

*Cypripedium Calceolus* L. vorhanden war, ihre Erklärung. Aus Samenkeimungen konnten diese Pflanzen nicht entstanden gewesen sein, da auch bei *Cypripedium* mindestens 15 Jahre verstreichen, bis die Pflanze zum Blühen gelangt, wie unsere Feststellungen ergeben haben.

Die Voll-Saprophyten, die noch blattlosen Pflanzen der Jugend und die wieder blattlosen des Alters beziehen sowohl Stickstoff wie Kohlenstoff nur aus den Pilzen. Bei der erwachsenen Pflanze der ergrünenden Arten kommt zu dieser Ernährung noch die Photosynthese. Aber auch für sie ist die organische Substanz des Bodens nicht nur eine Quelle des Stickstoffes, sondern auch in nicht unbedeutenden Ausmassen eine solche des Kohlenstoffes.

Die Meinung der alten Botaniker, dass auch die grünen Orchideen Saprophyten seien, beruht somit auf Richtigkeit.

## Untersuchungen über die Postflorationsbewegungen einiger Geraniaceen.

Von FRIEDRICH SCHWIEKER (Hamburg).

### I. EINLEITUNG.

Bei den mannigfachen Untersuchungen, die bisher über die prä- und postfloralen Bewegungen einzelner Blüten- und Infloreszenz-Stiele angestellt worden sind, haben sich die *Papaver*-Arten, insbesondere *Papaver Rhoeas*, als klassisches Beispiel für eine Pflanze mit floralen Bewegungserscheinungen <sup>1)</sup> herausgestellt. Trotzdem wurde für die vorliegende Arbeit dieses für experimentelle Untersuchungen günstige Objekt nicht genommen, da die einzelnen Arten der Gattung *Papaver* in ihren Bewegungen vollkommen miteinander übereinstimmen; statt dessen wurden die Geraniaceen aus der Menge der in Betracht kommenden Pflanzen ausgewählt. Die Stiele der einzelnen Geraniaceen-Arten führen ungleiche Bewegungen aus, sie werden daher die Abhängigkeit von vielleicht vorhandenen inneren Faktoren anschaulicher zeigen, als das bei Pflanzen der Fall ist, deren Stielbewegungen gleichartig sind.

Betreffs des allgemeinen Habitus der Geraniaceen sei daran erinnert, dass die Blüten in ein- bis zweiblütigen oder doldigen Infloreszenzen stehen. Die Blütenstandsstiele, die von den Blütenstielen unterschieden werden müssen, sollen, der Bezeichnungsweise VÖCHTINGs (1882, p. 173) entsprechend, kurz Doldenstiele genannt werden.

Die Bewegungen, welche die Blüten- und Doldenstiele während der Prä- und Postfloration ausführen, nehmen bei den einzelnen Arten der Geraniaceen einen verschiedenen Verlauf. Insbesondere treten grosse Unterschiede bei den postfloralen Bewegungen auf. Diese Bewegungen werden bei allen Arten durch basal gelegene Stielgelenke ausgeführt. Die Grösse der Winkel, welche die Stiele während der Postfloration durchlaufen, schwanken zwischen 0 und annähernd 180 Grad. Bei *Geranium silvaticum* z.B. tritt keine postflorale Bewegung ein, während beide Stielarten von *Geranium pyrenaicum* je einen Winkel von 90 Grad, die Blütenstiele mancher *Erodium*-Arten (*Erodium Manescavii*) einen Winkel von fast zwei Rechten zurücklegen.

Im Folgenden sollen die Bewegungen der Blüten- und Doldenstiele von *Geranium pyrenaicum*, einer Art mit zweiblütiger Infloreszenz, näher dargestellt werden, da sich diese Pflanze durch die Offensichtlichkeit und die Gleichmässigkeit der Be-

1) Unter der Bezeichnung "florale" Bewegungserscheinungen sollen im Folgenden die prä- und postfloralen Bewegungen zusammengefasst werden. Die Eufloreszenz zeichnet sich durch keine Stielbewegung aus.

wegungserscheinungen im allgemeinen wie innerhalb der Gattung ausgezeichnet. Obgleich VÖCHTING (1882, p. 172 - 177) den Vorgang in seinen einzelnen Phasen dargestellt hat, möge er noch einmal kurz geschildert werden.

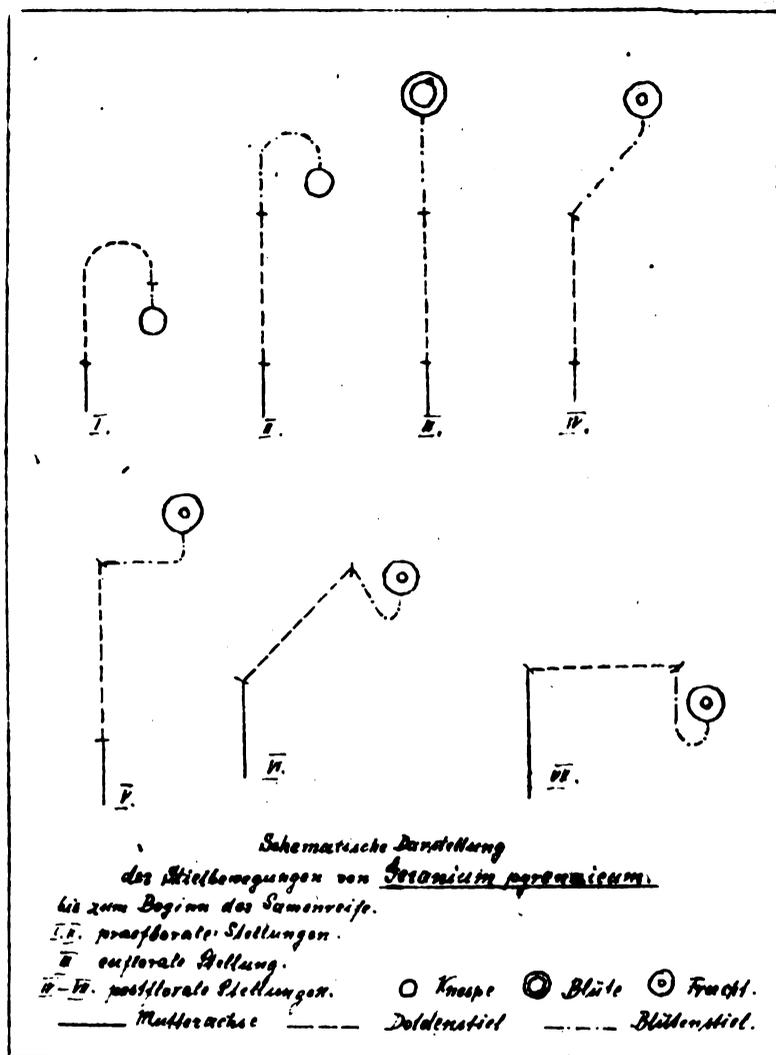


Fig. 1.

so zeigt die morphologische Oberseite der Gelenke ein erhöhtes Wachstum. Sowie die Blütenstiele durch dieses Wachstum aus der Richtung ihrer eufloralen Ruhelage, die annähernd mit der Vertikalen zusammenfällt, herausgebracht werden, stellen sich die Fruchtknoten durch eine Aufwärtskrümmung der apikalen Stielteile wieder in die ursprüngliche senkrechte Lage ein (Fig. 1, 4 - 6). Hat der seitenständige Blütenstiel infolge der Krümmung seines basalen Gelenkes die horizontale Lage erreicht (Fig. 1, 5), so beginnt der Doldenstiel sich ebenfalls durch Krümmung seines basalen Gelenkes abwärts zu bewegen (Fig. 1, 6) bis er in die horizontale Lage gelangt (Fig. 1, 7). Während dieser Bewegung behält der Blütenstiel seine rechtwinkelige Stellung zum Doldenstiel bei.

Bei eingetretener Fruchtreife findet eine "Umstimmung" statt, die nach HANS-GIRG (1895, p. 75 und 94) als "postkarpotropisch" zu bezeichnen wäre. Alle vorhandenen Krümmungen werden ausgeglichen, soweit die Wachstumsfähigkeit der betr. Organteile nicht bereits erloschen ist. Die Aufwärtsbewegung beginnt, wenn vor der völligen Samenreife der Suspensor von der Basalzelle aus zusammenschrumpft. Die Stiele nehmen dann endgültig diejenige Stellung wieder ein, die sie bereits während der Eufloreszenz innegehabt hatten.

In der nebenstehenden schematischen Darstellung (F. 1, 1) der einzelnen Stielbewegungen sind die zweite Blüte und der zugehörige Stiel weggelassen worden, um die Übersichtlichkeit nicht zu erschweren.

Während der ersten Wachstumsperiode nimmt der Doldenstiel eine bogenförmig abwärts gekrümmte Lage ein; die kurzen, geraden Blütenstiele sind abwärts gerichtet (Fig. 1, 2). Beginnt der Doldenstiel sich von der Basis aus gerade zu strecken, so krümmen sich die Knospenstiele (Fig. 1, 3). Werden die Knospen blühreif, so gleichen ihre Stiele die Krümmung aus und nehmen die gleiche aufrechte Stellung des Doldenstiels ein; diese Lage wird während der ganzen Eufloreszenz beibehalten (F. 1, 4). Am basalen Ende des Doldenstiels und auch der Blütenstiele befindet sich je ein Gelenk. Die postfloralen Bewegungen werden nur durch diese Gelenke ausgeführt und finden ausserdem noch in dem apikalen Teil der Blütenstiele statt. Werden sie durch einen in dieser Arbeit noch näher zu bestimmenden Aussen- oder Innenfaktor ausgelöst,

Bei einem kurzen geschichtlichen Überblick über die bisher veröffentlichten Abhandlungen, die sich mit dem Problem der Stielbewegungen beschäftigen, zeigt sich, dass der grössere Teil der Autoren zur Erklärung dieser Bewegungen neben der Einwirkung äusserer Faktoren auch Veränderungen annimmt, die mit der ontogenetischen Entwicklung der betreffenden Pflanze korrelativ verknüpft sind. Als Haupt-



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

vertreter dieser Richtung ist VÖCHTING zu nennen. In seiner Abhandlung "Die Bewegungen der Blüten und Früchte" (1882) hat er zuerst die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, dass ein korrelativer Zusammenhang zwischen den prae- und postfloralen Stielbewegungen und der sich entwickelnden Samenanlage, dem physiologisch wichtigsten Teile des Fruchtknotens, bestehe. Diese Annahme eines korrelativen Zusammenhanges zwischen dem Fruchtknoten und dem Blütenstiel beeinflusste die Untersuchungen der folgenden Jahrzehnte.

Neben dieser Auffassung, welche die Reizursache vor allem in der Wirkung innerer Faktoren erblickte, entstand eine zweite Ansicht, deren Hauptvertreter, BANNERT (1916) und MÖBIUS (1918) der Lösung des Problems dadurch näher zu kommen versuchten, dass sie den Haupt-Anteil an der Bewegungsverursachung der Schwerkraft als äusserem Faktor zuschrieben.

Die beiden Hauptrichtungen, in welche die Erklärungsweisen für die floralen Stielbewegungen zerfallen, kommen auch in

den Untersuchungen zum Ausdruck, die im besonderen Vertreter der Geraniaceen als Versuchsobjekte benützten.

Durch Dekapitationsversuche an *Geranium pyrenaicum* erkannte VÖCHTING, dass der organische Zusammenhang zwischen dem Fruchtknoten und seinem Bewegungsorgan, dem Knospen-, Blüten- oder Fruchtstiel, die erste Bedingung für einen normalen Bewegungsablauf darstelle. Würden beide Fruchtknoten der zweiblütigen Infloreszenz in irgendeinem Entwicklungsstadium entfernt, so glichen die Stiele bereits vorhandene Krümmungen wieder aus. Es stellte sich heraus, dass die Entwicklung einer einzigen Samenanlage in einem der beiden Fruchtknoten genügt, den normalen Bewegungsverlauf zu gewährleisten. Ferner sah VÖCHTING als Tatsache an, dass der Fruchtknoten als Haupt-perzeptionsorgan für die Schwerkraft in Betracht käme, und dass von ihm aus das Verhalten des Stieles bestimmt würde. Um die Einwirkung der Schwerkraft festzustellen, liess VÖCHTING Zweige von *Geranium pyrenaicum*, die sowohl Blüten als auch Früchte verschiedenen Alters trugen, auf dem Klinostaten in horizontaler Lage rotieren. Es zeigte sich, dass die Stiele, deren Blüten kurz vor der Entfaltung standen, sich "wie im Freien" gerade streckten. Die älteren Fruchtstiele glichen ihre Krümmungen aus, ebenso aber auch einige jüngere Stiele. Häufig erfolgte bei den Doldenstielen aller Entwicklungsphasen eine Verkleinerung des Neigungswinkels. Aus diesen Ergebnissen konnte VÖCHTING natürlich keinerlei Schlüsse ziehen. Versuche mit Zweigen in einem wasserdampfgesättigten Dunkelraum in vertikal aufrechter und in inverser Stellung ergaben ebenfalls negative Resultate. Da VÖCHTING die "Tatsache" einer Abhängigkeit der Stielbewegungen von der geotropischen Perzeptionsfähigkeit des Fruchtknotens nicht zu beweisen vermochte, sondern ihm sich diese Ansicht nur auf Grund der Dekapitationsversuche "aufgedrängt" hatte, so entschloss er sich dazu, in einer Schlussbetrachtung die Annahme als "Tatsache" hinzustellen. Man könnte jedoch bei dieser Annahme "mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit behaupten, dass die ...geotropische Krümmung des Stieles ...lediglich von den Früchten aus bestimmt werde, dass die Angriffspunkte der Schwerkraft in den letzteren und nicht im Stiel zu suchen seien" (VÖCHTING 1882, p. 127).

Nach den grundlegenden Untersuchungen von VÖCHTING erschien erst 10 Jahre später, 1892, wiederum eine Abhandlung, die sich mit den Bewegungserscheinungen der Geraniaceen befasst, die Darstellung der Blüten- und Fruchtbewegung von *Erodium gruinum* Ait. des italienischen Botanikers COBELLI. Dieser Autor beschreibt lediglich die einzelnen Entwicklungsstadien des *Erodium*, ohne zu versuchen, auch die Ursachen der Stielbewegungen experimentell klarzulegen.

Eingehend beschäftigten sich mit der Ursachenforschung BANNERT und MÖBIUS. In ihren Abhandlungen sind für uns besonders die Angaben über *Pelargonium zonale* von Wichtigkeit. Als MÖBIUS, wie er selbst ausführt, mit einigen Beobachtungen begonnen hatte, erschien die Arbeit von BANNERT (1916). Beide Autoren kommen zu dem Ergebnis, dass die Krümmungen der Infloreszenzaxe sowie der Blütenstiele von *Pelargonium zonale* durch die Schwerkraft verursacht wird. Während BANNERT die Versuchsanordnung in verschiedener Weise trifft - Umdrehung bei horizontaler Axenstellung des Klinostaten, horizontale und inverse Orientierung der Versuchspflanzen - legt MÖBIUS (1918) den Hauptwert auf "Umkehrungsversuche", um aus ihnen die Bedeutung der Statolithenstarke-Verlagerung für die Stielbewegungen klar zu legen. Eine Abhängigkeit der Bewegungen von entwicklungsgeschichtlichen Veränderungen weist er von der Hand. Befruchtungsvorgänge z.B. können nach des Autors Meinung aus dem Grunde schon nicht die Ursache bilden, weil sie als "Zweck der Bewegung" (MÖBIUS, p. 396) angesehen werden müssen. Die Stellung der Stiele wird vielmehr ausschliesslich durch den Geotropismus geregelt. Die Klinostatenversuche, die BANNERT ausgeführt hatte, sprechen aber gegen diese Annahme; denn bei der Drehung um die horizontale Axe führten die Stiele normale Krümmungen aus. Leider mussten nach BANNERTs Angabe die Versuche nach acht Tagen abgebrochen werden, da der Klinostat einen Unfall erlitt. BANNERT lässt es dahingestellt sein, ob die beobachteten Stielbewegungen auf physiologische Dorsiventralität oder auf eine besondere (von SPERLICH für Keimstengel und für das Monokotylenblatt angenommene) "plasmatische Struktur" zurückzuführen seien.

Während es sich also bislang darum gehandelt hatte, ob die Bewegungen aufgrund vorwiegend innerer Vorgänge oder rein äusserer Einflüsse erklärbar seien, trat in neuester Zeit eine Verschiebung des Schwerpunktes bei den Versuchen ein, das Problem zu lösen. Die neueren Abhandlungen beschäftigen sich, indem sie wiederum an die Ergebnisse von VÖCHTINGs Untersuchungen anknüpfen, mit der Frage, ob die floralen Stielbewegungen von den Samenknochen korrelativ abhängig sind oder selbständige Entwicklungsvorgänge darstellen.

GOEBEL (1919) vertritt in seiner Darstellung der "Entfaltungsbewegungen der Sprosse" die Ansicht von VÖCHTING, dass die Stielbewegungen durch eine normale Entwicklung der Samenanlagen bedingt werden. Da GOEBEL es sich zur Aufgabe gestellt hat, nachzuprüfen, ob die Entfaltungsbewegungen als Anpassungserscheinungen aufzufassen sind, so gibt er nur eine Schilderung der floralen Bewegungen von solchen Pflanzen, die sich durch eine Mannigfaltigkeit dieser Bewegungen auszeichnen, ohne auf speziell physiologische Probleme experimentell einzugehen. Sowohl bei 4 *Geranium*-Arten (*G. anemonifolium*, *G. odoratissimum*, *G. sanguineum* und *G. Robertianum*) als auch bei einer *Erodium*-Art (*E. cicutarium*) stellt GOEBEL fest, dass die postfloralen Bewegungen von den sich entwickelnden Samenanlagen beeinflusst werden. "Diese (- die Aufwärtsbewegung der Frucht- und Doldenstiele bei d. Geraniaceen-) wird - ebenso wie die Abwärtskrümmung (wo eine solche stattfindet) bestimmt durch Vorgänge, die mit dem Reifen der Samen in Beziehung stehen. Beweis: Unterbleiben der Krümmung bei unbefruchteten Blüten, Beschleunigung der Aufrichtung bei solchen, deren Samen entfernt wurden" (GOEBEL, p. 138). Diese Beweisführung stimmt genau mit derjenigen VÖCHTINGs überein.

Die eigentliche Ursache der floralen Stielbewegungen erblickt GOEBEL in Stoffwechsel-Vorgängen. Nach der Befruchtung wie auch bereits während der Prae- und Eufloreszenz dienen die Samenanlagen als "Zentren für Stoffwanderung", und die Nährstoffe veranlassen bei ihrer Wanderung durch die Stiele die Bewegungen derselben.

Dieser Ansicht, dass die Stielbewegungen durch merikarpogene, in den Samenanlagen entstehende und von dort ausgehende Wachstumsreize beeinflusst werden, tritt Helene SCHULZ (1921) entgegen. Sie versucht nachzuweisen, dass die Stiele ein eigenes, von der Entwicklung des Fruchtknotens unabhängiges geotropisches Perzeptions- und Reaktionsvermögen besitzen. Die Vertreter beider Ansichten haben insbesondere die Wachstumsvorgänge nach erfolgter Befruchtung eingehend untersucht. Während VÖCHTING und GOEBEL eine korrelative Beziehung zwischen den postfloralen Bewegungen und dem Befruchtungsvorgang annehmen, weil stets dann die Postflorationsbewegungen unterbleiben, wenn eine Bestäubung der Blüte verhindert wird, oder eine Fruchtentwicklung nicht stattfindet, ist H. SCHULZ der Meinung, dass es zur Erklärung der Bewegungen der Annahme einer "ständigen, besonderen Korrelation" zwischen dem Stiel und dem Fruchtknoten nicht bedarf. Über ihre Versuchsanordnungen, die sie "in der üblichen Weise" (H. SCHULZ, p. 8) (horizontale Klinostaumdrehungen, Dekapitationen, verschiedene geotropische Reizlagen, Eingipsen) getroffen hat, ein Urteil zu fällen, wird späterhin Gelegenheit gegeben sein. H. SCHULZ gelangt zu dem Ergebnis, dass die floralen Stielbewegungen "schliesslich nichts anderes sind als im normalen Entwicklungsverlauf der Stiele aus inneren, zurzeit nicht weiter erforschbaren Ursachen allmählich sich einstellende Entwicklungsphasen" (H. SCHULZ, p. 63). Gleichzeitig wird aber von ihr angegeben, dass bei einzelnen Monokotylen, u. a. und , die postflorale Stielbewegung "sich stärker geltend macht", wenn eine Fruchtentwicklung eintritt (p. 64). Geraniaceen hat H. SCHULZ bei ihren Versuchen nicht verwendet.

Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit bildeten die Untersuchungen von VÖCHTING über die Bewegungen bei *Geranium pyrenaicum*. Da nach den Angaben VÖCHTINGs die von ihm angestellten Versuche über den Einfluss innerer und äusserer Kräfte "kein beweisendes Resultat ergaben" (VÖCHTING, p. 177), so erwies sich damit eine Nachprüfung seiner Versuche als wünschenswert. Insbesondere war festzustellen, ob das Vorhandensein oder Fehlen eines sich entwickelnden Embryos auf die Stielbewegungen einen Einfluss ausübt, oder ob die Befruchtung als solche zur Auslösung genügt und das Wachstum des Embryos vielleicht nur verstärkend einwirkt. Auch war

zu untersuchen, ob die vegetative Bestäubungswirkung, d.h. dasjenige Wachstum des Fruchtknotens als Faktor infrage kommt, das bei einer wirksamen Bestäubung, unabhängig von dem Eintreten oder Ausbleiben der Befruchtung, vielleicht durch einen chemischen Reiz seitens des Pollenschlauches ausgelöst wird. Ferner musste festgestellt werden, inwieweit die Untersuchungen, die von H. SCHULZ angestellt worden sind, verallgemeinert werden können. Die "Ausnahmestellung" der erwähnten Pflanzen, bei denen "die Befruchtung und die Entwicklung der Frucht zu der mit dem Abblühen verbundenen Umstimmung im Stiele nötig ist" (p. 64) gibt zu Bedenken Anlass, insofern als auch durch die Untersuchungen von H. SCHULZ eine allgemein gültige, für alle floralen Stielbewegungen inbetracht kommende Lösung noch nicht gefunden ist.

## II. METHODISCHES.

Die Vorversuche, die ich unternahm, um die auf dem Gebiete der floralen Bewegungserscheinungen bereits veröffentlichten Ergebnisse nachzuprüfen, wurden zum Teil mit eingetopften, zum Teil mit abgeschnittenen Exemplaren ausgeführt, die aus dem Freiland des Hamburger botanischen Gartens stammten. Die Erfahrung lehrte, dass verschiedenartige Ergebnisse zu verzeichnen waren, wenn mit einzelnen, von der Pflanze abgeschnittenen Teilen Versuche angestellt wurden. Jede Änderung auch nur an einem einzigen Organteil, ruft eine Störung des normalen Lebensbetriebes hervor. "Im isolierten Zustande besitzt der letztere (- der Stiel -) andere Eigenschaften als im System. Es erscheint daher durchaus unstatthaft, von dem Verhalten eines Organes im isolierten Zustande Schlüsse auf seine Rolle im System zu ziehen, sobald es sich um Wachstumserscheinungen handelt" (VÖCHTING, 1. 195).

Von den Geraniaceen, die zu den Hauptversuchen verwendet werden sollten, wurde die eine Hälfte im Herbst 1920 aus dem Freiland des botanischen Gartens genommen und eingetopft, die zweite Hälfte im folgenden Frühjahr (März). Folgende *Geranium*-Arten standen mir zur Verfügung: *G. phaeum*, *G. lividum*, *G. pratense*, *G. silvaticum*, *G. ibericum*, *G. affine*, *G. platypetalum*, *G. armenum*, *G. Wallichianum*, *G. sanguineum*, *G. pyrenaeum*, *G. tuberosum* und *G. macrorhizum*; ausserdem verschiedene *Erodium*- und *Pelargonium*-Arten.

Ein besonderes Augenmerk wurde darauf gerichtet, dass stets reiches Versuchsmaterial zur Verfügung stand; über 500 Topfpflanzen wurden verwendet. Ein Gewinn an Versuchszeit ergab sich dadurch, dass diejenigen Arten, die im Warmsten überwintert hatten, bereits im März zu blühen anfiengen, sodass mit den Versuchen begonnen werden konnte, als die im Freiland wachsenden Kulturen noch keine Knospen angesetzt hatten. Die auf diese Weise gewonnene Verlängerung der Beobachtungszeit war besonders für die Kreuz-Bestäubungsversuche günstig.

Die Versuche wurden zum grössten Teil in einem Treibhaus (Versuchshaus) des Hamburger botanischen Gartens ausgeführt, zum Teil in dem physiologischen Übungssaal des Institutes für allgemeine Botanik, wie auch in meinem in Bergedorf bei Hamburg gelegenen Arbeitszimmer (Südseite, Fenstermasse: 3:1,75 m); durch diese Verteilung wurden rein örtliche Einflüsse zu vermeiden versucht. Dunkelversuche wurden in der Dunkelkammer des Institutes ausgeführt, in einem Kellerraum mit ziemlich konstanter Temperatur. Die Pflanzen wurden in diesen Versuchsraum gebracht, sobald sie eine Anlage von Knospen zeigten. Diese Anordnung wurde getroffen, um die Einwirkung des Lichtes so früh wie möglich auszuschalten.

Würden mehrere Versuche gleichzeitig ausgeführt, deren Ergebnisse verglichen werden sollten, so wurde nur gleichaltes Material verwendet, d.h. bei Bestäubungsversuchen z.B. wurden nur diejenigen Blüten als Versuchsobjekte ausgewählt, deren Knospen sich gleichzeitig entfaltet hatten. Natürlich wurde darauf gesehen, dass nicht nur einzelne Organteile, sondern auch die ganzen Pflanzen nach Möglichkeit denselben Ernährungszustand zeigten.

Besonders bei Klinostaten-Versuchen ergab sich die Notwendigkeit, das Alter der Blüten- und Doldenstiele inbetracht zu ziehen. Für Gewichtsausgleich-Versuche hat bereits BANNERT (1913, p. 11) vorgeschrieben, nur solche Objekte zu verwen-

den, die "noch sehr jung und unentwickelt" seien, um Störungen durch eine bereits in den jugendlichen Stadien stattfindende Induktion zu vermeiden. Aus dem gleichen Grunde ist bei den vorliegenden Klinostatenversuchen die Anordnung VÖCHTINGS (p. 176), Pflanzen "mit Blüten- und Fruchtzuständen verschiedenen Alters" der Umdrehungsbewegung des Klinostaten auszusetzen, verworfen worden. Es wurde das Ergebnis nur derjenigen Versuche verwertet, bei denen die betreffenden Pflanzen sämtliche Entwicklungsstadien der Prae- und Eufloation bereits auf dem Klinostaten durchgemacht hatten.

Für die Nachprüfung der bereits von VÖCHTING u. a. festgestellten Grösse der Winkel, welche die einzelnen Stiele im Verlauf ihrer Orientierungsbewegungen durchliefen, möge hier ein technisches Hilfsmittel erwähnt werden. Um eine genaue Messung zu ermöglichen, wurden die Winkel nicht mittelst des SACHSSchen Umrissverfahrens aufgezeichnet, sondern mit Hilfe eines Zelluloid-Winkelmessers abgelesen.

Eine kausale Analyse der Bewegungserscheinungen hat eigentlich nur dann Aussicht auf Erfolg, wenn die bestehenden physiologischen Innenbeziehungen ausschliesslich durch reine Innenreize abgeändert werden können. Von den Versuchsanordnungen, normale Innenreize abzuändern, seien hier im methodischen Teil der vorliegenden Arbeit nur zwei näher angegeben. Statt einer Selbst- oder Nachbarbestäubung wurden bei den einzelnen *Geranium*-Arten solche Fremdbestäubungen vollzogen, die ausschliesslich einen Wachstumsreiz auf die vegetativen Teile des Fruchtknotens auszuüben vermögen. Ferner wurde eine nochmalige, zweite Änderung der durch einen Innenreiz bedingten normalen Entwicklungsveränderungen dadurch veranlasst, dass die Fruchtknoten sowie die Blüten- und Doldenstiele der Versuchspflanzen mit Bakterien geimpft wurden, die eine endogene Zellwucherung und Adventivspross-Bildung hervorrufen, also eine nochmalige Verschiebung des inneren Zustandes herbeiführen.

Bei den Bestäubungsversuchen wurde grosse Sorgfalt darauf verwandt, eine zufällige Nachbestäubung durch Tiere zu verhindern. Bei der Übertragung der Pollenkörner habe ich die von TSCHERMAK (Zeitschr. für d. landw. Versuchswesen in Öster. 5. Heft, 1900) empfohlene Stahl-Schreibfedermethode nicht angewandt, weil durch die Feder der Narbenkranz leicht verletzt werden kann; die Übertragung erfolgte in der Weise, dass eine ganze unverletzte Blüte mit reifem Pollen an die Narbenäste herangebracht wurde. Die Selbstbestäubung wurde dadurch verhindert, dass sofort nach dem Aufblühen einer jeden einzelnen Knospe die Antheren mittelst einer feinen Pinzette entfernt wurden.

Die Bakterienimpfungen wurden an verschiedenen Stellen der Bewegungsorgane vorgenommen, am Fruchtknoten, an den Internodien der Stiele und in den Gelenken, jedoch stets nur eine Infizierung an einem Versuchsobjekt, um eine gegenseitige Beeinflussung mehrerer Infektionsstellen auszuschalten. Als Impfstoff diente das *Bacterium tumefaciens* Smith aus einer Reinkultur von Prof. W. MAGNUS-Berlin. Als "Injektionsnadeln" wurden dünne Platinstifte verwandt. Kleine Schnitte wurden ausserdem mit einem feinen Skalpell ausgeführt und die Schnittflächen mit den Bakterien angestrichen. Die Tiefe des Schnittes sowie die Menge der eingeführten Bakterien mussten dem Zufall überlassen werden.

### III. ABHÄNGIGKEIT DES EINTRITTS UND DES VERLAUFS DER BEWEGUNGEN VON ÄUSSEREN FAKTOREN: LICHT, SCHWERKRAFT, SONSTIGEM.

Die Anordnung der Einzelversuche ist in der vorliegenden Arbeit bedingt worden durch die für Untersuchungszwecke allgemein übliche Zerlegung der Ursachen-Gruppe in äussere und innere Faktoren.

In einer Reihe von Vorversuchen wurden zunächst die formalen Bedingungen festgestellt, von denen die floralen Stielbewegungen abhängig sind. Es sei hier auf die Untersuchungen von A. SCHULZ (1902, p. 555) über die Blühdauer und die Entwicklung der Blütenteile bestimmter *Geranium*-Arten hingewiesen. Die Ausführungen treffen zugleich für die Reaktionsfähigkeit der ganzen Pflanze zu. Die floralen Bewegungen sind abhängig "von der Beschaffenheit des Wetters, und zwar

vorzüglich von der Intensität des Lichtes und der Dauer seiner Einwirkung, aber auch von der Beschaffenheit der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit, sowie von dem Fehlen oder Vorhandensein von Niederschlägen<sup>1)</sup>. Der Verlauf der Eufloreszenz zeigt besonders deutlich, dass diese aufgezeigten, allgemeinen Reize die

-Arten erst reaktionsfähig machen; so hängt der Erfolg einer Bestäubung zum Teil von einer günstigen Blütezeit ab und die postfloralen Bewegungen treten erst nach einer wirksamen Bestäubung auf. Die günstigsten Bedingungen für die floralen Bewegungen werden naturgemäss vorhanden sein, wenn ebenfalls für die Entwicklung des ganzen Pflanzenorganismus solche Bedingungen zu verzeichnen sind.

Von den uns bis jetzt bekannten *s p e z i f i s c h e n* Reizen sei zunächst die Einwirkung des *L i c h t e s* und die der *S c h w e r k r a f t* untersucht, da sie allgemein in erster Linie Veranlassung zu Bewegungsreaktionen geben. Die Frage, ob für die floralen Stielbewegungen das *L i c h t* als auslösender Faktor in Betracht kommt oder den Ablauf und die Richtung beeinflusst, versuchte ich zunächst dadurch zu lösen, dass ich partielle Verdunkelungen an den einzelnen Organteilen vornahm. Die Gelenke, oder die Internodien der Stiele, oder auch die Blüten nach erfolgter künstlicher Bestäubung wurden mit Stanniolpapier umgeben. Trotz der Verdunkelung einzelner dieser Organteile oder der ganzen Infloreszenzen erfolgten die Stielbewegungen in normaler Weise. Für Versuche mit totaler Verdunkelung - in der Dunkelkammer - sind die *Geranium*-Arten nicht geeignet, da sie leicht bei vollständigem Licht-Abschluss eingehen. Die Pflanzen verwelkten gewöhnlich zu Beginn der postfloralen Periode; alle Blütenstiele rückten jedoch noch in die aufrechte, eufloreszenz Stellung ein. Postflorale Bewegungen liessen sich nur bei denjenigen Pflanzen feststellen, die erst während der Eufloreszenz der Einwirkung des Lichtes entzogen worden waren. Obgleich keine der Pflanzen, die mit Beginn der sichtbaren Knospen-Entwicklung in die Dunkelkammer gebracht wurden, die normale Entwicklung hatte beenden können, lässt sich aus den Versuchen doch der Schluss ziehen, dass das Licht als auslösender Faktor nicht in Betracht kommen kann.

Auch vermag das Licht den normalen Bewegungsablauf in keine andern Bahnen zu lenken. *Geranium phaeum* und *G. lividum* wurden einseitig beleuchtet, teils mit diffusem Tageslicht, teils mit Bogenlicht (Abstand der Lampe <sup>1)</sup> 75 - 80 cm; Beleuchtungsstärke 25 - 30000 M.K.; Beleuchtungsdauer 40 - 45 Min.). Es wurde bei diesen Versuchen die Mutteraxe der Doldenstiele an einem Holzstäbchen festgebunden und so dafür gesorgt, dass sie keine phototropischen Krümmungen ausführen konnte. Die floralen Bewegungen der Dolden- und Blütenstiele lagen trotz der einseitigen Beleuchtung in derselben Ebene, in der auch unter normalen Umständen bei allseitiger Lichtzufuhr die Bewegungen hätten ausgeführt werden müssen. Eine Nachwirkung, die man am ersten bei denjenigen Pflanzen hätte erwarten können, die der starken Beleuchtung durch das Bogenlicht ausgesetzt worden waren, trat auch nicht ein.

Die auftretenden Hemmungen der Stielbewegungen bei einer Verdunkelung der ganzen Pflanze sind als Anzeichen einer Allgemein-Erkrankung aufzufassen. Bei den lichtbedürftigen Geraniaceen ist das Licht in seiner Eigenschaft als formaler Reiz für das Zustandekommen des Wachstums unerlässlich.

Aus den Versuchen mit dem Bogenlicht ergab sich ferner, dass auch die Temperatur, die im Lichtkegel mit der Versuchsdauer steigt, keinen merkbaren Einfluss auf die floralen Bewegungen der *Geranium*-Arten auszuüben vermag.

Um die Abhängigkeit der Bewegungen von der *S c h w e r k r a f t* festzustellen, wurden junge Exemplare von *Geranium lividum* und *G. pyrenaicum* verschiedenen geotropischen Reizlagen ausgesetzt. Die Auswahl einer früh und einer spät blühenden Art geschah aus technischen Gründen, da mir nur ein Klinostat zur Verfügung stand. Die Blüten- und Doldenstiele führten in der inversen Lage und während der Horizontal-Umdrehungen in allen ihren Entwicklungsphasen halbkreisförmige Krümmungen aus, bei denen sie sich von der Mutteraxe wendeten; nur an der morphologischen Oberseite der Stiele trat dabei ein vermehrtes Wachstum ein, während die Unterseite passiv verkürzt wurde (Fig. 4, *Geranium pyrenaicum*).

1) Bogenlampe eines Epidiaskops von ZEISS.

Der gleiche Fall einer epinastischen Krümmung, bei der die Oberseite der Stiele stark konvex gebogen ist, wird von den Knospentielen des *Papaver Rhoeas* berichtet. Die Beobachtungen verschiedener Autoren über das Verhalten dieser Stiele auf dem Klinostaten stimmen jedoch nicht miteinander überein; denn es ist sowohl eine stark konvexe Krümmung beobachtet, als auch von anderer Seite einwandfrei eine Geradestreckung der Stiele festgestellt worden. WIESNER (1902, p. 755) führt die "faktisch zustande kommende Einwärtskrümmung des Blütenstiels" auf eine "in der Ontogenese entstandene" Epinastie zurück; er "kann es nicht recht verstehen", dass VÖCHTING (1882, p. 100) in diesem Falle von einer Geradestreckung der Stiele sprechen kann. H. SCHULZ (1921, p. 5) macht auf diesen Widerspruch aufmerksam u. bemerkt, dass auch sie "in einem Falle auf dem Klinostaten sonderbar nach aussen spreizende Krümmungen" erhielt, die sie bei der hohen Umdrehungsgeschwindigkeit ihres Klinostaten (Zeitangabe fehlt) auf die Wirkung "zu grosser" Zentrifugalkräfte zurückführen zu können glaubt. Der Grund für das verschiedene Verhalten der Stiele wird m.E. wohl in dem Umstand zu suchen sein, dass bei Versuchsbeginn einzelne Stiele bereits ein zu hohes Alter erreicht hatten.

Klinostatversuche sind aber bekanntlich für einen Beweis der epinastischen Natur der Stiele nicht ausschlaggebend, denn es kann der Fall eintreten, dass die Stiele in ihrer Eigenschaft als dorsiventrale Organe eine geotropische Zuwachsbewegung ihrer Dorsalseite zeigen, vorausgesetzt natürlich, dass die Stiele bei der Umdrehung Zeit finden, geotropisch zu perzipieren. Die während einer Umdrehung verfllossene Zeit betrug bei den vorliegenden Versuchen 26 Minuten. Bei der Invertierung der Pflanze traten jedoch - wie erwähnt - ebenfalls die Krümmungserscheinungen während aller Entwicklungsphasen auf, indem die Stiele durch Epinastie d. nunmehr physikalisch unteren Seite in die Bogenstellung einrückten. Die Stiele sind demnach kurvipetale Organe, die spontan eine wickelartige Einrollung ausführen (vergl. VÖCHTING 1882, p. 31).

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass die Schwerkraft bei der **A u s l ö - s u n g** der floralen Stielbewegungen keine Rolle spielt; doch übt sie einen Einfluss auf den **V e r l a u f** und die **R i c h t u n g** der Bewegungen aus. Befindet sich die Pflanze in normaler Lage, so wird am Ende der Präfloration und während der ganzen Eufloration der autonome Wachstumsvorgang der Epinastie von der Schwerkraft unterdrückt, wie aus der Aufrichtung der Stiele aus der "nicken" Lage hervorgeht. Wird der Doldenstiel mechanisch in einer horizontalen Lage festgehalten, so stellen sich beide Blütenstiele negativ geotropisch in die Richtung des Erdradius ein; je grösser der von der Vertikalen abweichende Winkel einer Reizlage ist, desto augenscheinlicher tritt die Wirkung der Schwerkraft in Erscheinung.

Auch während der Postfloration zeigt sich die Schwerkraft als wirksamer Aussenfaktor; doch wird die Richtung der Stielbewegung nur teilweise von ihr beeinflusst. Sie führt die allen *Geranium*-Arten gemeinsame, augenfällige Erscheinung herbei, dass der Fruchtknoten stets bei jeder beliebigen Richtung der Stiele eine "aufsteigende" Stellung einnimmt. Der apikale Teil des Fruchtstiels reagiert negativ geotropisch durch ungleiches Längenwachstum der physikalischen Ober- und Unterseite.

Die Beeinflussung der Bewegungsrichtung durch die Schwerkraft wurde bereits hier erwähnt, um einen Überblick über die Wirkungsweisen der Aussenfaktoren zu gewinnen.

Von den anderen, uns bis jetzt bekannten äusseren Reizen scheint nämlich keiner mehr für die Auslösung oder für den Verlauf der Bewegungsvorgänge infrage zu kommen.

Bei einer Verwundung des Fruchtknotens erfolgt entweder gar keine Reaktion, oder der Stiel und die Blütenteile sterben ab, wenn die Verwundung eine organische Funktionsstörung hervorgerufen hat; es tritt gewöhnlich der Fall ein, dass zwischen den verwundeten und den unverwundeten Teilen des Fruchtknotens Spannungsverhältnisse entstehen, die aber nur von rein örtlicher Bedeutung sind, insofern sie ein ungleichseitiges Wachstum veranlassen, das in einer Krümmung des Griffels sichtbar wird.

Aus den obigen Ausführungen geht hervor, dass es sich bei den Präflorationsbewegungen der *Geranium*-Arten um epinastische, bei den Euflorationsbewegungen um geotropische und bei den Postflorationsbewegungen um eine Kombination von autonomen und paratonischen (geotropischen) Wachstumserscheinungen handelt. Mit der Beantwortung der Frage, von welchen äusseren Faktoren die Stielbewegungen abhängig sind, sind gleichzeitig die Reaktionsformen bestimmt worden, und es möge hier eine Übersicht der Bewegungserscheinungen von *Geranium pyrenaticum* folgen.

	Praefloration		Eu-	Postfloration
Blütenstiel	epinastisch	Ausbildung der basalen Gelenke	Negativ geotrop.	Gelenk: epinastisch; apikaler Internod.-Teil: negativ geotropisch
Doldenstiel	epinastisch	dito	negativ geotrop.	Gelenk: epinastisch; Internod.: keine aktive Bewegung.

Während der Fruchtreife: Ausgleich sämtlicher Krümmungen durch negativen Geotropismus.

#### IV. ABHÄNGIGKEIT DES EINTRITTS UND DES VERLAUFS DER BEWEGUNGEN VON INNEREN FAKTOREN.

Aus der verschiedenen Bewegungsfähigkeit der einzelnen *Geranium*-Arten lässt sich bereits der Schluss ziehen, dass diese Wachstumserscheinungen nicht allein von äusseren Reizwirkungen abhängen.

Besonders anschaulich lässt sich bei denjenigen *Geranium*-Arten (*G. armenum*, *G. silvaticum* u.a.), die keine postfloralen Bewegungen ausführen, der Beweis erbringen, dass es sich bei den Bewegungen der Stielgelenke um ein Wachstum handelt, das durch *i n n e r e* physiologische Zustände bedingt wird. Die Blüten- und Doldenstiele verharren in der aufrechten Stellung, die sie während der Blütezeit innehatten; die Fruchtentwicklung geht normal vor sich und die basalen Stielgelenke haben ihre Wachstumsfähigkeit nicht verloren; denn bei jeder Lageveränderung, die künstlich herbeigeführt wird, richten sie sich wieder negativ geotropisch auf

##### a. Korrelation zwischen den Teilen einer Infloreszenz.

Bei denjenigen *Geranium*-Arten, die postflorale Bewegungen ausführen, pflegt dieser Vorgang als augenfälligste Folge eines Reizes aufzutreten, der bei der Befruchtung der Eizelle und der Entwicklung des Embryos entsteht.

Die Reihenfolge, in der die einzelnen Blüten- und Doldenstiele einer Infloreszenz die postfloralen Bewegungen ausführen, richtet sich im allgemeinen nach den zeitlichen Abständen, in denen die Bestäubung der Blüten erfolgt. Bekanntlich entfalten sich die Blüten nach ihrer Anlegefolge, die seitenständige geht der Endblüte in der Entwicklung voraus. Demgemäss besteht auch eine Gesetzmässigkeit in der Reihenfolge, in der die Narben der einzelnen Blüten empfängnisfähig werden. Würde eine seitenständige Blüte von *Geranium pyrenaticum* bestäubt und ein paar Stunden später die Endblüte - nachdem die Narbe empfängnisfähig geworden war - so entwickelte sich gewöhnlich der seitenständige Fruchtknoten nicht weiter, und die postflorale Bewegung des zugehörigen Stieles unterblieb, sobald die ersten Anzeichen einer Befruchtung an der Endblüte sichtbar wurden. Bei der Abwärtsbewegung des Doldenstieles, die erfolgt, wenn der Blütenstiel bei seiner postfloralen Bewegung die horizontale Lage erreicht hat (vergl. Fig. 1, V u. VI), stellt sich der Stiel der seitenständigen Blüte unter dem Einfluss der Schwer-

kraft in die negativ geotropische Richtung durch Krümmung seines basalen Gelenkes. Wurde in umgekehrter Reihenfolge des Aufblühens die Endblüte zuerst bestäubt und einige Stunden später die seitenständige, so blieb öfters der seitenständige Fruchtknoten in seiner Entwicklung zurück, sodass in diesem Falle wiederum nur der Stiel des sich entwickelnden Fruchtknotens und der Doldenstiel die postfloralen Bewegungen ausführten.

VÖCHTING bringt die Auslösung der Doldensteil-Bewegung in einen korrelativen Zusammenhang mit dem Endblütenstiel. "Allein auch er ( - der Doldenstiel - ) ändert seine Lage, sobald die zweite Blüte befruchtet ist, und die Abwärtsbewegung derselben beginnt" (VÖCHTING, 1882, p. 173). Der Doldenstiel führt jedoch seine Bewegung unabhängig von der Entwicklung der zweiten Blüte aus (Fig. 5). Sowohl der Doldenstiel als auch der Stiel

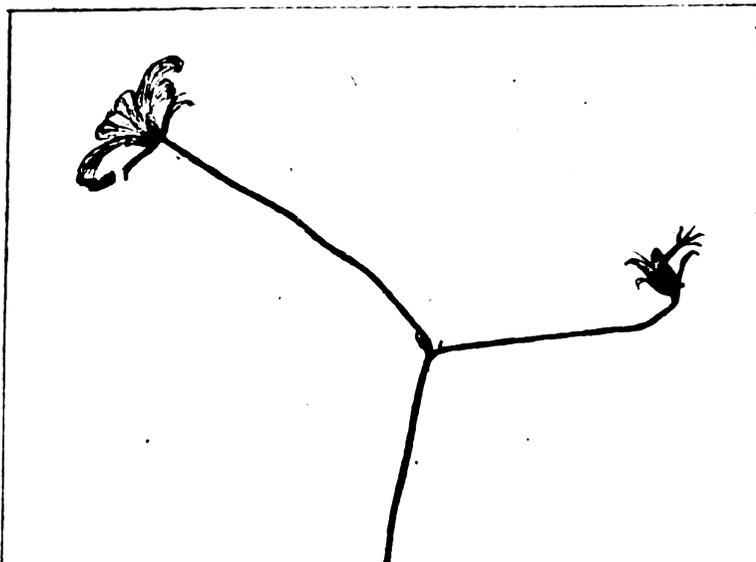


Fig. 5.

der seitenständigen Blüte können bereits ihre labile, postflorale Ruhelage eingenommen haben, während der Stiel der Endblüte (mit unbestäubtem und deshalb noch offenem Narbenkranz) sich unter dem Einfluss der Schwerkraft noch in der euflorealen vertikalen Stellung befindet, die bei der Abwärtsbewegung des Doldenstieles solange durch die negativ geotropische Krümmung des Gelenkes beibehalten wird, bis eine wirksame Bestäubung erfolgt.

Ein gegenseitiges Abhängigkeits-Verhältnis beider Blütenstiele nimmt COBELLI (1892, p. 61) für ein zweiblütiges *Frodium gruinum* an. Der zweite Blütenstiel soll erst dann mit der postfloralen Bewegung beginnen, wenn der erste Stiel eine hori-

zontale Lage erreicht hat. Eigentümlicherweise führt COBELLI diese von ihm beobachtete Gesetzmässigkeit nicht auf innere Zustände zurück, sondern auf den Feuchtigkeitsgehalt der Erde und der Luft, sowie auf Temperatur-Unterschiede.

Wie wir gesehen haben, hängt die wechselseitige Beeinflussung der Fruchtknoten von der Anordnung der Blüten am Infloreszenzstiel ab. Im Laufe der einzelnen Versuche stellte es sich heraus, dass sich bei den mehrblütigen *Geranium*-Arten die Fruchtknoten um so zahlreicher entwickelten, je näher sich die betreffende Blüten dem apikalen Ende des Infloreszenzstieles befanden. Wurden z.B. an *Geranium lividum* und *G. phaeum* einzelne Blüten, die sich in einem verhältnismässig weiten Abstand auf die ganze Länge der Abstammungsaxe verteilten, zur gleichen Zeit bestäubt, so entwickelten sich nur diejenigen Fruchtknoten, die sich am apikalen Ende des Infloreszenzstieles befanden. Da bei normalen Bestäubungsverhältnissen nur diejenigen Stiele Postflorationsbewegungen ausführen, deren Fruchtknoten sich entwickeln, so waren auch in der Tat nur an denjenigen Stielen postflorale Bewegungen zu beobachten, die dem apikalen Ende des Blütenstieles angehörten.

Demnach ergibt sich also, dass die Auslösung der Postflorationsbewegungen von den Stellungsverhältnissen der Stiele zur Infloreszenzaxe und der Verlauf dieser Bewegungen von den korrelativen Beziehungen, die zwischen den Teilen der Infloreszenz bestehen, abhängig sind.

#### b. Korrelation zur Embryobildung.

Helene SCHULZ gelangt nach ihren Untersuchungen "insbesondere an *Papaver*" zu dem Ergebnis, dass der gewöhnliche, normale Fall einer Florationsbewegung vorliegt,

wenn der Stiel "schon an sich, also auch ohne den Fruchtknoten, aus inneren, in seinem Entwicklungsverlauf selbst beruhenden Ursachen" (H. SCHULZ, p. 63) instand ist, die Bewegung auszuführen. Allen Pflanzen, deren Postflorationsbewegungen in einer Wechselbeziehung zu der Entwicklung der Samenanlagen stehen, räumt sie "eine Ausnahmestellung" (p. 64) ein. Zur Ermittlung dieser postfloralen Innenbeziehungen hat H. SCHULZ hauptsächlich Eingriffe von aussen, wie Abschneiden einzelner Blütenteile und Dekapitierungen vorgenommen. Falls Beziehungen korrelativer Art zwischen der Entwicklung des Fruchtknotens und dem Wachstum der Stielgelenke bestehen, so lassen jedoch solche Veränderungen, die in der normalen Entwicklung der Samenanlagen durch Innenreize hergestellt werden, die Korrelationen, d.h. das "Durcheinanderbedingtsein" klarer zutage treten als operative Eingriffe. Bekanntlich können in gewissen Fällen Entwicklungsveränderungen in den Samenanlagen durch Bestäubungen mit artfremdem Pollen hervorgerufen werden.

Mit dieser Methode ist zugleich auch das Ziel gestellt, zu untersuchen, welche von den Funktionen eines Organs bei seinem Einfluss auf ein anderes in Betracht kommt. Im folgenden soll daher untersucht werden, ob die postfloralen Stielbewegungen durch eine Abänderung der fruktifikativen Vorgänge beeinflusst werden und insbesondere, ob sie in einer Korrelation zur Embryoentwicklung stehen.

Nach den Untersuchungen von HILDEBRAND (1863, p. 329), STRASBURGER (1886, p. 52), TSCHERMAK (1902, p. 14) u.a. wird allgemein angenommen, dass die vegetative Bestäubungswirkung von der sexuellen unabhängig ist, da ein Wachstum der Fruchthüllen durch artfremden Pollen ausgelöst werden kann, ohne dass eine Befruchtung zu erfolgen braucht. Bei wirksamen Kreuzbestäubungen kann also mit der vegetativen Wirkung als einem selbständigen Faktor gerechnet werden.

Kreuzbestäubungen wurden zwischen den sämtlich mir zur Verfügung stehenden *Geranium*-Arten vorgenommen. Es stellte sich heraus, dass in fast allen Fällen die Pollenkörner Schläuche bildeten und taube Früchte entstanden. Zu einer Embryobildung kam es nur in zwei Fällen, bei der wechselseitigen Bestäubung von *Geranium phaeum* x *lividum*. Als Messungswert für die vegetative Bestäubungswirkung setzte ich die Länge des Stempels und den Durchmesser des reifen Fruchtknotens fest.

Die folgende Aufzählung gibt von je 25 Messungen die mittleren Werte des rein vegetativen Wachstums in Millimetern:

Kreuzungen	Länge		Durchmesser des Fruchtknotens
	des Stempels	d. Fruchtknot.	
<i>Geranium</i>			
<i>livid. x silvatic.</i>	28	5	3,5
" <i>x iberic.</i>	26,5	4	3,5
" <i>x platypetal.</i>	27	4	3
" <i>x armen.</i>	26	5	3
" <i>x sanguin.</i>	26	4	3
" <i>x tuberos.</i>	27	6	5
<i>pyrenaic. x livid.</i>	25	4	3
" <i>x phaeum</i>	24	3,5	3
" <i>x affine</i>	24	4	3
" <i>x sanguin.</i>	22	4	2,5
Eigenbestäubung			
<i>Geran. lividum</i>	25	6	8
" <i>pyrenaicum</i>	28	5	6

Wie aus dem Vergleich der Werte, die für "Kreuzungen" angegeben sind, mit denen unter "Eigenbestäubung" hervorgeht, steht der Umfang der tauben Früchte hinter dem der samenhaltigen ungefähr um die Hälfte zurück. Bei allen diesen Arten ist das stimulative Fruchtungsvermögen - nach einem Ausdruck FITTINGS (1909, p. 202) -

nicht "extrem" ausgebildet.

Angesichts dieser Tatsache ist die Frage zu erörtern, ob sich der Unterschied in der Grösse der Früchte auch in einer Veränderung der Stielbewegungen bemerkbar macht. Es ergab sich, dass Versuchs- und Kontrollpflanzen (letztere infolge künstlicher Selbstbestäubung) die Bewegungen in gleicher Weise und innerhalb des gleichen Zeitabschnittes ausführten. Die Figuren 2 und 3 (p. 208) stellen ein Exemplar dar, dessen Blüten mit dem Pollen von *Geranium sanguineum* bestäubt wurden. Während das Gynoceum mit den tauben Früchten nur halb so gross wurde wie bei einer Selbstbestäubung (vergl. Tabelle, p. 217) blieben die Bewegungen der Stiele nicht hinter denen einer Pflanze mit normal entwickelten, samenhaltigen Früchten zurück, sodass die Abbildungen als getreues Bild eines Abschnittes aus dem normalen Bewegungsverlauf gelten können.

Für die postfloralen Stielbewegungen kommt somit eine Verstärkung der vegetativen Bestäubungswirkung durch eine Embryo-Entwicklung nicht in Betracht.

Inwieweit die Befruchtung als solche, die sexuelle Bestäubungswirkung, einen Einfluss auf die Auslösung oder den Verlauf der postfloralen Bewegungen ausüben kann, sei durch folgende Untersuchungen dargelegt, bei denen die Ergebnisse einer Selbst- und einer Fremdbestäubung in betreff der Stielbewegungen verglichen werden sollen.

Zwei Knospen von *Geranium pyrenaicum*, die an zwei verschiedenen Infloreszenzen ein und derselben Pflanze sassen, waren zur gleichen Zeit aufgeblüht und die Narben gleichzeitig bestäubt worden, sodass die Vorgeschichte beider Fruchtknoten gleich war. Beide Fruchtknoten wurden am 7. Juli 1921 10 Uhr a.m. fixiert, nachdem am 4. Juli 10 Uhr die Blüte I. mit Pollen eines anderen Exemplares von *Geranium pyrenaicum* bestäubt und Blüte II. mit dem Pollen von *Geranium affine* belegt worden war.

Zur allgemeinen Orientierung sei daran erinnert, dass in jedem der 5 Fruchtknotenächer zwei halb umgewendete Samenanlagen mit innenwinkelständiger Plazentation vorhanden sind, von denen sich jedoch stets nur eine Anlage entwickelt. Die Länge der Makrospore beträgt während der Blütezeit ein Drittel des Nucellus. Bei beiden vorliegenden Samenanlagen hat sich die Makrospore bis zur Chalaza vergrössert. Durch die Bestäubung mit Pollen von Blüten eines anderen Exemplars von *Geranium pyrenaicum* (isomorphe Xenogamie) hat sich in der Samenanlage I. ein keulenförmiger Embryo mit Keimkörper und Suspensor entwickelt. Die Blüte, deren Narbe mit dem Pollen von *Geranium affine* belegt wurde, wird dagegen taube Früchte hervorbringen; denn die Eizelle ist infolge der ausschliesslich vegetativen Wirkung der Fremdbestäubung unverändert geblieben und wird später, ohne auch nur den Anfang einer embryonalen Entwicklung gezeigt zu haben, zugrunde gehen. Trotz der verschiedenartigen Entwicklung beider Eizellen hatten die Blüten- und Doldenstiele von dem Zeitpunkt der Bestäubung an bis zur Fixierung der Fruchtknoten die gleichen Bewegungen ausgeführt.

Bei allen ausgeführten Kreuzungsversuchen ergab sich, dass die postfloralen durch die Bestäubung ausgelösten Stielbewegungen sich sowohl von dem Eintreten oder Ausbleiben der Befruchtung als solcher als auch von der Embryo-Entwicklung unabhängig gezeigt haben.

Keinerlei Veränderungen zeigten sich bei der Fremdbestäubung von *Geranium lividum* x *Wlassowianum*, *G. lividum* x *macrorrhizum*, *G. lividum* x *ibericum*. Der aufgetragene Pollen keimte nicht<sup>1)</sup>, die Narbenäste, die sich sonst nach einer Bestäubung zu schliessen pflegen, blieben geöffnet, eine Bewegung der Stiele setzte nicht ein. Einige Tage nach der Bestäubung fing der Griffel an zu welken, es folgten der Fruchtknoten und die Kelchblätter, und zuletzt starb auch der Stiel ab. Irgend ein Reiz scheint demnach von den fremdartigen Pollenkörnern nicht ausgegangen zu sein.

1) STRASBURGERS (1886, p. 77) Ansicht, dass bei gegenseitiger Bestäubung innerhalb der einzelnen *Geranium*-Arten "Pollenschlauchbildung in allen Fällen hier mit der grössten Leichtigkeit erfolgt", wäre demnach entsprechend zu berichtigen

Es mag an dieser Stelle erwähnt werden, dass bei den *Geranium*-Arten der Reiz zur Auslösung des erneuten, von der eigentlichen Befruchtung unabhängigen Fruchtknoten-Wachstums von dem Pollenschlauch auszugehen scheint. Allerdings vermag in gewissen Fällen ungekeimter, fremdartiger Pollen auf die Narbenäste einzelner Arten einen Reiz auszuüben. Wurde nämlich die Bestäubung mit Pollen einer Scrophulariacee, *Rehmannia angulata*, vorgenommen, so schlossen sich die Narbenäste; ein Anschwellen des Fruchtknotens und der Makrospore sowie eine Bewegung der Stiele traten jedoch nicht ein. Eine Schliessbewegung der Narbenäste zeigten in diesem Falle folgende Arten: *Geranium phaeum*, *G. lividum*, *G. armenum* und *G. silvaticum*; nicht jedoch z.B. *G. pyrenaicum*. Ein einfacher Berührungszreiz kann als Ursache nicht in Betracht kommen, da abgetöteter Pollen wie auch Schwefelblüte als Bestäubungsmittel keinerlei Wirkung ausübten.

Die gleiche Erscheinung zeigte sich bei den Orchideen-Arten. FITTING (1909, p. 229) führt die Schliessbewegung der Narbenäste und die Verschwellung der Gynostemien bei Orchideen durch ungekeimten Pollen auf eine an der Oberfläche dieser Pollen haftende, organische Verbindung zurück. Diese Verbindung kommt nur dann zur Wirkung, wenn eine "entsprechende Reaktionsbefähigung" bei der bestäubten Blüte vorhanden ist, denn nicht jedes beliebige Narbengewebe scheint den infrage kommenden Reiz zu perzipieren. Die Schliessbewegung und die Verschwellung sind "besonders merkwürdig", wenn die Bestäubung nicht bei der eigenen Art, sondern "bei anderen Arten und Gattungen" vorgenommen wird.

A. SCHULZ (1902, p. 555) und FITTING (1909, p. 235) beobachteten, dass gewisse Veränderungen der Blütenteile von *Geranium pusillum* unterblieben, wenn "der Pollen auf den Narben noch vor oder kurz nach der Keimung durch Regen zerstört wurde, ... sodass die Pollenschläuche also nicht weit in den Griffel einzudringen vermochten". Beide Autoren schliessen daraus, dass gewisse postflorale Teilprozesse nicht durch den ungekeimten Pollen, sondern durch die Wirkung des wachsenden Pollenschlauches hervorgerufen zu werden scheinen. Die Richtigkeit dieser Ansicht wird durch die Wirkung des Pollens von *Rehmannia angulata* bestätigt.

### c. Korrelation zu vegetativen Wachstumsvorgängen des Fruchtknotens.

#### *Parthenocarpie.*

Einen Beweis für die Unabhängigkeit der Stielbewegungen von der Befruchtung als solche liefert die Natur selbst durch die vegetative Parthenocarpie, bei der taube Früchte, "Windeier" (CAMERARIUS, 1694, p. 40), ohne irgend welchen Einfluss der bis jetzt erkannten äusseren Reizfaktoren gebildet werden, "ex lusu quodam naturae" (RAY, 1686, p. 1462). Diese Erscheinung pflegt bei *Geranium pyrenaicum* vereinzelt aufzutreten, und mit der Wachstumszunahme der Fruchthüllen erfolgen gleichzeitig die Stielbewegungen. Sie sind den Bewegungen vollkommen gleichwertig, die durch eine wirksame Bestäubung ausgelöst werden, sei es, dass diese Bestäubung einen normalen Fruchtansatz oder eine stimulative Parthenocarpie verursacht. Bei einer künstlichen Nachbestäubung mit art- oder gattungseigenem Pollen trat keine Änderung in der Stielreaktion ein.

Die Untersuchungen über die Wachstumsbeziehungen zwischen dem Fruchtknoten u. den Stielgelenken bei stimulativen und bei vegetativem Fruchtungsvermögen zeigen also, dass die Bewegungsfähigkeit bei den einzelnen Arten verschieden ausgebildet, erblich festgelegt ist. Die postfloralen Bewegungen bilden einen Abschnitt des ontogenetischen Entwicklungsganges, der, analog den Organbildungen, unter ganz bestimmten Bedingungen ausgelöst werden kann. Die Auslösung erfolgt durch **k o r r e l a t i v e n W a c h s t u m s r e i z**, wenn an der Blüte die vegetative Wirkung einer Bestäubung oder das natürliche Fruchtungsvermögen eingetreten ist.

#### *Ersatz der Frucht durch vegetative Sprosse.*

Die Fremdbestäubungsversuche haben ergeben, dass eine Beziehung zwischen dem

meristematischen Zellwachstum am apikalen Ende der Blütenstiele und dem Streckungswachstum von Gelenkzellen am basalen Ende der Blütenstiele und Doldenstiele vorhanden ist. Ein unmittelbarer Einfluss des Befruchtungsvorganges als solchen und der nachfolgenden Embryo-Entwicklung auf den Eintritt und den Verlauf der Stielbewegungen war nicht festzustellen.

Es lag daher der Gedanke nahe, die Sexualzellen aus dem Entwicklungsgang ganz auszuschalten; zu diesem Zwecke sollte die Blüte zur Zeit der Eufloreszenz durch einen vegetativen Spross ersetzt werden. Es war zu vermuten, dass die embryonale Substanz des Vegetationspunktes, bzw. mehrerer solcher Punkte eines aufgepropften Sprosses mit dem Blütenstiel die gleiche korrelative Beziehung eingehen würde, wie sie unter normalen Verhältnissen zwischen dem Fruchtknoten und dem Stiel bestanden hatte, da das gleiche meristematische Wachstum vorhanden war. Die Vorbedingung, dass eine genügende Menge assimilierter oder assimilierbarer Stoffe für die aufgepropften Zellen erreichbar ist, wäre vorhanden gewesen, sobald der Blattspross auf seiner Unterlage angewachsen wäre. Leider konnte die Bepfropfung nicht ausgeführt werden, weil der Durchmesser der vegetativen Sprosse stets viel grösser war als der Durchmesser der Unterlage, der Blütenstiele oder auch des Doldenstiels.

#### Gallenbildung.

Ein weiterer Versuch, der Lösung des vorliegenden Bewegungsproblems näher zu kommen, besteht darin, durch Gallenbildungen Wachstumsvorgänge am Fruchtknoten oder an den Stielen zu erzeugen, ohne gleichzeitig den normalen physiologischen Ablaufprozess der postfloralen Stielbewegungen zu unterbinden.

Von Cecidozoen, die auf *Geranium*-Arten Gallen erzeugen, lebt nach einer Mitteilung von MARIN MOLLIARD (1896, p. 200) *Cecidophyes Schlechendalii* Nal. in den Blüten von *Geranium dissectum*<sup>1)</sup>. Die von diesem Parasiten befallenen Fruchtknoten werden zu pathologischen Zell-Vermehrungen angereizt: "... les parasites blessent le point végétatif et y produisent une division anormale des cellules". Die Apomalien sind als Zeichen irgendwelcher Korrelationsstörungen aufzufassen. Diese Hinweise konnten jedoch für die vorliegende Arbeit nicht praktisch verwertet werden, da gallenbildende Tiere, zu denen ja auch die Blattläuse (*Aphidae*) gehören, teils nicht auffindbar, teils, auf die Versuchspflanzen gesetzt, dort nicht zum Bleiben zu bewegen waren.

#### Geschwulstbildung.

Aussichtsreicher schienen Versuche, das Wachstum der differenzierten Zellen des Fruchtknotens durch solches undifferenzierter Zellen zu ersetzen. Um Bildung undifferenzierter Zellen zu veranlassen, stellte ich an einzelnen Geraniaceen-Arten Impfversuche mit dem *Bacterium tumefaciens* Smith an. Hierzu wurde ich durch die Untersuchungen von W. MAGNUS angeregt. MAGNUS (1915, p. 268) war es gelungen, an *Relargonium*-Arten durch Bakterien, "die sich zur *Bacterium tumefaciens*-Gruppe gehörig erwiesen", pathogene Erscheinungen hervorzurufen: "Es stellte sich bei meinen Experimenten bald heraus, dass ausser einer sehr ergiebigen Geschwulstbildung auch mannigfache Deformationen der Knospen und Blätter sowie reichlich Adventivbildung auftreten".

Mitte Juni begann ich meine Versuche damit, unbestäubte Fruchtknoten von *Geranium pyrenaicum* mit dem *Bacterium tumefaciens* Smith zu impfen. In ganz vereinzelter Fällen erfolgte nach einigen Tagen eine schwache Abwärtsbewegung beider Blütenstiele; meistens verharrten die Stiele in ihrer eufloreszenten Stellung. Nach weiteren 3 - 4 Tagen trockneten alle infizierten Fruchtknoten ein und die Kelchblätter verwelkten. Um zu prüfen, wie diese *Geranium*-Art sich allgemein gegen die Bakterien verhält, wurden verschiedene andere Organteile infiziert. Sichtbare Wucherungen traten nur an den Stielen auf und erreichten nach Verlauf von fünf Wochen

1) *Ectophyes geranii* auf *Geranium sanguineum* findet sich nur auf den Endblättern vegetativer Sprosse (HOUARD, 1904, p. 102).

die Grösse eines Drittels vom Stieldurchmesser, blieben also verhältnismässig klein. Die Stiel-Epidermis wurde jedoch von dem Tumorgewebe durchbrochen. Adventivknospen oder gar Sprosse traten an keiner Geschwulstbildung auf.

*Geranium pyrenaicum* erwies sich also bei Impfungen tatsächlich als ein "wenig günstiges Objekt zu experimentellen Untersuchungen" (VÖCHTING, 1882, p. 176). Die infizierten Organteile gehen wahrscheinlich schon an der Impfwunde zugrunde, so dass in vielen Fällen die Bakterien sich nicht vermehren und infolge dessen auch keine Zell-Neubildungen veranlassen können. ERW. SMITH (1905 u. 1911), der zuerst die parasitäre Natur von Geschwulstbildungen an vereinzelt höheren Pflanzen nachgewiesen hat, macht in der von ihm aufgestellten Hypothese über die Entstehung d. "metastatic tumors" darauf aufmerksam, dass die Verwundungen, die unvermeidlich bei einer Infektion entständen, nicht zu schwerer Natur sein dürften: "wounds which have not injured the cells beyond the power of recovery" (SMITH 1911, II, p. 73). Die Bakterien können sich nur in lebenden Zellen erhalten.

Als weiteres Versuchsobjekt wurde *Pelargonium zonale* ausgewählt. Um die oben erwähnte Angabe von MAGNUS über das häufige Auftreten starker Gewebewucherungen zu prüfen, habe ich die Doldenstiele von *Pelargonium zonale* an verschiedenen Stellen mit dem *Bacterium tumefaciens* geimpft. An allen Infektionsstellen traten Geschwülste auf, die sich kräftig entwickelten; befanden sich solche Wucherungen am apikalen Ende des Doldenstieles, so wuchsen aus ihnen Adventivsprosse hervor, bei denen normale Blütenbildung eintrat, wenn sich die Sprosse in einem guten Ernährungs-Zustand befanden. Die regelmässige Bildung von Geschwülsten liess vermuten, dass auch eine Impfung des Fruchtknotens von Erfolg begleitet sein würde.

HANSGIRG (1893, p. 99) teilt *Pelargonium zonale* mit den übrigen Geraniaceen einem Typus zu, der allgemein durch die Abwärtsbewegung der Fruchstiele gekennzeichnet wird. Während der Eufloration sind die ausgewachsenen, eine Dolde bildenden Blütenstiele gerade gestreckt. Kurz oberhalb der Ansatzstelle eines jeden Blütenstieles befindet sich ein Gelenk. Durch ungleichseitiges Wachstum dieses Gelenkes erfolgt die postflorale Abwärtsbewegung und zwar unter den gleichen Bedingungen, die für die Bewegungserscheinungen aller Geraniaceen gelten.

Bleiben die einzelnen Blüten einer Infloreszenz unbestäubt, so tritt keine postflorale Bewegung der einzelnen Stiele ein; die Fruchtknoten trocknen ein, die zugehörigen Stiele zeigen kein Dickenwachstum, vertrocknen ebenfalls und fallen ab. Wird dagegen der Fruchtknoten unbestäubter Blüten mit infiziert, so schwillt die Infektionsstelle nach 4 - 5 Tagen an, die vegetative Entwicklung des Fruchtknotens wird unterbrochen, Geschwülste entstehen, und die inneren Gewebepartien durchbrechen die Epidermis der Fruchtblätter. Der Stiel, der sich zu der normalen Grösse eines Fruchstiels auswächst, hat während der Ausbildung des Tumors eine Abwärtsbewegung ausgeführt, die mit derjenigen Bewegung übereinstimmt, welche die normale Entwicklung des Fruchtknotens nach erfolgter Bestäubung begleitet.

Der günstigste Augenblick für eine Infektion bei *Pelargonium*-Arten scheint der Höhepunkt der Eufloration zu sein; wird der Fruchtknoten bereits während der Praefloration geimpft, so gehen Knospen und Stiele gewöhnlich zugrunde. Wahrscheinlich ist auch hier, ähnlich wie bei *Geranium pyrenaicum*, die durch die Impfung entstehende Verwundung der Zellen während des praefloralen Wachstums zu gross, und es zeigen sich dieselben Folgen, die bei dem empfindlicheren *Geranium pyrenaicum* auch einzutreten pflegen, wenn die Impfung während der Eufloration erfolgt. - Entstehen Geschwulstzellen, so scheint jegliche Korrelation zu den umgebenden Gewebepartien aufgehoben zu sein, da die sich bildenden Zellen undifferenziert sind. Es ist aber anzunehmen, dass wiederum korrelative Beziehungen entstanden sein müssen, welche mit den im normalen Verlauf der Ontogenese auftretenden Beziehungen zwischen dem Fruchtknoten und den Gelenkzellen übereinstimmen, wenn bei einer Infektion des Fruchtknotens der Stiel die für die Art eigene postflorale Bewegung ausführt. Gestützt wird diese Ansicht durch den Umstand, dass an den Tumoren häufig Adventivsprosse entstehen können. Da in diesem Falle die undifferenzierten Zellen Vegetationspunkte ausbilden, so müssen sie untereinander in neue korrelative Beziehungen getreten sein, "in Beziehungen, welche den in Vegetations-

punkten normaler Art wirksamen ausserordentlich ähnlich oder sogar gleich sind" (KÜSTER, 1911, p. 297).

Für den Nachweis, dass eine der Bedingungen für die Auslösung der postfloralen Stielbewegungen Wachstumserscheinungen am apikalen Ende der Bewegungsorgane darstellen, würde ein vielleicht dankbares Objekt *Pelargonium odoratissimum* abgeben. Während der Postfloration sollen die Blütenstiele dieser Art keine Bewegung ausführen, wohl aber soll sich der Doldenstiel bewegen (vergl. GOEBEL 1919, p. 134). Die Frage, ob eine durch Infektion des Fruchtknotens entstehende Neubildung von Zellen neben der Bewegung des Doldenstiels auch Bewegungserscheinungen der Blütenstiele auslöst, ist ohne weiteres zu verneinen, da die Stielbewegungen der Geraniaceen zu den Wachstumserscheinungen gehören, die durch die phylogenetische Entwicklung der betreffenden Pflanze festgelegt sind. Wohl wäre aber von grossem Interesse zu erfahren, ob eine Bewegung des Doldenstiels erfolgt, wenn an seinem apikalen Teile ein meristematisches Zellwachstum eintritt; natürlich müsste dafür gesorgt werden, dass die Blüte unbestäubt bleibt. Die Infizierung des Doldenstiel-Endes mit dem *Bacterium tumefaciens* Smith bietet eine günstige Handhabe, an dieser Stelle Zell-Neubildungen hervorzurufen. Würde der Doldenstiel infolge einer Neubildung von Zellen eine Bewegung ausführen, die der normalen postfloralen gleicht, so wäre die örtliche Gebundenheit der Bewegungsursache an den Fruchtknoten als äusserstes Ende der Stiele aufgehoben.

Leider waren im hiesigen botanischen Garten blühreife Stöcke von *Pelargonium odoratissimum* nicht vorhanden.

#### V. BEEINFLUSSUNG DER BEWEGUNGSRICHTUNG.

Bei einer Untersuchung der postfloralen Stielbewegungen erweist es sich naturgemäss als notwendig, die einzelnen Bewegungsphasen, Auslösung und Verlauf, von ihrer Bewegungsrichtung zumunterscheiden. Sind bei Beginn der Postflorationsperiode die Wachstums-Erneuerungen an den basalen Gelenken der Blüten- und Doldenstiele bereits gegeben, ist die Auslösung also erfolgt, so üben Reize innerer und äusserer Natur einen richtunggebenden Einfluss auf das erneute Wachstum aus.

Wird die Mutteraxe des Doldenstiels von *Geranium pyrenaicum* während der Postfloration in verschiedene Neigungen zur Horizontalen gebracht und in diesen Lagen auf mechanische Weise festgehalten, so erfolgt die Bewegung des Doldenstiels in der Ebene, die man durch die Mutteraxe und den Doldenstiel legen kann. Wird die Pflanze nach einer wirksamen Bestäubung beispielsweise in eine solche Lage gebracht, dass die genannte Ebene horizontal liegt, so bewegt sich der Doldenstiel in dieser horizontalen Ebene, ohne dass in den Gelenken eine negativ oder positiv geotropische Aufwärts- oder Abwärtsbewegung erfolgt. Stets nehmen die Stiele durch das postflorale, epinastische Wachstum der Gelenke eine bestimmte Stellung zur Mutterpflanze ein - mit Ausnahme des apikalen Teiles der Blütenstiele, der sich, wie erwähnt, bei allen *Geranium*-Arten negativ geotropisch aufrichtet. Bringt man jedoch die Mutteraxe bereits während der Eufloation, bevor die Auslösung des Wachstums in den Gelenken erfolgt ist, in die horizontale Lage, so reagieren die Stiele in ihren Gelenken negativ geotropisch. Während also vor der Postfloration ein negativ geotropisches Wachstum den Dolden- und den Fruchtstiel in ihrer vertikalen Stellung aufrecht hält, erfolgt die postflorale Bewegung durch ein epinastisches Wachstum der basalen Stielgelenke. Wie schon VÖCHTING (1882, p. 173) festgestellt hat, zeigt sich dabei lediglich an der morphologischen Oberseite der Gelenke ein erhöhtes Wachstum. Wie die Schienen einen Eisenbahnzug zwingen, in eine bestimmte Richtung zu fahren, so hängt die Richtung der postfloralen Bewegung von dem dorsiventralen Bau der Gelenke ab.

Die Beeinflussung der Bewegungsrichtung durch die Schwerkraft als allein wirksamen Aussenreiz wurde bereits in demjenigen Abschnitte erwähnt, der die Abhängigkeit des Eintrittes und des Verlaufes der Stielbewegungen von äusseren Faktoren behandelt (p. 213).

Betreffs der Einwirkung der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung sei noch von einem weiteren Versuch berichtet. Es ist bekannt, dass nach der NEMEC-HABER-

LANDT'schen Theorie die Pflanze ihres Geotropismus verlustig geht, wenn sie ihren ganzen Vorrat an Statolith-Stärke aufgezehrt hat. Die experimentelle Entstärkung von Organteilen ist jedoch mit grossen Schwierigkeiten verbunden, da die Statolithenstärke sehr widerstandsfähig ist und im allgemeinen von der Pflanze erst angegriffen wird, wenn unbewegliche Stärke nicht mehr zur Verfügung steht. Die Änderungen der natürlichen Bedingungen, welche die bisherigen, in der Literatur mitgeteilten Entstärkungsversuche kennzeichnen, setzen zudem gleichzeitig das Wachstum und die Perzeptionsfähigkeit der ganzen Pflanze herab.



Fig. 6.

CLARA ZOLLIKOFER hat im Jahre 1918 ein neues Entstärkungsverfahren mitgeteilt, bei dem "wenn die Auflösung der Stärke erreicht wird, ehe die Schädigung des betreffenden Organs zu weit geht, d. h. ehe Wachstum und Reizperzeption sistiert werden" (ZOLLIKOFER p. 401) Ihre Versuche zeigen, dass Keimlinge von Compositen und Gramineen sowie Blütenstände von *Capsella bursa pastoris*<sup>1)</sup> bei vollständigem und dauerndem Lichtabschluss ihre Statolithenstärke "erst nach Tagen u. auch dann nur in ganz beschränktem Masse angreifen, während nach (- vorausgegangener -) relativ kurzer Kultur im Lichte sich die völlige Entstärkung leicht erzielen lässt" (p. 439); es besteht nämlich eine wechselseitige Beziehung zwischen dem Etiolierungsgrad und der Erhaltung der Statolithenstärke, je hochgradiger das Etiollement, um so geringer der Stärke-Abbau und umgekehrt.

Schon bei meinen Vorversuchen hatte es sich gezeigt, dass die *Geranium*-Arten bei vollständiger Verdunkelung eingehen. Da sich hingegen *Convallaria majalis* L. bei Lichtabschluss kräftig entwickelt und die Pflanze überdies in den bisher veröffentlichten Versuchen über Florationsbewegungen eine Rolle gespielt hat, so wurde sie als Versuchsobjekt ausgewählt. Die einzelnen Blüten der Infloreszenz von *Convallaria majalis* nehmen eine "nickende" Stellung ein WIESNER (1902, p. 744) und v. PORTHEIN (1904, p. 620) führen die Stellung der Blütenstiele auf das Eigengewicht der Blüte zurück, FITTING (1903, p. 297) und BANNERT (1916, p. 13) auf positiven Geotropismus der Stiele.

Nach dem ZOLLIKOFER'schen Entstärkungsverfahren, "Verdunkelung nach vorhergehender Belichtung" (ZOLLIKOFER, p. 401) wurden mehrere Pflanzen von *Convallaria majalis* in den verschiedensten geotropischen Reizlagen kultiviert. In keinem Blütenstiele liessen sich Spuren von Stärke nachweisen, und bei keinem der Stiele trat eine Krümmung ein. Die Stiele vermochten also auf den Reiz der Schwerkraft infolge der völligen Entstärkung trotz ununterbrochenem Wachstum nicht mehr zu reagieren (Fig. 6). Dieser Versuch zeigt deutlich, dass die Schwerkraft in manchen Fällen auch die Richtung floraler Stielbewegungen zu beeinflussen vermag

1) "Sie (- die Entstärkung -) gelang unter einer ansehnlichen Zahl von Versuchspflanzen nur bei *Capsella bursa pastoris* in etwas grösserem Umfang" (ZOLLIKOFER p. 432). Es stellte sich im Verlauf ihrer Versuche heraus, dass sich bei den Blütenständen die Entstärkung "als zu schwierig erwies, wie bei allen über das Keimlingsalter hinausgewachsenen Objekten". An den Blüten- und Fruchtstielen von *Erodium Manescavii* führte ZOLLIKOFER nur "gelegentliche" Untersuchungen aus, die von ihr nicht weiter verfolgt wurden, weil sie den Rahmen der betreffenden Arbeit überschritten

## VI. DISKUSSION. VERGLEICH MIT ANDEREN PFLANZENFAMILIEN.

Die mannigfachen Einzellerscheinungen der vegetativen Bestäubungswirkung, der Embryoentwicklung, der Parthenocarpie und der Tumorbildung zeigen das gemeinsame Merkmal der Zellvermehrung. Diese Zellvermehrung findet am apikalen Ende der Fruchstiele statt und steht bei den Geraniaceen in einer korrelativen Beziehung zu dem postfloralen Zellwachstum der basalen Stielgelenke.

Die ontogenetisch späte Entwicklung dieser Gelenke macht es verständlich, dass gerade diese Organteile als Herde postfloraler Wachstumserneuerungen in Betracht kommen. Sie nehmen erst am Ende der Eufloation beträchtlich an Umfang zu, und während dieser Zeit verlieren sowohl der Internodiumteil des Doldenstiemes als auch die basale Hälfte des Blütenstiemes ihre Krümmungsfähigkeit. VÖCHTING (p. 173) spricht von einer erst nach der Befruchtung einsetzenden "Ausbildung" der Gelenke von *Geranium pyrenaicum* und *Erodium cicutarium*. ZOLLIKOFER (p. 433) führt aus, dass den Blütenstiemen von *Erodium Manescavii* "deutlich differenzierte Gelenkpolster noch fehlen", wenn sie bereits 2 cm lang geworden sind.

Für die Beantwortung der Frage, welche von den einzelnen Blütenteilen in einem korrelativen Zusammenhang mit den floralen Stielbewegungen stehen könnten, ist es von ausschlaggebender Bedeutung, ob sich der für die Korrelation infrage kommende Blütenteil in einem "Funktionsstadium" befindet. Aus den Untersuchungen von LAIBACH (1920) geht hervor, dass bei *Origanum vulgare* der Griffel und die Narbe die wichtigsten Organe während der Eufloation darstellen. Von dem Vorhandensein einer empfängnisfähigen, normal funktionierenden Narbe (LAIBACH, p. 52) hängt die Lebensdauer der Blüte ab. Diese Bedeutung besitzt die Narbe jedoch nur zur Zeit ihrer Reife, "wenn sie die zu ihrer eigentlichen Bestimmung notwendigen Funktionen ausübt" (p. 53).

LAIBACH weist in seiner Abhandlung darauf hin, dass die gleichen Verhältnisse nicht nur bei den Labiaten, sondern auch bei anderen Pflanzenfamilien vorliegen könnten. FITTING (1911, p. 216) habe z.B. bei *Erodium Manescavii* festgestellt, dass eine Quetschung des Griffels fast immer eine vorzeitige Entblätterung der Blumenkrone herbeiführe. Ausschlaggebend für die Beantwortung der Frage, welche Rolle der Griffel bei der Eufloation spiele, sei ferner die Beobachtung von A. SCHULZ (1902, p. 555), dass bei *Geranium pusillum* nur normal wachsende Pollenschläuche eine vorzeitige Postfloration hervorrufen (vergl. p. 219 meiner Arbeit). Die von mir ausgeführten Untersuchungen zeigen, dass auch bei den genannten *Geranium*-Arten die Narbe und der Griffel eine "besondere" Bedeutung während der Blütezeit besitzen. Eine Abkürzung der Blühdauer erfolgt nämlich bei *Geranium phaeum*, *G. lividum* u. a. nur durch die Einwirkung des wachsenden Pollenschlauches. Ferner rufen Verstümmelungen und lokale Schädigungen des Griffels keine Reaktion hervor, wenn nicht die Narbe völlig funktionsunfähig gemacht worden ist. Solange jedoch noch ein Narbenast vorhanden ist, zeigt es sich, dass die Blühdauer von der Empfängnisfähigkeit dieses Narbenrestes abhängt. Das gleiche, auf korrelativer Verknüpfung beruhende Abhängigkeitsverhältnis zeigt sich zwischen der Entwicklung der Samenanlagen und den Postflorationsbewegungen der Stiele. Zerstört man bei den einzelnen Blüten der Geraniaceen den Fruchtknoten bis auf eine Samenanlage, so führen die zu diesem Fruchtknoten gehörigen Stiele die postfloralen Bewegungen aus, wenn die eine erhalten gebliebene Samenanlage imstande ist, sich nach erfolgter Befruchtung normal zu entwickeln. Wird also am Ende der Eufloation die Narbe unfähig, ihre Funktion weiter auszuüben, so hat sie selbst auch keinen Einfluss mehr auf den Verlauf der ontogenetischen Entwicklung der betreffenden Pflanze, an ihre Stelle treten die Samenanlagen, wenn eine wirksame Bestäubung erfolgt ist.

Stellt man sich also die Aufgabe, zu untersuchen, wie die floralen Bewegungen der Stiele in korrelativer Beziehung zu den einzelnen Blütenteilen stehen, so ist darauf zu achten, welche Organteile sich in reifem Zustand befinden, denn diese Teile bilden das eine Endglied der physiologischen Wechselbeziehungen zwischen Stiel und Blüte. Man wird vor der irrtümlichen Auffassung bewahrt bleiben, dass der Fruchtknoten - wie VÖCHTING (1882) und GOEBEL (1919) angenommen haben - bereits während der Prae- und Eufloation einen Einfluss auf die Stielbewegung

auszuüben imstande ist. Andererseits wird man keineswegs berechtigt sein, die Befruchtung und die Entwicklung der Frucht als bedingende Faktoren auszuschalten oder den Pflanzen, bei denen sich die Entwicklung der Samenanlagen für die postfloralen Stielbewegungen als "nötig" erwiesen hat, eine "Ausnahmestellung" zu geben (vergl. H. SCHULZ, 1921, p. 64).

Korrelationen zwischen den Stielen und den **F r u c h t k n o t e n** bestehen offenbar **n u r** während der Postflorationsperiode. Sind die floralen Bewegungen durch eine wirksame Bestäubung ausgelöst worden, so hören die korrelativen Beziehungen mit der Samenreife wieder auf.

Ein Ausgleich der postfloralen Krümmungen, der mit der Samenreife eintritt, wird naturgemäss auch dann erfolgen, wenn die Entwicklung der befruchteten Samenanlagen aus besonderen Gründen auf irgend einem Stadium stehen bleibt. So teilt GOEBEL (1919) mit, dass nach einer Kreuzbestäubung, die er zwischen *Pelargonium echinatum* und *Geranium anemonifolium* ausgeführt habe, der Fruchtknoten der Pelargonie "etwas angeschwollen" sei, und der Fruchtsiel eine schwache Bewegung, den "ersten Schritt zur Abwärtskrümmung" ausgeführt habe. In dieser ersten Phase der postfloralen Bewegung sei die Blüte dann abgestorben, die Bewegung selbst habe aufgehört und - obgleich die angesetzte Frucht sich nicht weiter entwickelt habe - hätte sich der Stiel "trotzdem" aufgerichtet. GOEBEL sieht den Grund für die Umstimmung darin, dass "es sich beim Aufrichten um die allmählig eintretende Aufhebung einer Hemmung - welche die Geradestreckung des Stieles verhindert - handelt. Sobald die Hemmung wegfällt, kann Orthonastie eintreten" (GOEBEL, p. 134). Diese "Hemmung" ist wohl als Wirkung einer Wachstumskorrelation aufzufassen, die - nach erfolgter Befruchtung der Blüten - den negativen Geotropismus der Blütenstiele unterdrückt und die ursprüngliche, nastische Wachstumsfähigkeit der Pelargonien in den allein noch wachstumsfähigen Stielteilen, den Gelenken, wieder zur Geltung kommen lässt. Wird diese Wachstumskorrelation dadurch aufgehoben, dass sich der durch die Kreuzung entstandene Bastardembryo als lebensfähig erweist, so tritt die Einwirkung der Schwerkraft wieder in Erscheinung, indem die Stiele negativ geotropisch reagieren.

Die Unterdrückung der geotropischen Reaktion stellt sich bei den Geraniaceen als typisches Merkmal postfloraler Vorgänge dar und scheint auch bei anderen Pflanzen weit verbreitet zu sein. WIESNER (1901, p. 803) hat z.B. an *Digitalis*-Arten und an "zahlreichen andern Pflanzen" beobachtet, dass sie nach erfolgter Befruchtung ihr geotropisches Reaktionsvermögen verlieren. Die Blütenstände der *Digitalis*-Arten sind stark negativ geotropisch. "Sind die Blüten, welche an derartigen Infloreszenzen stehen, schon befruchtet, so unterbleibt die Aufrichtung der Infloreszenzaxe (- aus horizontaler Reizlage -). Wenn an dichten, ährenförmigen Infloreszenzen ein Teil der Blüten noch unbefruchtet ist, so hebt sich nur jener Teil der Infloreszenzaxe, welcher die unbefruchteten Blüten trägt". Eine Abnahme der geotropischen Perzeptionefähigkeit scheint hierbei nicht vorzuliegen, dann, wie ZOLLIKOFER (1918, p. 432) für *Erodium Manescavii* nachgewiesen hat, geht diesem Stimmungswechsel keine sichtbare Veränderung im Statolith-apparat parallel. Vielleicht spielen Ernährungseinflüsse irgend welcher Art eine Rolle.

Bei der Frage nach dem korrelativen Zusammenhang zwischen den Postflorationsbewegungen der Stiele und der Entwicklung der befruchteten Samenanlagen erhebt sich naturgemäss die andere Frage, ob jene Postflorationsbewegungen in kausaler Beziehung zur **N ä h r s t o f f z u f u h r** stehen.

Findet an einem Organteil eine Zellvermehrung statt, so scheint das Teilungsge- webe eine grosse Anziehungskraft auf die Nährstoffe auszuüben, "offenbar unter dem Einfluss von Wirkungen komplizierter Art, die von den wachsenden Knospen (- also von meristematischen Zellen -) ausgehen" (WINKLER, 1908, p. 421). PFEFFER (1904, p. 199 u. 201) schreibt über den Einfluss der vegetativen und sexuellen Bestäubungswirkungen, die ja eine Zellvermehrung am apikalen Ende der Blütenstiele postfloral veranlassen: es ist "sehr auffällig, -- dass durch die Entwicklung des sexuellen oder apogamen Embryos die Weiterbildung des ganzen Fruchtknotens sowie die Kräftigung des Fruchtsieles und die Zuleitung von Nährstoffen veranlasst und regulatorisch gelenkt werden --- Durch diese Wachstumstätigkeit (- des Fruchtkno-

tens -) werden dann die Stoffwanderung und die mit dieser verketteten Prozesse regulatorisch gelenkt, die bis in ferne Organe Stoffwechselprozesse auslösen können". GOEBEL (1919) ist der Ansicht, "dass die befruchteten Samenanlagen als Zentren für Stoffwanderungen dienen (p. 154) und führt an dem Beispiel der *Stellaria media* aus, dass sie durch die Regelung der Nährstoff-Zufuhr einen Einfluss auf die Wachstums-erneuerungen der postfloral noch wachstumsfähigen Stielteile ausüben. Schon MIÈRE (1902, p. 577) hat darauf hingewiesen, dass die Embryonalzone eines jeden Fruchtknotens als "kräftiges Attraktionszentrum für die Baustoffe, welche ihr aus der Pflanze durch die Leitungsbahnen zugeführt werden, wirkt und infolgedessen die Bedeutung eines Korrelationspunktes erster Ordnung besitzt", der den Gleichgewichtszustand der einzelnen Organteile untereinander regelt. Auch H. SCHULZ (1921, p. 60) weist darauf hin, dass zur Erklärung der Postflorationsbewegungen eine Wechselbeziehung zwischen diesen Bewegungen und der Nährstoff-Zufuhr angenommen werden müsste. *Holosteum umbellatum* und *Stellaria media* sind jedoch die einzigen Versuchspflanzen, bei denen sie der "Stoffleitung" eine Bedeutung für die übrigens bei beiden Pflanzen gleich verlaufenden Stielbewegungen zuschreibt.

Wie sich bei einer normalen Befruchtung plasmareiche, meristematische Zellen ausbilden, und von diesen Zellen die Nährstoff-Zufuhr zu den Samenanlagen beeinflusst wird, so entstehen auch embryonale "attraktive" Wachstumssphären in denjenigen Gewebeteilen, die von *Bacterium tumefaciens* infiziert werden, denn dieses *Bacterium* regt die von ihm befallenen Gewebe zu Neubildungen an und steht zu den embryonalen Zellen in ernährungsphysiologischer Beziehung. KÜSTER (1911, p. 378) führt aus, dass bei einer Gallenbildung zuweilen sogar "luxurierendes" Wachstum entstehen kann, und "zu der Stelle des Wirtsorganes, welche zur Galle umgestaltet wird, grosse Mengen von Nährstoffen strömen". Über eine ähnliche Beobachtung berichtet MCLLIARD (1896, p. 199), der seine Besprechungen über die Einwirkung der *Cecidophyes Schlechtendalii* Nal. auf die Blüten von *Geranium dissectum* mit den Worten zusammenfasst: "En résumé, le *Cecidophyes Schlechtendalii*, modifie toutes les parties florales du *Geranium dissectum*, les détourne de leurs fonctions ordinaires et les transforme en organes nourriciers". Auch bei meinen Infektionsversuchen mit dem *Bacterium tumefaciens* an *Pelargonium zonale* zeigte es sich, dass die bakteriellen Geschwülste, die sich an einigen infizierten Fruchtknoten der Blütendolde bildeten, die der ganzen Blütendolde zugeführten Nährstoffe gleichsam an sich rissen, sodass die übrigen, nicht geimpften Blüten mit den Stielen verkümmern mussten. Gleichzeitig war deutlich zu beobachten, wie 3 - 4 Tage nach der Impfung der Fruchtknoten die Blütenstiele in ihrem Dicken- und Längenwachstum beträchtlich gefördert wurden, offenbar weil die Nährstoffe sie als Leitungsbahnen stark in Anspruch nahmen; später zeigte sich an dem basal gelegenen Gelenk eines jeden dieser Stiele ein epinastisches Wachstum.

Der reichere postflorale Zufluss an Nährmaterial macht sich - abgesehen von den örtlich begrenzten, morphogenen Wirkungen im Fruchtknoten - auch in den noch wachstumsfähigen, mit der Zuleitungsbahn in unmittelbarer Berührung stehenden Organteilen dadurch geltend, dass er diesen Organteilen zu Wachstums-erneuerungen verhilft. Die Menge der den Fruchtknoten postfloral zugeführten Nährstoffe festzustellen, wird wohl kaum gelingen. Bei der Entwicklung einer tauben Frucht wird die Nahrungszufuhr, verglichen mit dem Zufluss, den ein in Entstehung begriffener Embryo veranlasst, verhältnismässig gering sein. SCLACOLU (1905, p. 898) weist unter andern Pflanzen an *Papaver Rhoeas* und *Lilium candidum* nach: " -- dans les fruits parthénocarpiques (- faux-fruits -), les ovules n'étant pas fécondés et ne se développant pas sensiblement, le besoin nutritif des placentas et des ovules est très minime". Trotz der geringen Nährstoffzufuhr führen die Stiele die postfloralen Bewegungen vollständig aus. Die gleiche Bewegung bei ungleichem Wachstum der Stielorgane kann wohl auf den Umstand zurückgeführt werden, dass das Mindestmass an neuer, für das gesamte Wachstum der Gelenke notwendiger Nährstoffzufuhr wahrscheinlich sehr klein ist, und der Schwellenwert sogleich bei Beginn der Reaktion überschritten wird.

Die vorliegenden Untersuchungen haben gezeigt, dass die postfloralen Wachstumsvorgänge und die Perzeption tropistischer Reize wie auch Ernährungseinflüsse (Nähr-

stoffzufuhr) korrelativ miteinander verknüpft sind und den Eintritt, den Verlauf und die Richtung der Postflorationsbewegungen der Geraniaceen beeinflussen.

Eine Änderung der äusseren Entwicklungsbedingungen - insofern sie nicht eine Allgemeinerkrankung hervorruft - übt keinen Einfluss auf die Stielbewegungen aus. So berichtet GOEBEL (1919, p. 132) von *Holosteum umbellatum*, dass die Blütenknospen dieser Caryophyllacee sich an kühlen, trüben Tagen nicht öffneten; trotzdem fand später die postflorale Bewegung der Stiele statt, da eine Selbstbestäubung in der geschlossen gebliebenen Blüte erfolgt war und sich der Fruchtknoten mit den Samenanlagen in normaler Weise entwickelt hatte.

Wird hingegen ein Glied in der Kette der Korrelationen, z. B. der die Bewegungsrichtung beeinflussende tropistische Reiz, ausgeschaltet, so kann sich das Fehlen dieses einen Reizgliedes (bzw. mehrerer) sofort an dem Ablauf der Stielbewegungen bemerkbar machen. OEHLKERS (1920) berichtet in einer vorläufigen Mitteilung über die postfloralen Bewegungen von *Tropaeolum majus*, dass die Blütenstiele dieser Pflanze nach einer wirksamen Bestäubung negativ phototropisch und positiv geotropisch reagieren. Wird eine Bestäubung verhindert, so verharren sie in der euflorealen Ruhelage. Befanden sich nach den Angaben von OEHLKERS unbefruchtete Blüten mehrere Tage lang im Dunkelzimmer, so trat eine starke Etiolierung des oberen Stielteiles ein. Obgleich durch den Lichtabschluss statt einer normalen, meristematischen Zellvermehrung (als Folge einer Befruchtung) ein Zell-Streckungs-Wachstum eintrat, war doch eine Wachstumserneuerung erzielt worden, "und damit die Möglichkeit, auf perzipierte Reize eine Reaktion auszuführen, geschaffen" (OEHLKERS, 1920, p. 82). Da nach der Ansicht ZOLLIKOFERS eine über das Keimlingsalter hinausgewachsene Pflanze bei nachträglicher, anhaltender Verdunkelung den Vorrat an Statolithenstärke aufgezehrt haben wird, ehe die Wachstumsenergie erschöpft ist, wird wohl bei dem von OEHLKERS ausgeführten Etiolierungsversuch die gesamte Stärke in dem Blütenstiel von *Tropaeolum majus* aufgelöst worden sein, der Stiel also sein geotropisches Perzeptionsvermögen verloren haben. Über den Ausgang des Versuches berichtet OEHLKERS, dass der Stiel ein orthoplastisches Wachstum zeigte u. erst nach einseitiger Beleuchtung die normal postflorale Krümmung in negativ phototropischer Richtung einnahm.

Dass andererseits ein Aussenreiz nur die Richtung der postfloralen Bewegungen bestimmen kann und der Stiel zu seiner Reaktionsfähigkeit erst einer Wachstumserneuerung bedarf, zeigt die geotropische Einstellung der Blütenköpfchen von *Mimosa pudica*. BANNERT (1918, p. 24) unterscheidet zwischen einer vollständigen und einer unvollständigen Abwärtsbewegung der Fruchtsiele. Die Stärkescheiden eines jeden von ihm untersuchten Fruchtsieles enthielten Statolithe-Stärke Körner, "die sämtlich auf den physikalisch unteren Wänden lagen". Da sich also die Stiele in ihrer geotropischen Perzeptionsfähigkeit nicht unterschieden, die postflorale Bewegung jedoch nur dann "vollständig" ausgeführt wurde, wenn die Blüten befruchtet worden waren, so muss vom Fruchtknoten aus erst ein Wachstumsvorgang ausgelöst worden sein, der die Möglichkeit schuf, die Reaktion vollständig auszuführen.

Der Unterschied zwischen den verschiedenartigen Postflorationsbewegungen oft nahe verwandter Pflanzen kann seiner Entstehung nach vielleicht erst erklärt werden, wenn sich die Bewegungen in der phylogenetischen Entwicklungsreihe der einzelnen Pflanzen zurück verfolgen lassen.

Alle Pflanzen, die sich durch Florationsbewegungen auszeichnen, stellte HANS-GIRG (1893) zusammen. Die Geraniaceen werden als besonderes Beispiel angeführt für solche Pflanzen, die sich durch Ungleichartigkeit der Stielbewegungen, insbesondere der postfloralen, auszeichnen. Zu den Geraniaceen, den *Erodium*- und *Pelargonium*-Arten stellt HANS-GIRG die *Oxalis*-Arten, die Caryophyllaceen, von denen als Hauptvertreter *Stellaria dichotoma* und *St. media* sowie *Holosteum umbellatum* genannt werden; sodann reihen sich ihnen an die *Tinantia*-, *Linum*- und *Helianthemum*-Arten.

Angaben über die Bewegungen der Blüten- und Fruchtsiele von *Geranium pratense*, *G. collinum* und einigen *Geranium*-Bastarden gibt dann noch LUNDSTRÖM (1914, p. 66 ff).

## VII. BIOLOGISCHE BEDEUTUNG.

"Alle Orientierungsbewegungen tragen, solange man die Pflanze unter ihren natürlichen Verhältnissen betrachtet, in hohem Masse den Charakter der Zweckmässigkeit an sich" (SCHOLTZ, 1892, p. 305).

Wie GOEBEL in der Einleitung zu seinem Werk "Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen", 1920 (p. 1 u. ff.) ausführt, ist das "Glauben an das Alleinvorhandensein zweckdienlicher Bewegungen" weit verbreitet, schon aus dem Grunde, weil der Mensch im allgemeinen davon überzeugt sei, dass alles organische Geschehen auf "Zweckmässigkeit" beruhe.

Wenn man sich die oben genannte Ansicht von SCHOLTZ zu eigen machen will, so ist natürlich eine Grund-Voraussetzung, dass man sich über den Begriff des Zweckmässigen in bezug auf die Pflanze eine richtige Vorstellung macht. Die Zweckvorstellung kann nur bei denkenden Wesen vorausgesetzt werden. Da jede zweckmässige Handlung darauf hinausläuft, nach Selbst- oder Arterhaltung zu streben, so muss nach DARWIN diejenige Handlung als "zweckmässig" angesehen werden, die sich als "erhaltungsgemäss" erweist.

Zweifellos liegt in der Annahme von SPRENGEL (1793, p. 343), dass die Aufrichtung der Frucht bei *Geranium lacinum* die Verbreitung der Samen erleichtere, eine gewisse Berechtigung; über die Zweckmässigkeit der Gelenkbewegungen geben die Ausführungen jedoch keinen Bescheid.

Die postfloralen Bewegungserscheinungen der Geraniaceen lassen sich bei keiner der 3 Gruppen einordnen, in die SCHOLTZ (1892, p. 306) die "Orientierungsbewegungen" einteilt, weder bei der Entwicklungs- noch bei der Funktions-, noch bei der Schutzorientierung. Für eine normale Samenentwicklung sind die Stielbewegungen nicht unbedingt erforderlich. Werden die Bewegungen auf mechanische Weise verhindert, so erfolgt die Entwicklung der Samenanlagen zu einer reifen Frucht mit keimungsfähigen Samen während der gleichen Zeit wie bei denjenigen Fruchtknoten, deren Stiele die Bewegung vollständig ausführen. Zudem ist in Betracht zu ziehen, dass die Grösse der Bewegungen bei einzelnen Arten innerhalb derselben Gattung verschieden sein kann. *Geranium arvense* z.B. führt gar keine postflorale Bewegung aus und ist bei der Ausbildung keimfähiger Samen den Arten mit Bewegungserscheinungen gegenüber nicht im Nachteil. Nach den Untersuchungen von SCHMID (1894) kann sich der Embryosack "unabhängig von äusseren Einflüssen, namentlich der Schwerkraft" (p. 118) in verschiedensten geotropischen Reizlagen anatomisch und physiologisch normal entwickeln, ohne dass zur Erreichung der normalen Wachstumsrichtung innerhalb der Makrospore eine Drehung des Funikulus oder eine Veränderung der Teilungsrichtungen in der Eizelle stattzufinden brauchen.

Der Nachweis, dass die postfloralen Krümmungen wiederum ihrerseits die Nährstoffwanderung günstig beeinflussen und durch eine bessere Beschickung Änderungen in der Samen-Ausbildung stattfinden können, lässt sich wohl erst durch mehrjährige Samenzucht-Versuche erweisen - "wir wissen doch aus der Lehre von der Obstbaumzucht, dass tatsächlich Krümmungen (hier künstlich herbeigeführte) von Einfluss auf die Stoffwanderung sind und dadurch selbst Gestaltungsvorgänge beeinflussen können" (GOEBEL, 1919, p. 155).

Bei unserer heutigen Kenntnis der biologischen Bedeutung der Postflorationsbewegungen wird man also allgemein erwägen müssen, ob diese Bewegungen nicht zu der "grossen Gruppe derjenigen Lebenserscheinungen" zu rechnen sind, "die den Organismen weder nützen noch schaden" (FITTING 1909, p. 237). Solange wir nicht die Orientierungsbewegungen in der phylogenetischen Entwicklungsreihe der betreffenden Pflanzen zurückverfolgen können, bleiben sie hinsichtlich eines "Zweckes" für uns rätselhaft.

## VIII. ZUSAMMENFASSUNG.

Zum Schlusse seien die gewonnenen Ergebnisse kurz zusammengefasst:

1. Die Stielbewegungen der Geraniaceen gehören zu den Wachstumsvorgängen, die durch die phylogenetische Entwicklung der betreffenden Pflanzen festgelegt sind.

2. Die Blüten- und Doldenstiele der *Geranium*-Arten sind in die Reihe der kurvipetalen Organe einzuordnen, die spontan eine wickelartige Einrollung ausführen. Während der Prae- und Eufloreszenz wird der autonome Wachstumsvorgang der Epinastie durch die Schwerkraft unterdrückt.

3. Die postfloralen Bewegungen der Geraniaceen beruhen auf Wachstumskorrelationen. Das Zell-Streckungswachstum der Gelenke bildet einen physiologischen Parallelvorgang zu Wachstumserneuerungen am apikalen Ende der Bewegungsorgane. Dieser Vorgang wird bei normalen Bestäubungs- und Befruchtungsverhältnissen durch die vegetative Wirkung des wachsenden Pollenschlauches gewährleistet.

4. Als notwendiger, "kritischer" Faktor für die Wachstumserneuerungen der Stielgelenke kommt ein ständig neuer Nährstoffzufluss in Betracht, der durch das Wachstum der meristematischen Zellen am apikalen Stielende hervorgerufen wird.

5. Die Richtung der postfloralen Wachstumsvorgänge wird bestimmt durch die Epinastie der Gelenke und durch den negativen Geotropismus der Fruchtstiele.

#### LITERATUR.

1. BANNERT, (1916) Über den Geotropismus einiger Infloreszenzachsen und Blütenstiele, in Beitr. z. allgem. Bot. I (1918). - 2. CAMERARIUS (1694) Über das Geschlecht der Pflanzen, (De sexu plantarum epistola). - Übersetzt und herausgeg. v. Möbius, Leipzig 1899. - 3. COBELLI, (1892) I movimenti del fiore e del frutto dell' *Erodium grimum*, in Nuovo Giornale Bot. Ital. Florenz 1892. - 4. FITTING (1908), Referat über Wiesner, Studien über den Einfluss der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane, in Bot. Ztg. nr. 19, II. 1903. - 5. FITTING, (1908), Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände, in Zeitschr. f. Bot. I, 1909. - 6. FITTING, (1909) Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung, in Biol. Zentralbl. XXIX, 1909. - 7. FRIEDEMANN u. MAGNUS (1915) Das Vorkommen von Pflanzentumoren erzeugenden Bakterien in kranken Menschen, in Ber. D. bot. Ges. XXXIII, 1915. - 8. GÄRTNER (1844), Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse, Stuttgart 1844. - 9. COEBEL, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung, Jena 1920 (1919). - 10. HANSGIRG, (1889) Physiodynamische Untersuchungen, in Sitzb. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag II, 1890. - 11. HANSGIRG (1893) Physiologische und phyco-physiologische Untersuchungen, Prag 1893. - 12. HILDEBRAND, (1863) Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis für die doppelte Wirkung des Pollens, in Bot. Ztg. XXI, 1863. - 13. HOUARD (1904), Caractères morphologiques des Acrocécidies caulinaires, in Compt. rend. Acad. Sc. Paris, CXXXVIII, 1904. - 14. KÜSTER (1911) Die Gallen der Pflanzen, Leipzig 1911. - 15. LAIBACH (1920), die Bedeutung der Narbe und des Griffels für die Blütenentwicklung von *Origanum vulgare*, in Ber. D. bot. Ges. XXXVIII, 1920. - 16. LUNDSTRÖM, Beobachtungen u. Studien, in Act. Hort. Berg. V.3., 1914. - 17. MAGNUS (1915), Durch Bakterien hervorgerufene Neubildungen an Pflanzen, in Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin N. 7. 1915. - 18. MIEHE, (1902) Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen, in Pringsh. Jahrb. XXXVII, 1902. - 19. MÖBIUS (1918) Über Orientierungsbewegungen von Knospen, Blüten und Früchten, in Flora (Sahl-Festschrift), Bd. N.F. 11, 12, 1918. - 20. MOLLIARD (1896) Recherches sur les Cécidies florales, in Ann. Sc. nat. Bot. VIII, 1.2. 1896. - 21. NOLL, (1885, 1887), Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben, in Arb. bot. Inst. Würzburg III, 1888. - 22. NOLL, (1892) Über heterogene Induktion, Leipzig 1892. - 23. NOLL, (1895) Über die Mechanik der Krümmungsbewegungen bei Pflanzen, in Flora LXXI, Ergänzungsband, 1895. - 24. OEHLKERS (1920), zur reizphysiologischen Analyse der postfloralen Krümmungen des Blütenstiels von *Tropaeolum majus*, in Ber. D. bot. Ges. XXXVIII, 1920 und XXXIX, 1921. - 25. PFEFFER, (1904) Pflanzenphysiologie, 2. ed. II, Leipzig 1904. - 26. v. PORTHEIM (1904) Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Richtung der Blüten, in Sitzungsber. Akad. Wien CXIII, 1904. - 27. RAY (RAYUS) 1686, Historia plantarum, London 1686. - 28. SCHMID (1894), Über die Lage des Phanerogamen-Embryos, in Bot. Zentralbl. LVIII. II. 1894. - 29. SCHOLTZ (1891) Die Nutation der Blütenstiele der Papaverarten und der Sprossenden

von *Ampelopsis quinquefolia*, in Cohns Beitr. V, 1892. - 30. SCHOLTZ (1892), Die Orientierungsbewegungen des Blütenstieles von *Cobaea scandens* und die Blütenrichtung dieser Art, in Cohns Beitr. VI, 1893. - 31. SCHULZ, A., (1902) Beiträge zu Kenntnis des Blühens der einheimischen Phanerogamen, in Ber. D. bot. Ges. XX, 1902. - 32. SCHULZ, H., (1921) Über Korrelationen zwischen den Blütenteilen und den geotropischen Bewegungen der Blütenschäfte, nach Untersuchungen insbesondere an *Papaver*, in Pringsh. Jahrb. LX, 1921. - 33. SMITH, E., (1911) Bacteria in relation to plant diseases, in Wash. Carneg. Inst. Publ. 27. vol. I 19052 vol. II, 1911. - 34. SOLACOLU (1905) Sur les fruits parthénocarpiques, in Compt. rend. Ac. Paris CXL, 1905. - 35. SPRENGEL, (1793) Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen, Berlin 1793. - 36. STRASBURGER (1886), Über fremdartige Bestäubung, in Pringsh. Jahrb. XVII, 1886. - 37. TSCHERMAK, (1902) Über den Einfluss der Bestäubung auf die Ausbildung der Fruchthüllen, in Ber. D. bot. Ges. XX, 1902. - 38. VÖCHTING (1882) Die Bewegungen der Blüten und Früchte, Bonn 1882. - 39. WIESNER (1901) Die Stellung der Blüten zum Licht, in Biol. Ztbl. XXI, 1901. - 40. WIESNER (1902) Studien über den Einfluss der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane, in Sitzungsber. Akad. Wien CXI, 1902. - 41. WIESNER, (1906) Beobachtungen über den Lichtgenuss und über einige andere physiologische Verhältnisse blühender *Geranium*-Arten, Ebenda CXV, 1906. - 42. WINKLER (1908) Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche, Progr. rei botanicae II, 1908. - 43. ZOLLIKOFER (1918), Über das geotropische Verhalten entstärkter Keimstengel und den Abbau der Stärke in Gramineen-Koleoptilen, in Beitr. z. Allgem. Bot. I (1918).

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. WINKLER, spreche ich für die Leitung meiner Studien und die mir gegebenen wertvollen Anregungen meinen ergebensten Dank aus; auch bin ich Frl. Dr. STOPPEL für mannigfache Unterstützung und fördernde Kritik, sowie Herrn Dr. SCHWARZE für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

## Additamenta monographica 1924.

Auctore CARL MEZ.

### I. LAURACEAE.

*Silvia Rondonii* Mez et Hoehne nov. spec. - Arbor elata ligno duro et resistente solo humido constructionibus utili. Ramuli crassiusculi, non nisi novelli cum gemmis minutissime appresseque pilosuli celerrime glabrati; cortice mox cinerascerte esipido. Folia in ramulorum apice comatin collata, pedicellis manifestis, usque ad 7 mm longis, ecanaliculatis, basi pulvinatim incrassatis stipitata, rigida, glaberrima, olovaceo-viridia, supra nitidula, obovata, basi sensim cuneatimque in petiolum angustata apice late rotundata et insensim emarginella, utrinque sed praesertim supra reticulata, usque ad 90 mm longa et 35 mm lata mihi visa. Inflorescentia axillaris, pauciflora, pedunculis apice flores subumbellatos gerentibus, subsquarrosa, patens, foliis subduplo brevior, glaberrima, bracteolis diu persistentibus minutis. Flores glabri, 1 - 1,5 mm longi. Perianthii tubus obconicus, apice haud constrictus, sensim in pedicellum ad 3 mm longus transiens. Perianthii lobi tubo plus quam quadruplo breviores, aequales, squamiformes, late obtusi. Androeceum 1-seriatum perianthio brevius; filamentis glandulis destitutis, percrasse carnis arcte conniventibus nec connatis, infra antheras haud constrictis,

# 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: 1924

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Schwieker Friedrich

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Postflorationsbewegungen einiger Geraniaceen 206-230](#)