mit dem früheren Gewicht (5.76 g)	
sofort heruntergesunken auf	35 °
nach 3 Minuten	28 °
nach 15 Minuten	28 °
zu gleicher Zeit am folgenden Tage	22 °
zu gleicher Zeit am nächstfolgenden Tage	20 °
In den weiteren Tagen bleibt dieser Winkel erhalten.	

Tabelle 5.

Belastung entfernt wurde, betrug das Emporsteigen des Stieles einen kleineren Winkel. Die Unterseite des Basalgelenkes hatte sich durch Ausdehnung der Rinde verlängert. Nach längerer Entfernung der Belastung geht der Stiel bei Wiederbelasten nicht mehr auf die ursprüngliche Stellung zurück. Die von solchen dauernd stark belasteten Stielen niemals erreichte normale Schräglage während der Entwicklung führte zu Spannungen, welche sich nach Entfernung der Belastung ausgleichen konnten. Eine Wiederbelastung vermag nun die einmal ausgedehnten Zellen der Unterseite nicht mehr auf ihr früheres Volumen durch Wasserauspressung zurückzubringen. - Diese Tatsache ist für die Messung des Biegeausmasses bestimmend, als hierbei der Blattstiel zuerst mit der morphologischen Oberseite als Zugseite und dann als Druckseite horizontal gestellt wurde.

Ober- und Unterseite weisen bei der Messung des Biegeausmasses (Tabelle 6) einen bedeutenden Unterschied im Versuchsstiel gegenüber dem Vergleich auf. Das

Verhältnis der Winkelunterschiede war umso grösser, je grösser auch die Dauerbelastung war. Die Biegefestigkeit wird besonders in der Richtung der Schwerkraft

*Phaseolus multiflorus:*

Die Blätter waren unter steter Belastung herangewachsen. N bedeutet Normal- oder Vergleichsblatt, V Versuchsblatt. Beim Versuch bleibt das Belastungsgewicht am Stiel und beiderseits am Stielende.

		N	V	N	V	N	V
Versuchsbeginn	Stiellänge	3.4	3.8	3.3	3.7	0.9	0.9
9. Mai	Spreitenlänge	5	5	5	5	3.3	3.4
	Belastung	-	2	-	3.7	-	5.75
Versuchsende	Stiellänge	10	8	9.7	7	10	7.2
29. Mai	Spreitenlänge	12	12	12.2	12	14.5	13
	Spreitenbreite	12.5	12	10.7	9.5	11.5	10.8
Stiel horizon-	Oberseite oben	1/2°	0°	1/2°	1°	4/2°	0°
tal gelegt	" unten	14°	30°	7°	21°	18°	80°
Biegeausmass		14 1/2°	30°	8 1/2°	22°	23°	80°
Normalstellung		24°	5°	60°	35°	70°	0°

Tabelle 6.

ausgebildet. Hierdurch werden frühere Ergebnisse bestätigt, nach welchen die Biegefestigkeit von normaler Beanspruchung und Stellung erkannt wurde.

Für die Erkennung, ob ein belasteter Stiel biegefest wurde, müssen gleiche Hebelarme und gleiches Gewicht verwendet werden. In vielen Fällen sind die Stiele in horizontaler Lage annähernd gleich biegefest, denn sie zeigen gleichmässige Winkelausschläge (Tabelle 7). Dabei hatte jedoch der Versuchsstiel sein Dauergewicht behalten. Trotzdem der Versuchsstiel dadurch mehr zu tragen hatte (Dauergewicht und Neubelastung), so ergab sich doch in manchen Fällen, wo nur eine Stiel-

Blätter verschiedener Pflanzen mit der Belastung heranwachsen gelassen. Mit Ausnahme von *Clerodendron* (a, b und c) war eine Wachstumsverzögerung im Versuchsstiel eingetreten. Morphologische Oberseite blieb im Versuch Zugseite.

Objekte	N	N	Versuchsanordnung.
a) <i>Clerodendron fragrans</i>	8°	5°	Intakte Blätter; Normalstellung; Dauergewicht und Neubelastung; am N nur Neubelastung.
" "	13°	7°	Horizontallage; - " -.
b) " "	5°	3°	Intakte Blätter; Normalstellung; Dauergewicht und Neubelastung je 2 g; am N nur Neubelastung.
c) " "	3°	1 1/2°	- " - Horizontalstellung - " -.
<i>Aesculus Hippocastanum</i>	5°	5°	Spreiten abgeschnitten; gleiche Hebelarme; Horizontallage; beiderseits gleiche Belastung.
<i>Phaseolus multiflorus</i>	8°	8°	- " -; Dauergewicht war 2 g.
" "	13°	7°	- " -; Dauergewicht war 5.75 g.

Tabelle 7.

verstärkung ohne Verkürzung eingetreten war (*Clerodendron fragrans*), beim Versuchsstiel eine grössere Biegungsfestigkeit.

Entfernen der Spreiten, Herstellen gleicher Stiellängen und darauffolgende Belastung (*Aesculus, Phaseolus*) ergibt unbedeutende Winkelunterschiede. Deshalb muss die Erhöhung der Festigkeit als durch die Verkürzung der Stiellänge bedingt angesehen werden. Bei Versuchsstielen von starker Dauerbelastung liess sich auch ohne Resektion die grössere Biegungsfestigkeit feststellen.

Das Mittelstück des Stieles, bei mässiger Belastung nur gering an der Biegung beteiligt, erfährt durch Neubelastung eine Biegung. Es besitzt, die Oberseite als Zugseite verwendet (Tabelle 8), bei gleichem Hebelarm in horizontaler Stellung grössere Biegungsfestigkeit als im Vergleich.

#### *Phaseolus multiflorus.*

Intakte Blätter; die Dauerbelastung war vor dem Biegungsversuch entfernt worden. Die Neubelastung (2 g) wurde dann angehängt, nachdem die Stiele horizontal gelegt waren.

Oberseite	30. Mai.				31. Mai.			
	oben		unten		oben		unten	
Winkelausschlag	N	V	N	V	N	V	N	V
1.) gleicher Hebelarm	1½°	1°	4°	5°	2°	1°	6°	5°
2.) ungleicher "	2½°	1°	8°	5°	4°	1°	10°	5°

Tabelle 8.

#### b. Verminderung der mechanischen Inanspruchnahme durch

##### 1. Gegenzug.

Entsprechend der Steigerung der Biegungsfestigkeit durch erhöhte Inanspruchnahme stand zu erwarten, dass durch eine Verminderung mittels Gegenzug eine Herabsetzung der Biegungsfestigkeit zu erlangen war.

Bei Beginn der Versuche (Tabelle 9) mit den jungen Blättern betrug die Winkeländerung durch das stets gleichbleibende Gegengewicht geringe Werte, weil bekannterweise junge Stiele infolge Stärke und Kürze des Stieles bei kleinen Zellen relativ biegungsfest sind. Trotz der Bewegungsmöglichkeit bleibt der Stiel dauernd mehr vertikal oder überbiegt sich bei zu grossem Gegengewicht, wobei das Bestreben der Einstellung in die Schräglage nicht sichtbar wird. Überschreitet das Entlastungsgewicht etwas die Grösse des Blattgewichtes (durchschnittlich 2 g), so wächst der Stiel annähernd in der Richtung wie zu Beginn des Versuches fort. Bei Entlastung mit ungefähr dem doppelten Werte des Blattgewichtes vermochte das Blatt keine Schrägstellung einzunehmen. Man findet darin ein ungefähres Mass für die aktive Einstellung in die Schräglage. Die Spreite behält ihre Horizontallage.

Durch Gegenzug mit einem dem Blattgewichtes entsprechenden Gegengewicht sind Spannungsdifferenzen infolge Schwerkraftwirkung ausgeschaltet und eine Verschiedenheit der Biegungsfestigkeit, erzeugt durch Eigengewicht, in Wegfall gebracht.

Belastungen ganzer Stiele als auch der Stielmittelstücke in horizontaler Lage lassen die geringere Tragfähigkeit der Versuchsstiele erkennen. Ober- und Unterseite gleichen die Unterschiede der Biegungsfestigkeit bedeutend aus; die morphologische Oberseite wird weniger zugfest.

##### 2. Zwangslage.

Für die aktive Einstellung in die Schräglage ergibt sich insofern ein weiterer Beleg, als nämlich die aus der vertikalen Zwangslage befreiten Stiele ein intensives Abspreizen vom Stabe im Basalgelenk aufweisen. Die durch Spannungsausgleich bewirkte Abspreizung vertikal auf- und abwärts gerichteter Blattstie-

le beträgt oft 80° und tritt innerhalb sehr kurzer Zeit ein. Bei vertikal gestellter Spreite erfolgt eine analoge Bewegung im Apikalgelenk; sie neigt sich um 60° und mehr Grade gegen die Horizontale 1).

*Phaseolus multiflorus.*

Versuch -zeit -Gewicht	Stiellänge zu Beginn d. Versuchs am 12. V.		Stiellänge während der Versuchszeit		Stiellänge d. Stieles ohne mit Gegengewicht.		Stiel horiz. horiz. horiz. horiz.		Mittelstück d. Stieles horiz. Oberseite oben			
	N	V	N	V	N	V	N	V	N	V		
A. 18. V. 1.9	1.5	1.5	8.2	8.2	700	440760	20110	260140	-	-	-	-
A. 30. V. 1.9	1.5	1.5	8.2	12.2	-	450800	12060	130720	60130	30	60	60
A. 31. V. 1.9	1.5	1.5	8.2	12.2	770	400800	10520	11060	50110	3720	5720	5720
B. 18. V. 2	1.6	1.6	-	-	760	500800	30100	300180	-	-	-	-
C. 29. V. 1.65	2.4	2.5	8.5	12.5	680	540700	2030	12070	-	-	-	-
C. 30. V. 1.65	2.4	2.5	8.5	12.5	680	540700	20120	87080	4060	-	-	-
C. 31. V. 1.65	2.4	2.5	8.5	12.5	620	600650	10220	7080	5060	2720	4720	4720
D. 30. V. 2	2.3	2.3	10.6	10	-	550750	2040	120100	50120	20	40	40
D. 31. V. 2	2.3	2.3	10.6	10	710	620750	2030	8080	47080	30	60	60

Tabelle 9.

Entlastung durch Gegenzug. Ort: Glashaus. Versuchszeit: Mai 1925. Bei den Versuchen der Messung der Biegefestigkeit war das Entlastungsgewicht entfernt gewesen und der Winkel bei Aufhebung des Gegenzuges massgebend für die Messungen in Horizontallage.

1.) Vergl. hierzu die von KARSTAN (1907 p. 12) beobachtete Schnellbewegung horizontal gelegter Stengel.

Die Biegungsfestigkeit der Blattstiele in horizontaler Stellung durch Anhängen eines kleinen Belastungsgewichtes gemessen, zeigt bei Verwendung der morphologischen Oberseite als Zugseite den in Zwangslage ausgewachsenen Stiel mehrfach biegungsfähiger (z.B. 1:9) als den Vergleichsstiel. Auch nach anderen Richtungen beansprucht sieht man grosse Biegungsmöglichkeit und erkennt die Abhängigkeit der Steifigkeit von der Inanspruchnahme.

### c. Allmähliche Änderung der Biegungsfestigkeit bei Inversstellung.

Bisher war ein dauernder Wechsel der Beanspruchung durch Inversstellung vermieden worden. Behält man diese Stellungsänderung bei, so wird sich notgedrungen eine Änderung der Biegungsfestigkeit der Seiten vollziehen.

KARSTAN (1907) fand bei Umkehrung einen Turgorwechsel in den Gelenken (Versuchszeit 6 Stunden) ohne eine Festigkeitsänderung anzutreffen. An Folgeblättern von *Phaseolus* zeigte CZAPEK (1898), dass diese Blätter innerhalb eines Tages nach erfolgter Inversstellung der Sprossaxe die frühere Schräglage zur Horizontalen wieder eingenommen hatten.

Bei täglicher, zu gleicher Zeit erfolgter Messung hat die Vertauschung der normalen Zug- und Druckseiten allmählich auch eine Änderung der Festigkeit der Ober- und Unterseiten zur Folge (Tabelle 10). Am zweiten Tage nähert sich das Blatt von

#### *Phaseolus multiflorus.*

Wechsel der Biegungsfestigkeit nach Inversstellung. Der Aluminium-Winkelmesser blieb dauernd am Objekt befestigt. Die Inversstellung wurde durch Drehung der ganzen Pflanze erzielt. Die Messung der Biegungsfestigkeit erfolgte in gleicher Weise wie bisher.

#### Winkelausschlag. morphologische

Normalstellung	Oberseite oben	Oberseite unten	Biegungsausmass
31°	1°	40°	41°
Inversstellung			
-65°	-	-	-
2. Tag	-46°	15°	5°
3. "	-25°	27°	2°
4. "	-14°	25°	1°
5. "	-3°	18°	½°
6. "	-2°	22°	0°
7. "	0°	25°	0°

Tabelle 10.

unten herauf der Horizontalen, womit die morphologische Oberseite an Druckfestigkeit gewinnt und darin zusehends steigt. Schliesslich kommt der Stiel horizontal zu stehen, womit die Winkelausschläge die grösste Differenz besitzen. Die Oberseite lässt an normaler Beanspruchung eine verminderte Festigkeit erkennen. Eine regelrechte Umkehr in der Grösse der Biegungsfähigkeit geht nicht vor sich, vielmehr bleibt die Oberseite als Zugseite verwendet biegungsfester als zu Beginn des Versuches die Unterseite als Zugseite. Das Biegungsausmass ist nach mehrtägigem Versuch geringer als zu Beginn, wie auch an Kontrollversuchen deutlich merkbar wurde. Es lässt sich die Vermutung aussprechen, dass die osmotischen Concentrationen und das Zellwachstum noch nicht an beiden Seiten gegeneinander abgestimmt sind, also auf einer Seite noch ein Plus besteht, das späterhin verschwinden kann.

#### Zusammenfassung.

Dauernd belastete Stiele geben bei der Messung der Biegungsfestigkeit gegenüber dem Vergleich einen biegungsfesteren Bau zu erkennen. Die Anpassung an die Erhöhung der Leistungsfähigkeit tritt im ganzen Stiel ein.

Vertikale Zwangslagen führen zu einer Verminderung der Biegungsfestigkeit. Hier, wie auch bei Entlastung mittels Gegenzug kommt es zum Verschwinden der normal bevorzugt einseitigen mechanischen Leistungsfähigkeit in der Richtung der Lotrechten.

Der Blattstiel stellt sich aktiv in die Schräglage. Die Versuche mit Gegenzug geben ein ungefähres Mass für das Einstellungsbestreben. Diese aktive Einstellung erkennt man ferner aus dem Abspreizen der vertikal gestellten Stiele vom Befestigungsorte und der Aufrichtung bei invers gestellten Objekten.

Bei Inversstellung wird an sich aufrichtenden Blättern die Biegungsfestigkeit der morphologischen Ober- und Unterseite entsprechend der neuen Inanspruchnahme geändert. Folgeblätter besitzen eine raschere Bewegung als Primärblätter.

## II. DIE ANPASSUNGSFÄHIGKEIT DES BLATTBAUES AN DIE MECHANISCHE INANSPRUCHNAHME.

### LITERATURBESPRECHUNG UND FRAGESTELLUNG.

Die Verschiedenheit der Biegungsfestigkeit bei Be- und Entlastung kann auf Änderung der osmotischen Werte beruhen (KARSTAN 1907, LEFESCHKIN 1909), ferner auf einer Änderung der Gewebeausbildung oder aber es greifen beide Vorgänge ineinander. Die bereits kurz erwähnten morphologischen Änderungen der Blattstiele werden näher untersucht, um eine Anpassung im Bau, d. h. eine kausale Abhängigkeit des anatomisch-morphologischen Baues eines sich entwickelnden Blattes vom Einfluss der Schwerkraft nachzuweisen. Eintretende morphologisch-anatomische Unterschiede sind der sichtbare Ausdruck für die Reaktion auf die geänderten Zug- und Druckverhältnisse. Die Versuchsanordnung ist die gleiche wie im experimentellen Teil.

NEUBERT fand in zwangsweise vertikal nach oben oder unten gewachsenen Blattstielen keine anatomischen Veränderungen des Festigungsgewebes, sondern nur die Änderung der Querschnittsform der Stielmitte und eine geringere Länge des Versuchsstieles. Durch künstliche Biegung, Zug in horizontaler und schräger Stellung durch Wochen hindurch, findet BALL (1904) bei *Helleborus niger* keinen Einfluss auf die Entwicklung der Blattzellen. NEUBERT und BUCHER (1906) weisen durch Biegung an engumschriebener Zone der Blattstielmitte ein verschiedenes Verhalten der Konkav- und Konvexseite nach.

Zu vorliegender Untersuchung diente wegen der ausgeprägten Dorsiventralität der ganze Stiel von *Phaseolus* und auch deshalb, weil in den Gelenken eine gut reagierende Zone zur Verfügung stand, welche zur Erkennung von Grösseunterschieden geeignet schien. In den Gelenken wird infolge der Ausbildung als Variationsgelenk in der Rinde nur eine Änderung der Zellgrössen und damit der Gewebemächtigkeit zu erwarten sein.

#### A. DIE AUSSCHALTUNG DER HEBELWIRKUNG.

##### a. Das vertikal aufwärts gestellte Blatt.

Ein Vergleich der Querschnittsflächen aus der Stielmitte des Versuchs- und Vergleichsblattes ergibt keine bemerkenswerten Unterschiede. Auffallend treten sie im oberen und unteren Gelenk hervor (Tabelle 11). Das Versuchsblatt besitzt kleinere Querschnittsflächen der Gelenke. In der Ausbildung bleiben die oberen Gelenke stark zurück, sodass im Versuch die Stärke des ganzen Stieles gleichmässiger wird.

Die äusserlich schon sichtbar mächtigere Ausbildung des Basalgelenkes am Vergleichsblatt, wo der Übergang in das Gewebe des Mittelstieles vollzogen wird, bemerkt man am Versuchsblatt nicht. Hier fehlt die Druckwirkung, hervorgerufen durch das Blattgewicht. Das obere Gelenk des vertikal gestellten Blattes weist rundlichere Formen auf als normal und tritt darin aufrechten Organen näher.

Die Mächtigkeit der primären Rinde der Gelenke, gemessen in der Symmetrielinie (= Lotlinie), jeweils von der Peripherie bis zu den ersten verholzten Haldenelementen, lässt einen annähernden Ausgleich der Ober- und Unterseite er-

kennen (Tabelle 12). Die Mächtigkeit der primären Rinde an der Unterseite im normalen Blattstiel ist grösser als im Versuch; dagegen hat die Zugseite etwas kleinere Werte. Auf diese Weise kommt ein Ausgleich der im normalen Blatt so unterschiedlich entwickelten Seiten zu Stande. Die Aufhebung des Eigengewichtes im Versuch hat als Folge das Ausbleiben von Mächtigkeitsunterschieden der Ober- und Unterseite. Analoge Erscheinungen finden sich bei vertikal gestellter Spreite in der Hauptrippe.

*Phaseolus multiflorus.*

Die Querschnitte wurden bei 23facher Vergrösserung auf kariertem Papier gezeichnet. Die Grösse eines Karrees auf diesem, hier eine Einheit, beträgt  $25 \text{ mm}^2$ . Die eingetragene Zahl gibt Summe der Karrees an, welche der Grösse des Stielquerschnittes entspricht.

	N	V
Apikalgelenk	127	106
Basalgelenk	188	180

Tabelle 11.

*Phaseolus multiflorus.*

Die Mächtigkeit wurde in cm gemessen. Sonst wie in Tabelle 11.

	Mächtigkeit in N		Mächtigkeit in V		Verhältnis v. Zug-		Leitbün-	
	von		von		seite u. Drucks. im		delfläche	
	Zugseite	Druckseite	Zugseite	Druckseite	N	V	N	V
Apikalgelenk	1.6	2.4	2	2	2:3	1:1	14 $\frac{1}{2}$	11 $\frac{1}{2}$
Basalgelenk	1.8	3.5	2.5	2.5	1:2	1:1	19	20

Tabelle 12.

Diese Unterschiede sind bedingt durch die verschiedene Entwicklung der Zellen. Mit der gleichen Mächtigkeit der Zug- und Druckseite verbindet sich ein Ausgleich der sonst unterschiedlichen Zellgrössen, die Oberseite kann sogar beim Versuchsstiel grössere Zellen am Querschnittsbild aufweisen als die Unterseite.

Auch der Leitbündelstrang erleidet Veränderungen. So formt sich der des Versuchsblattes rundlicher gegenüber dem etwas abgeflachten des Normalblattes und in der Grösse der Querschnittsfläche machen sich besonders im oberen Gelenk die Unterschiede bemerkbar. Beim Versuch sind die Leitbündel nicht so stark.

In den Wandstärken des Rindengewebes geben sich keine gut merkbaren Verschiedenheiten kund. Das Hadrom, bei Holzreaktion mit Phloroglucin-Salzsäure oder Kaliumpermanganat gut erkennbar, erscheint im Versuch lockerer gebaut, als nämlich isolierte Gefässreihen häufiger auftreten. Im Zentrum des Hadromringes der Gelenke kommen starkwandige unverholzte Zellen vor, welche im Versuchsblatt eine schwächere Ausbildung erfahren haben.

Die Mächtigkeit der Rinde in der Stielmitte besitzt keine auffallenden Unterschiede. Die Zellwandstärke im Kollenchym der Oberseite ist im Versuchsstiel geringer. Bedeutungsvoll erscheint zwischen den Hadromen ein mehrere Zellen starker Streifen, der durch die Verholzung auch im Normalblatt eine Unterscheidung gegenüber dem parenchymatischen Gewebe leicht ermöglicht. Normal sind diese Zellen auf der Unterseite englumiger als auf der Oberseite; sonst die Wandungen gleichmässig verdickt, die Zellen langgestreckt, und die Querwände gewöhnlich senkrecht zur Längsaxe gerichtet. Betreffs der Grösse des Lumens liegt der Grund darin, weil über dem durch dieses Gewebe geschaffenen verholzten Ring - und darum hier als Verbindungsgewebe bezeichnet - noch die beiden Dorsalleisten

sich vorfinden, durch welche die Oberseite des Ringes der Mitte des Querschnittes genähert wird. Die Membranstärke der Zellen des Verbindungsgewebes ist im Versuchsstiel auffallend schwächer und ebenso die Mächtigkeit. In den Gefässen treten keine besonderen Veränderungen ein. - Normal sind die Bastzellen oberseits starkwandig, während sie unterseitig dünnwandig und verholzt erscheinen. Im Versuchsblatt kommt er oberseits fast garnicht zur Geltung, am Querschnitt sonst kenntlich durch Membranverstärkung und stärkere Lichtbrechung der Zellwände. Nur schwach verdickte, unverholzte Zellwände lassen sich feststellen, während unterseits Verholzung kenntlich war.

Eine Erklärung der vorhandenen Verholzung könnte in ihrem frühen Auftreten an der Unterseite gefunden werden; wie KELLER (1904, 11) für Fruchtstiele solches anführt, so findet sich diese Erscheinung auch an Blattstielen wieder. Zur weiteren Deutung sei auf den Zusammenhang von Verholzung und Druckwirkung hingewiesen (KÜSTER 1899, 493; JOST 1923, 62).

Das Mittelstück des Versuchsstieles zeigt als auffallendste Erscheinung eine ziemlich gleichmässige Ausbildung des Leitbündelringes, umkleidet von mehr gleichmässig verdickten Bastbelegen. Anschliessend sei eines Falles gedacht, wo die Verholzung des Verbindungsgewebes im Normalblatt unter der Dorsalrinne entfiel, im Versuch aber gleichmässig entwickelt war.

#### b. Der vertikal nach abwärts gestellte Blattstiel.

Die Versuchsanordnung bringt das Vergleichsblatt zu Beginn in schräg abwärts gerichtete Lage, die aber besonders bei jungen Blättern bald ausgeglichen wird. Die hierzu nötige Arbeitsleistung ist in dieser Zeit eine geringere als später, weil neben den anatomischen Unterschieden Stärke des Stieles und Hebelarm in einem anderen Verhältnis als im Alter stehen. Das junge freibewegliche Vergleichsblatt steht bald schräg aufwärts und bringt die Spreite durch Torsion mit der Oberseite nach oben. Da hierbei eine Änderung der normalen Beanspruchung der Seiten stattfand, wurden zum Vergleich gleichgrosse Blätter anderer Objekte herangezogen.

Im Basalgelenk tritt analog dem Versuch der Aufrechterstellung der Stiele Ausgleich der Mächtigkeit der Gewebe an Ober- und Unterseite ein, womit auch hier eine Änderung der Zellgrössen verbunden ist. Infolge der beim Versuchsblatt stark entwickelten Achselknospe erscheint die Ausbildung der morphologischen Oberseite am Übergang in den Spross etwas gehemmt.

Im Mittelstück steht der Vergleichsstiel an Querschnittsfläche dem Versuch - am auffälligsten im unteren Stielteil - um ein Geringes nach, ermöglicht durch Vergrösserung des Parenchyms der Dorsalleisten. Die Zellen werden breiter womit deren Verhältnis von Länge und Breite dem der Unterseite näherückt, denn normal sind die Zellen der Unterseite gedrungener als an der Oberseite. Durch solche Änderungen im Gewebe wird die Dorsiventralität geschwächt und die rundlichere Umrissform durch das seitlich der Dorsalleitbündel gelegene Gewebe erzeugt.

In den Zelldimensionen und Wanddicken des Bastes sind keine besonderen Unterschiede erkennbar und die Verholzung an Ober- und Unterseite bedeutend gleichmässiger.

Am auffallendsten treten Unterschiede wieder im Verbindungsgewebe zu Tage und zwar in Mächtigkeit des Gewebes und Wandstärke der Zellen, als nämlich die Zellen bedeutend schwächer in den Wandungen und weniger mächtig sind. Dadurch kommt in diesem Gewebe eine grosse Anpassungsfähigkeit zum Ausdruck.

Im oberen Gelenk zeigen sich am Versuchsstiel keine besonderen Unterschiede von Ober- und Unterseite.

#### c. Der aus inverser Lage aufgerichtete Blattstiel.

Die allmähliche Aufrichtung in die normale Schräglage und die damit verbundene Änderung der Biegungsfestigkeit besitzt als äusseres Kennzeichen an der morphologischen Oberseite des Basalgelenkes eine starke Anschwellung der primären Rinde.

Am Basalgelenk kehren sich die Zellen von Ober- und Unterseite in ihrem Grössenverhältnis um und sind dem Ausgleich der Zellgrössen dieser Seiten von aufrecht ge-

stellten Blattstielen bedeutend überlegen. An der morphologischen Unterseite erscheint oft an solchen Stielen eine Faltung (Abb. 1), wobei die Zellen stark deformiert werden. Die Faltung erweist, dass an der Aufrichtung des Primärblattes in mehr ausgewachsenem Zustand besonders die Unterseite tätig ist, und die wachsende morphologische Oberseite an dem Leitbündelstrang eine genügende Widerlage findet.

In der Stielmitte solcher Blätter erfolgt eine Torsion (vergl. JOST II. 290). So kommen auch die Flanken des Stieles in die maximal beanspruchte Lage und weisen dann deutliche Unterschiede auf. Wo sonst alles gleichmässig ist, erscheint nur an der Druckseite eine mächtigere Rinde, der Bast verholzt meist beiderseits.

*Phaseolus multiflorus.*

Längsschnitt durch das Basalgelenk und Ansatz am Spross einer invers gestellten Pflanze. Die morphologische Unterseite besitzt eine Falte, um die herum - angedeutet durch einen Kreisbogen - die Zellen zusammengedrückt sind.

a = Achselspross,

L = Leitbündel.

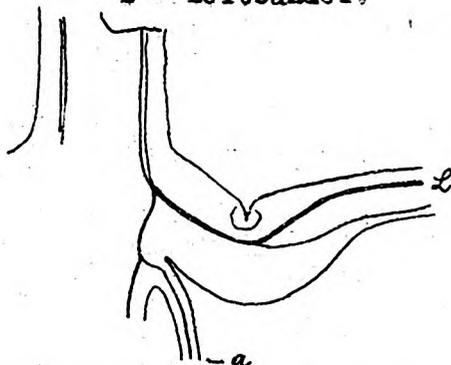


Abb. 1.

Die Rinne, gebildet von den Dorsalleisten, wird an dieser Stelle nicht von Bedeutung sein; sie erscheint vielmehr zusammengedrückt im Gegensatz zu der stets breiten Furche eines nicht tordierten Stieles. Dies veranschaulicht die mechanische Bedeutung der Rinneform. Ein Heruntersinken wie bei *Hartwegia* (vergl. p. 67) verhindert die rundliche Querschnittsform des Stieles und insbesondere die Zylinderform des Leitbündelringes. Im oberen Gelenk treten infolge normaler Orientierung keine Verschiedenheiten der Seiten ein.

Durch die Torsion wird das Querschnittsbild asymmetrisch. In der Natur findet man solche Symmetrieänderungen an Blättern horizontal oder schräg auf- oder abwärts gestellter Axen.

**B. AUFHEBUNG DER BELASTUNG DURCH GEGENZUG.**

Durch ein Gegengewicht ist die Unterseite vollkommen unbeanspruchte auf Druck, vielmehr infolge des starken Gegenzuges eher die Oberseite und bei Abhängigkeit der anatomischen Ausbildung von der Inanspruchnahme müsste eine Schwächung der durch mechanische Inanspruchnahme bedingten Dorsiventralität sichtbar werden.

Aus den Längenmessungen ergab sich kein besonders einheitlicher Unterschied der Stiel- und Spreitengrößen (Tabelle 9). Die Versuchsbedingungen lassen das Längenwachstum unbeeinflusst.

Was die Gewebeeränderungen anbelangt, so erscheint von den Basalgelenken das Vergleichsgelenk nicht so abgeflacht im Vertikaldurchmesser. Die Mächtigkeit der Rinde vom Ober- und Unterseite wird im Versuch gleich und ist mit der entsprechenden Größenänderung der Zellen verknüpft.

Die Stielmitte lässt wie im Basalgelenk unwesentliche Grössenschwankungen der Querschnittsflächen zwischen beiden Blattstielen erkennen. Wurde durch Gegenzug der Stiel etwas über die Vertikallage hinausgezogen, so verbreitet sich die Rinne

(Abb. 2) ähnlich einem mit konkaver Oberseite gekrümmten typischen Monokotylenblatte. Bei annähernder Vertikalstellung vergrößern sich nur die oberseitigen Zellen, ähnlich den Vorgängen im Basalgelenk.

*Phaseolus multiflorus.*

Querschnitte aus der Stielmitte I. des Versuchsstieles, II. des Vergleichsstieles. Das Blatt durch Gegenzug entlastet. 1 und 3: Bast; 2 und 4: Verbindungsgewebe bei welchem die Richtung des Pfeiles zur Mitte des Querschnittes hinweist.

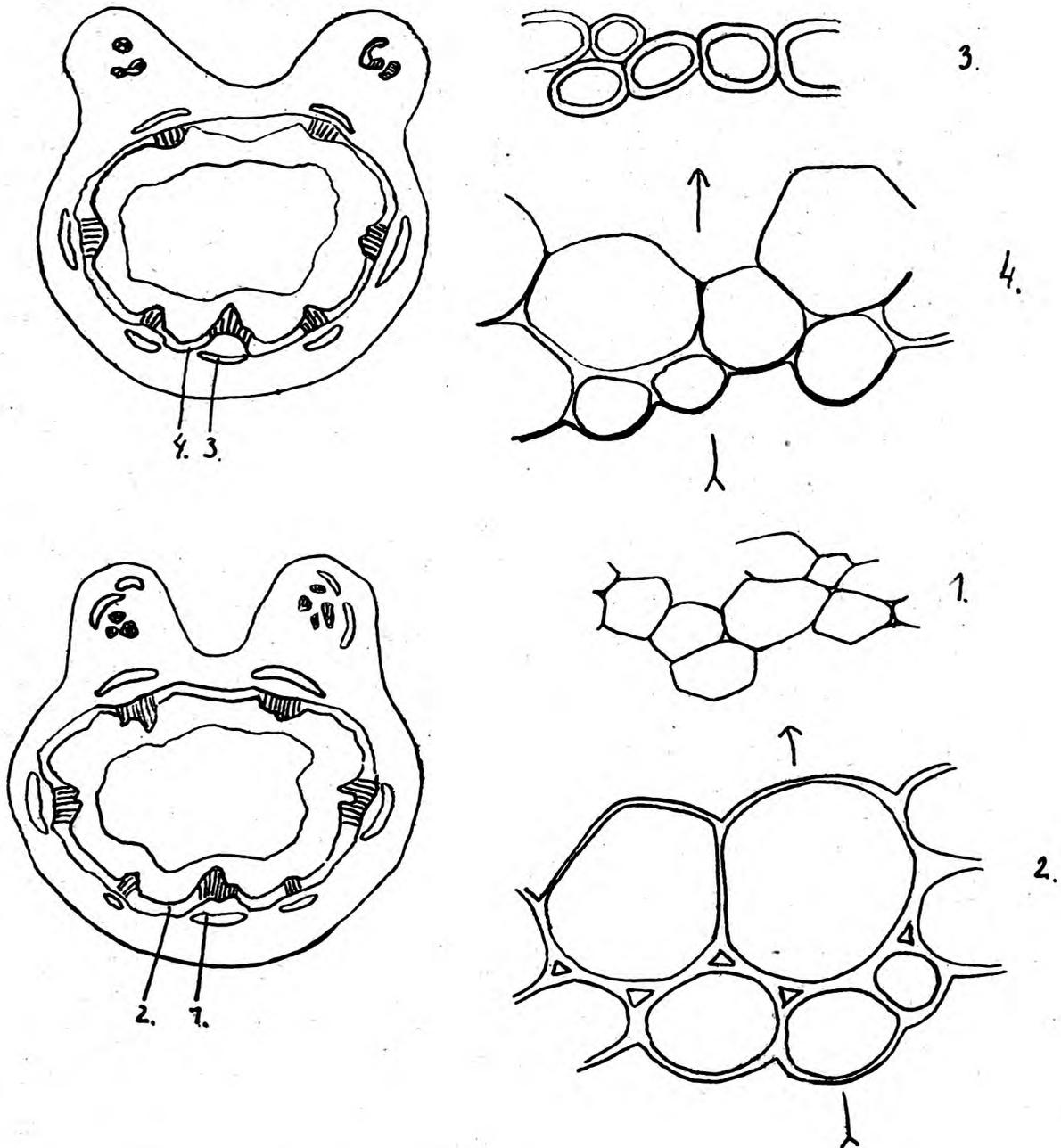


Abb. 2.

Von den anatomischen Bauverschiedenheiten wäre die geringere Ausbildung hervorzuheben. Das Verbindungsgewebe ist im Versuchsstiel an der Unterseite mit schwächeren Wandungen ausgestattet als normalerweise, und entsprechend setzen

sich diese Unterschiede in die Hadrome selbst fort, da in diesen auch prosenchymatische Zellen vorkommen. Ober- und Unterseite werden gleichmässiger und bei starkem Gegenzug verstärken sich ausserdem etwas die Gewebe der morphologischen Oberseite. Der Bast hat an der morphologischen Unterseite des Versuchsstieles bedeutend stärkere Zellen als gewöhnlich, woraus sich eine Anpassung an die veränderte Inanspruchnahme ergibt. Entsprechende Umgestaltung erleidet auch das Kollenchym.

Im Apikalgelenk stossen wir auf keine merklichen Unterschiede, da ja durch die Spreite eine normale Inanspruchnahme auf dieses besteht.

### C. DURCH BELASTUNG VERMEHRTE INANSPRUCHNAHME.

Zum Ausgleich der übergrossen Belastung stehen dem Blatt verschiedene Möglichkeiten offen: Verkürzung des Hebelarmes (= Zurückbleiben im Längenwachstum) mit oder ohne Gewebeverstärkung und dann Gewebeverstärkung allein. Der Eintritt dieser Möglichkeiten ist bedingt durch das Entwicklungsstadium des Blattes bei Versuchsbeginn. Eine Gewebeverstärkung allein wird daher nur an ausgewachsenen Blättern möglich sein.

Die Belastungsversuche (Abb. 3) wurden mit möglichst gleichmässig entwickelten Topfpflanzen von *Phaseolus* dann begonnen, sobald sich die Spreite in die Horizontale einstellte, und der Spross zwischen den gleich entwickelten Primärblattstielen eine kleine Knospe war. Beim Anhängen der Belastung von  $3\frac{1}{2}$  - 4 g aufwärts machte sich gleich eine Senkung des Stieles bemerkbar.

Nach zwei Tagen erscheint bei den am stärksten belasteten Stielen auch die grösste Neigung zur Horizontalen, wobei die Spreite die Lichtlage beibehält. Bei Belastungen von 6 - 7 g wirkt dieses Gewicht noch gleichmässig auf die wachsenden Stiele, denn sie bleiben nahezu gerade; bei stärkerer Inanspruchnahme werden die Stiele durch die Last gebogen. - An allen Objekten bemerkt man nun das Einsetzen der Reaktion: Bei einem Teile der Versuchspflanzen treten Stielverstärkungen ein, bei einem anderen Verzögerung des Längenwachstums und bei manchen beides zugleich, ohne dass jedoch eine Beziehung zur Belastung gegeben schien. Nur vereinzelte Objekte lassen erst später derartige Veränderungen erkennen. Ungewiss blieb, ob die Wachstumsretardation die erste sichtbare Reaktion auf die erhöhte Inanspruchnahme ist.

Am vierten Tag bewahren alle Stiele eine schräg aufwärts gerichtete Lage und bei grösserer Belastung nehmen die Stiele auch eine grössere Schrägstellung ein. Wie sehr sich die Blätter bereits der Inanspruchnahme angepasst haben lassen Belastungen gleichalter Blätter oder auch einiger Gegenblätter von Versuchspflanzen erkennen, die bei dieser Belastung (z.B. 5 g und mehr) abbrechen oder einknicken.

In den ersten Tagen der Versuchszeit sind die Längenunterschiede bei gering und stark belasteten Stielen gleich gross, doch wachsen sie dann mit immer deutlicher werdenden Unterschieden gegenüber den Vergleichsblättern heran, und es ergibt sich

#### *Phaseolus multiflorus.*

##### Belastungen im Versuch:

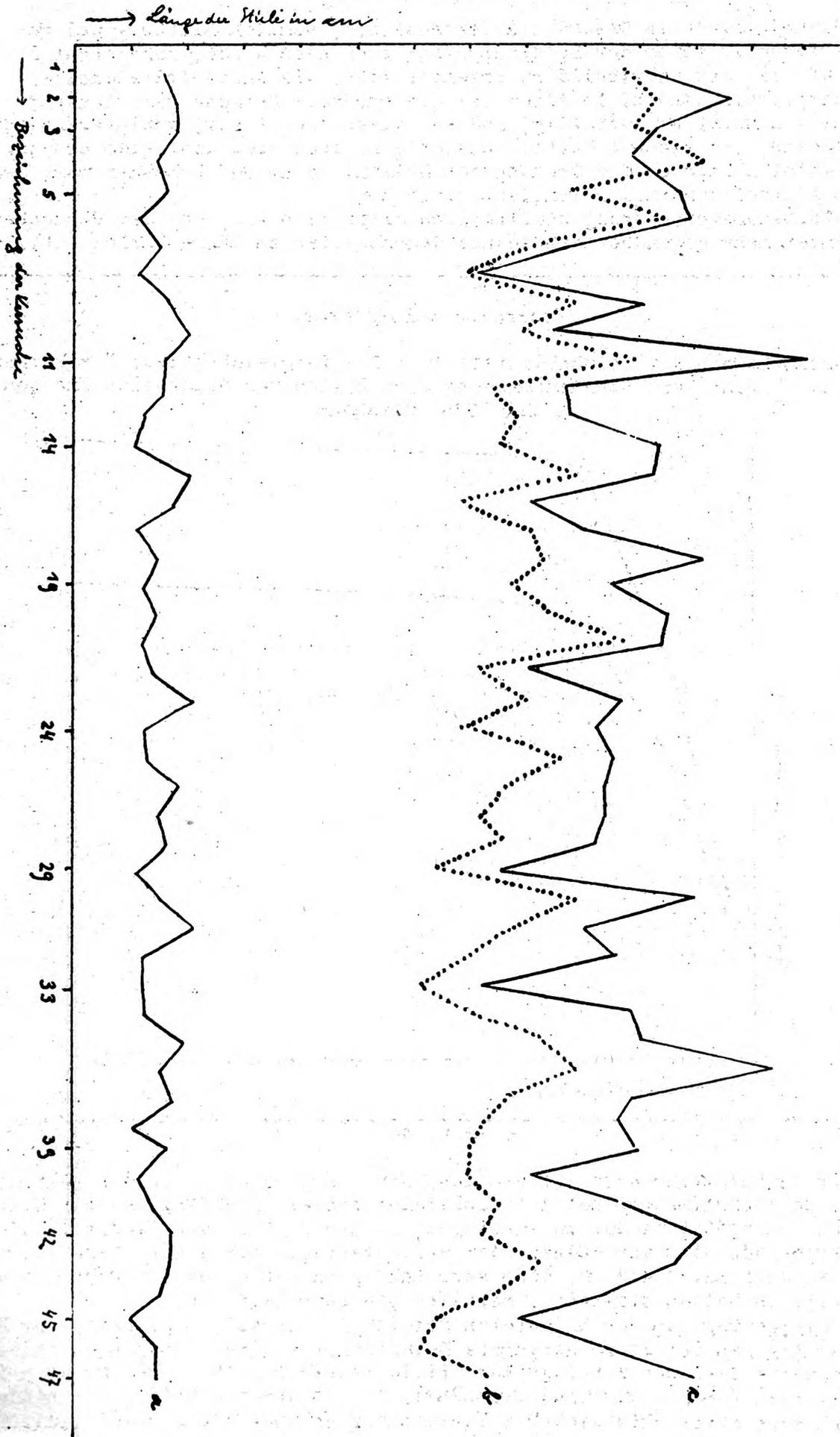
1... $\frac{1}{2}$ g
2...1 g
3-5...2 g
6-11...3 g
12-14... $3\frac{1}{2}$ g
15-19...4 g
20-24... $4\frac{1}{2}$ g
25-29...5 g
30-33... $5\frac{1}{2}$ g
34-39...6 g
40-42...7 g
43-45...8 g
46-47...9 g

Belastung der Blätter mit verschiedenen Gewichten. Juli-August 1925. Glashaus (ungeheizt). Die Kurven geben die Grösse der Stiel-längen an.

Kurve a: Grösse der Stiele zu Beginn des Versuches in cm gemessen. Die Stiele des Blattpaares sind gleichgross, deshalb nur eine Kurve.

Kurve b,c: Die Stiel-längen im ausgewachsenen Zustand.

- a) Stiel-länge des Normalstieles.
- b) Stiel-länge des Versuchsstieles.



ein allgemein gleiches Gesamtbild der Reaktion, nämlich Dicken - und geringeres Stielwachstum in einem der Belastung entsprechenden Grade, ungeachtet der Schwankungen wie sie das Kurvenbild zu erkennen gibt, die durch individuelle Eigenschaften bedingt sein können. Im Alter ist die grössere Neigung belasteter Stiele zur Horizontalen nicht so auffällig, und es sinken die Stiele, wohl verursacht durch eine Änderung osmotischer Werte, unter die Horizontale. Ausserdem scheint bei stärker belasteten Stielen die Drehung der Stielmitte um  $90^\circ$  bemerkenswert, während die übrigen Blatteile normal orientiert bleiben.

Die Wachstumsverzögerung stellte sich allmählich ein, und der Versuchsstiel blieb immer mehr gegenüber dem seines Gegenblattes an Länge zurück (Abb. 4). Das

*Phaseolus multiflorus.*

Wachstumskurven der Primärblattstiele (N = Vergleichsstiel; V = Versuchsstiel). Beginn der Wachstumsmessung auch Beginn der Dauerbelastung von 8 g. Juli 1925. Glashaus.

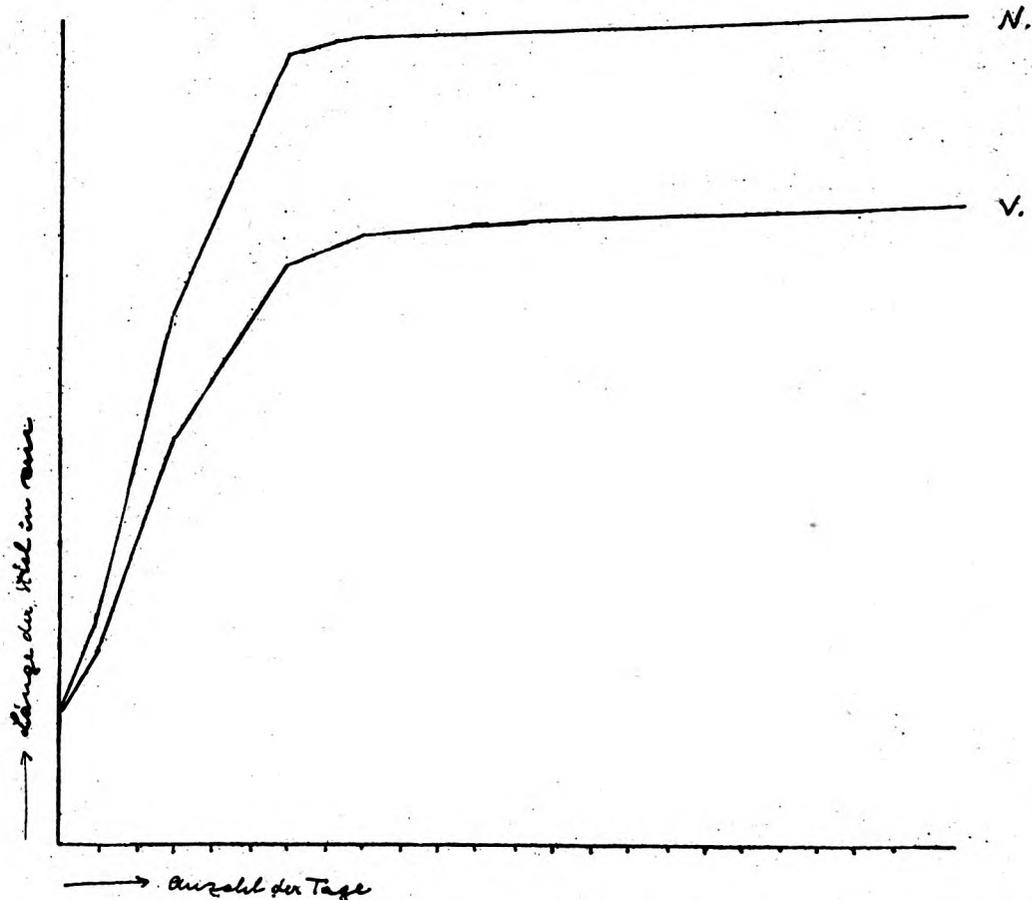


Abb. 4.

Bild der Wachstumskurve ähnelt dem des Normalblattstieles. In der Zeit des intensivsten Wachstums beginnt die Wachstumsverzögerung auffallend zur Geltung zu gelangen, um später wieder auszuklingen, sodass am Ende des Wachstums die Längenunterschiede sich vermindern oder wenigstens gleichbleiben. Eine Verminderung war, wenn auch nur 1 - 3 mm, doch sehr häufig zu sehen. Das Erlöschen des Wachstums tritt an beiden Stielen zu merklich gleicher Zeit ein.

Bei einige Tage später belasteten Stielen als in Abb. 3 genügten zur Erzeugung der bogigen Stielform geringere Belastungen als bei den jungen Stielen, und besonders die später belasteten Stiele besaßen nach mehreren Tagen S-förmige Krümmungen (ebenso *Acer* und *Aesculus*). Die im unteren Stiel bestehende konvexe Krümmung erstreckte sich bei Versuchsbeginn über den ganzen Stiel, wurde

jedoch durch eine entgegengesetzte Krümmung des oberen Stielteiles basalwärts gedrängt. Diese zweite Krümmung verursacht wohl eine geotropische Reizung (PRINGSHEIM 1912, 172), welche in dem distalen, länger plastisch bleibenden Stielabschnitt leicht eine Krümmung auslösen kann; unterstützt wird diese jedenfalls von der Druckwirkung, denn in solchen Zonen kommen Reizungen eher zur Auslöse (vergl. auch BUCHER 1906), oder dass ähnlich wie bei Stämmen an Zonen stärkster Krümmung Wachstum einsetzt (ENGLER 1924).

Die Frage, ob normalerweise die Stiellänge von der Spreite abhängig sei, muss unentschieden bleiben, weil bei Entlastungen keine auffallenden Wachstumsverschiedenheiten merkbar waren. Man muss annehmen, dass Variationen nach einer Seite hin unter gleichen Verhältnissen leichter eintreten als nach beiden. Wegen der Zunahme der Inanspruchnahme gegen die Basis, normale Inanspruchnahme durch das Eigengewicht im Apikalgelenk, werden besonders anatomische Veränderungen basalwärts erwartet, wie die Vergleiche der Querschnittsflächen (Tabelle 13) beweisen. Auch RASDORSKY findet die Abnahme der Unterschiede gegen die Stelle, wo die Belastung angebracht ist. Dieses Verhalten kann als eine Verstärkung normaler Verhältnisse

*Phaseolus multiflorus.*

Die Blattstiele waren mit der Belastung ausgewachsen. Messung der Querschnittsflächen wie in Tabelle 11 ausgeführt. Da nicht immer die Querschnittsflächen der Stiele aus den einzelnen Versuchen mit gleicher Vergrößerung gezeichnet wurden, ist das Verhältnis der Flächen zueinander angegeben.

			Verhältnis d.Flächen zueinander.				Verhältnis d.Flächen zueinander.				Verhältnis d.Flächen zueinander.	
	N	V	N	V	N	V	N	V	N	V	N	V
Querschnittsfläche.	Basalgelenk	208 246	1 : 1.18	654 664	1 : 1.01	585 768	1 : 1.31					
	Stielmitte	91 99	1 : 1.09	319 405	1 : 1.27	376 434	1 : 1.15					
	Apikalgelenk	119 111	0.93:1	361 359	1 : 1	410 400	0.97:1					
	Belastung	2			4.5		6					
	Stiellänge	8.8 8		8	7.1		10.1 8.1					

Tabelle 13.

angesehen werden <sup>1)</sup>. Das Basalgelenk ist gegenüber dem apikalen im Versuch stark gefördert und letzteres seinem Vergleichsgelenk in der Stärke hintangestellt, wofür die Erklärung in dem geringeren Spreitenwachstum zu suchen wäre. Mit wachsender Belastung vergrößert sich basal die Differenz der Querschnittsflächen, apikal aber wird sie kleiner, und das Vergleichsgelenk überragt an Fläche. Eine Grenze war auch hier beim Dickenwachstum bald gegeben, denn bei grosser Belastung treten für das Organ Verhältnisse ein, die schädigend wirken, und den Entwicklungsgang nicht in gleicher Weise fortzusetzen erlauben.

Im Basalgelenk verändert sich das Rindengewebe und der zentrale Leitbündelstrang. Zug- und Druckseiten der belasteten Stiele werden in ihrer Mächtigkeit und Zellgrösse stark ausgeprägt. Damit ist eine bevorzugte Ausbildung des Vertikaldurchmessers gegeben und die erhöhte Festigung ermöglicht.

Die Querschnittsfläche der Stielmitte wird im Versuch besonders durch die Verstärkung der Rinde grösser, und die Dorsiventralität durch den schärfer ausge-

1.) WIESNER und BASAR fanden bei der Untersuchung des *Agave*-Blattes, dass die anatomische Ausbildung auf die festigende Wirkung der Spreitenbasis hinweist. Was hier von der Spreite gilt, gilt auch vom Blattstiel. Doch möchte es zu weit führen, die Ergebnisse hier zu berichten.

prägen Ansatz der Dorsalleisten betont. Das Parenchym zwischen den Dorsalleistenmestomen und dem Ring war durch Zellvergrößerung mächtiger. Bei einem Blattstiel von *Acer*, dessen Architektur wesentlich anders als bei *Phaseolus* erscheint, nimmt die Querschnittsfläche besonders durch Vergrößerung der unterseitigen Gewebe zu.

Bei *Phaseolus* richtet sich die Beobachtung vornehmlich auf den Leitbündelstrang. Das Verbindungsgewebe gewinnt in manchem Stiel durch Ausbreitung in die Zwischenräume der einzelnen Leptome und Bastbelege an Fläche und Masse. Die Bastbelege konnten ihre Zellwände an der Zugseite des Stieles verstärken und damit ihre Wirksamkeit erhöhen.

Als Beispiel sei ein mit 6 g belasteter Stiel erwähnt, wo unterhalb der Dorsalrinne der normal verholzte Ring unterbrochen war. Von der Unterseite, wo die Stärke der Wandungen und die Mächtigkeit des Ringes den des Vergleichsstieles übertrifft, nehmen diese Erscheinungen nach der Oberseite hin allmählich ab, wovon die schraubig verdickten Gefässe ausgenommen bleiben. Der Ring wird schliesslich oberseits ganz zartwandig wie das beiderseits angrenzende Gewebe, nur durch das kleinere Lumen und die oft kaum sichtbare Holzreaktion unterschieden. In den obersten Leitbündeln des Ringes ist ausserdem die Mächtigkeit des verholzten Hadroparenchyms geschwächt, sodass neben den Gefässen nur noch ein verholztes, einzelmächtiges Gewebe angetroffen wird. In den Leitbündeln der Dorsalleisten treten Verholzungen nur in den Gefässwänden auf. Der Bast besitzt so stark entwickelte Wände, wie sie der Vergleichsstiel nirgends aufzuweisen hatte und zur Verholzung gelangte er nur an der Stielunterseite.

Versuche mit noch stärkerer Belastung lassen die Kontraste der Ober- und Unterseite im Ring noch auffälliger hervortreten. So wie im morphologischen Bau lassen sich auch in der Ausbildung der Zellen und Gewebe Schwankungen erkennen, doch das Gesamtbild der Erscheinungen bei den Belastungsversuchen erscheint einheitlich. Die Schwankungen, die bei den einzelnen Versuchen auftreten, können bei der Auffassung der Reaktion als Anpassungserscheinung nicht stören, da man sich dessen bewusst ist, dass die normale Stielgrösse selbst bei gleichem Ausgangsmaterial der Gegenblätter Schwankungen unterlegen ist. Darum kann der eine Stiel, der zu grösserer Länge bestimmt ist, grössere Differenzen im Wachstum gegenüber einem Gegenblattstiel sichtbar werden lassen als ein anderer, dem geringes Längenwachstum gegeben ist.

Bei starken Belastungen wird die Spreite mit in den Reaktionsverlauf hineingezogen und bleibt im Wachstum zurück. Darum wird mit steigender Belastung das Apikalgelenk in der Querschnittsfläche kleiner. Die Verzögerung im Wachstum der Spreite trat bei *Phaseolus* durchschnittlich von 4 g Belastung an auffallend in entsprechender Steigerung bei zunehmender Belastung ein. So hatte die Spreite eines mit 9 g belasteten Stieles nur die Hälfte der normalen Blattspreitengrösse erreicht.

Die Einschränkung des Spreitenwachstums birgt zwei antagonistische Erscheinungen in sich: Einmal die für eine Herabsetzung des statischen Momentes günstige kleinere Spreitengrösse, dann aber der dadurch bedingte geringere Stoffwechsel. Die im Flächenwachstum zurückgebliebene Spreite befand sich in Lichtlage und war in keiner Weise durch andere Blätter im Lichtgemuss beengt. Darum muss gefolgert werden, dass im Stiel ein Stoffverbrauch in grösserer Menge auftritt, durch welchen die Spreite im Wachstum beeinträchtigt wird. Osmotische Messungen unterblieben.

Es mag nicht unerwähnt bleiben, dass die sich horizontal stellenden Blüten von *Stanhopea* (*Stanhopea oculata* Lindl.) durch Anhängen von Gewichten einen bedeutend starken Fruchtknoten entwickelten.

#### D. ENTLASTUNG ERHÖHT BEANSPRUCHTER BLÄTTER.

Auf Grund der Arbeit von KARSTAN (1907) kann angenommen werden, dass bei Änderung der Inanspruchnahme auch im Innern der Zelle Veränderungen vor sich gehen, die wohl in gleichem Sinne, wie die durch Belastung geänderte äussere Form, zur Grösse der Inanspruchnahme in Beziehung gestellt werden könnte. Solche nicht fixierte Veränderungen sind wohl nach Entfernung des sie bewirkenden Faktors reversibel und ein normaler Zustand in der Zelle ermöglicht.

In Kürze soll erörtert werden, ob eine Entlastung, d.h. eine Entfernung des im jugendlichen Zustand angehängten Gewichtes die bereits sichtbare Reizwirkung aufhebt oder das Organ bleibend für die uns bekannte Weiterentwicklung bestimmt.

Bei Belastung junger *Phaseolus*-Blattstiele fand man längstens nach zwei Tagen Reaktionserscheinungen, weshalb von dieser Zeit an Entlastungen vorgenommen und der tägliche Längenzuwachs festgestellt wurde.

Vor der Gewichtsabnahme steht der Versuchsstiel geneigter zur Horizontalen als normal; nachher richtet er sich steiler auf und behält die Stellung bei. Die noch wachstumsfähigen Stiele beschleunigen nun ihr Längenwachstum in verschieden starkem Ausmass. Zu lang andauernde Belastung führt nach Entlastung zu keinem Ausgleich der Unterschiede, denn nach beendigtem Wachstum findet keine Wachstumsaufnahme statt.

Die Gewichtsabnahme vor Beendigung des Wachstums bewirkt einen verschieden starken Ausgleich der anatomisch-morphologischen Unterschiede; so kommt die Länge der Stiele nicht immer den normalen Grössen gleich (Abb. 5 - 8). Es erscheint auffallend, dass mit steigendem Gewicht die Wirkung der Entlastung in steigendem Masse merkbar wurde. - Wird das voreilende Dickenwachstum des Versuchsstieles unterbrochen, so kann der normale Stiel in der Entwicklung nachkommen und ähnelt diesem in der Stärke. Lassen die Querschnittsbilder der Stielzonen erkennen, dass die grössere Stielstärke manchmal nicht ganz ausgeglichen wird, so waren die Grösseunterschiede, wie der Vergleich mit Unterschieden der Querschnittsflächen aus gleicher Belastung ergab, hier bedeutend herabgesetzt. Wegen des unvollkommenen Ausgleiches befremdet es nicht, bei etwas kürzerem Stiel den Leitbündelring weniger mächtig zu sehen. Im Bast liessen sich keine auffallenden Unterschiede in den Membranstärken erkennen.

Die Spreite blieb auch hier infolge der Belastung im Wachstum zurück, erlangte aber trotz Entlastung nicht die normale Länge.

Zur Frage nach dem zeitlichen Einsetzen der Rückregulation sei bemerkt, dass bei wenigen diese später als nach zwei Tagen zum Vorschein kam. Die Versuche liessen erkennen, dass die inneren Wachstumsfaktoren so lange eine Hemmung in ihrer gewöhnlichen Wirkung erfahren, als die erhöhte Inanspruchnahme dauert.

#### Zusammenfassung.

In vertikaler Zwangslage ergab sich eine Anbahnung des Ausgleiches ober- und unterseitlicher Unterschiede, sichtbar in der Mächtigkeit und Wandstärke der Gewebe (besonders Rinde der Gelenke, Leitbündelring, Bast).

Das Verbindungsgewebe schliesst die Leitbündel zu einer Zylinderform (Leitbündelring) zusammen, wodurch eine Änderung in diesem Gewebe für die Festigung des Organes bedeutungsvoll wird. Durch Ausbleiben der Verholzung an der Oberseite belasteter Stiele wird diese Auffassung nicht beeinträchtigt, als eben die Bildungsmöglichkeit für Verholzung durch geänderte Zug- und Druckverhältnisse ausbleibt.

Entlastung durch Gegenzug vermag eine gleichmässigere Ausbildung der Ober- und Unterseite zu bewirken.

Bei dauernder Umkehr bildet das Basalgelenk an der physikalischen Oberseite eine Falte und an entsprechender Unterseite ein der normalen Unterseite vergleichbares Gewebepolster heraus.

Bei erhöhter Inanspruchnahme wird die Festigkeit des Blattstieles durch Vergrösserung der Querschnittsfläche und verringertes Stielwachstum erreicht, ersteres nur durch Vergrösserung und Wandverstärkung vorhandener Zellen. Eine grössere Belastung erzeugt eine stärkere Verzögerung des Stielwachstums und ähnlich wird bei der Spreite durch starke Belastung die Grössenausbildung gehemmt. Entsprechend der Inanspruchnahme ist besonders im Basalgelenk die Rinde stark ausgeprägt und für die Festigung - unterstützt durch die Verstärkung des Leitbündelstranges - geeignet. Hier, wie auch in der Stielmitte, kommt es zur Verschärfung der ober- und unterseitlichen Gewebeunterschiede. Die durch Belastung erzeugte Spannung diente nicht wie bei VÖCHTING (1908, 283) als Reiz zur Bildung mechanischer Zellen.

Bei Entlastung kommt es zu keinem Schwinden (vergl. VÖCHTING 1908, 296), sondern nur zur Schwächung der mechanischen Elemente des Blattstieles und einer

Verminderung der ober- und unterseitlichen Unterschiede.

Die durch erhöhte Inanspruchnahme bewirkte sichtbare Reaktion kann durch rechtzeitige Entlastung weitgehendst ausgeglichen werden.

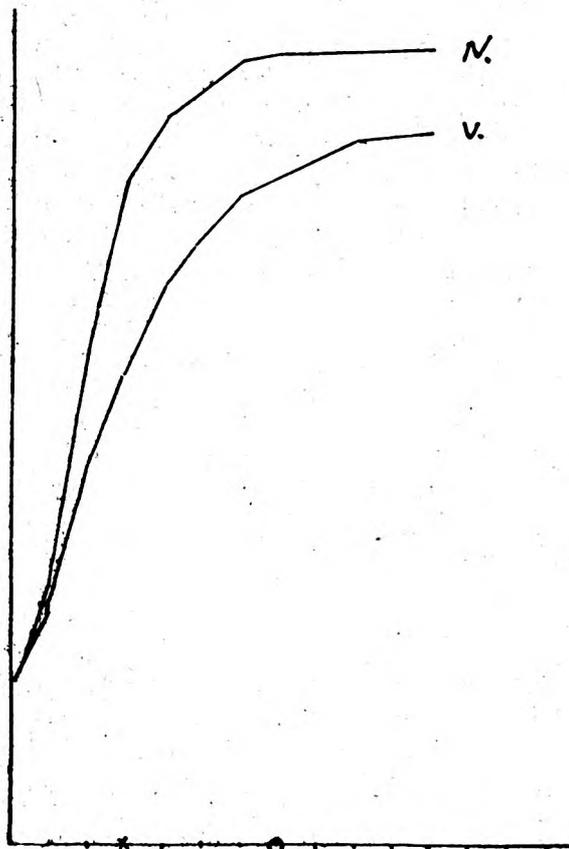


Abb. 5.

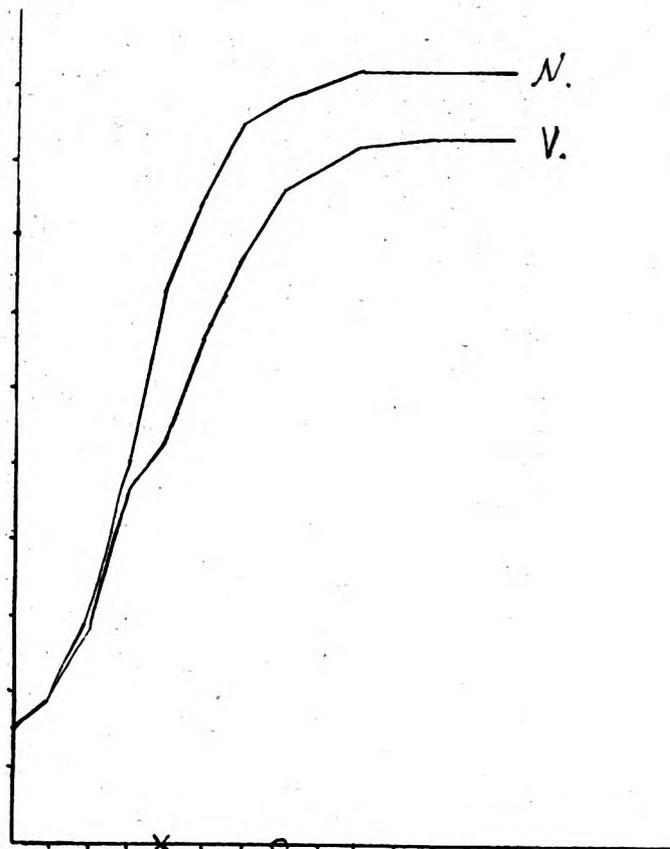


Abb. 6.

*Phaseolus multiflorus.*

Juli 1925; Glashaus. Kennzeichnung des Tages der Entlastung:

Kennzeichnung des äußerlich sichtbaren Ausgleiches der Stielstärke: -o-

In Abb. 7 bleibt der Versuchsstiel dauernd um ein geringes stärker.

N = Vergleichsstiel; V = Versuchsstiel.

5.	Belastungsgewicht 3.5 g.	Entlastung am 4. Tage.
6.	" 5 g.	" " 5. "
7.	" 5.5 g.	" " 4. "
8.	" 8 g.	" " 3. "

(Abb. 6 und 7 siehe n.S.)

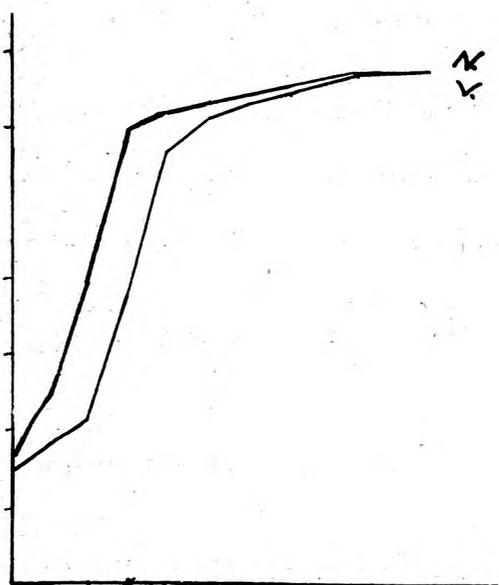


Abb. 7

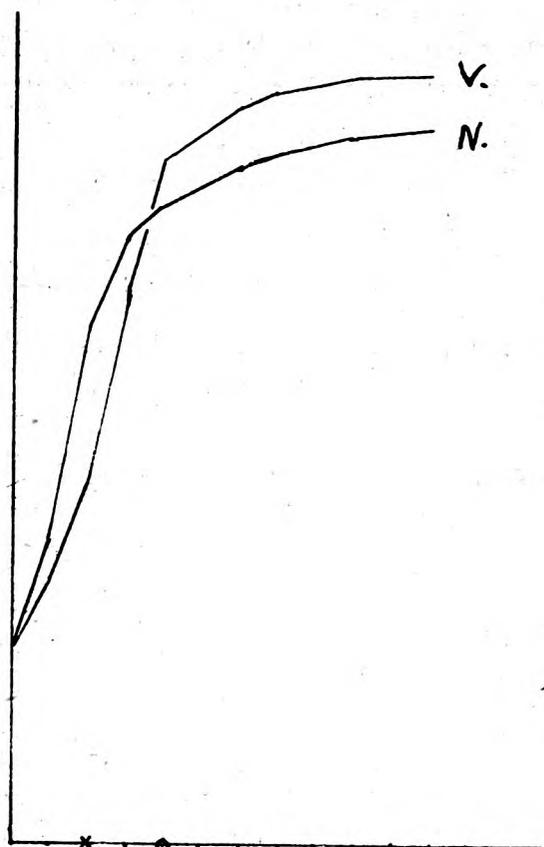


Abb. 8.

## LITERATURNACHWEIS.

- AMBRONN:** Über die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms.  
Jahrbücher f.wiss.Botanik, 1879, Bd. XII.
- BALL:** Der Einfluss von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe.  
Jahrbücher f.wiss.Botanik, 1904, Bd. 39.
- BORESCH:** Die Gestalt der Blattstiele der *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms in ihrer Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren.  
1912, Flora 104.
- BRÜCKE, E.:** Über die Bewegung der *Mimosa pudica*.  
1848. Ostwalds Klassiker d.exakt.Wissenschaften, Nr. 95.
- BÜCHER:** Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion.  
Jahrbücher f.wiss.Botanik, 1906, Bd. 43.
- CZAPEK:** Studien über die Wirkung äusserer Reizkräfte auf die Pflanzengestalt (I).  
1898, Flora Bd. 85.
- DAMM:** Über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dikotyledonen.  
Beihefte zum Botanischen Zentralblatt, Bd. XI, 1902.

88. Haerdtl, Bau und Biegefestigkeit des Blattstiemes.
- DENNECKE, W.: Untersuchungen über den Phototropismus von Laubblättern. Mitteilg. aus d. Institut f. allg. Botanik in Hamburg, 1924.
- DERSCHAU: Einfluss von Kontakt und Zug auf rankende Blattstiele. Dissertation Leipzig, 1876.
- DETLEFSEN: Über die Biegeelastizität von Pflanzenteilen. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg, 1884, Bd. 1.
- DETLEFSEN: Über die Biegeelastizität von Pflanzenteilen. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg, 1887.
- ENGLER, A.: Heliotropismus und Geotropismus der Bäume und deren waldbauliche Bedeutung. Mitt. d. Schweiz. Zentralanstalt f. d. forstliche Versuchswesen. 1924, Bd. 13.
- FLASKAMPER: Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäss- und Sklerenchymbildung von äusseren Faktoren nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterochizie bei Dikotylen. 1910, Flora, Bd. 101.
- GOEBEL: Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908.
- GOEBEL: Das Rumphiusphänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke. Biologisches Zentralblatt, 1916.
- GOEBEL: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. 1924.
- GOEBEL: Gesetzmässigkeiten im Blattaufbau. 1922.
- GRABERT: Über den Einfluss allseitig radialer Wachstumshemmung auf die innere Differenzierung des Pflanzenstengels. Dissertation Halle, 1914.
- GÜNTZ: Untersuchungen über die anatomische Struktur der Gramineenblätter in ihrem Verhältnis zu Standort und Klima. Dissertation Leipzig, 1886.
- HABERLANDT: Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems. 1879.
- HABERLANDT: Physiologische Pflanzenanatomie. 1918.
- HEGLER: Über den Einfluss von Zugkräften auf die Ausbildung und Festigung der Gewebe. 1893. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VI.
- HERTEL: Das Zittern der Laubblätter. 1917. Beihefte zum Botan. Zentralblatt, XXXIII.
- HERRMANN: Über das phylogenetische Alter des mechanischen Gewebesystems bei *Setaria*. 1911. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, X.

- HINTZ:** Über den mechanischen Bau des Blattrandes.  
1889, Nova acta, LIV.
- JOST:** Pflanzenphysiologie II.  
1923.
- KELLER:** Über den Einfluss von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes von Fruchtstielen.  
1904, Dissertation Kiel.
- KARSTAN:** Über den Einfluss des geotropischen und heliotropischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben.  
1907, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IX.
- KNIEP:** Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie.  
1910, Jahrbücher f. wiss. Botanik, Bd. 48.
- KNY:** Über die Anpassung der Laubblätter an die mechanischen Wirkungen des Regens und des Hagels.  
1885, Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellschaft, Bd. III.
- KNY:** Über den Widerstand, welchen die Laubblätter an ihrer Oberseite und Unterseite der Wirkung eines sie treffenden Stosses entgegenzusetzen.  
1885, Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellschaft, Bd. III.
- KÜSTER:** Über Stammverwachsungen.  
1899, Jahrbücher f. wiss. Botanik, Bd. 33.
- KÜSTER:** Pathologische Pflanzenanatomie.  
1925.
- LEPESCHKIN:** Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran.  
1909, Beihefte z. Bot. Zentralblatt, XXIV.
- LINSBAUER:** Anatomie und Physiologie.  
1920.
- LUNDEGARDH:** Die Orientierungsbewegungen der Blätter von Buche und Ahorn.  
1916, Svensk. Bot. Tidskr.
- LUKAS:** Beiträge zur Kenntnis der absoluten Festigkeit von Pflanzengewebe. I und II.  
1882 und 1883, Sitzungsber. d. k. Akademie d. Wiss. Wien.
- NÄGELI:** Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.  
1884.
- NEGER:** Studien über die Resupination von Blättern.  
1912, Flora, Bd. 102.
- NEMEC:** Über die Folgen einer Symmetriestörung bei zusammengesetzten Blättern.  
1902, Bulletin intern. de l'Acad. d. Sc. de Bohême.
- NEUBERT:** Geotropismus und Kamptotropismus bei Blattstielen.  
1911, Dissertation Leipzig.

90. Haerdtl, Bau und Biegsfestigkeit des Blattstieles.
- PAULMANN: Über die Anatomie des Laubblattes.  
1914, Flora, Bd. 107.
- PFEFFER: Die periodischen Bewegungen der Blattoorgane.  
1875.
- PFEFFER: Pflanzenphysiologie.  
1904.
- PLITT: Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Blattstieles der  
Dikotyledonen.  
1886. Dissertation Marburg.
- PREUSS: Die Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau und der physio-  
logischen Funktion der Blattstiele und Gelenkpolster.  
1885. Dissertation Berlin.
- PRINGSHEIM: Die Reizbewegungen der Pflanzen.  
1912.
- PRINGSHEIM: Die mechanischen Eigenschaften jugendlicher Pflanzenstengel.  
1914. Biologisch.Zentralblatt, XXXIV.
- RASDORSKY: Über die Reaktion der Pflanzen auf die mechanische Inan-  
spruchnahme.  
1925. Berichte d.Deutsch.Botan.Gesellschaft. XLIII.
- RIPPEL: Einfluss der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der  
Pflanzen insbesondere *Sinapis alba L.* und die sich daraus  
ergebenden physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen  
Fragen.  
1919. Beihefte z.Botan.Zentralblatt.
- RUDOLPH: Zur Kenntnis des anatomischen Baues der Blattgelenke bei den  
Menispermaceen.  
1909. Ber.d.Deutsch.Botan.Gesellschaft.
- SAGHS: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.  
1887.
- SCHENK, H.: Über Strukturänderung submers vegetierender Landpflanzen.  
1884. Ber.d.Deutsch.Botan.Gesellschaft.
- SCHNEIDER-ZIMMERMANN: Botanische Mikrotechnik.  
1922.
- SCHOLTZ: Über den Einfluss von Dehnung auf das Längenwachstum  
der Pflanzen.  
1887. Dissertation Breslau.
- SCHÜEPP: Über den Nachweis von Gewebespannungen in der Sprosspitze.  
1917. Ber.d.Deutsch.Botan.Gesellschaft. Bd. XXXV.
- SCHUEPP: Zur Kenntnis der Gewebespannungen.  
1919. Ber.d.Deutsch.Botan.Gesellschaft. Bd. XXXVII.
- SCHWENDENER: Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen.  
1874.

- SIERP: Über die Lichtquelle bei pflanzenphysiologischen Versuchen.  
1918. Biolog.Zentralblatt.
- SONNTAG: Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weissholzes  
der Fichte und anderer Nadelhölzer.  
1904. Jahrbuch f.wiss.Botanik. XXXIX.
- SPERLICH: Untersuchungen über Blattgelenke von Menispermaceen.  
1910.
- STRASBURGER Lehrbuch der Botanik.  
1905.
- TSCHIRCH: Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimila-  
tionsorgane zu Klima und Standort, mit spec.Berücksichtigung  
des Spaltöffnungsapparates.  
1881. Linnaea Bd. IX.
- TSCHIRCH: Der anatomische Bau des Blattes von *Kingia australis*.  
1881.
- URSPRUNG: Beitrag zur Erklärung des excentrischen Dickenwachstums.  
1901. Ber.d.Deutsch.Botan.Gesellschaft. Bd. XXIV.
- URSPRUNG: Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter.  
Bibliotheca botanica, 1903.
- UHLITZSCH: Untersuchungen über das Wachstum der Blattstiele.  
1887. Dissertation Leipzig.
- UHLITZSCH: Neue Beiträge zum Wachstum der Blattstiele.  
1887.
- VÖCHTING: Zur Physiologie der Knollengewächse.  
1900. Jahrbuch f.wiss.Botanik. Bd.34.
- VÖCHTING: Zur experimentellen Anatomie.  
1902. Nachr.d.Königl.Gesellsch.d.Wiss.zu Göttingen.
- VÖCHTING: Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des  
Pflanzenkörpers. I.  
1908.
- VÖCHTING: Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des  
Pflanzenkörpers. II.  
1918. (Die Polarität der Gewächse.)
- WEINZIERL: Beiträge zur Lehre von der Festigkeit und Elastizität vegetabi-  
lischer Gewebe und Organe.  
1877. Sitz.Ber.d.Kais.Akademie d.Wiss.,Wien, Bd. LXXVI.
- WIEDERSHEIM: Über den Einfluss der Belastung auf die Ausbildung von Holz und  
Bastkörper bei Trauerbäumen.  
1903. Jahrb.f.wiss.Botanik. Bd. 38.
- WIEDERSHEIM: Studien über photonastische und thermonastische Bewegungen  
1904. Jahrbüch.f.wiss.Botanik. Bd. 40.
- WIESNER: Der Einfluss der Luftbewegung auf die Beleuchtung des Laubes.  
1914. Ber.d.Deutsch.Botan.Gesellsch.

- WIESNER, I. und BAAR, H.: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie des Agave-Blattes. Sitz.Ber.d.Kais.Akad.d.Wiss., Wien. Bd.CXXIII, 1914.
- WILDT: Über die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. 1906.
- WINCKLER: (siehe Handwörterbuch der Naturwissenschaften 1912-15, Bd. III, p.647.)
- WORTMANN: Zur Kenntnis der Reizbewegungen. 1887. Botan.Zeitung, Bd. 45.

## ABSTRACT.

*In a vertical forced position an inclination has been found to the equalisation of adaxial and abaxial sided differences, this was visible in the thickness and strength of the wand of the tissue (especially the cortex of the joints, the vascular bundle, pericycle). The connecting tissue joins the vascular bundles to a cylindrical form, whereby an alteration in the tissue becomes significant to the firmness of the organ. This comprehension is still correct if the lignification on the adaxial side of the charged stem does not appear, as owing to the changed conditions of tension and compression there is no possibility for the lignification.*

*A disburdening by counterdraught is able to cause a more even development of the adaxial and abaxial side.*

*By permanent inversion the basal joint forms a fold on the physical adaxial side, which can be compared to the normal abaxial side.*

*The firmness of the petiole by higher pressure is attained by enlarging the cross section surface and by diminishing the growth of the petiole, the former only by enlarging and strengthening the wand of the existing cells. A stronger weight produces a greater retardation in the growth of the petiole, and in a similar way the growth of the lamina is hindered by a strong pressure.*

*Corresponding to the pressure the cortex shows an especially strong development in the basal joint and (supported by the strengthening of the vein of vascular bundles) is apt for solidness. Here as also in the middle of the stalk the difference in the adaxial and abaxial sided tissues is hightend. The tension produced by the pressure does not serve, as by VOECHTING (1908, 283), to stimulate the forming of stereome cells.*

*The visible reaction caused by the increased pressure can be compensated to a great extent by a discharging at the right time.*

*By the discharging it does not come to a sprinkling (compare VOECHTING 1908, 296) but only to a weakening of the stereome elements of the petiole and to a decrease of the adaxial and abaxial sided differences.*

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Haerdtl Heinrich

Artikel/Article: [Die Wirkung mechanischer Inanspruchnahme auf Bau und Biegefestigkeit der Blattstiele 61-92](#)