

# Die Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung.

Von

Hermann Sierp.

Mit Tafel II und 3 Textfiguren.

## Einleitung.

Die Orientierungsbewegungen der Blätter sind verschiedentlich Gegenstand der Untersuchung gewesen (vgl. Pfeffers Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 686—695). Sehr oft erreichen die Blätter ihre endgültige Lichtlage nicht durch eine Krümmung sondern durch eine Torsion des Blattstiels, oft aber auch durch eine solche der Internodien. In dieser Abhandlung sollen allein die letzteren studiert werden und diese wiederum mit der Einschränkung, daß nur die Pflanzen mit dekussierter Blattstellung genauer untersucht werden. Daß gerade die letzteren so bevorzugt wurden, hat seinen Grund einfach darin, weil diese die in Rede stehende Erscheinung am deutlichsten zeigen, beträgt doch hier der Torsionswinkel  $90^\circ$ , ein Winkel, wie er bei Pflanzen mit anderer Blattstellung nie erreicht wird.

Wenn diese eigene Art von Bewegung studiert wurde, so dienten dabei immer unsere gewöhnlichen Gartensträucher mit dekussierter Blattstellung als Versuchspflanzen, wie *Diervilla*, *Philadelphus*, *Lonicera*, *Deutzia*, *Cornus* usw. Eine aufmerksame Betrachtung dieser Sträucher läßt in der Tat die hier in Frage stehenden Orientierungsbewegungen gut erkennen. An den vertikalen Hauptsprossen aller dieser genannten Pflanzen stehen die Blattpaare auch im entwickelten Zustand dekussiert. An den horizontalen Sprossen dagegen sind die Blätter durch Torsion der Internodien in den beiden Seitenreihen der Zweige inseriert. Daß die zweizeilige Blattstellung wirklich durch eine Torsion der Internodien erreicht wurde, läßt sich deutlich an dem spiraligen Verlauf der von den Blattinsertionen am Internodium herlaufenden Riefen erkennen. Betrachtet man diese genauer, so sieht man, daß fast

immer die Spiralen das eine Mal von links nach rechts, das andere Mal von rechts nach links verlaufen. Die Blattpaare werden also normalerweise abwechselnd gedreht. Dabei führt jedes Internodium erst dann seine Drehung aus, wenn das vorhergehende die seine zu Ende geführt hat. Es ist also stets nur ein Internodium in Torsion begriffen. Damit im Zusammenhang steht, daß immer nur ein Internodium ausgebildet wird, während das folgende im Knospenzustande bleibt, bis das vorhergehende seine Entwicklung vollendet hat.

Die Ursachen der Orientierungstorsionen der Blätter werden hier nicht zum ersten Mal erörtert. Wir finden in der Literatur bereits zahlreiche, zum Teil sich sehr widersprechende Angaben.

Als erster studierte Frank (4) die geschilderten Torsionen. In seiner bekannten Abhandlung, in der er zum ersten Mal die wagerechte Richtung von Pflanzenteilen als eine Folge des Transversal-Heliotropismus resp. -Geotropismus hinstellt, kommt er auch auf die Internodiendrehungen der Horizontaltriebe von Sträuchern mit dekussierter Blattstellung zu sprechen. Er macht hier auf das regelmäßige Wechseln der Drehrichtung aufmerksam und versucht dies uns in folgender Weise verständlich zu machen. Er nimmt an, daß bei einer Drehung die Horizontalebene nicht ganz genau erreicht werde, so daß etwa das linke Blatt etwas nach oben, das rechte etwas nach unten gekehrt sei, dadurch kommt das nächste Blattpaar, bevor sein Internodium sich gedreht hat, nicht genau vertikal zu stehen; die Insertion des oberen Blattes liegt in unserem Falle etwas nach links. Das Internodium schlägt nun immer den kürzesten Weg ein; es dreht nach rechts<sup>1)</sup>. Frank nimmt nun weiter an, daß auch hier die Drehung nicht ganz vollendet wird. Dadurch müßte in unserem Falle das folgende Internodium, wenn es auf kürzestem Wege sein Ziel erreichen will, eine Linksdrehung machen. Ließ Frank die Zweige im Dunkeln sich entwickeln, so traten die Torsionen in der gleichen Weise ein. Daraus schließt er, daß die Ursache dieser Drehung die Schwerkraft sei; es soll dabei dem Internodium ein bestimmtes Vermögen zukommen, sich senkrecht auf die Richtung der Schwere und zwar mit der morphologischen Oberseite nach oben zu stellen. Unter gewöhnlichen Verhältnissen soll außer der Schwere auch das Licht an dieser Wirkung in gleichsinniger Weise beteiligt sein können.

1) Mit einer Drehung nach rechts bezeichne ich diejenige, welche im Sinne des Uhrzeigers, mit links diejenige, welche entgegen dem Sinne des Uhrzeigers verläuft, wenn der Zweig von vorn gesehen wird.

Diese Ansicht Franks fand in de Vries (17) einen scharfen Kritiker. Dieser Forscher verwirft die von Frank eingeführten Begriffe des Transversal-Heliotropismus und -Geotropismus und will jegliche wagerechte Lage von Sprossen als ein Resultat von verschiedenen inneren und äußeren Wachstumsursachen ansehen. Die hier in Frage stehenden Torsionen der Internodien sollen dadurch zustande kommen, „daß jedesmal das obere Blatt, dessen Medianebene fast niemals genau mit der vertikalen Ebene der Sprosse zusammenfällt, ein größeres mechanisches Moment besitzt als das untere“ (S. 277). Zum Beweise führt er einige Versuche aus, die wohl zu dieser Annahme führen können. Er entfernte vor dem Eintreten der Torsion das obere Blatt oder auch beide Blätter eines Blattpaares; war dies geschehen, so unterblieb die Torsion in dem sie tragenden Internodium. Wurde in gleicher Weise das untere Blatt allein entfernt, so trat eine sehr bedeutende Torsion (von etwas über 90°) ein. De Vries verwirft also die Ansicht Franks, der eine direkte Einwirkung der Schwere annahm, und erklärt den ganzen Drehvorgang rein mechanisch.

Zu fast dem gleichen Resultat war Wiesner (18) gekommen. Indes fühlte Wiesner die Unzulänglichkeit der rein mechanischen Erklärung. Er sagt, nachdem er die Versuche de Vries' besprochen hat: „Ich habe die Versuche an *Cornus mas* und *C. sanguinea* wiederholt, auch in verschiedener Weise abgeändert und bin genau zu derselben Auffassung gelangt. Nur möchte ich bemerken, daß allerdings an etiolierten Trieben es stets die Belastungsverhältnisse sind, welche die vertikalen Blattpaare, d. h. jene Paare, deren Glieder ihrer Anlage nach vertikal übereinander zu stehen kommen, ausschließlich in die wagerechte Lage bringen, nicht stets an solchen Trieben, welche unter dem Einfluß des Lichtes stehen. Hier kann das Licht durch positiven Heliotropismus ebenso gut, als durch das Übergewicht des oberen Blattes die Drehung des Internodiums veranlassen. Ja, ich möchte glauben, daß der gewöhnliche Fall der ist, daß die Blätter eines vertikalen Paares sich im labilen Gleichgewichte befinden, welches durch positiven Heliotropismus des Blattstieles gestört wird, wodurch die Drehung des Blattpaares eingeleitet wird“ (S. 53). Eigene Versuche über die Wirkung des Lichtes hat Wiesner nicht gemacht. Wenn er von etiolierten Sprossen spricht, so beruft er sich dabei auf den Versuch Franks, der auch im Dunkeln, wie schon erwähnt, die Drehung eintreten sah. Ebenso wie dieser Forscher,

der, wie wir hörten, dem Licht einen Einfluß beim Zustandekommen der Lichtlage zuschrieb, trotzdem er festgestellt hatte, daß auch im Dunkeln die Drehung erfolge, glaubt auch Wiesner ohne die Annahme einer Lichtwirkung nicht auskommen zu können. Man kann sich, wenn man dieses liest, des Gedankens nicht erwehren, daß die Verfasser mit der gegebenen Erklärung doch nicht recht zufrieden sind. Es fällt ja auch schwer sich vorzustellen, daß die Bewegung, welche die Blätter ausführen, um in die richtige Lichtlage zu kommen, nur durch die Schwerkraft verursacht werden soll.

Weiter muß hier eine Arbeit von O. Schmidt (12) erwähnt werden. Sie beschäftigt sich mit den bei den Blattstielen der Primärblätter von *Phaseolus vulgaris* und *Acer platanoides* unter gewissen Beleuchtungsverhältnissen auftretenden Torsionen. Diese Torsionen sollen allein auf „passives Wachstum“ zurückzuführen sein; die beiden Blatthälften sollen verschieden stark wachsen, so daß Belastungsverhältnisse entstehen, die notwendig zu einer Torsion führen müssen. Die durch das Eigengewicht der Blätter gegebenen Torsionsmomente sollen bei allen Bewegungen der ausschlaggebende Faktor sein. Diesen Schluß glaubt Schmidt aus seinen Klinostatenversuchen folgern zu müssen, bei denen er niemals Torsionen beobachtete. Wie wenig stichhaltig aber seine Erklärungsversuche sind, dürfte sich deutlich aus seinen eigenen Schlußworten ergeben: „Wenn auch die Ansicht über die Bedeutung der einzelnen Kräfte beim Zustandekommen der Lichtlage durch die mitgeteilten Tatsachen eine Berichtigung gefunden hat, so bleibt darum das Problem einer mechanischen Erklärung der Lichtlage in bezug auf seinen wichtigsten Punkt noch ungelöst. Weshalb werden die Bewegungen sistiert, sobald das Blatt in dieser bestimmten Weise sich gegen das Licht orientiert hat? weshalb wirken die Drehmomente nicht weiter und bringen dasselbe nicht in eine lotrechte Lage?“ (S. 35). Krabbe (6) bemerkt hierzu in seiner Kritik dieser Arbeit zutreffend: „Wenn Schmidt diese Frage nicht anders zu beantworten weiß, als daß er dem Licht irgend einen noch unbekanntem und zwar maßgeblichen Einfluß beim Erreichen der fixen Lichtlage zuschreibt, so begibt er sich damit zum Teil wieder auf den Standpunkt Franks“ (S. 226).

Noll (8, 9, 10) zieht die Torsionen der Blätter bei der Untersuchung der Orientierungsbewegungen der Blüten auch in den Kreis seiner Besprechungen und findet sie „als völlig analog mit denen zygomorpher Blüten, nämlich als Kombination von Geotropismus,

Epinastie und Exotrophie“ (S. 364). Diese Ansicht Nolls hat verschiedentlich scharfe Kritik gefunden. Ich verweise nur auf diejenige Schwendeners und Krabbes in ihrer Arbeit über die Orientierungstorsionen der Blüten und Blätter. Über die hier in Frage stehenden Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung hat Noll keine Versuche gemacht, er vermutet, daß es auch aktive Orientierungsbewegungen seien, welche bei diesen die normale Lichtlage herbeiführen.

Eine wesentliche Förderung erfuhr das Problem durch eine Arbeit Vöchtings (16), welche die Lichtstellung der Malvaceen zum Gegenstand hat. In einer großen Anzahl von Versuchen wird einwandfrei dargetan, daß der Geotropismus der Blätter und ebenso deren Eigengewicht für die Erreichung ihrer Lichtlage ohne jeden Einfluß ist, daß vielmehr diese, gleichviel ob sie durch einfache Krümmung oder durch Torsion erfolgt, einzig und allein durch den Einfluß des Lichts bedingt wird. Vöchting stellt also hier fest, daß die Blätter der Malvaceen das Vermögen besitzen, ihre Blattflächen senkrecht zum einfallenden Licht zu stellen, daß sie, wie Frank es genannt hatte, Transversal-Heliotropismus besäßen, daß ihnen aber auch, was für uns hier in Frage kommt, Heliotortismus zukomme, wie Schwendener später die Fähigkeit der Pflanzen nannte, unter dem Einfluß des Lichtes Drehungen auszuführen. Außer dieser für uns wichtigen Feststellung beweist Vöchting weiter, daß zwischen Blattfläche, Gelenk und Stiel Leitungsvorgänge und innere Wechselbeziehungen bestehen, die derart sind, daß der Blattstiel respektive das Gelenk alle Bewegungen ausführt, die ihm gleichsam von der Spreite zudiktirt werden.

Diese Arbeit Vöchtings ist nicht die letzte, die hier zu erwähnen ist. Es müssen noch zwei weitere Abhandlungen genannt werden, von denen vor allen die zweite für uns von Wichtigkeit ist, weil sie sich ausschließlich mit Torsionsbewegungen befaßt. Die erste Arbeit, die Krabbe (6) zum Verf. hat, ist für uns deshalb von geringerem Werte, weil der Autor in der zweiten, die er im Verein mit Schwendener herausgab, vielfach seine früheren Resultate widerruft oder zum mindesten anders deutet. Während zum Beispiel Krabbe in der ersten Arbeit noch das Vorhandensein von heliotropischen und geotropischen Torsionen leugnete, war das Hauptergebnis der zweiten Arbeit, „daß sowohl die Schwerkraft als auch das Licht an Organen, die Orientierungstorsionen ausführen, nicht nur krümmend, sondern auch direkt tordierend zu

wirken imstande ist“ (S. 365). Bei diesem Sachverhalt wird es genügen, auf diese Arbeit allein hier einzugehen.

Den Autoren kam es hauptsächlich darauf an, die Frage zu entscheiden, ob und inwieweit die im Dienste der Zweckmäßigkeit stehenden Blatt- und Blütenstieldrehungen einer mechanischen Erklärung fähig seien.

Für das Zustandekommen der Torsionen ist natürlich die Frage von der größten Bedeutung, ob durch Kombination zweier oder mehrerer Kräfte, von denen jede für sich nur krümmend in einer bestimmten Ebene wirkt, eine Torsion herbeigeführt werden kann. Eine Erklärung auf solcher Grundlage war vor allem von Ambronn (1) versucht worden. Schwendener und Krabbe wiederholen die Versuche Ambronn's und kommen zu dem entgegengesetzten Resultat, nämlich, „daß aus der Kombination zweier krümmender Kräfte wiederum nur eine Krümmung, niemals aber eine Torsion resultiert“ (S. 269). Das Resultat fällt ganz anders aus, wie Schwendener (14) in einem späteren sehr interessanten Versuch zeigt, sobald es sich nicht um zwei, sondern um drei Kräfte handelt. In diesem Fall ist das Resultat der Krümmungen immer eine Torsion. Indes hat dies Resultat für unsere Untersuchung wenig zu sagen, da die Verfasser des weiteren zeigen, daß, um die Torsionen herbeizuführen, immer nur eine Kraft genügt, entweder das Licht oder die Schwerkraft. Diese beiden Kräfte vermögen jede für sich Torsionen der Blüten und Blattstiele zu bewirken. Neben geotropischen resp. heliotropischen Krümmungen existieren darum auch geotropische resp. heliotropische Torsionen. Die mit diesen Torsionen oft gleichzeitig auftretenden heliotropischen, geotropischen und epinastischen Krümmungen sollen mit jenen in mechanischer Hinsicht in keinerlei Beziehungen stehen. In den geotropischen resp. heliotropischen Torsionen und Krümmungen haben wir zwei ganz verschiedene Wirkungsweisen einer und derselben Kraft. Um diese beiden besser auseinander zu halten, führen Schwendener und Krabbe für die erstere einen neuen Namen ein und nennen die Fähigkeit der Organe unter dem Einfluß der Schwerkraft zu tordieren „Geotortismus“. Danach wird entsprechend die Fähigkeit unter dem Einfluß des Lichtes Drehungen auszuführen „Heliotortismus“ genannt.

Die geotropischen — dasselbe gilt mutatis mutandis für die heliotropischen — Torsionen sollen in der gleichen Weise wie die geotropischen Krümmungen erfolgen, die Schwerkraft soll hier nur

durch Vermittlung des Protoplasmas das Membranwachstum der einzelnen Zellen nicht einseitig, sondern in schiefer Richtung beeinflussen. Weiteres läßt sich nach der mechanischen Seite hin über das Zustandekommen der Torsionen nicht sagen.

Wenn wir nun weiter nach den Ursachen fragen, welche die Torsionen der Blättstiele herbeiführen, so wird vor allem der Schwerkraft eine große Bedeutung zugelegt. Wenn die Verf. Pflanzen in von der normalen Lage abweichender Stellung ins Dunkle brachten, so führten die nicht in der Normallage befindlichen Organe solange Bewegungen aus, bis sie dieselbe wieder erreicht hatten. Die dabei auftretenden Torsionen sind natürlich je nach der Lage der Organe verschieden groß. Da bei den angestellten Versuchen auf den Klinostaten bei Ausschaltung einseitiger Lichtwirkung die Torsionen ausblieben, kommen die Autoren zu dem Resultat, „daß die unter Ausschluß einseitiger Beleuchtung auftretenden Blatt- und Blütenstieldrehungen echte geotropische Torsionen repräsentieren“ (S. 301).

Nach Ansicht der Verf. hat ferner auch das Licht einen Einfluß auf die Bewegung der Blätter. Treten doch oft bei einseitiger Beleuchtung Torsionen auf, die den durch die Schwerkraft verursachten gerade entgegengesetzt wirken. Das Licht soll denn auch bei einseitiger Beleuchtung für die Richtung und das Maß den allein ausschlaggebenden Faktor liefern. Nach diesen Feststellungen war es gegeben zu fragen, ob auch das Licht für sich allein tordierend zu wirken vermag, oder ob zur Erzielung von Drehungen die gleichzeitige Mitwirkung von anderen Faktoren, vor allem der Schwerkraft notwendig sei. Soll diese letzte Frage bejaht werden müssen, so muß weiter nach den Beziehungen gesucht werden, welche zwischen der Wirkung des Lichtes und der Schwerkraft bestehen.

Zahlreiche Versuche mit Blüten von *Viola* ergaben die wichtige Tatsache, daß „auf dem Klinostaten dieselben Drehungen auftreten wie in den Fällen, in welchen die Versuchsobjekte gleichzeitig auch unter der Einwirkung der Schwerkraft stehen“ (S. 332). Es kann also kaum Zweifel bestehen, daß es auch heliotropische Torsionen gibt.

Der gleiche Versuch mit Blättern angestellt, ergab ein wesentlich anderes Resultat. Als Versuchspflanze dienten die Primärblätter von *Phaseolus* und *Soja*. An normal wachsenden, auf-

rechten Exemplaren dieser Pflanzen bilden die Stiele der Primärblätter mit dem Sproß einen Winkel von  $45^{\circ}$ . Die Lamina dieser Blätter liegen im normalen Zustande horizontal. Fällt das Licht nun horizontal ein, so stellt sich die Lamina durch eine Drehung des Blattstiels um  $90^{\circ}$  senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen. Werden nun aber Pflanzen mit normaler Blattstellung auf dem Klinostaten einseitig beleuchtet, so ist die erste wahrzunehmende Erscheinung die, daß der Blattstiel und die Lamina sich senken. Der Blattstiel bildet nun mit dem Sproß einen Winkel von genau  $90^{\circ}$ , während die Lamina mit dem Blattstiel jetzt auch denselben Winkel bildet. Nunmehr beginnt das mit der Spitze senkrecht nach unten gerichtete Blatt durch eine Krümmung des Blattstiels die Lamina in die richtige Lichtstellung zu bringen. Torsionen treten nach Ausschluß der einseitigen Schwerkraftwirkung an den Blättern von *Phaseolus* und *Soja* niemals ein. Die Lichtlage wird danach auf dem Klinostaten in ganz anderer Weise als unter normalen Verhältnissen erreicht.

Aus diesem eigentümlichen Verhalten schließen die Autoren, daß Drehungen der Blattstiele der genannten Pflanzen nur unter dem Einfluß der Schwerkraft eintreten und daß gewisse Beziehungen zwischen der Wirkung des Lichtes und der Schwerkraft bestehen. „Das Licht soll durch Vermittlung des Protoplasmas die Schwerkraft zur Ausführung von Bewegungen veranlassen, die oft entgegengesetzt sind denjenigen, welche die Schwerkraft für sich allein bedingt“ (S. 343). Daneben geben sie aber auch eine andere, viel näherliegende Erklärung, wonach die Schwerkraft nur die Rolle des Gärtners spielt, „der die Pflanzenteile durch Festbinden oder andere Manipulationen den äußeren Richtkräften gegenüber in bestimmte Lagen bringt, ohne dadurch Drehungen unmöglich zu machen“ (S. 344). Diese Erklärung wurde experimentell nicht auf ihre Richtigkeit untersucht, obschon dies doch sehr einfach ausführbar gewesen wäre. Klinostatenversuche mit anderen Pflanzen (*Fuchsia*, *Dahlia*, *Acacia lophanta*) führten zu dem gleichen Resultat. Auch sie ergeben, daß die Blätter dieser Pflanzen zur Ausführung von Orientierungstorsionen gegenüber einseitiger Beleuchtung nur befähigt seien, wenn sie unter gleichzeitiger Einwirkung von Licht und Schwerkraft stehen. Dies Resultat schließt nun keineswegs aus, daß es Blätter gibt, welche sich auf dem Klinostaten ebenso verhalten wie die oben erwähnten *Viola*-Blüten, die also ohne Mitwirkung der Schwerkraft Torsionen auszuführen imstande sind.

Da der Drehvorgang schon so häufig Gegenstand der Diskussion war, so könnte es scheinen, als ob es wenig Aussicht auf Erfolg verspräche, nun einen bestimmten Drehvorgang noch einmal zu untersuchen. Wenn man aber bedenkt, daß Schwendener und Krabbe nur gelegentlich auf Internodientorsionen zu sprechen kommen, daß sie eigene diesbezügliche Versuche nicht angestellt haben und deshalb auch nichts Prinzipielles über diese Orientierungstorsionen zu sagen vermögen, und wenn man außerdem die Resultate, die Schwendener und Krabbe bezüglich der Torsionen im allgemeinen erhielten, berücksichtigt, dürfte eine spezielle Untersuchung von ganz bestimmten Torsionen geradezu verlockend sein. Meine Absicht war ursprünglich, die Internodientorsion in ihrer Allgemeinheit zu untersuchen. Indes fand ich sehr bald, daß es vorteilhafter sei, mich auf die Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung zu beschränken. Diese dürften besonders geeignet sein, über manche dunkle Punkte weitere Aufklärung zu geben.

Vor allem legte ich mir auch die Frage vor, welchen Einfluß das Gewicht des oberen Blattes beim Zustandekommen der fixen Lichtlage hat. Wenn ich nochmals auf diese Frage hier eingehe, so liegt nicht etwa in meiner Absicht, alte Ansichten, die lange und gründlich (durch Vöchting) abgetan sind, zu neuem Leben zu erwecken. Wie bereits erwähnt ist von namhaften Forschern das Gewicht des oberen Blattes als Ursache für die Internodientorsionen angegeben worden und diese ihre Angabe vermochten sie durch bestechende Versuche zu belegen, die bis heute noch nicht widerlegt worden sind. Schwendener und Krabbe erklären das Ausbleiben der Drehung, wenn das obere Blatt oder oberes und unteres Blatt abgeschnitten sind, durch den Hinweis, daß die Bewegung immer zweckmäßig vor sich gehe, daß in diesen Fällen eine Bewegung nicht mehr nötig sei. Diese Erklärung vermag mich wenig zu befriedigen, ganz abgesehen davon, daß ich sehr bezweifle, daß die Lage des unteren Blattes, wenn die Drehung des Internodiums nicht stattgefunden hat, zweckmäßig ist. Einen gewissen Einfluß, der für den Drehvorgang von untergeordneter Bedeutung sein soll, legen auch Schwendener und Krabbe dem Gewicht bei. Die Ansicht von de Vries, die später durch Wiesner bekräftigt wurde, ist bis heute nicht widerlegt worden, sie läßt sich nach den bis heute gemachten Versuchen ebenso verteidigen wie die Ansicht Schwendeners und Krabbes. Meine ersten Versuche waren

denn auch darauf gerichtet, den Einfluß des Gewichts am Zustandekommen der Drehungen zu studieren.

Durch eine größere Anzahl von Versuchen gelang es, den Nachweis zu erbringen, daß beim Drehvorgang mechanische Momente von ganz untergeordneter Bedeutung seien. Als dies einmal festgestellt war, ging ich naturgemäß dazu über, den Einfluß des Lichts und der Schwerkraft zu bestimmen.

Meine Versuche beschränkten sich nicht allein auf die Internodientorsionen, sondern es wurden auch solche mit den Primärblättern von *Phaseolus*, die Schwendener und Krabbe hauptsächlich bei ihren Versuchen über die Torsionen der Blätter verwandten, angestellt. Ich habe diese in den Kreis meiner Untersuchungen hineingezogen, um zu sehen, wie die Resultate mit den an Pflanzen mit dekussierter Blattstellung gewonnenen in Einklang zu bringen sind.

Begonnen wurde diese Arbeit im Sommer 1913 im Pflanzenphysiologischen Institut zu Leipzig. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimen Rat Pfeffer für die Anregung und das mir entgegengebrachte Interesse an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Leider war mein Aufenthalt in Leipzig nur kurz bemessen. Im Sommer 1914 wurde diese Arbeit im Botanischen Institut der Universität Tübingen fortgesetzt und vollendet. Auch Herrn Professor v. Vöchting bin ich in der gleichen Weise zu Dank verpflichtet.

---

Bevor ich zu meinen Versuchen übergehe, mögen mir einige allgemeine Bemerkungen über die Häufigkeit der Internodientorsionen, über die verwandten Versuchspflanzen und vor allem auch über den äußeren Verlauf der Torsion gestattet sein.

## I.

### Über die Häufigkeit der Internodientorsionen, über die verwandten Versuchspflanzen, über den äußeren Verlauf des Drehvorganges.

Die Internodiendrehungen sind eine im Pflanzenreich sehr verbreitete Erscheinung. Sie finden sich nicht allein bei den hier in Frage stehenden Zweigen mit dekussierter Blattstellung, nein auch die Zweige mit anderer Blattstellung zeigen sie. Wie bereits erwähnt, hat Frank (4) zuerst auf die große Verbreitung dieser

Drehungen hingewiesen und den äußeren Verlauf der Torsion bei den Zweigen mit verschiedener Blattstellung geschildert. Ich kann deshalb hier auf seine Ausführungen verweisen. Stets tritt die Torsion nur an den Horizontaltrieben auf. Mit der Wahl der Zweige mit dekussierter Blattstellung ist nur eine bestimmte Gruppe herausgenommen.

Es sind nun aber keineswegs alle Pflanzen mit dekussierter Blattstellung zu verwenden, denn immer nur ganz bestimmte Arten zeigen die in Frage stehenden Torsionen. Besonders schön tritt die Erscheinung, wie dies bereits gesagt wurde, an unseren Gartensträuchern auf. Es wurden von mir die folgenden zur Untersuchung verwandt: *Philadelphus Gordonianus*, *Ph. pubescens*, *Ph. latifolius*, *Ph. coronarius*, *Ph. floribundus*; *Deutzia crenata*, *D. scabra*; *Diervilla florida*; *Lonicera Ruprechtiana*, *L. nigra*, *L. tartarica*; *Cornus mas*, *C. sanguinea*; *Laburnum Adami*; *Rhodotypos kerrioides*.

Im Laufe meiner Untersuchungen stellte sich das Bedürfnis heraus, solche Pflanzen zu haben, die vor Wind und Wetter geschützt im Gewächshaus verwandt und vor allem auf den Klinostaten gebracht werden konnten. Beim Suchen nach solchen erwiesen sich die Hypericaceen als besonders geeignet. Doch auch von diesen sind nicht alle zum Versuch gleich gut. Diejenigen Arten, welche mehr strauchartig ausgebildet sind und im ganzen Wuchs üppiger und kräftiger waren, erwiesen sich als am besten brauchbar. Die von mir benutzten Arten waren die folgenden: *Hypericum Moserianum*, *H. calycinum*, *Androsaemum officinale* und eine vierte Art, die nicht bestimmt werden konnte, da sie nicht zum Blühen kam. Sie steht, was die sonstige morphologische Ausgestaltung angeht, nahe zu *Androsaemum officinale*. Da die *Hypericum*-Arten sich bei allen Versuchen gleichmäßig verhielten, so dürfte der Name der Art von ganz untergeordneter Bedeutung sein. Ich habe gerade mit ihr eine große Anzahl von Versuchen gemacht, da sie sich als sehr geeignet erwies. Der Einfachheit wegen werde ich sie *Hypericum IV* nennen.

Was den Ort anbelangt, wo meine Versuche vorgenommen wurden, so wurde naturgemäß ein großer Teil derselben draußen an den Sträuchern an Ort und Stelle ausgeführt, während die Licht- und Schwerkraftversuche in den Gewächshäusern der Botanischen Gärten anfangs zu Leipzig, später zu Tübingen zur Ausführung gelangten.

Ehe wir an die experimentelle Lösung unserer Frage herantreten, ist es für uns notwendig, die Details des Drehvorgangs zu kennen. Von diesem macht man sich leicht ein ganz falsches Bild. Da bei den uns zur Untersuchung vorliegenden Pflanzen die Blätter dekussiert stehen, ist man versucht anzunehmen, daß die Blätter sich in jedem Zustand des Drehvorgangs das Gleichgewicht halten, also nie ein Kräfte-moment nach irgend einer Seite vorhanden sei. Dies ist indes nicht der Fall, wie eine genaue Beobachtung des ganzen Drehvorgangs sofort zeigt.

Dadurch, daß immer nur ein Internodium in der Entwicklung sich befindet und diese sowohl als auch der Drehvorgang erst beendet sein muß, bevor das nächste zu drehen anfängt, wird erreicht, daß die Blattinsertionen des nächsten jungen Blatt-paares immer vertikal stehen, und daß also die Blattflächen vorn über der Knospse

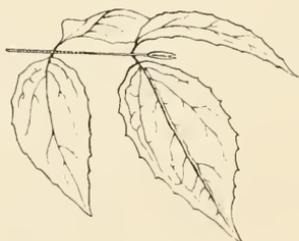


Fig. 1.

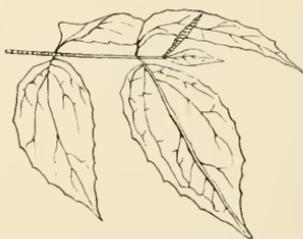


Fig. 2.

zusammenge-faltet mit den Oberseiten nach innen in der Horizontal-ebene liegen (Fig. 1). Was oberes Blatt ist, hängt allein von der Drehrichtung des vorderen Blatt-paares ab. Das Internodium streckt sich nun in die Länge und gleichzeitig werden die Blätter größer. Sodann erhebt sich das obere Blatt vom unteren, während das untere ruhig in seiner Lage verbleibt. Fig. 2 stellt diese Phase des Drehvorgangs dar. Das obere Blatt erhebt sich dabei um einen gewissen Winkel, der bei ein und derselben Pflanze verschieden groß sein kann, aber niemals größer als  $90^\circ$  ist. Das obere Blatt neigt sich nun leicht nach rechts oder links und beginnt bei den meisten Pflanzen hiermit gleichzeitig sich in dem meist nur sehr kurzem Stiel um den eigenen Mittelnerv zu tor-dieren und zwar in umgekehrter Richtung, in welcher gewöhnlich etwas später das Internodium dreht, um so auf kürzestem Wege die Oberseite in die horizontale Ebene zu bringen (Fig. 3). Bis

jetzt war von einer Internodiendrehung noch nichts zu sehen, ebensowenig wie wir eine Bewegung des unteren Blattes wahrzunehmen vermögen. Bei dem weiteren Verlauf setzt die Drehung ein und damit ist auch eine Bewegung des unteren Blattes mitgegeben. Das untere Blatt muß durch die Drehung der Insertionsebene aus der vertikalen Richtung in die horizontale seine bisher bewahrte Lage aufgeben. Es wird aber nicht allein passiv gehoben, sondern es führt nun auch selbst aktive Drehungen aus, es dreht sich in der gleichen Weise wie das obere Blatt um seinen Mittel-nerv. Während dieser Drehung hebt es sich auch von dem Sproß ab und bildet schließlich, wenn die Internodiumdrehung und die eigene Drehung vollendet ist, mit diesem den gleichen Winkel wie das obere Blatt. In dieser Stellung ist die Ruhelage erreicht, das Blattpaar befindet sich nunmehr im Gleichgewicht.

Wir sehen also, daß der Drehvorgang in gewissen Phasen verläuft, von denen wir etwa die folgenden unterscheiden können: 1. die Knospenlage; 2. das Erheben des oberen Blattes; 3. das Seitwärtsneigen des oberen Blattes; nach rechts oder links; 4. die Torsion des Internodiums. Gleichzeitig mit dieser hebt sich das untere Blatt vom Sproß ab und bildet mit ihm einen immer größer werdenden Winkel. Oberes und unteres Blatt führen dabei beide eine Torsion um ihren Blattstiel aus. 5. Die endgültige Ruhelage.

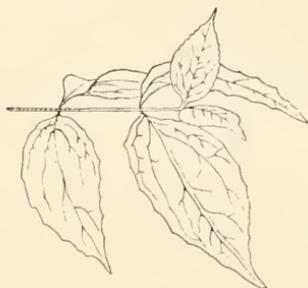


Fig. 3.

Diese Schilderung läßt erkennen, daß ein mechanischer Erklärungsversuch, wie ihn de Vries durchführt, zunächst durchaus nicht von der Hand zu weisen ist. Durch das alleinige Erheben des oberen Blattes und dessen Überneigen nach einer Seite wird in der Tat ein wohl zu beachtendes mechanisches Moment geschaffen. Ein im indifferenten Gleichgewicht befindliches Kräftepaar, an das man bei dekussierter Blattstellung denken könnte, ist nur am Schluß, wo die Drehung ja auch zum Stillstand kommt, vorhanden. Ob das Gewicht wirklich die Ursache der Torsion ist, dies festzustellen galten meine ersten Versuche, die deshalb auch zuerst zur Sprache kommen sollen.

## II.

**Kann das Gewicht des oberen Blattes als Ursache der Drehung in Frage kommen?**

Es lag auf der Hand, die Versuche, die de Vries als Beweis für die mechanische Erklärung des Drehvorganges angibt, zu wiederholen und zu variieren.

Wie de Vries und Wiesner fand auch ich bei allen untersuchten Pflanzen, daß die Drehung unterbleibt, wenn man das obere Blatt abschneidet und das untere am Zweig läßt, daß sie dagegen immer eintritt, wenn man das untere abschneidet und das obere am Zweig läßt. Dabei war es ganz gleichgültig, in welcher der oben genannten Phasen sich das Blattpaar befand, ob also das obere Blatt noch mit seiner Oberfläche auf dem unteren lag, ob es sich erhoben hatte, oder ob die Drehung bereits begonnen hatte. Wenn die Drehung schon eingesetzt hatte, so hörte dieselbe sofort auf, sobald das obere Blatt beseitigt war.

De Vries und Wiesner zogen aus diesen Versuchen den Schluß, daß das Gewicht des oberen Blattes die Ursache der Torsion sei. In der Tat hört jede Drehung auf, sobald das obere Blatt und damit sein Gewicht beseitigt ist. Wenn wirklich das Gewicht des oberen Blattes die Ursache der Torsion ist, so liegt es nahe zu fragen, welches Gewicht denn noch ausreiche, eine Drehung des Internodiums herbeizuführen. Dieses noch gerade ausreichende Gewicht läßt sich ja einfach durch partielles Abschneiden der Blattflächen bestimmen.

Durch die Verwundung, die man der Blattfläche durch das Abschneiden eines Teiles beifügt, greift man tief in dessen Organismus ein. Dies Eingreifen wird um so mehr empfunden werden, je jünger das Blatt ist, an dem die Operation ausgeführt wird. Nun ist aber das Blattpaar während des ganzen Drehvorganges in voller Entwicklung, selbst wenn es die Ruhelage eingenommen hat, nimmt es noch um ein Bedeutendes an Größe und Gewicht zu. Dies Eingreifen in den Organismus kommt augenblicklich für uns nur deshalb in Betracht, weil das Wachstum und deshalb die Gewichtszunahme durch dieses beeinflußt wird. Es ist mit anderen Worten nicht gleichgültig, in welcher der obigen Drehphasen das Beschneiden der Blätter vorgenommen wird. Um allen sich hier geltend machenden Fehlern zu begegnen, habe ich das gleiche

Stück von Blättern in allen Entwicklungszuständen abgeschnitten. So sind immer mehrere Versuche zu einer Versuchsreihe zusammengestellt, die alle auf eines hinausgehen. Diese Zusammenstellung mehrerer Versuche zu einer Versuchsreihe habe ich in dem ganzen ersten Teil beibehalten. Die ersten Versuchsreihen sollen zunächst, wie gesagt, feststellen, bei welchem vorhandenen Teil der Blattfläche eine Torsion des Internodiums noch eintritt.

Versuchsreihe 1. Vom oberen Blatt wird die Spitze der Lamina abgeschnitten. Um in allen Versuchen den gleichen, der Größe der Blattfläche entsprechenden Teil abzuschneiden, zerlegte ich mir vor dem Abschneiden den Mittelnerv in drei Teile und schnitt durch den äußersten Teilpunkt den oberen Teil der Blattfläche quer ab.

Versuch a): Das Blattpaar ist noch im Knospenzustande, als das Abschneiden vorgenommen wurde.

Resultat: Das Abschneiden hat keinen Einfluß auf die normale Drehung des Internodiums.

Versuch b): Das obere Blatt hat sich gerade erhoben.

Resultat: Die Drehung wird ebenfalls normal vollendet.

Versuch c): Das obere Blatt ist zur Seite geneigt, steht also gerade vor der Drehung.

Resultat: Wie in Versuch a) und b).

Versuch d): Das Blattpaar ist am Drehen.

Resultat: Wie in den vorigen Fällen.

Die Drehung geht also in allen diesen Versuchen normal vor sich. Ich habe mich natürlich davon überzeugt, daß das Resultat bei allen Versuchspflanzen das gleiche war. Für gewöhnlich wurden von mir zu diesen Versuchen *Philadelphus*-Arten benutzt, weil diese Sträucher so viel angepflanzt sind und weil sie die Torsion besonders schön und klar zeigen. Vom Versuch a) trifft das, was über die Verwundung gesagt wurde, am meisten zu; nur muß berücksichtigt werden, daß man in dem vorliegenden Falle wenig oder gar nicht das wachstumfähige Gewebe trifft, das bekanntlich zumeist an der Blattbasis lokalisiert ist. In dem Versuche a) wird durch das weitere Wachstum der Basis am Schluß ein verhältnismäßig zu großes Gewicht, als beabsichtigt war, vorhanden sein. Das gleiche gilt, wenn auch nicht in dem gleichen Maßstabe, von den übrigen Versuchen. Will man ganz genau sein,

so muß man immer korrigierend eingreifen. Dies habe ich auch in einem Falle getan, indem ich zunächst ein noch im Knospenzustand befindliches Blatt um das angegebene Stück beschnitt. Dann aber ließ ich das Blatt nun nicht ruhig weiter wachsen, sondern entfernte das erste Mal, als sich das obere Blatt erhob, und noch einmal, als die Drehung halb vollendet war, einen entsprechenden Teil, wobei das untere ganze und im gleichen Maße wachsende Blatt zur Richtschnur diente. Das Resultat war wieder das gleiche. Es kann also nicht zweifelhaft sein, daß das Abschneiden des in Frage stehenden Teiles ohne jeden Einfluß auf die Torsion ist. Sehen wir deshalb weiter zu, ob das Abschneiden eines größeren Teils einen Einfluß hat.

Versuchsreihe 2. Das obere Blatt wird zur Hälfte der Quere nach abgeschnitten. Wird mit der Hälfte des oberen Blattes noch eine Torsion des Internodiums herbeigeführt?

Versuch a): Die Blätter waren noch zusammengefaltet, als das Abschneiden vorgenommen wurde.

Resultat: Die Drehung trat in den meisten Fällen ein. In einer größeren Anzahl von Versuchen waren nur wenige Ausnahmen festzustellen.

Versuch b): Das obere Blatt hat sich gerade erhoben, als der Versuch einsetzte.

Resultat: Die Drehung trat hier in etwa der Hälfte der Fälle ein, in der anderen Hälfte blieb sie aus.

Versuch c): Das Blattpaar hat die Drehung begonnen, als das Gewicht des oberen Blattes um die Hälfte verringert wurde.

Resultat: In den meisten Fällen ist die Drehung am folgenden Tag wieder aufgehoben, in einigen ist die Drehung stehen geblieben, wie sie bei Beginn des Versuches war.

Besonders bevorzugt wurden auch bei diesen Versuchen *Philadelphus*-Arten. Aber auch an anderen Sträuchern wurden die Versuche stets mit dem gleichen Erfolg durchgeführt. Alle ließen erkennen, daß die Wahrscheinlichkeit des Eintretens der Torsion um so größer wird, je früher das Abschneiden vorgenommen wird. Dies unregelmäßige Verhalten findet eine einfache Erklärung. Wenn das Blatt noch jung ist, so kann es den durch das Abschneiden herbeigeführten Gewichtsmangel durch basales Wachstum leicht ersetzen, es ist also auch in diesem Falle am Schluß des Versuches nicht mehr das halbe

Blatt beseitigt, sondern ein viel geringeres Stück. Ich machte deshalb auch hier den Versuch, indem ich immer korrigierend eingriff. In diesem Falle blieb jede Drehung aus. Es kann deshalb als Resultat dieser Versuchsreihe bezeichnet werden, daß die Drehung unterbleibt, wenn man die Hälfte des oberen Blattes weg-schneidet<sup>1)</sup>.

Aus diesem Resultat ohne weiteres zu schließen, daß das verringerte Gewicht die Ursache für das Ausbleiben der Torsion sei, ist verfrüht. Wir müssen wohl bedenken, daß wir durch das Abschneiden die normalen Verhältnisse wesentlich ändern. Bei der Schilderung des normalen Drehvorganges hörten wir, daß das untere Blatt die Drehung nicht durch sein Gewichtsmoment hindere. Gilt dies nun auch für den Fall, daß wir das obere Blatt halb abschneiden? Sobald die Drehung des Internodiums beginnt, hebt sich, wie wir hörten, das untere Blatt von dem Sproß ab und beschreibt dabei einen immer größer werdenden Winkel, der schließlich, wenn die Internodiendrehung vollendet ist, gleich dem Winkel ist, den das obere Blatt mit der Sproßachse bildet. In diesem normalen Falle ist das statische Moment des oberen Blattes anfänglich um ein Bedeutendes größer als das des unteren Blattes, das zu Anfang der Drehung = 0 ist, weil die Entfernung der Kraft vom Drehpunkt = 0 ist. Gleich mit dem Beginn der Internodiendrehung nimmt aber das Moment des unteren Blattes, da mit dem Fortschreiten der Drehung die Entfernung der Kraft vom Drehpunkt auch bei diesem nun größer und größer wird, an Größe zu, bis die Ruhelage erreicht ist, wo es gleich dem des unteren Blattes ist. Schneiden wir das obere Blatt halb weg, so verringern wir das statische Moment des oberen Blattes um die Hälfte. Das untere Blatt bekommt nun sehr bald ein größeres statisches Moment als das obere. Da dieses dem oberen entgegen wirkt, so kann sicherlich, wenn der ganze Vorgang rein mechanisch erklärt werden soll, das Resultat der zweiten Versuchsreihe nicht anders lauten, als wir festgestellt haben. Es wird deshalb auch, wenn wir entscheiden wollen, ob das Gewicht des oberen Blattes als Ursache für die Drehung in Frage kommt, für uns nicht unwichtig sein, zu untersuchen, ob das untere Blatt die Torsion hindern kann. Hierauf läßt sich im Anschluß an obige Versuche sehr leicht durch die folgenden Versuche eine Antwort finden.

1) Daß die Drehung unterbleibt, wenn man ein größeres Stück abschneidet, ist ja selbstverständlich.

## Versuchsreihe 3.

Versuch a): Es wird nicht nur von dem oberen Blatt die Hälfte der Quere nach abgeschnitten, sondern auch das untere in der gleichen Weise behandelt. Der Versuch wird an fast allen Versuchspflanzen gemacht.

Resultat: Die Drehung tritt regelmäßig ein. Dabei war es ganz gleichgültig, wann der Versuch ausgeführt wurde, ob im jugendlichen Alter oder während der Drehung, oder ob immer wieder korrigierend eingegriffen wurde.

Versuch b): Das untere Blatt wird ganz beseitigt und das obere wie im vorigen Versuch halb abgeschnitten. Die Versuche werden hier nur an *Diervilla florida* ausgeführt.

Resultat: Die Drehung des Internodiums tritt normal ein.

Versuch c): Das obere ist wieder halb durchschnitten, von der Blattfläche des unteren ist ein Viertel fortgenommen. Versuchspflanze war dieselbe wie in den vorigen Versuchen.

Resultat: Die Torsion tritt normal ein.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß beim Abschneiden einer Hälfte des oberen Blattes die Torsion nicht deshalb ausbleibt, weil etwa die Kraft beseitigt ist, sondern die Drehung unterbleibt deshalb, weil eine andere Kraft sie in der Ausübung behindert. Wenn das Gewicht des oberen Blattes die Ursache der Torsion sein sollte, so genügt sicherlich noch das halbe Gewicht.

Eine weitere Verstümmelung vorzunehmen ist nicht ratsam, da man zu sehr in die wachstumsfähige Zone hineinkommt und so die Verhältnisse zu sehr geändert werden. Statt dessen will ich lieber einige Versuche anführen, die auch hierher gehören, wo aber die Blattfläche nur unbedeutend verletzt worden ist.

## Versuchsreihe 4.

Versuch a): Durch die Mitte des unteren Blattes wird als Gewicht eine Nadel gesteckt, die zum mindestens doppelt so schwer war als das Blatt. Das obere Blatt hat sich gerade erhoben, als der Versuch angesetzt wurde. Versuchspflanze ist *Philadelphus floribundus*.

Resultat: Das Resultat in einer größeren Anzahl von Versuchen war, daß die Drehung normal eintrat. Nur in ganz wenigen Fällen blieb die Torsion aus.

Versuch b): Durch die Mitte des unteren Blattes werden zwei Nadeln von einem Gewichte von zusammen 0,2 g gesteckt, das ungefähr dem vierfachen Gewicht des Blattes entspricht. Auch hier hat sich das obere Blatt gerade erhoben. Die Versuchspflanze ist die gleiche, wie im Versuch a).

Resultat: Eine ausgesprochene Torsion des Internodiums kam nicht zustande. Das obere Blatt war immer stark nach der einen Seite geneigt, es war auch hier offenbar durch das zu schwere Gewicht des unteren Blattes an der Drehung behindert worden.

Der Versuch fiel ganz anders aus an anderen Versuchspflanzen. Bald war das Gewicht, das durch das obere Blatt gehoben werden konnte, größer, bald kleiner. So trat in einem Falle bei *Diervilla florida* die Drehung sogar bei einer Belastung von 0,3 g ein, die ungefähr dem fünffachen Gewicht des Blattes entsprach. Allerdings stand im letzteren Falle das untere Blatt etwas unter der Horizontalebene, aber die eingetretene Drehung ließ sich trotzdem gut erkennen.

Die Resultate dieser Versuchsreihe stimmen mit den der vorigen darin überein, daß die Drehung normal eintritt, wenn auch das Gewicht des unteren Blattes größer ist als das des oberen, daß dies aber nur bis zu einer gewissen Grenze geht. In dieser letzten Versuchsreihe, in der jede größere Verwundung des Blattes vermieden wurde, vermag jedenfalls die die Torsion herbeiführende Kraft bedeutend mehr auszuführen, als in der ersten Versuchsreihe festgestellt wurde. Diese Versuche lassen schon klarer erkennen, daß das Gewicht des oberen Blattes schwerlich für die Torsion verantwortlich zu machen ist. Man erkennt hier deutlich, daß das obere Blatt eine Arbeit leistet, die nicht durch das Gewicht des oberen Blattes allein geleistet werden kann. Man muß nunmehr auch im Hinblick auf die Ergebnisse der Versuchsreihe 4 annehmen, daß das Beschneiden des oberen Blattes die bei der Torsion wirkende Kraft sehr beeinträchtigt hatte, wenn durch ein geringes Gegengewicht, wie es das halbe untere Blatt darstellt, die Drehung bereits aufgehoben wird.

Im Anschluß an die Versuche der beiden letzten Reihen soll hier noch ein weiterer Erwähnung finden, der besonders eng mit diesen im Zusammenhang steht.

Versuch: Das obere Blatt wird längst des Mittelnervs, also nicht quer, sondern der Länge nach durchschnitten. Der Versuch wird an Blättern in allen Phasen der Drehung vorgenommen. Versuchspflanze ist auch hier zumeist eine *Philadelphus*-Art.

Resultat: Wie auch der Versuch angestellt wurde, das Resultat war immer das gleiche: Die Torsion trat normal ein.

Hier ist auch die Hälfte des Blattgewichtes beseitigt, trotzdem tritt die Drehung normal ein. Dies Resultat könnte uns auffallen, da wir ja zeigen konnten, daß beim Beseitigen des halben Gewichtes des oberen Blattes die Drehung unterbleibt. Wo liegt der Grund, daß das eine Mal die Drehung normal eintritt, das andere Mal nicht? Hier in dem zweiten Falle ist das statische Moment des oberen Blattes in jedem Augenblick der Drehzeit größer als in dem Falle, wo das obere Blatt der Quere nach durchschnitten war, da die Entfernung des Schwerpunktes der gedrehten Masse vom Drehpunkt größer ist. Dies größere statische Moment kann ja sicherlich leichter das Hindernis beseitigen, welches in dem Falle, wo das obere Blatt der Quere nach durchschnitten war, die Drehung verhinderte. Sicherlich wirkt dieser Faktor unterstützend mit. Er wird um so mehr ins Gewicht fallen, da, wie wir zeigen konnten, die Drehkraft durch das Abschneiden gegenüber der im normalen Falle wirkenden sehr vermindert worden ist. Die Herabsetzung der eigentlichen tätigen Kraft läßt die Wirkung der anderen Kräfte besser hervortreten, als dies beim normalen Drehvorgang der Fall ist. Wir können indes auch annehmen, daß die Drehkraft, wenn das Blatt der Länge nach durchschnitten wird, in viel geringerer Weise beeinflußt wird, als wenn der Schnitt der Quere nach geführt wird, da die Art der Verwundung doch im letzten Falle eine ganz andere als im ersten Falle ist. Dies läßt sich natürlich nicht leicht untersuchen. Wie die Dinge auch liegen, das eine steht jedenfalls fest, daß selbst in diesem Falle, wo wir einen Einfluß des Gewichtes fanden, das Gewicht zur Erklärung der Torsion nicht ausreicht; denn auch hier hebt ein um einen Teil verkürztes Blatt ein ganzes. Dabei wird nicht etwa die Drehung unvollständig ausgeführt; das obere halbe Blatt steht am Schluß der Torsion in genau der gleichen Ebene, wie das untere ganze Blatt.

Immerhin sehen wir hieraus, daß mechanische Faktoren mitspielen können. Um indes diese in die Erscheinung treten zu lassen, muß man schon tief in den Organismus eingreifen und dadurch die eigentlich wirksame Kraft sehr verringern. Beim normalen Torsionsvorgang werden sie mit im Spiele sein, aber soviel läßt sich schon jetzt sagen, daß sie hier von ganz untergeordneter Bedeutung sind. Ich habe mich nun mit diesen Versuchen nicht begnügt, sondern durch weitere den Anteil der einzelnen Kräfte an der Torsion zu erkennen versucht.

Um weitere genaue Anhaltspunkte zu bekommen, habe ich zunächst von zwei am häufigsten verwandten Sträuchern die Größe und das Gewicht der Blätter einiger Zweige bestimmt und in den folgenden Tabellen zusammengestellt. Hier sind die Blätter eines Zweiges nach dem Alter durch Zahlen bezeichnet, und zwar so, daß die Blätter, die am jüngsten sind, die geringsten Zahlen haben.

Tabelle 1.

Größe und Gewicht der Blätter von *Philadelphus floribundus*.

Zweig	Internodium	Länge und Breite der Blätter		Gewicht in g	Bemerkungen
		Länge em	Breite em		
1	II oberes Blatt	11,2	6,2	0,52	} Drehung vollendet
	unteres „	11,2	5,6	0,43	
	III oberes Blatt	8,9	4,7	0,31	} desgl.
	unteres „	9,2	4,8	0,31	
2	II oberes Blatt	7,1	4,3	0,26	} Drehung vollendet
	unteres „	7,7	4,2	0,26	
	III oberes Blatt	10,7	6,1	0,49	} desgl.
	unteres „	10,7	5,8	0,48	
	IV oberes Blatt	8,0	4,1	0,28	} desgl.
	unteres „	8,2	4,0	0,28	
	V oberes Blatt	2,4	1,1	0,029	} nicht gedreht
	unteres „	2,4	1,1	0,029	
3	II oberes Blatt	7,9	4,3	—	}
	unteres „	7,7	3,8	—	
	III oberes Blatt	11,0	6,6	0,52	} Drehung vollendet
	unteres „	11,5	6,7	0,53	
	IV oberes Blatt	10,7	5,8	0,49	} desgl.
	unteres „	10,2	5,7	0,44	
	V oberes Blatt	4,5	2,1	0,098	} desgl.
	unteres „	4,5	2,1	0,095	

## Fortsetzung von Tabelle 1.

Zweig	Internodium	Länge und Breite der Blätter		Gewicht in g	Bemerkungen
		Länge em	Breite em		
4	III. oberes Blatt	10,9	5,9	0,46	} Drehung vollendet
	unteres „	11,2	5,9	0,47	
	IV. oberes Blatt	3,6	1,7	0,06	} desgl.
	unteres „	3,6	1,6	0,056	

## Tabelle 2.

Größe und Gewicht der Blätter von *Philadelphus coronarius*.

Zweig	Internodium	Länge und Breite der Blätter		Gewicht in g	Bemerkungen
		Länge em	Breite em		
1	I oberes Blatt	2,3	1,4	0,032	} Drehung vollendet
	unteres „	2,2	1,2	0,028	
	II oberes Blatt	5,6	3,1	0,112	} desgl.
	unteres „	5,3	2,9	0,100	
	III oberes Blatt	8,2	4,7	0,204	} desgl.
	unteres „	7,6	4,1	0,170	
	IV oberes Blatt	5,1	2,1	0,065	} Drehung gerade vollendet
	unteres „	4,7	2,0	0,059	
2	II oberes Blatt	6,2	3,1	0,13	} Drehung vollendet
	unteres „	6,0	2,8	0,11	
	III oberes Blatt	8,6	2,6	0,23	} desgl.
	unteres „	8,8	2,6	0,234	
IV oberes Blatt	6,0	2,6	0,096	} desgl.	
unteres „	5,8	2,5	0,093		

## Fortsetzung von Tabelle 2.

Zweig	Internodium	Länge und Breite der Blätter		Gewicht in g	Bemerkungen
		Länge cm	Breite cm		
3	III.				
	oberes Blatt	8,6	4,3	0,203	Drehung vollendet
	unteres "	8,3	4,0	0,178	
	IV.				
oberes Blatt	3,9	1,5	0,039	Drehung gerade vollendet	
unteres "	3,6	1,4	0,036		

Die Tabellen zeigen, daß die größte Gewichtszunahme nach Vollendung der Torsion erfolgt. Wie ein Vergleich der Zahlen zeigt, kann das Gewicht um das Zehnfache zunehmen. Wenn die Drehung gerade vollendet ist, ist das Blatt verhältnismäßig leicht und hat eine dementsprechende Größe. Bei *Philadelphus floribundus* hat bereits ein Blatt von einem Gewicht von 0,06 g seine Drehung vollendet, bei *Philadelphus coronarius* sogar ein Blatt von einem Gewicht von 0,03 g. Sicherlich hat auch das Internodium mit der Beendigung der Torsion keineswegs sein Wachstum abgeschlossen. Die innere Kräftigung wird hauptsächlich nach der Drehung einsetzen. Der Widerstand der Internodiengewebe gegen eine Drehung wird dementsprechend nicht allzugroß sein.

Vielleicht läßt sich eine bessere Einsicht in die Wirkungsweise des Gewichts finden, wenn wir versuchen, die Frage zu beantworten, welches Gewicht mechanisch eine Drehung des Internodiums herbeiführen kann. Hierdurch wird dann die Frage, ob ein so geringes Gewicht, wie es das Blatt vor der Torsion darstellt, die Drehung wirksam unterstützen kann, von selbst beantwortet. Daß überhaupt Torsionen bei den Zweigen mit dekussierter Blattstellung mechanisch herbeigeführt werden können, geht aus der folgenden Versuchsreihe hervor.

## Versuchsreihe 5.

Versuch a): Ein Blattpaar hat seine Drehung gerade vollendet, es wird das vor der Drehung unten gewesene Blatt abgeschnitten. Der Versuch wird an *Philadelphus coronarius* ausgeführt.

Resultat: Das am Zweig verbliebene Blatt bleibt einige Tage in seiner Stellung, dann aber schreitet die Drehung weiter fort, bis ungefähr der beschriebene Winkel  $180^{\circ}$  beträgt.

Versuch b): Ein Blattpaar hat seine Drehung vollendet. Es wird das vor der Drehung oben gewesene Blatt abgeschnitten. Versuchspflanze ist auch hier *Philadelphus coronarius*.

Resultat: Das Blatt verbleibt eine Zeitlang in seiner Lage. Nachdem es eine bestimmte Größe erreicht hat, geht die eingetretene Torsion wieder zurück.

Die Blätter verblieben eine Zeitlang in der einmal eingenommenen Ruhelage, dann aber waren sie infolge ihres starken Wachstums so schwer geworden, daß nunmehr die bereits vorhandene Torsion entweder wieder aufgehoben wurde oder weiter fortgeführt wurde. Wurden die Blätter gewogen, sobald die Drehung eintrat, so zeigten sie ein Gewicht von 0,2 – 0,4 g. Daß diese Tatsachen eine rein mechanische Erklärung verlangen, dürfte auch aus den folgenden Versuchen hervorgehen.

Versuch c): Ein Blattpaar hat seine Drehung wieder gerade vollendet. Es wird einmal das oben und dann das unten gewesene Blatt abgeschnitten. Diesmal wird aber das abgeschnittene Blatt durch eine Nadel, die als Gegengewicht in den am Zweig verbliebenen Blattstielstumpf eingesteckt wird, ausgeglichen. Die Versuchspflanze ist in diesem Versuch dieselbe wie im Versuch a) und b).

Resultat: Die in den Versuchen a) und b) beobachteten Torsionen blieben nunmehr aus.

Wurden dieselben Versuche an *Philadelphus floribundus* vorgenommen, so genügte das Einstecken einer einfachen Nadel für gewöhnlich nicht. Diese wurde nämlich bald zu leicht, so daß die Drehung trotzdem eintrat. Die verwandte Nadel hatte ein Gewicht von 0,12 g. Wurde aber diese Nadel von Zeit zu Zeit entsprechend der Größenzunahme des Blattes durch etwas Wachs beschwert, so daß die Nadel ungefähr das Gewicht des Blattes behielt, so blieb die Drehung auch hier aus. Wurden andere Sträucher mit kleineren Blättern, wie z. B. *Lonicera tartarica* und *Deutzia crenata* zum Versuch verwandt, so fiel das Resultat ebenfalls anders aus. Wurde bei diesen nach vollendeter Drehung das vor dieser oben gewesene Blatt abgeschnitten, so ging die Torsion nur in ganz wenigen Fällen um einen ganz geringen Teil zurück, in den meisten Fällen verblieb das Blatt in der einmal eingenommenen Lage. Wurde, nachdem die Ruhe-

lage erreicht war, das vor der Drehung unten gewesene abgeschnitten, so trat niemals eine weitere Drehung ein. Hier ist also entweder das Gewicht des am Zweige verbliebenen Blattes zu klein, oder es ist die Widerstandskraft des Internodiums größer als in den vorigen Fällen.

Wir sehen aus alle dem, daß auch die Widerstandskraft der Internodien sehr in Rechnung gezogen werden muß. Sicherlich ist diese Widerstandskraft bei den verschiedenen Pflanzen und ebenso bei den Blättern verschiedenen Alters ganz verschieden groß. Bei *Philadelphus floribundus* tritt keinerlei Drehung ein, sowie man an einem älteren Internodium ein Blatt abschneidet; denn das Internodium hat sich nunmehr so gekräftigt, daß es jede in Frage kommende Last tragen kann. Bei den in der Entwicklung befindlichen Internodien dieser Pflanze dagegen ist das Gewebe noch zu weich und leicht tordierbar; es wird für diese sicherlich ein geringeres Gewicht genügen, um eine Torsion herbeizuführen. Ob indes allein das Gewicht des Blattes genügt, um die regelmäßig auftretende Torsion herbeizuführen, muß erst durch weitere Versuche entschieden werden. Nach den bis jetzt besprochenen Versuchen ist dies ja nicht wahrscheinlich. Immerhin wollen wir diese Frage hier stellen, da de Vries die soeben besprochenen, sicherlich rein mechanisch erfolgenden Torsionen in gleicher Weise wie die normalen Internodientorsionen erklärt wissen wollte. In den folgenden Versuchen habe ich deshalb das Blatt einmal ganz ausgeschaltet und das Gewicht bestimmt, das an dem Internodium, das in dem Stadium sich befindet, in dem gewöhnlich die Torsion eintritt, eine solche herbeizuführen vermag.

Versuchsreihe 6. Das obere Blatt von *Philadelphus floribundus* wird ganz abgeschnitten, als es sich bereits erhoben und etwas zur Seite geneigt hatte. Das abgeschnittene Blatt wird durch verschieden schwere Stecknadeln, die wieder in den Blattstielstumpf eingeführt wurden, ersetzt.

Versuch a): Die Nadel hat ein Gewicht von 0,05 g, das abgeschnittene Blatt ein solches von 0,03 g.

Resultat: Die Drehung unterblieb. Nach 9 Tagen fiel die Nadel mit dem Blattstielstumpf ab.

Versuch b): Die Nadel hat ein Gewicht von 0,12 g; das abgeschnittene Blatt ein solches von 0,045 g.

Resultat: Das gleiche wie in Versuch a).

Versuch c): Die Nadel hat ein Gewicht von 0,16 g; das abgeschnittene Blatt ein solches von 0,04 g.

Resultat: Auch hier unterbleibt die Drehung, trotzdem die Nadel 10 Tage gewirkt hatte.

Versuch d): Die Nadel hat ein Gewicht von 0,21 g; das abgeschnittene Blatt ein solches von 0,045 g.

Resultat: Nach 2 Tagen war die Drehung eingetreten.

Die mechanische Drehung tritt also erst bei einem Gewicht ein, das zum mindestens 4mal so groß als das des Blattes ist, das dieselbe Drehung hervorbringt. Dieses Gewicht stimmt auch mit dem ungefähr überein, das bereits in der vorigen Versuchsreihe als das festgestellt wurde, das eine mechanische Torsion herbeiführt. Aus diesen Versuchen ergibt sich klar und ohne weiteres, daß das Gewicht des oberen Blattes nicht die Torsion erklärt, die wir hier betrachten. Es dürfte sich aber ebenso klar zeigen, wie verkehrt es von de Vries war, aus dem Drehen über die Gleichgewichtslage auf eine Mitwirkung des Gewichts beim Zustandekommen der normal auftretenden Internodientorsionen zu schließen. Diese Versuche haben deutlich gezeigt, daß wir diese Internodientorsionen nicht mit jenen zusammenwerfen dürfen, die, wie wir zeigten, sicher rein mechanisch vor sich gehen. Alle die hier in Frage stehenden Kräfte sind nicht sehr groß, deshalb sind genaue Bestimmungen notwendig. Die an anderen Versuchspflanzen gewonnenen Resultate liefen alle auf das gleiche Resultat hinaus: Ein Gewicht, das genau so groß ist wie das Gewicht des Blattes, ruft niemals eine Torsion des Internodiums hervor. Zur Herbeiführung einer rein mechanischen Torsion gehört bei allen untersuchten Pflanzen zum mindesten das doppelte Blattgewicht, bei einigen treten diese erst bei einem 4- bis 5fachen Blattgewicht ein. Ich will auf alle diese Versuche hier nicht weiter eingehen, sondern nur noch einen solchen hier anführen, den ich gleich zu Anfang meiner Arbeit machte und der uns deutlich zeigen kann, wie große Vorsicht hier am Platze ist.

Versuch: Die Versuchspflanze war *Diervilla florida*. Das obere Blatt wurde, als es sich vom unteren erhoben hatte, bis auf einen kleinen Überrest abgeschnitten und durch ein aus Glimmerblatt geschnittenes gleich großes Stück ersetzt, das auf den kleinen Blattrest genäht wurde.

Resultat: Die Drehung trat normal ein.

Nach einigen Tagen wog ich unteres Blatt und das Glimmerplättchen mitsamt dem Blattrest. Es ergab sich, daß beide im Gewicht übereinstimmten:

Der Blattüberrest + Glimmerblatt wogen = 0,18 g

Das untere Blatt wog . . . . . = 0,17 g

Aus diesem Versuch schloß ich anfänglich, daß die Ansicht de Vries' die richtige sei, die in dem statischen Moment des oberen Blattes die Ursache für die Drehung erblickte. Sicherlich kann diese in dem Versuch erfolgte Drehung auch nicht anders als rein mechanisch erklärt werden. Ich hatte aber damals noch nicht festgestellt, in welcher Weise das Gewicht des Blattes sich ändere. Diese nach einigen Tagen erfolgte Feststellung einer Gleichheit der Gewichte hat nichts zu sagen. Als das Glimmerplättchen angebracht war, wog das untere Blatt bedeutend weniger. Durch mehrere Wägungen von Blättern, die in der gleichen Entwicklung wie das obere abgeschnittene Blatt im eben beschriebenen Versuch sich befanden, stellte ich fest, daß dieses im Höchsthalle 0,05 g gewogen haben konnte. In Wirklichkeit war also zu Anfang des in Rede stehenden Versuches oben das Gewicht  $2\frac{1}{2}$  mal so groß wie unten, wodurch, wie ich mich durch Versuche überzeugte, bei *Diervilla florida* mechanisch eine Torsion herbeigeführt wird. Wurde dieser Versuch in der richtigen Weise angesetzt, indem darauf geachtet wurde, daß oben und unten ungefähr das gleiche Gewicht vorhanden war, so trat auch hier niemals eine Torsion ein.

Die Frage nach dem Einfluß des Gewichtes beim Zustandekommen der rechten Lichtstellung ist hier nicht zum ersten Mal untersucht. Für gewöhnlich wurden jedoch die früheren Versuche in ganz anderer Weise angestellt, man eliminierte das Gewicht durch ein gleiches Gegengewicht. Auch diese Art des Versuches habe ich gemacht. Es wurden zu diesem Zwecke zu beiden Seiten des Zweiges, an dem der Versuch vorgenommen werden sollte, Stäbe in die Erde gesteckt und diese über dem Versuchsblatt durch einen Glasstab verbunden. Über diesem Glasstab wurde ein Faden gelegt, der an einem Ende an der Spitze des oberen Blattes befestigt war, am anderen ein Gewicht trug. Meine Versuche hatten indes alle ein negatives Resultat, die Drehung blieb immer aus. Dies negative Resultat ist aber nur darauf zurückzuführen, daß die Versuche alle im Freien angestellt wurden, wo Wind und Wetter jede feinere Versuchsanordnung ausschließen, die bei den

hier in Frage kommenden Kräften unbedingt notwendig ist. Mit den zur Verfügung stehenden Topfpflanzen war deshalb nicht viel zu machen, weil ihre Blätter sehr klein sind und infolgedessen noch geringere Kräfte zu bestimmen wären.

Wir können auf diese Versuche durchaus verzichten, da wir bei den Pflanzen, mit den wir uns hier beschäftigen, ein viel besseres und bequemer Mittel haben, das Gewicht vollständig auszuschalten. Wir verhindern, daß das obere Blatt sich erhebt, so daß es während des ganzen Versuches seine ursprüngliche Lage beibehalten muß, in der es mit der Blattfläche genau in der Horizontalebene mit der Oberseite nach unten, in der der Mittelnerv des Blattes genau in der Verlängerung des letzten Internodiums liegt. Wenn wir das Blatt in dieser Lage künstlich festhalten, erreichen wir, daß jedes Gewichtsmoment ausgeschlossen ist und auch während der Drehung ausgeschlossen bleibt; denn in jedem Augenblick der Internodiendrehung haben wir in dieser Anordnung ein im indifferenten Gleichgewicht befindliches Kräftepaar. Wenn in dieser Versuchsanordnung eine Drehung eintritt, so kann diese unmöglich durch das Gewicht hervorgerufen werden. Die hierher gehörigen Versuche sind in der nächsten Versuchsreihe zusammengestellt.

#### Versuchsreihe 7.

Versuch a): Das obere Blatt wird auf das untere genäht. Der Versuch wird an den verschiedensten Sträuchern vorgenommen.

Resultat: Das Resultat war in allen Versuchen das gleiche, die Drehung des Internodiums trat ein, an welchen Pflanzen auch der Versuch ausgeführt war, und wie auch das obere Blatt auf das untere genäht war, ob an der Basis, ob an der Spitze, ob in der Mitte, ob an zwei von den genannten Stellen oder auch an allen dreien.

Bei dieser Versuchsanordnung sucht jedes der beiden Blätter, um die Oberseite in die Horizontalebene zu bringen, sich um den Blattstiel zu drehen. Diese Drehung kann natürlich nicht ganz vor sich gehen, da sie durch die Nähte gehindert wird. Es kommen so, je nachdem das Aufeinandernähen vorgenommen wurde, allerhand Krümmungen des Blattes zustande. Die Fig. 1 u. 2 auf Taf. II geben solche Krümmungen einiger Blätter wieder. Um diese Krümmungen ganz zu vermeiden, habe ich die Versuchsanordnung folgendermaßen vorgenommen.

Versuch b): An der Spitze des oberen Blattes wird ein Zwirnfaden befestigt und dieser über einen horizontalen Glasstab gelegt, der in einiger Entfernung von der Zweigspitze in gleicher Höhe mit dieser angebracht war. Am anderen Ende des Fadens wird ein Gewicht angehängt, so daß der Mittelnerv des oberen Blattes gezwungen ist, in der Horizontalebene, in der Richtung des Fadens liegen zu bleiben.

Resultat: Der Erfolg war immer der gleiche. Die Torsion des Internodiums trat normal ein.

Bei *Philadelphus floribundus* machte sich bei längerer Versuchsdauer ein störender Gewichtseinfluß bemerkbar, hervorgerufen durch das untere Blatt, das, da ihm keine Fesseln angelegt sind, seine normalen Bewegungen ungestört ausführt und bald durch seine Lage ein Gewichtsmoment schafft, das die bereits ausgeführte Torsion wieder rückgängig macht. Dieses Zurückgehen unterbleibt, wenn man dafür sorgt, daß das einseitige statische Moment durch eine äquivalente Kraft ausgeglichen wird oder aber gar nicht zustande kommt. Ersteres kann man dadurch erreichen, daß man, nachdem die Drehung eingetreten ist, den Faden, der das obere Blatt hindert, seine normale Ruhelage einzunehmen, beseitigt, letzteres dadurch, daß man auch das untere Blatt in derselben Weise fixiert wie das obere.

Mit den folgenden Versuchen beabsichtigte ich, mir ein ungefähres Bild von der Größe der Drehkraft zu machen. Exakte quantitative Bestimmungen sind aus den bereits erörterten Gründen nicht gut durchzuführen. Dazu müßte man ganze Sträucher in Kübel einpflanzen und in ein Gewächshaus bringen, wo sie vor Wind und Wetter geschützt sind. Immerhin können die folgenden rohen Versuche unsere Vorstellung von der bei der Torsion tätigen Kraft erweitern.

#### Versuchsreihe 8.

Versuch a): Ein Blattpaar, das unter normalen Verhältnissen nach links drehen sollte, wird durch eine Nadel zusammengeheftet. Die Nadel ist in der Mittellinie des Blattes durch zwei Punkte quer durchgeführt, die zum Mittelnerv genau symmetrisch liegen, dabei steht das Knopfende der Nadel um 0,03 cm nach rechts über, während links die Spitze der Nadel mit dem Blattende abschließt. Das Gewicht des rechts überstehenden Teiles

wird nach dem Versuch bestimmt; es betrug 0,05 g. Versuchspflanze ist *Philadelphus floribundus*.

Resultat: Die Drehung geht wie unter normalen Verhältnissen nach links. Das Internodium bringt also das Übergewicht auf die andere Seite und leistet damit eine, wenn auch nicht gerade große, so doch beachtenswerte Arbeit.

Versuch b): Das Internodium sollte wieder nach links drehen. Die Nadel wird in derselben Weise eingeführt wie in Versuch a), nur steht die Nadel 0,06 cm rechts über den Rand hinaus, während links die Spitze der Nadel noch 0,03 cm vom Blattrand entfernt ist. Das Übergewicht nach der rechten Seite war 0,08 g. Es ist nun aber nicht nur das Gewicht größer geworden, sondern es ist auch die Entfernung vom Drehpunkt größer als im vorigen Versuch. Durch dieses schwere Gewicht ist die Blattfläche nicht mehr nach links, sondern nach rechts geneigt.

Resultat: Das Internodium dreht nach rechts, also nach der Seite, wo das Übergewicht wirkte.

Es kann demnach ein gewisses Gewicht die Torsionsrichtung ändern. Man hat es in der Hand, die Richtung beliebig abzuändern und kann so die Blätter dahin leiten, wohin man sie haben will.

Wir erinnern uns nach diesen Versuchen unwillkürlich an die Beobachtungen Franks. Dieser stellte, wie oben ausgeführt wurde, den Satz auf, daß die Drehung immer auf dem kürzesten Wege erfolge. Dieser Satz ist durch die Ergebnisse obiger Versuche keineswegs durchbrochen. Im Versuch b) stand tatsächlich das Blattpaar infolge des Übergewichts so, daß die Drehung, wenn sie auf dem kürzesten Wege erfolgen sollte, nach rechts vor sich gehen mußte. Im Versuch a), bei welchem durch das Übergewicht keine Lageveränderung des Blattes herbeigeführt worden war, wird die Drehung wieder auf dem kürzesten Wege ausgeführt, wobei das Übergewicht unter Arbeitsleistung auf die andere Seite gebracht wird. Allem nach steht der Annahme nichts im Wege, daß bei Versuch b) nicht die Verlegung des Gewichtes von der einen Seite auf die andere die Ursache der Änderung der Drehrichtung war, sondern vielmehr die durch das Gewicht herbeigeführte Lageveränderung der Blattlamina. Daß tatsächlich nicht das Gewicht des Blattes die Ursache für die abwechselnde Links- und Rechtsdrehung ist, dürfte aus folgenden Versuchen hervorgehen.

## Versuchsreihe 9.

Versuch a): An allen noch im Knospenzustand befindlichen Blattpaaren der horizontalen Zweige eines Strauches von *Philadelphus Gordonianus* wird längs des Mittelnervs die halbe obere Blattfläche abgeschnitten und zwar bei 30 Blättern die linke Hälfte, bei 30 die rechte Hälfte. Wenn das Gewicht die abwechselnde Links- und Rechtsdrehung herbeiführt, so müßte also in der Hälfte der Fälle die Drehung nach links, in der anderen Hälfte nach rechts erfolgen. Das Resultat nun sagt aber etwas ganz anderes.

Resultat: Von den 30 Blättern, bei denen die rechte Blatthälfte abgeschnitten war, drehten 16 nach links, 14 nach rechts; von den 30, deren rechte Blatthälfte abgeschnitten war, drehten 17 nach links, und 10 nach rechts, bei den übrigen 3 unterblieb die Drehung.

Man könnte nach diesem Versuche denken, daß vielleicht durch das zu früh vorgenommene Abschneiden der Blätter die Ungleichheit während des weiteren Wachstums schnell beseitigt worden wäre, so daß bei Beginn der Drehung das Übergewicht gar nicht auf der linken resp. rechten Seite gelegen habe. Um auch diesem Einwand zu begegnen, wurde noch der folgende Versuch gemacht.

Versuch b): An der gleichen Versuchspflanze wird bei je 10 Blättern die linke resp. die rechte Blatthälfte wie im vorigen Versuch abgeschnitten mit dem Unterschied, daß dieses Abschneiden erst ausgeführt wird, als das obere Blatt sich vom unteren erhoben hatte. Das Blatt ist jetzt bereits größer und es wird so ganz sicher auf der einen Seite ein Übergewicht geschaffen.

Resultat: Das Resultat war das gleiche wie im Versuch a). Von den 10 Blattpaaren, bei denen wir die rechte Blatthälfte abgeschnitten hatten, drehten 3 nach links, 7 nach rechts; von den 10 Blattpaaren, bei denen wir die rechte Hälfte abgeschnitten hatten, drehten 4 nach links und 5 nach rechts (1 hatte nicht gedreht).

Die Blattpaare drehen demnach so, wie sie unter normalen Verhältnissen gedreht hätten, d. h. nach links, wenn das vorhergehende nach rechts gedreht hatte, nach rechts, wenn das vorige nach links gedreht hatte. Das Übergewicht nach der einen Seite vermochte also nicht die Drehrichtung abzuändern. Die beschriebenen Versuche wurden auch noch in der Weise abgeändert, daß an der einen Seite der Blattfläche ein Gewicht angehängt

wurde. Alle diese Versuche liefen auf das gleiche Resultat hinaus, ein nicht zu großes Übergewicht auf einer der beiden Blatthälften stört den normalen Verlauf des Torsionsvorganges nicht.

Es bleibt danach noch die Frage zu beantworten, ob nicht eine Veränderung der Blattlage eine Änderung der Drehrichtung mit sich bringt. Dies zu entscheiden, war der Zweck des nächsten Versuchs, der sich eng an die beiden vorigen anlehnt und deshalb noch zu dieser Versuchsreihe gerechnet werden soll.

Versuch c): Das obere Blatt hat sich erhoben und ist nach einer Seite geneigt. Durch eine kleine Drehung der älteren Internodien wird nun das junge Blatt in einer derartigen Lage gehalten, daß es einen bestimmten Winkel nach der anderen Seite mit der Vertikalen bildet.

Resultat: Bei *Lonicera Ruprechtiana* und *Philadelphus Gordonianus* ging das Blatt auf dem kürzesten Wege in die Ruhelage, so klein auch der Winkel war, den der Mittelnerv des Blattes mit der Vertikalen bildete. Bei *Diervilla florida* war dies indes nicht der Fall; hier wurde das Blatt auf die Seite zurückgebracht, nach der es unter normalen Verhältnissen gedreht hätte, sofern der Winkel, den das fixierte Blatt mit der Vertikalen bildete, nicht zu groß war. Bei *Philadelphus floribundus* war das Resultat nicht einheitlich. In einer Anzahl von Fällen änderte die Drehrichtung selbst bei einem geringen Winkel ab, in einigen anderen Fällen wurde auch der größere Weg nicht verschmäht. Die Ursachen für die abwechselnde Links- und Rechtsdrehung lassen sich aus diesen Versuchen nicht erkennen. Wir wollen denselben auch nicht weiter nachspüren, da wir hier nur zeigen wollen, daß das Gewicht als Ursache nicht in Betracht kommt.

Zur Ausschaltung der Gewichtsmomente könnte man auch die Zweige unter Wasser drehen lassen. Solche Versuche sind aber nicht leicht auszuführen und bedingen zudem eine zu starke Abänderung der normalen Lebensverhältnisse. Es will nichts sagen, wenn ich an Zweigen, die im Wasser gezogen wurden, keine Drehung feststellen konnte; denn wenn man so tief in den Organismus eingreift, wie bei den Wasserversuchen, so kann man schlecht eine Drehung erwarten. Ich verzichte deshalb darauf, des weiteren auf diese meine Versuche einzugehen, und wende mich gleich dazu, zu untersuchen, welche anderen Kräfte die Drehung herbeiführen.

Wenn jemand nach den bis jetzt mitgeteilten Versuchen noch Zweifel hegen sollte, daß das Gewicht keine oder höchstens eine ganz untergeordnete Rolle beim Drehvorgang spielt, der wird alle Zweifel vollends aufgeben, wenn er nun die weiteren Versuche verfolgt, die mit einer ganz anderen Fragestellung an das Problem herangehen.

### III.

#### Welchen Einfluß haben Licht und Schwerkraft auf die Internodientorsionen?

Wenn das Gewicht des oberen Blattes als Ursache der Torsion des Internodiums nicht in Frage kommt, so ist noch ein Doppeltes möglich: Entweder es kann die Torsion in inneren Organisationsverhältnissen der Pflanzen begründet sein oder aber äußere Faktoren wirken auf das Wachstum der hier in Frage stehenden Organe so ein, daß eine Torsion entsteht. Dies zu entscheiden, muß zunächst unsere Aufgabe sein.

Ich habe zuerst die erste Möglichkeit ins Auge gefaßt und zu erfahren versucht, ob nicht innere Organisationsverhältnisse die Drehung bedingen. Ich habe, um innere korrelative Einflüsse nachzuweisen, an den Versuchszweigen größere Verwundungen vorgenommen, ich habe die älteren Blätter in der verschiedensten Weise abgeschnitten, aber alles ohne Erfolg. Wohl beobachtete ich an nicht gedrehten Blättern gelegentlich folgende, auf Korrelation beruhende Erscheinung, die an und für sich mit der Drehung nichts zu tun hat, die aber hier erwähnt sein mag. War an einem Blattpaar das obere Blatt entfernt und infolgedessen die Drehung ausgeblieben und wurde nun von dem darauffolgenden jüngeren Blattpaar, das ohne Drehung in der Horizontalebene lag, eines der beiden Blätter, etwa das linke entfernt, so stellt sich das vorhergehende untere Blatt, das keine Drehung ausgeführt hatte, durch eine Krümmung des Blattstiels nach links, also nach der Seite, an welcher am darauffolgenden Blattpaar ein Blatt beseitigt war. In ähnlichen korrelativen Einflüssen könnte man ja auch die Ursachen der Torsionen suchen. Aber wie gesagt, alle in dieser Richtung angestellten Versuche zeigten klar und deutlich, daß dem nicht so ist.

Wenn keine inneren Organisationsverhältnisse als Ursache für die Torsion nachzuweisen sind, so müssen äußere Faktoren in be-

stimmter Weise auf das Wachstum der Organe einwirken, so daß eine Torsion resultiert.

Jedem wird es sofort auffallen, daß die Torsionen nur an den Horizontaltrieben zu beobachten sind. Kommt das daher, daß die Horizontaltriebe zur Licht- und Schwerkraftrichtung in ganz anderem Verhältnisse stehen als die Vertikaltriebe? Die nächsten Versuche sollen zunächst feststellen, ob in dieser horizontalen Lage immer und unter allen Umständen die Torsion eintrete.

Versuch 1: Von einem noch nicht gedrehten Blattpaar wird das obere Blatt abgeschnitten. Die Folge ist, daß die Drehung unterbleibt. Das folgende Blattpaar, das, da die Drehung unterblieben ist, bereits in seiner Stellung ist, wird durch eine Drehung des Zweiges um  $90^\circ$  so gestellt, daß nunmehr ein Blatt oberes und das andere unteres ist.

Resultat: Das Ergebnis dieser Versuche war stets das gleiche, an was für Sträuchern auch der Versuch ausgeführt sein mochte und welches Blatt auch zum oberen gemacht war, die Drehung trat immer ein.

Versuch 2: Ein Zweig wird so zurückgebogen, daß nunmehr die Oberseite der Blätter nach unten schaut. Auf diese Weise wird auch oberes und unteres Blatt vertauscht; das ursprünglich obere steht jetzt unten und das untere oben.

Resultat: Die sich entwickelnden Blattpaare drehen ganz normal.

Wurden an so befestigten Zweigen die bekannten Abschneideversuche vorgenommen, so trat auch hier das gleiche ein, was an normalen Zweigen eintritt. Der Versuch 2 wurde an verschiedenen Pflanzen vorgenommen, aber bei allen mit dem gleichen Erfolg. Die Versuche lehren uns, daß es die Lage im Raume allein ist, durch welche bestimmt wird, was unteres und was oberes Blatt ist. Statt oberes und unteres Blatt durch Zurückbiegen der Zweige zu vertauschen, kann man auch den Zweig um  $180^\circ$  torquieren, nur muß darauf geachtet werden, daß der Zweig auch gut fixiert ist. Es genügt nicht ein Festhalten der älteren Internodien, sondern vor allem müssen die jüngsten in der neuen Lage gehalten werden, weil sonst eine Torsion des Zweiges die alte Lage wieder herbeiführt.

Versuch 3: Ein Horizontalzweig mit Blattpaaren, welche gut gedreht haben, wird vertikal gestellt. Diese Vertikalstellung erreichte ich in folgender Weise. An den Zweig wurde ein Blumen-

draht von der nötigen Stärke so gelegt, daß das eine Ende etwa bis zur Mitte des jüngsten Internodiums ging. Hier und an den übrigen Internodien wird nun der Draht mit Baumwachs befestigt. Man hat es nun in der Hand, den Draht und mit ihm den Zweig zu biegen, wie und wo man will. Ich habe für gewöhnlich anfänglich nur das letzte Internodium vertikal gestellt, mich indes nicht mit dem Abschluß der Entwicklung dieses begnügt, sondern zumeist auch dafür gesorgt, daß auch die weiteren Internodien in vertikaler Stellung wuchsen. Dabei mußte natürlich die Drahtstütze jedesmal erneuert werden. Die Versuchspflanze war hier *Diervilla florida* und *Philadelphus Gordonianus*. In einem Versuche richtete ich nach der Entwicklung zweier Internodien die Zweige wieder horizontal, um zu sehen, ob diese Überführung in die ursprüngliche Lage eine Wirkung auf die Drehung habe.

Resultat: Das Ergebnis dieser Versuche war, daß in vertikaler Stellung die Drehung unterblieb. Das des letzten Versuches ist in Fig. 4 auf Taf. II dargestellt. Wir sehen, daß die Drehung in der Vertikalstellung unterblieben, während sie in der Horizontalstellung sofort wieder eingetreten ist.

Derselbe Versuch wird auch in der Weise vorgenommen, daß der Zweig zunächst vertikal, dann horizontal und nach der Ausbildung zweier Internodien wieder vertikal gestellt wurde. In der Vertikalstellung war die Drehung unterblieben, während sie in der Horizontallage in ganz normaler Weise eingetreten war. Zu diesen letzten Versuchen darf man nicht die so üppig wachsenden Wasserzweige verwenden, weil diese zu sehr das Bestreben haben, sich gleich wieder vertikal zu stellen, wenn sie künstlich horizontal gehalten wurden. Ich habe noch den folgenden Versuch gemacht, um zu zeigen, daß vertikale Triebe sofort zu drehen anfangen, wenn sie in horizontale Lage kommen.

Versuch 4): Eine ganze Pflanze von *Hypericum moserianum* wird horizontal gelegt und die Triebe künstlich horizontal gehalten.

Resultat: An allen neu entstandenen Internodien war die Drehung eingetreten, wie bei normalen Horizontaltrieben.

Es tritt also die Drehung sofort ein, sobald vertikale Triebe horizontal gestellt werden, wie sie andererseits sofort aufhört, sobald horizontale Triebe vertikal gestellt werden.

Es fragt sich weiter, ob die an horizontalen Trieben unter normalen Verhältnissen immer eintretende Torsion unter be-

stimmten Bedingungen ausbleibt? Einen derartigen Fall kennen wir ja bereits. Wenn das obere Blatt abgeschnitten wird, so bleibt die Drehung aus. Doch wir wollen diesen Fall einmal vor der Hand beiseite lassen und uns nur mit unverletzten Blättern abgeben.

Unsere erste Frage gilt der Untersuchung nach dem Einfluß des Lichtes auf den Drehvorgang. Um diesen Einfluß besser hervortreten zu lassen, muß unser Streben naturgemäß darauf gerichtet sein, die Schwerkraft auszuschalten. Nun hat aber Fitting (3) bekanntlich einwandfrei gezeigt, daß auf dem Klinostaten eine Geoperzeption stattfindet. Auch Kniep (5) fand kürzlich bestätigt, „daß Geoperzeption und Summation geotropischer Reize am Klinostaten möglich ist“. Was wir auf dem Klinostaten ausschalten können, ist allein die einseitige Schwerkraftwirkung. Die letztere kann eine krümmende und eine tordierende Bewegung auslösen. Auf dem Klinostaten, wo die einseitige Wirkung der Schwerkraft beseitigt ist, können diese Bewegungen nicht auftreten. Daß auch eine Torsion von der Schwerkraft ausgelöst werden kann, zeigt ja das bekannte Beispiel der Fruchtknoten der Orchideen-Blüte, deren Torsion sofort aufhört, wenn die Pflanzen der einseitigen Einwirkung der Schwerkraft entzogen werden. Da diese Torsionen, wie Noll (9) zeigte, auch im Dunkeln vor sich gehen, dürften wir es hier mit echten geotropischen Torsionen zu tun haben. Zu entscheiden, ob Torsionen reine heliogene seien, dürfte nicht so einfach zu entscheiden sein, da wir die Schwerkraft auf unserer Erde nicht so vollkommen beseitigen können, als das Licht. Dieser Tatsache müssen wir uns bei allen Klinostatenversuchen bewußt bleiben. Daß wir es in den uns vorliegenden Untersuchungsobjekten mit dorsiventralen Organen zu tun haben, erleichtert die Untersuchung in bezug auf den Einfluß der Schwerkraft keineswegs, da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, daß diese sich anders als die bis jetzt allein zu Versuchen verwandten radiären Organe verhalten. Es liegt nun aber nichts im Wege, dieselben Versuche anzustellen, wie sie Noll mit den Blüten der Orchideen und anderer Pflanzen machte, bei welchen sich mit Hilfe von Klinostaten- und Verdunkelungsversuchen ein Einfluß der Schwerkraft mit Sicherheit feststellen ließ.

Zu diesen Versuchen benutze ich alle vier auf S. 353 genannten Hypericaceen, die sich leicht in Töpfen ziehen und deshalb auf den Klinostaten bringen lassen.

Versuch 5: Die Pflanze wird unter Ausschaltung der einseitigen Schwerkraftwirkung einseitig beleuchtet. Dies wird durch

einen vor den Klinostaten vorgebauten Kasten bewerkstelligt, der an der Vorderseite offen ist. Durch die Rückwand wird die horizontale Klinostatenachse durchgeführt. Die Pflanze wird nun derart befestigt, daß die Achse des Blumentopfes senkrecht zur Klinostatenachse steht, und daß ferner einige Horizontaltriebe ebenfalls zu letzterer senkrecht stehen und also während des Versuches eine Kreislinie beschreiben, die senkrecht zu den von vorn einfallenden Lichtstrahlen liegt. Die Umdrehungszeit des Klinostaten beträgt 16 Minuten.

Resultat: Die Drehung trat am Klinostaten bei den in Frage kommenden Zweigen vollständig ein. Nach Beendigung des Versuches lagen die Blätter natürlich nicht in der Horizontalebene, sondern in der Vertikalebene.

In diesem Versuche ist somit keinerlei Einfluß der Schwerkraft festzustellen. Die Internodientorsionen der Zweige mit dekussierter Blattstellung unterscheiden sich also wesentlich von den Torsionen der Fruchtknoten, welche die Fruchtknoten der Orchideenblüte ausführen. Während diese letzteren nur bei einseitiger Schwerkraftwirkung ausgeführt werden, treten unsere Torsionen auch ohne diese ein, statt dessen finden wir einen maßgeblichen Einfluß der einseitigen Lichtwirkung. Doch sehen wir weiter zu! Nach diesem letzten Versuche müßte also bei Ausschluß der einseitigen Schwerkraftwirkung und bei diffuser Beleuchtung jede Drehung unterbleiben. Daß dies in der Tat der Fall ist, zeigt der folgende Versuch.

Versuch 6: Auf einem elektrischen Klinostaten, wie er im Institut der Universität Leipzig gebraucht wird, wurden zu beiden Seiten der horizontalen Klinostatenachse zwei Pflanzen so angebracht, daß sich in jedem Augenblick die Schwerkraft- und die Lichtrichtung änderten. Die Achsen der Pflanzen standen mit der horizontalen Klinostatenachse parallel. Um beide Pflanzen war ein aus weißem Papier verfertigter Kasten aufgestellt, der so eingerichtet war, daß in dem ganzen Bewegungsgebiet der Pflanzen möglichst diffuses Licht herrschte. Die Umdrehungszeit des Klinostaten wurde zudem so schnell gewählt, daß eine einseitige Lichtwirkung so gut wie ausgeschlossen war, sie betrug  $3\frac{1}{2}$  Minuten.

Resultat: Die Drehung blieb in allen neu entstehenden Internodien aus.

Dieses Ergebnis bestätigt das, was uns bereits der vorige Versuch gezeigt hatte. Mit diesem Versuch ist noch keineswegs bewiesen, daß nicht auch die Schwerkraft dieselben Torsionen hervorrufen kann. Bei dem nächsten Versuche ließ ich deshalb die Schwerkraft auf die Pflanzen in normaler Weise einwirken, während eine einseitige Lichtwirkung ausgeschlossen wurde.

Versuch 7: In der Mitte unseres großen Tübinger Gewächshauses, das in seiner Längsausdehnung von West nach Ost sich erstreckt, wird ein 2 m langer, an beiden Seiten offener Kasten aus schwarzer Pappe, der einen quadratischen Querschnitt hat und im Lichten 1 m breit bzw. hoch ist, in der Richtung von West nach Ost aufgestellt. Unter diesem Kasten war genau in der Mitte der unteren Fläche der Klinostat aufgestellt, dessen vertikale Achse durch die Pappe in das Innere des Kastens geführt wurde. Auf dem Telleraufsatz stand die Pflanze. Der Klinostat führte in  $2\frac{1}{2}$  Minuten eine volle Umdrehung aus, so daß also alle  $1\frac{1}{4}$  Minuten die beiden gegenüberliegenden Seiten der Pflanze gleichstark beleuchtet wurden. Die Sonnenstrahlen konnten in der oben geschilderten Aufstellung nicht direkt in den Kasten einfallen, höchstens konnte die Morgen- und Abendsonne störend wirken. Um jede Beeinträchtigung des Resultats durch diese auszuschließen, wurden morgens und abends die Öffnungen auf beiden Seiten geschlossen.

Resultat: Auch in diesem Falle blieb die Drehung der Internodien aus.

Für die *Hypericaceen* dürfte demnach bewiesen sein, daß unter normalen Verhältnissen die Internodialtorsionen vorwiegend durch das Licht bedingt sind. Ob dies in der gleichen Weise auch für die Sträucher gilt, ist nicht ohne weiteres sicher. Wir können natürlich nicht einen Strauch auf den Klinostaten setzen. Wir müssen uns bei ihnen in anderer Weise helfen. Wir stellen deshalb als erste Frage, ob bei einseitiger Wirkung der Schwerkraft im diffusen Licht eine Drehung der Internodien eintritt, wir machen also einen dem vorigen Versuche entsprechenden Versuch, nur müssen wir in anderer Weise diffuses Licht herzustellen suchen. Ich verfuhr in der folgenden Weise.

Versuch 8: Durch unseren Hausmeister, der mir bei allen Versuchen mit seiner geschickten Hand zur Seite ging, ließ ich mir einen Kasten herstellen, dessen Inneres mit Spiegelglas allseitig ausgelegt war. Die Maße dieses Kastens waren die folgenden:

Länge = 38 cm; Breite = 20 cm; Höhe = 20 cm. Ich suchte einen schattigen, aber nicht zu dunklen Platz aus, der eine möglichst gleichmäßige Beleuchtung von beiden Seiten gestattete. Alle störenden Zweige wurden in einem Umkreis von einem Meter entfernt. Der Zweig von *Philadelphus coronarius* wurde nun so befestigt, daß das zu untersuchende Blattpaar genau in der Mitte des Kastens stand. Ich habe den Versuch 14 Tage verfolgt.

Resultat: Es hatten sich zwei Blattpaare entwickelt, aber von einer Internodiendrehung war nichts zu sehen.

Leider mußte nach 14 Tagen der Versuch aufgegeben werden, weil durch ein Quellen der Bretter des Kastens der obere Spiegel zerstört wurde und er im Falle den unteren Zweig abbrach. Aber es geht aus diesen Versuch schon hervor, daß auch hier gilt, was von den Hypericaceen mit Sicherheit gesagt werden konnte.

Wenn man die Pflanzen ins Dunkle bringt, darf natürlich keine Drehung eintreten. Meine Versuche, über die ich gleich berichten werde, haben mir dies auch bei allen daraufhin untersuchten Pflanzen bestätigt. Ich finde mich hier aber in einem Gegensatz zu Frank, der bei *Deutzia crenata* eine Torsion im Dunkeln beobachtet haben will. Wenn auch andere Autoren, wie de Vries und Schwendener und Krabbe davon sprechen, daß im Dunkeln bei den Zweigen mit dekussierter Blattstellung die Drehung unterbleibt, so stützt sich ihre Ansicht nicht auf eigene Versuche, sondern sie beziehen sich dabei auf den von Frank beschriebenen Versuch. Letzterer bog horizontale Triebe von *Deutzia scabra* auf den Boden und heftete sie hier fest. Über die Spitze des Zweiges stürzte er einen Blumentopf, dessen oberes Loch durch einen Korkstopfen und aufgeschüttete Erde und dessen untere Ränder ebenfalls durch angeschüttete Erde so verschlossen waren, daß kein Licht in das Innere des Topfes hineindringen konnte. Ich gebe seinen Versuch mit seinen eigenen Worten hier wieder: „Das jüngste deutliche Internodium hatte eben seine Drehung vollendet, das entfaltete Blattpaar stand horizontal, die Blätter mit der Oberseite zenitwärts gekehrt. Das folgende jüngere Internodium war noch ganz im Knospenzustande, sehr kurz, seine kleinen Blätter waren noch gar nicht entfaltet und noch an der oberen und unteren Kante inseriert. Es wurde nun auf die weitere Entwicklung dieses Internodiums während des Verweilens im Dunkeln geachtet. Nachdem die Triebe vom 24. Juni bis zum 20. Juli im Dunkeln zugebracht hatten, war das genannte Internodium in stark vergeil-

tem Zustande zur vollständigen Entwicklung gekommen und hatte dabei auch seine gewöhnliche Drehung ausgeführt, derart, daß die Insertionsebene seines Blattpaares horizontal stand. Die Flächen-teile des letzteren hatten sich zwar bald mehr, bald weniger voll-ständig aus der Knospenlage entfaltet, aber nur geringe Dimensio-nen angenommen — die gewöhnliche Wirkung des Lichtmangels — aber die Stiele hatten die unten noch zu behandelnde Achsen-drehung vollzogen, vermöge deren die Lamina horizontal mit der Oberfläche aufwärts zu liegen kommt“ (S. 40). Im Anschluß an diesen Versuch gebe ich den von mir ausgeführten, der, wie gesagt, zu einem entgegengesetzten Ergebnis führte.

Versuch 8: Der Versuchszweig wurde in einen eigens zu diesem Zwecke hergestellten Kasten gebracht, der aus sehr festem Holz gefertigt und innen mit schwarzer Pappe ausgekleidet worden war. An der einen Seite hatte der Kasten eine Tür, die mit ihren treppenförmig ausgeschnittenen Rändern, ganz genau in eine entsprechende Vertiefung der Kiste eingepaßt war. Das Loch, durch welches der Zweig in das Innere der Kiste eingeführt wurde, lag an der Türöffnung, genau in der Mitte der hinteren Kisten-wand. Der Zweig wurde an diesem Loch mit schwarzer Watte um-geben, um auch hier jeden Lichtzutritt abzuschneiden. Der Kasten konnte auf einem Gestell an jedem Versuchszweig angebracht werden. Die Versuche wurden nicht auf die von Frank benutzte Versuchspflanze *Deutzia scabra* beschränkt, sondern auch an *Phila-delphus floribundus* und *Ph. Gordonianus* sowie an *Diervilla florida* wiederholt. Es wurden auch von mir zum Versuch nur solche Blattpaare gewählt, die noch nicht entfaltet waren, wo das obere Blatt noch auf dem unteren lag oder höchstens, wo sich das obere gerade zu erheben anfang. Die Beobachtungszeit erstreckte sich wie bei dem Versuche Franks über die Dauer eines Monats hinaus.

Resultat: Jede Torsion der Internodien unterbleibt.

Wenn Frank nicht zu diesem Schlusse kam, so lag dies meiner Ansicht daran, daß er seinen Zweig nicht frei im Raume sich entwickeln ließ. Ein Zweig, der auf dem Boden angeheftet ist, schiebt das jüngste Internodium mit den sich entwickelnden Blättern vor sich her. Dabei wird es kaum zu vermeiden sein, daß das untere Blatt, das im Dunkeln nicht in der horizontalen Ebene liegen bleibt, sondern sehr bald sich von dem Sproß ab-hebt, an dem Boden eine Reibung erfährt, die sehr leicht eine

Torsion mechanisch herbeiführen kann. Ich möchte dies vor allem aus den Worten Franks schließen, daß die Flächenteile des Blattes „sich bald mehr, bald weniger vollständig aus der Knospelage entfernt hatten“. Die Blattfläche des oberen Blattes zeigte bei meinen Versuchen eigentümliche Formen, die in ähnlicher Form bei einem anderen Versuch auftraten und auf Taf. II in Fig. 5 dargestellt sind. Vielleicht auch hat sich Frank durch diese Blattflächenkrümmungen täuschen lassen. Für gewöhnlich lag bei meinen Versuchen das obere Blatt dabei stark nach einer der beiden Seiten. Eine Drehung der Internodien war aber in keinem einzigen Falle zu sehen. Nach dem Ergebnis der von mir angestellten Versuche mit diffusem Licht kann, glaube ich, an einem Irrtum Franks kein Zweifel mehr bestehen.

Diese Versuche zeigen uns eines mit aller Klarheit, daß nämlich sowohl bei den krautigen *Hypericaceen* als auch bei den untersuchten Sträuchern ohne einseitige Beleuchtung niemals Internodiantorsionen eintreten, und daß die Schwerkraft nicht für sich allein eine Drehung der Internodien herbeizuführen vermag. Es trifft also nicht zu, was Schwendener und Krabbe von diesen Torsionen sagen, daß sie nämlich bei Ausschluß des Lichtes auch eintreten, daß es neben heliotropischen auch geotropische Internodiendrehungen gebe.

Was lag nach dieser Erkenntnis näher, als nunmehr das Licht in ganz verschiedener Weise einseitig einfallen zu lassen.

Versuch 9: Ein Zweig von *Hypericum IV* wird statt von oben von unten beleuchtet. Zu den Versuchen mit dieser Topfpflanze dienten kleine aus Blech gefertigte Kästen, die an der einen Seite zum Durchstecken des Zweiges einen kleinen Spalt besaßen, der durch einen Schieber verschlossen werden konnte. Diese Kästchen konnten mittels eines gewöhnlichen Stativs überall und in den verschiedensten Anordnungen an die Pflanze gebracht werden, wie dies aus Fig. 3 auf Taf. II hervorgeht, wo mehrere solcher Kästen in verschiedener Weise an einer Pflanze angebracht sind.

Resultat: Das Resultat der Beleuchtung von unten war, daß die Drehung unterblieb.

Wenn das Licht allein in einseitiger Beleuchtung eine Drehung herbeizuführen vermag, so sollte eigentlich in diesem Versuch die Drehung eingetreten sein. Wir haben also nach den Ursachen zu suchen, warum die Drehung unterblieben ist.

Das obere Blatt verblieb in der anfänglichen horizontalen Lage, während das untere Blatt sich vom Sproß abhob und mit ihm einen immer größer werdenden Winkel bildete. Dieser Winkel blieb hier nicht nur ca.  $90^{\circ}$ , wie er im Normalfalle beim oberen Blatt betrug, sondern er erreichte oft nicht weniger wie  $150^{\circ}$ , einen Winkel, bei dem nun die Oberseite des unteren Blattes fast senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stand.

Dasselbe Resultat erhielt ich auch an den anderen Hypericaceen und den Sträuchern. Bei letzteren wurden Holzkästen benutzt, ganz ähnlich, wie sie auch zur vollständigen Verdunkelung (Versuch 8, S. 382) benutzt worden waren, nur war natürlich bei diesen die untere Wand fortgelassen. Die Drehung der Internodien blieb immer aus, trotzdem oft mehrere Internodien in dieser Beleuchtung zur Entwicklung gekommen waren. Die Stellung des oberen und unteren Blattes war bei den strauchartigen Pflanzen die gleiche wie bei den krautartigen Hypericaceen, d. h. das untere Blatt schlug sich ganz zurück, während das obere in seiner anfänglichen horizontalen Lage verblieb. Diese wird bei weiterem Wachsen der Internodien bei einigen Pflanzen mehr oder weniger aufgegeben, das obere Blatt nimmt eine Lage und Gestalt an, wie dies in Fig. 5 auf Taf. II dargestellt ist. Doch tritt diese Erscheinung erst später ein und ist ziemlich sicher eine Folge der herabgesetzten Beleuchtung. Wir fanden dieselbe Erscheinung bereits bei der vollständigen Verdunkelung, woselbst wir ja auch auf diese Erscheinung hingewiesen haben.

Wenn wir nun fragen, warum die Drehung bei einer Beleuchtung von unten nicht eintritt, so kann gar manches als Ursache in Frage kommen. Wir könnten denken, daß durch das Zurückneigen des unteren Blattes ein zu großes Gegengewicht entstände, das die normale Drehung verhinderte. Es wäre aber auch möglich, daß durch das Zurückneigen des unteren Blattes dieses sowohl, wie auch das obere bereits in den richtigen Lichtgenuß gekommen ist und eine Drehung deshalb unterbleibt, weil nunmehr keine Veranlassung dazu vorhanden ist.

Das Gewicht des unteren Blattes können wir leicht in der bekannten Weise ausschalten, indem wir das untere Blatt in der Horizontallage festhalten, in der gleichen Weise wie wir dies bei dem oberen bei normaler Beleuchtung getan hatten (Versuchsr. 7, S. 370). Auf diese Weise schalten wir aber nicht allein das Gewicht aus, sondern wir verhindern auch, daß das untere und obere Blatt in

eine solche Lage kommt, daß die Oberseite die Lichtstrahlen gleich in der richtigen Weise empfängt. Wenn wir so die beiden möglichen Ursachen auf einmal entfernen, so wird uns der Versuch nicht sagen, welche von diesen beiden in Frage kommt, wohl aber, ob sie überhaupt in Frage kommen.

Versuch 10: Das obere Blatt wird auf das untere genäht, oder auch das untere Blatt wird durch einen Faden in der horizontalen Lage gehalten und der Zweig von unten beleuchtet. Die Versuche werden an mehreren Versuchspflanzen vorgenommen. Wir wollen jedoch hier einstweilen nur die von uns verwandten Hypericaceen ins Auge fassen.

Resultat: Bei den Hypericaceen trat die Drehung normal ein.

Für diese Pflanzen kommt also sicherlich eine der obigen Ursachen in Betracht. Der nächste Versuch wird zeigen, daß nur die zweite der genannten Ursachen in Frage kommen kann. Wir gehen aus von dem normalen Fall und fragen uns, ob auch hier die Drehung ausbleibt, wenn man etwa das obere Blatt in eine solche Stellung bringt, wie sie das untere bei einer Beleuchtung von unten einnimmt.

Versuch 11: Das obere Blatt hat sich um einen gewissen Winkel erhoben. Das Blatt wird weiter zurückgebogen, so daß nunmehr der Winkel ca.  $150^{\circ}$  beträgt und die Oberseite dem Licht zugewandt ist. In dieser Lage wird es durch eine Drahtschlinge gehalten, die durch die Spitze des oberen Blattes und unter dem jüngsten oder nächst älteren Internodium geführt ist.

Resultat: Jede Drehung des Internodiums unterbleibt.

Es ist also nicht das Gewicht des unteren Blattes, sondern die Lage des Blattes zum Licht, die eine Drehung verhindert. Wenn also die Lichtstrahlen die Oberseite des Blattes treffen, unterbleibt jede Torsion des Internodiums; eine solche tritt nur ein, wenn die Unterseite von den Lichtstrahlen getroffen wird.

Nun muß aber gleich eine Einschränkung dieses Satzes gemacht werden. Der Versuch 11 wurde an allen Pflanzen mit gleichem Ergebnis durchgeführt, nicht indes der Versuch 10. Während bei den Hypericaceen in der dort geschilderten Versuchsweise immer eine Drehung eintrat, unterblieb diese, sobald die *Philadelphus*-Arten verwandt wurden. Bei diesen trat eine Drehung auch in jener Versuchsanordnung niemals bei einer Beleuchtung von

unten ein. Hier kommt also keine der beiden obigen Ursachen in Betracht. Man kann hier nicht eine Internodiumdrehung herbeiführen, wenn die Lichtstrahlen die Unterseite des unteren Blattes treffen. Während also der obige Satz für die Hypericaceen vom unteren und oberen Blatt gilt, hat er bei den *Philadelphus*-Arten, an diesen wurde der Versuch zunächst allein von den Sträuchern ausgeführt, nur für das obere Blatt Gültigkeit. Hier liegt demnach zwischen den Hypericaceen und den *Philadelphus*-Arten ein prinzipieller Unterschied vor.

Sehr schön zeigten auch die beiden folgenden Versuche, daß dem so ist.

Versuch 12: Es wird das obere Blatt von *Hypericum IV* abgeschnitten, das untere durch einen Faden in der Horizontalebene gehalten und so der Zweig von unten beleuchtet.

Resultat: Die Drehung des Internodiums trat normal ein.

Versuch 13: Der gleiche Versuch wird an *Philadelphus floribundus* ausgeführt.

Resultat: Die Drehung des Internodiums unterblieb. Das untere Blatt suchte durch Umrollen der Seiten die Oberseite ans Licht zu bringen, so wie dies Fig. 6 auf Taf. II zeigt.

Auch diese Versuche lassen deutlich erkennen, daß bei den *Philadelphus*-Arten nur das obere Blatt die Fähigkeit hat, Torsionen zu veranlassen, während diese Fähigkeit dem unteren vollkommen abgeht.

Diese Fähigkeit ist nicht etwa eine von Haus aus gegebene, sondern wir haben feststellen können, daß die Rollen sofort vertauscht werden, wenn das ursprünglich obere in die Lage des ursprünglich unteren künstlich gebracht wird (vgl. Versuch 1 u. 2). Aus alledem können wir den Satz aufstellen, daß bei den *Philadelphus*-Arten nur das obere Blatt und zwar allein bei einer Beleuchtung der Unterseite die Drehung der Internodien herbeizuführen vermag, dabei hängt es von der Lage der Blätter zur Schwerkraftsrichtung ab, was unteres und was oberes Blatt ist.

Wie die *Philadelphus*-Arten, so verhalten sich anscheinend auch noch andere Sträucher. Die Versuche wurden nicht an allen Sträuchern wiederholt. Es scheint das gleiche von den *Lonicera*-Arten zu gelten. Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, daß

auch hier eine genauere Untersuchung noch Unterschiede herausbrächte.

Wir wollen nunmehr einmal Halt machen und zunächst eine andere Frage einschalten, nämlich die nach dem Ort, an welchem der Lichtreiz aufgenommen wird. Wir haben in dem obigen Satze bereits mehr gesagt, als wir zu sagen vermögen. Wir haben gesagt, daß das Blatt den Reiz aufnimmt. Es müßte demnach eine Reizleitung von dem Blatt durch den Stiel in das Internodium stattfinden. Wengleich wir bereits aus mehreren Versuchen auf eine Reizleitung schließen konnten, so ist diese Frage doch noch nicht so ohne weiteres klar gestellt; es sei deshalb hier auf sie zunächst eingegangen.

Bei den *Hypericaceen* scheint die Internodiendrehung allein vom Lichte abhängig zu sein. Irgend eine Beteiligung der Schwerkraft konnte nicht nachgewiesen werden. Ich erinnere nur daran, daß die Torsion auch auf dem Klinostaten bei einseitiger Beleuchtung eintrat (Versuch 5). Wenn der Reiz nicht in den Blättern, sondern in den Internodien aufgenommen wird, so muß jede Drehung unterbleiben, wenn wir das Internodium gut verdunkeln.

Versuch 14: Ich habe diese Verdunkelung der Internodien in der verschiedensten Weise vorgenommen. Einmal wurden die Internodien mit einer schwarzen Papierhülle umgeben, ein andermal wurde die Verdunkelung durch schwarze Watte bewerkstelligt. Natürlich wurde streng darauf geachtet, daß die Bewegungsfähigkeit der Internodien nicht beeinträchtigt wurde. Die Verdunkelung ist bei diesen Pflanzen nicht sehr leicht auszuführen, weil die Blätter und Internodien sehr klein sind. Immerhin glaube ich, daß in der größeren Anzahl von Versuchen einige sich befanden, wo die Verdunkelung vollständig war.

Resultat: In keinem einzigen Falle konnte eine Beeinflussung der Internodiendrehung durch die Verdunkelung der Internodien wahrgenommen werden.

Versuch 15: Besser ließen sich die gleichen Versuche mit den größeren Internodien der Sträucher *Philadelphus* und *Diervilla* ausführen. Um hier eine weitere Erleichterung zu haben, wurde verhindert, daß das obere Blatt sich erhob, was, wie wir wissen, keine Beeinträchtigung der Drehung zur Folge hat. Die Internodien wurden zuerst mit einer Schicht schwarzer Watte umgeben,

welche außen von einer Hülle aus schwarzen Papier zusammengehalten wurde. So ließ sich auch die Stelle gut abschließen, wo die beiden Blattstiele an das Internodium ansetzen. Da die Torsion in dem der jungen Blattfläche am nächsten liegenden Teil des Internodiums erfolgt, muß streng darauf geachtet werden, daß diese Stelle während des ganzen Versuches auch wirklich dunkel bleibt. Weil nun das Internodium stark in die Länge wächst, ist besondere Vorsicht geboten. Dadurch, daß ich die Umhüllung allein an den Blattstielen des jüngsten Blattpaares lose befestigte, wurde bewirkt, daß bei der Streckung der Internodien, die eine notwendige Befreiung eines Teiles des Internodiums von der Umhüllung mit sich bringen mußte, nur die dem nächst älteren Blattpaare anliegenden Teile bloßgelegt wurden.

Resultat: Auch diese Versuche führten zu keinem anderen Ergebnis. Die Torsion trat normal ein.

Wir haben früher mit Sicherheit nachgewiesen, daß eine Drehung ohne Licht nicht eintritt. Wenn sie in diesem uns vorliegenden Falle, wo das Internodium verdunkelt war, trotzdem eintrat, so sagt uns dies, daß der Reiz nicht direkt in den Internodien, sondern in der Blattfläche aufgenommen wird, von wo er weiter in die Internodien geleitet wird.

Weitere Versuche lassen sich schwerlich machen. Ich habe wohl versucht, die Blattflächen allein zu verdunkeln, indes stoßen diese Versuche auf die Schwierigkeit, daß die Umhüllung nicht leicht genug gewählt werden kann, so daß eine Torsion mechanisch herbeigeführt wird. Zudem dürften weitere Versuche überflüssig sein; denn aus den früheren geht bereits mit Sicherheit hervor, daß der Reiz nur in den Blättern aufgenommen wird. Wie will man anders die festgestellte Tatsache verstehen, daß die Drehung immer nur bei Beleuchtung einer Seite der Blattfläche eintritt, als daß man annimmt, die Blattflächen seien das perzipierende Organ. Der Einwand, daß im Versuch 11 durch das Überschlagen des oberen Blattes eine Verdunkelung des Internodiums herbeigeführt sei, ist nach dem obigen Versuch belanglos, wo gezeigt werden konnte, daß selbst bei vollständiger Verdunkelung des Internodiums die Drehung normal eintritt. Nach allem dem kann mit Sicherheit gesagt werden, daß das Blatt das reizaufnehmende Organ ist, und daß von hier aus der Reiz durch die Blattstiele in die Internodien geleitet wird.

Wenn also bei den *Hypericaceen* die Drehung der Internodien nicht eintritt, sobald das obere Blatt entfernt ist, so liegt dies daran, daß kein Reiz aufgenommen wird, denn das untere Blatt erhält in der gewöhnlichen Lage keinen Reiz zu einer Torsion des Internodiums, da die Oberseite stärker beleuchtet ist als die Unterseite. Der Reiz tritt aber sofort auf, wenn wir die Lichtstrahlen die Unterseite des Blattes treffen lassen, also sobald der Zweig von unten beleuchtet wird.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den *Philadelphus*-Arten. Hier ist nur ein Blatt reizaufnahmefähig, und wenn wir das obere Blatt abschneiden, haben wir nicht eines der reizaufnehmenden Organe entfernt, sondern das reizaufnehmende Organ. Bei diesen Pflanzen besteht ein merkwürdiger Unterschied zwischen unterem und oberem Blatt, ein Unterschied, wie er bei den *Hypericaceen* nicht vorhanden ist. Hier gelingt es, wie wir sahen, nicht durch eine Beleuchtung von unten eine Drehung der Internodien herbeizuführen. Nur das obere Blatt kann den Reiz aufnehmen. Da wir nun aber beliebig eines der beiden Blätter zum oberen bzw. unteren machen können, haben wir es auch in der Hand, eines, aber jedesmal nur eines der beiden Blätter reizaufnahmefähig zu machen. Es erhält hier das Blatt durch die Lage zur Schwerkraftsrichtung erst die Fähigkeit, einen Lichtreiz aufzunehmen. Wir können uns etwa vorstellen, daß die Schwerkraftsrichtung das Blatt von der Unterseite zur Oberseite durchdringen muß, damit es reizaufnahmefähig wird. Es könnte dabei die Schwerkraft in dem oberen Blatt erst diese Aufnahmefähigkeit hervorrufen, es könnte aber auch sein, daß beide Blätter an und für sich in gleicher Weise zur Aufnahme des Reizes befähigt sind, daß indes im unteren Blatte dadurch, daß dieses in umgekehrter Richtung von der Schwerkraft durchdrungen wird, die Aufnahmefähigkeit für den Reiz ausgelöscht oder doch herabgesetzt wird. Wir werden in einem späteren Versuche (Vers. 21) sehen, daß diese letzterer Annahme die wahrscheinlichere ist.

Die nächsten Versuche sollten feststellen, wie eine Beleuchtung von der Seite auf einen horizontalen Zweig einwirkt.

Versuch 16: Ein Exemplar von *Hypericum calycinum* wird in einen einseitig offenen Kasten gestellt und dort längere Zeit wachsen gelassen.

Resultat: Die Drehung der neu entstandenen Internodien aller Horizontaltriebe war ganz normal eingetreten, nur standen die Blatt-

flächen nicht mehr in der Horizontalebene, sondern senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen.

Wurde nur ein Zweig in einen einseitig offenen Kasten eingeführt in der Weise, wie es aus Fig. 3a auf Taf. II zu ersehen ist, so war das Resultat dasselbe, sobald man verhinderte, daß die seitlich in den Kasten einfallenden Lichtstrahlen die Oberseite des vorderen Blattes, wenn dieses sich vom hinteren erhoben hatte, trafen. Man hat bei den verwandten Blechkästen ein sehr einfaches Mittel, diese seitlichen Lichtstrahlen von der Oberseite des Blattes abzuhalten. Man braucht nur einen die ganze Vorderseite des Kastens verschließenden Schieber anzubringen und diesen immer bis zur Spitze des Zweiges von der der Pflanze abgewandten Seite eingeführt zu halten. Diese Versuche bestätigen, daß bei den Hypericaceen die Drehung der Internodien vom Licht abhängig ist.

Versuch 17: Ein junger Zweig von *Diervilla florida* wird mittels eines der uns bekannten Kästen seitlich beleuchtet. Die Blattbewegungen wurden bei zwei sich neu entwickelnden Blattpaaren verfolgt. Auch hier wurde darauf geachtet, daß nicht die seitlichen Strahlen das Resultat beeinflussen. Es wurde deshalb vor den Kasten ein schwarzes Papier gespannt, das die Vorderseite des Kastens bis zur Spitze des Zweiges abschloß. Natürlich mußte das Papier wegen des Wachstums des Zweiges von Zeit zu Zeit verschoben werden.

Resultat: Das Resultat dieses Versuches zeigt uns die Fig. 8 auf Taf. II. Als der Versuch angesetzt wurde, hatte Blattpaar 1 und 2 gut gedreht. Das Blattpaar 3 hatte sich noch nicht entfaltet. Sehr bald nach Beginn des Versuchs erhob sich das obere Blatt vom unteren und führte um den Blattstiel eine Drehung von  $90^{\circ}$  aus, so daß nunmehr die Blattfläche senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stand; es nahm eine Stellung ein, wie sie das obere Blatt des mit 4 bezeichneten Blattpaares in dem Bilde zeigt. Das untere blieb dabei in seiner Stellung liegen. Nach 3 Tagen bemerkte ich, daß das obere Blatt sich nach vornüber neigte. Diese Bewegung ging schließlich soweit, daß das Blatt mit der Oberseite nach unten in der Horizontalebene lag. Die in dem Blattstiel vorher ausgeführte Drehung wird nun wieder rückgängig gemacht, so daß die Lage des Blattes nun die ist, wie sie uns in der Abbildung entgegentritt. Das beschriebene Vornüberneigen des Blattes

und die dadurch hervorgerufene Verlegung der Insertionsebene aus der vertikalen in die horizontale Lage war nun aber nicht durch eine Torsion des betreffenden Internodiums erfolgt, sondern dadurch, daß das vorige Blattpaar 2, das seine Drehung vollständig vollendet hatte, nunmehr seine Internodientorsion wieder zum Teil aufhob und durch diese Bewegung sein hinteres Blatt in einen besseren Lichtgenuß brachte. Ein Blick auf das Bild zeigt, daß die beiden Blattpaare 2 und 3 ungefähr senkrecht zueinander stehen. Dasselbe gilt auch von dem Blattpaar 3 und 4. Bei dem vierten Blattpaar ist das Überneigen nach einer Seite unterblieben; das vorige dritte Blattpaar hat sich, so gut es konnte, Lichtgenuß verschafft und beeinflußt nun nicht mehr die Bewegung des folgenden Blattpaares, wie dies das zweite bei dem dritten getan hatte. Nur die Drehung um den Blattstiel um  $90^{\circ}$  ist auch hier eingetreten. Das untere Blatt dieses Blattpaares hat sich zurückgeschlagen und eine unregelmäßige Form angenommen. Überblicken wir den ganzen Versuch, so müssen wir sagen, daß bei einer Beleuchtung von der Seite bei *Diervilla* eine Drehung der Internodien unterbleibt.

Man wird nun fragen, warum bei den *Hypericaceen* die Drehung normal eintrat und warum sie bei *Diervilla* ausblieb. Wir sahen, daß bei *Diervilla* gleich eine Drehung um den Blattstiel einsetzte, der das Blatt in den richtigen Lichtgenuß brachte. Mit dieser Drehung wurde aber jeder Reiz zu einer Internodiumdrehung genommen. Durch die nachträgliche Bewegung des zweiten Blattes kam das vierte Blattpaar in dieselbe Lage, in welcher das vorhergehende Blattpaar zu Anfang des Versuches stand. Infolgedessen war auch hier durch die Drehung des Blattstiels der Reiz zu einer Internodiumdrehung genommen. Bei den *Hypericaceen* trat diese Drehung um den Mittelnerv nicht sofort ein, infolgedessen blieb hier der Reiz zu einer Internodiendrehung erhalten. Es liegt auch beim normalen Drehvorgang hier ein kleiner Unterschied zwischen den *Hypericaceen* und *Diervilla*-Arten vor. Während bei letzteren die Drehung um den Mittelnerv während der Internodiendrehung vor sich geht, setzt bei ersteren jene nach der Vollendung der Internodiendrehung ein. Dieser kleine Unterschied könnte in den obigen Versuchen die verschiedenen Resultate herbeigeführt haben. Wir könnten aber auch denken, daß die Schwerkraft hier im Spiele sei. Sehr lehrreich wäre in dieser Hinsicht der Versuch gewesen, das Blattpaar in einer solchen Lage zu halten, daß es nunmehr senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stand, wobei die

Lichtstrahlen die untere Seite des vorderen Blattes trafen. Ich hatte den Versuch in folgender Weise angesetzt. Zunächst ließ ich bei seitlicher Beleuchtung ein Blattpaar sich soweit entwickeln, daß die Blattflächen senkrecht zum einfallenden Licht standen, wobei, wie im vorigen Versuch, die Lage der Insertionsebene sich nicht änderte. Durch Festhalten der vorhergehenden Blattpaare in ihrer Lage wurde jetzt aber verhindert, daß die Insertionsebene des nächst jüngeren Blattpaares durch Drehung der vorhergehenden aus der Horizontalebene kam. Das vordere Blatt wurde nun durch einen nach der Seitenwand der Kiste geleiteten Faden gehindert, sich zu erheben. Leider konnte dieser Versuch nicht zu einem glücklichen Ende geführt werden, da mir der Versuchszweig abgebrochen wurde. Eine Wiederholung ging deshalb nicht, weil es mir in der bereits vorgerückten Jahreszeit an einem zum Versuch geeigneten Zweig fehlte. Ich werde indes sehr bald Gelegenheit finden, zu zeigen, daß bei den *Diervilla*-Arten eine Schwerkraftwirkung nicht in Frage kommen kann.

Folgenden Versuch habe ich noch mit *Philadelphus floribundus* ausgeführt.

Versuch 18: Von einem noch im Knospenzustand befindlichen Blattpaar wird das obere Blatt abgeschnitten und nun der Zweig durch einen kleinen Blechkasten, wie er zu den anderen Versuchen benutzt wurde, seitlich beleuchtet. Auch hier wurde darauf geachtet, daß die Lichtstrahlen genau parallel der Blattfläche einfielen.

Resultat: Die Torsion des Internodiums bleibt aus, wie dies auch nicht anders zu erwarten war. Es blieb nun aber auch die Drehung des Blattstiels aus, so daß die Blattfläche während des ganzen Versuchs ihre alte Lage beibehielt.

Wurde der ganze entsprechende Versuch mit *Hypericum IV* ausgeführt, so trat die Drehung normal ein. Hier tritt zwischen den Hypericaceen und den *Philadelphus*-Arten derselbe Unterschied wieder hervor, wie in den vorigen Versuchen. Die Drehung um den Mittelnerv scheint beim unteren Blatt in derselben Weise von der Schwerkraft abhängig zu sein. Es lag nicht in meiner Absicht, dieses abweichende Verhalten der *Philadelphus*-Arten in allen Einzelheiten zu untersuchen. Ich begnüge mich damit, zu zeigen, daß auch bei diesen Pflanzen das Licht den ausschlaggebenden Faktor bildet, daß aber außerdem noch die Schwerkraft insofern eine Rolle spielt, als sie bestimmt, welches Organ den Reiz aufzunehmen vermag.

Bei einer Beleuchtung von vorn, die Spitze des Zweiges gegen das einfallende Licht gerichtet, war das Resultat immer das gleiche. Wenn die Lichtstrahlen genau parallel einfielen, so trat niemals eine Torsion ein. Das obere Blatt erhob sich vom unteren und war so in der richtigen Lichtlage; es fehlte damit auch der Reiz zum Weiterdrehen. Bei *Hypericum IV* trat in einem Falle eine Drehung der Internodien ein. Dies lag indes daran, daß die Öffnung des Kastens zu groß war, so daß die schräg von oben einfallenden Strahlen als Reiz wirkten. Wurde der Versuch so gemacht, daß diese oberen Strahlen ausgeschaltet blieben, so trat niemals eine Drehung ein.

Bisher haben wir nur bei den Horizontalzweigen einseitige Beleuchtung angewandt. Wir dürfen indes auch wertvolle Anschlüsse von vertikalen Sprossen, die für gewöhnlich nicht drehen, erwarten. Wir verstehen nun, warum ein vertikaler Sproß unter normalen Verhältnissen nicht dreht. Bei der Entfaltung der Knospe liegen ja oberes und unteres Blatt bereits in der richtigen Lichtlage, ein Reiz zum Drehen ist nicht vorhanden. Es fragt sich, ob unter keinen Umständen bei von der Natur vertikalen oder künstlich vertikal gestellten Zweigen eine Drehung zu erzielen ist. Wir halten uns zunächst wieder an die Hypericaceen.

Versuch 19: Ein vertikaler Zweig wird in der bekannten Weise durch einen Blechkasten einseitig beleuchtet (siehe Fig. 3b, Taf. II).

Resultat: Die Drehung trat normal ein, wenn man in ähnlicher Weise wie in Versuch 16 diesmal durch einen von oben in die Vorderseite des Blechkastens eingeschobenen Schieber dafür sorgt, daß die schräg von oben in den Kasten einfallenden Lichtstrahlen nicht die Oberseite des vorderen Blattes treffen. Dasselbe erreicht man auch, wenn das vordere Blatt auf das hintere genäht wird.

Werden diese Vorsichtsmaßregeln nicht angewandt, so bleibt die Drehung der Internodien aus, das vordere Blatt senkt sich dann einfach nach unten und sucht so das Blatt in den richtigen Lichtgenuß zu bringen.

Wie verhalten sich die anderen Pflanzen?

Versuch 20: Ein Horizontalzweig von *Philadelphus coronarius* wird vertikal gestellt und einseitig beleuchtet.

Resultat: Das Resultat ist uns in Fig. 7 auf Taf. II dargestellt. Eine Drehung ist nicht eingetreten. Das vordere Blatt

senkt sich nach unten und die Blattfläche krümmte sich zurück wie dies aus der Figur zu ersehen ist.

Die Versuche wurden an mehreren *Philadelphus*-Arten und an *Diervilla florida* wiederholt mit dem Resultat, daß jede Drehung unterblieb. Der Grund für das Ausbleiben der Drehung kann auch hier daran gelegen haben, daß durch das Herabneigen des vorderen Blattes dieses in den richtigen Lichtgenuß kam. Die Drehung müßte demnach sofort eintreten, wenn das vordere Blatt wieder an dem Herabneigen gehindert würde.

Versuch 21: Ein vertikal gerichteter Horizontalzweig wird einseitig beleuchtet, das vordere Blatt durch einen vertikalen Faden aufrecht gehalten, so daß auf die Unterseite des vorderen Blattes die Lichtstrahlen senkrecht auffallen. Der Versuch wird an *Philadelphus coronarius* und an *Diervilla florida* ausgeführt.

Resultat: Das Ergebnis dieses Versuches war bei beiden Versuchspflanzen das gleiche. Das Internodium dreht ganz normal.

Dieses Resultat für *Philadelphus* fällt uns auf, da wir doch hier früher einen Einfluß der Schwerkraft festgestellt hatten. Wenn der Zweig vertikal gestellt ist, können wir nicht mehr von einem oberen und unteren Blatt sprechen. Anfänglich diskutierten wir darüber, wie es komme, daß bei einer gewissen Lage zur Schwerkraftichtung das eine Blatt reizaufnahme-fähig sei und das andere nicht. Wir sagten, daß es möglich sei, daß die Schwerkraft das obere Blatt erst reizaufnahme-fähig mache, daß aber auch andererseits die Schwerkraft im unteren Blatt die Reizaufnahme-fähigkeit, die an und für sich in beiden Blättern vorhanden sei, hier durch das entgegengesetzte Durchdringen auslöschen könne. In der Tat scheint das letztere der Fall zu sein; denn in der vertikalen Lage werden die Blätter in einer indifferenten Weise von der Schwerkraft getroffen. Wenn in diesem Falle die Drehung der Internodien eintritt, so sagt uns dies, daß nunmehr der vorige Unterschied nicht mehr vorhanden ist. Der Versuch hatte zudem das gleiche Ergebnis, ob nun das normal obere oder das untere Blatt zum vorderen Blatt gemacht wurde.

In den letzten Versuchen haben wir uns immer bemüht, die Lichtstrahlen genau senkrecht auf die Unterseite des reizaufnehmenden Blattes fallen zu lassen. Zu einer Drehung der Internodien ist nun ein solcher senkrechter Einfall der Lichtstrahlen nicht nötig, wie die folgenden Versuche zeigen.

Versuch 22: Ein noch im Knospenzustand befindliches Blattpaar von *Philadelphus floribundus* wird zusammen genäht und der Zweig soweit wie möglich in einen der oben beschriebenen Blechkästen gebracht, der ganz am hinteren Ende des Zweiges durch einen kleinen Spalt den Lichtstrahlen Einlaß gibt.

Resultat: Die Drehung tritt normal ein.

Fielen die Lichtstrahlen nicht unter einem spitzen Winkel von hinten, sondern von vorn ein, so trat in der gleichen Weise die Drehung ein. Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß es weniger auf eine senkrechte Richtung der Lichtstrahlen ankommt, als vielmehr auf einen Unterschied in der Beleuchtung zwischen Ober- und Unterseite des Blattes. Der Reiz tritt danach ein, wenn ein Unterschied in der Beleuchtung zwischen Ober- und Unterseite vorhanden ist.

Auch die Versuche, das Licht schräg seitwärts einfallen zu lassen, führten zu keinem anderen Ergebnis<sup>1)</sup>.

Daß in der Tat immer dann ein Reiz aufgenommen wird, wenn die Unterseite des Blattes stärker beleuchtet wird als die Oberseite, geht besonders schön aus dem folgenden Versuch hervor.

Versuch 23: Eine Pflanze von *Hypericum IV* wird in umgekehrter Stellung durch ein Stativ gehalten. Die jetzt nach unten schauenden Vertikaltriebe wachsen in einen nur oben offenen Kasten hinein. So wird die Unterseite allein beleuchtet und die Blätter werden durch die umgekehrte Lage der Pflanze an einem wirksamen Emporheben der Blätter gehindert.

Resultat: Es tritt eine weit über  $90^{\circ}$  betragende Drehung der Internodien ein. In einem Falle betrug diese sogar  $270^{\circ}$ .

Natürlich kann die Drehung nicht beliebig weit fortgesetzt werden. Je größer die Drehung des Internodiums wird, um so größer muß auch die Kraft sein, diese weiter zu vergrößern. Die Kraft ist nun aber, wie wir feststellten, nicht sehr groß, deshalb wird der weiteren Drehung schon bald ein Ende gesetzt werden.

---

1) Diese Versuche stellte ich an, um etwas Näheres über die Ursachen der abwechselnden Links- und Rechtsdrehung zu erfahren. Sie führten jedoch zu keinem einheitlichen Resultat und waren nicht in solcher Zahl ausgeführt, daß sichere Schlüsse aus ihnen hätten gezogen werden können. Ich gedenke diese Frage in den nächsten Sommern weiter zu verfolgen.

## Überblick der bisherigen Resultate und daran angeschlossene Bemerkungen.

Wenn wir nun am Schluß der Versuche über die Internodientorsionen die gewonnenen Resultate überblicken, so sehen wir, daß nur das Licht einen wesentlichen Anteil am Drehvorgang hat. Irgend ein Einfluß der Schwerkraft auf den Drehprozeß konnte nicht gefunden werden. Der Satz, daß die Internodientorsionen allein vom Licht verursacht werden, hat alle Wahrscheinlichkeit für sich. Ohne Licht tritt in keinem Falle eine Drehung der Internodien ein. Auch bei den *Philadelphus*-Arten liegt keine Ausnahme von dieser Regel vor, jedoch tritt hier der merkwürdige Fall ein, daß nicht, wie bei den meisten Pflanzen, beide Blätter in ihrer normalen Lage in der gleichen Weise befähigt sind, den Reiz zum Drehen aufzunehmen, sondern nur das obere. Es wurde aber das untere sofort reizaufnahmefähig, wenn man es in die Lage des oberen brachte. Welches Organ reizaufnahmefähig ist, hängt demnach von der Lage zur Schwerkraftrichtung ab. Gibt man dem Blatt eine zur Schwerkraftrichtung indifferente Lage, so ist dieser Unterschied beseitigt, in dieser Stellung sind beide Blätter in gleicher Weise befähigt, den Reiz aufzunehmen, in diesem Falle verhalten sich die Blätter ganz gleich denen der übrigen Pflanzen. Abgesehen von diesem eigenen Verhalten ist der Drehvorgang auch hier ganz analog dem der *Hypericaceen*.

Das Gewicht kann als Ursache der Drehung nicht in Frage kommen, wie dies von de Vries und Wiesner behauptet worden ist. Unsere erste Aufgabe bestand darin, den Einfluß des Gewichts zu erkennen. Es war gar nicht einfach, zu einem einwandfreien Resultat zu kommen. Dies lag einmal daran, daß die Torsionskraft nur klein war — sie wurde durch ein sehr geringes Gegengewicht aufgehoben —, sodann aber auch an dem Umstande, daß ein verhältnismäßig geringes Gewicht eine Drehung der Internodien mechanisch bewirkt. Es ist sehr leicht möglich, daß Gewichtsmomente bei der Erreichung der richtigen Lichtlage mit im Spiele sind. Bei unseren Versuchen haben wir auch einige Belege hierfür gefunden. Wenn das obere Blatt sich vom Sproß erhebt, so hat es sein eigenes Gewicht zu heben. Anders ist dies, wenn wir den Zweig von unten beleuchten; in diesem Falle hebt sich

das untere Blatt vom Zweig ab, nunmehr braucht es nicht nur kein Gewicht zu heben, sondern das Gewicht wirkt in demselben Sinne, wie die Kraft, die das Blatt vom Blattstiel abhebt. Es war in diesem Falle der Winkel auch größer als bei normaler Beleuchtung von oben. Wir konnten zeigen, daß nur infolge dieser geringen Veränderung der Blattlage zu den Lichtstrahlen im zweiten Falle das Ergebnis der einseitigen Beleuchtung das entgegengesetzte war als das im ersten Falle. Dasselbe gilt auch von dem Versuch, bei welchem ein vertikal gerichteter Zweig einseitig beleuchtet war. Ein weiterer Einfluß des Gewichtes als dieser erwähnte, der für den eigentlichen Drehvorgang übrigens gar nicht einmal in Frage kommt, konnte nicht ermittelt werden. Die vorliegenden Untersuchungen dürften ein sehr gutes Beispiel dafür ablegen, zu zeigen, wie große Vorsicht in der Beurteilung von gewissen Versuchen nötig ist, wie verfehlt es ist, einen bestimmten Vorgang nur von einem Gesichtspunkt zu betrachten. Ich erinnere nur an den Abschneideversuch, den de Vries für die rein mechanische Auffassung des Drehvorganges ins Feld führte. Wir haben feststellen können, daß mit dem Abschneiden des oberen Blattes doch etwas mehr entfernt worden ist als nur ein mechanisches Moment, daß nämlich damit das den Reiz aufnehmende Organ beseitigt worden ist. Ein an die Stelle des oberen Blattes angebrachtes gleichschweres Gewicht führt keine Drehung herbei, woraus mit Sicherheit geschlossen werden kann, daß eben das Entfernen des den Reiz aufnehmenden Organes die Ursache für das Ausbleiben der Torsion ist.

Der ganze Drehvorgang setzt sich aus einer Anzahl Einzelbewegungen zusammen, die alle ihre bestimmte Ursache haben. Die Knospelage gibt zuerst das obere Blatt auf, es hebt sich vom Internodium ab und bildet mit diesem einen immer größer werdenden Winkel. Während dieser Bewegung verbleibt das untere Blatt in seiner anfänglichen Lage. Das Erheben des oberen Blattes ist sicherlich eine epinastische Bewegung. Das untere Blatt ist zu dieser epinastischen Bewegung in derselben Weise befähigt wie das obere Blatt. Dies geht aus mehreren Versuchen hervor. Wenn wir einen Zweig von unten beleuchten, so sind die Rollen vertauscht, das untere hebt sich nun vom Sproß ab, während das obere in der ursprünglichen Lage verbleibt. Bringen wir einen Zweig ins Dunkle, so heben sich unteres und oberes Blatt in der gleichen

Weise vom Internodium ab. Aus diesen Versuchen geht nun nicht nur hervor, daß das untere auch zu der epinastischen Bewegung, die im normalen Zustand nur das obere Blatt ausführt, befähigt ist, sondern wir sehen auch gleich, warum in einem Falle dies Erheben unterbleibt, während es im anderen eintritt. Es kann nur das Licht sein, welches das untere Blatt in seiner Lage erhält. Die Blattflächen haben das Bestreben, ihre Oberseite senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen zu stellen. Dies Bestreben, das Frank zuerst Transversalheliotropismus nannte, hindert beim normalen Drehvorgang das untere Blatt, sich epinastisch vom Sproß abzuheben. Das obere Blatt bleibt der Einwirkung dieser Kraft, da es seine Unterseite dem Lichte zugewandt hat, einseitig entzogen. Werden die Blätter von vorn, von der Spitze des Zweiges aus beleuchtet, so kann diese Kraft auch auf das obere Blatt wirken. Wir beobachten darum denn auch, daß in diesem Falle sowohl unteres als auch oberes sich ohne Internodiumdrehung ungefähr senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stellen. Wenn das Licht von unten einfällt, so senkt sich das untere Blatt infolge der epinastischen Bewegung und, wie wir hörten, durch das Eigengewicht des Blattes senkrecht nach unten. In dieser Stellung kommt das gleiche Bestreben der Blätter, ihre Flächen auf kürzestem Wege senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen zu stellen, wieder zum Vorschein; das Blatt schlägt nach oben um, und kommt so ohne Internodientorsion in den rechten Lichtgenuß. Das Abheben der Blätter vom Sproß geschieht auch, wenn die Insertionsebene der Blätter horizontal liegt. Es scheint danach das Eintreten der epinastischen Bewegung von der Lage der Organe zu der Schwerkraftrichtung unabhängig zu sein.

Als Ursache der hier in Frage stehenden Internodientorsionen konnte, wie gesagt, nur das Licht nachgewiesen werden. Es gelang uns weiter zu zeigen, daß nur dann eine Drehung eintritt, wenn die Unterseite des Blattes stärker beleuchtet ist als die Oberseite. Das Durchdringen des Lichtes in dieser Richtung wirkt auf die Blätter der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung, die eine Internodiendrehung zeigen, als Reiz, der in die Internodien geleitet wird und hier eben eine Torsion hervorruft. Dieser Reiz wird sicherlich schon dann, wenn die Blätter noch zusammengefaltet über der Knospe liegen, aufgenommen. Mit dem Erheben des oberen Blattes hört er keineswegs auf, denn wir fanden, daß auch Strahlen,

die unter einen spitzen Winkel einfallen, eine Drehung der Internodien herbeiführen.

Sehr bald nach dem Erheben des oberen Blattes tritt ein Überneigen nach einer der beiden Seiten ein. Ein solches Überneigen wurde merkwürdigerweise auch an den ins Dunkle gebrachten und den von unten beleuchteten Zweigen beobachtet. Trotz dieser Beobachtung glaube ich, ist dieses Überneigen der erste Anfang der Internodiendrehung. Der in den Blättern aufgenommene Reiz löst in den Internodien tordierend wirkende Wachstumsvorgänge aus. Wenn ein Zweig ins Dunkle gebracht wird, so ist dieser Reiz bereits aufgenommen und wird entsprechend seiner geringen Größe auch nur eine ganz geringe Torsion herbeiführen. Dasselbe gilt von den von unten beleuchteten Zweigen. Wurde das obere Blatt abgeschnitten, so tritt, trotzdem auch hier der Reiz aufgenommen war, keine Weiterdrehung ein. Dies will nicht viel sagen, da nicht nur eine große Verwundung ausgeführt, sondern auch jede Verbindung zwischen dem reizaufnehmenden Organ und der Stelle, wo dieser ausgelöst wird, zerstört ist.

Zumeist gleichzeitig mit der Internodientorsion geht die Drehung der Blätter um den eigenen Blattstiel vor sich. Da sie auf dem Klinostaten und in jeder Lage zur Schwerkraftrichtung auftreten, handelt es sich auch bei diesen Drehungen wohl um heliogene Torsionen. Während die Internodiendrehung sofort aufhört, wenn die Oberseite von den Lichtstrahlen getroffen wird, können wir dies von diesen Drehungen nicht sagen; im Gegenteil, wenn die Lichtstrahlen die Oberseite unter spitzem Winkel treffen, so scheint dies geradezu als ein Reiz empfunden zu werden, der diesmal nur in die Blattstiele geleitet wird und sich hier als eine Drehung zeigt. Wir sahen, daß bei der Beleuchtung von unten das untere Blatt sehr bald senkrecht nach unten stand. In dieser Stellung wirkte das Licht, das in diesem Falle nicht das Blatt seitlich, sondern von der Spitze traf, nicht tordierend auf den Blattstiel, sondern krümmend. Damit soll aber keineswegs gesagt werden, daß bei Beleuchtung der Seitenkanten der Blätter immer eine Torsion entsteht, und bei Beleuchtung der Spitze immer eine Krümmung. Wir haben noch Gelegenheit, auf diese Dinge zurückzukommen. Sobald das Internodium zu drehen anfängt, wird das obere Blatt und auch das untere zu den Lichtstrahlen in eine seitliche Beleuchtung gebracht, die in diesem Falle eine Blattstieldrehung bewirken, auch

hier geht die Drehung immer auf dem kürzesten Wege vor sich. Wir sehen, daß diese Drehung der Blattstele nicht von der Drehung der Internodien zu trennen ist, erstere ist eine Folge der letzteren. Sie scheinen indes durch ganz verschiedene Reize bedingt zu sein. Während die Internodiendrehung nur bei einer Beleuchtung der Unterseite eintritt und sehr bald aufhört, wenn die Oberseite stärker beleuchtet ist, wird die Blattstieldrehung nur durch eine schräge Beleuchtung der Oberseite verursacht und kommt erst zur Ruhe, wenn die Lichtstrahlen die Oberseite senkrecht treffen.

Es gibt eine ganze Anzahl von Pflanzen mit dekussierter Blattstellung, die nicht oder nur ganz vereinzelt drehen. Ich erinnere nur an unseren gewöhnlichen Fliederstrauch *Syringa vulgaris* und die in keinem Garten fehlenden Forsythien. Wenn wir fragen, warum bei diesen Pflanzen keine Drehung eintritt, so sind natürlich viele Möglichkeiten gegeben. Man könnte zunächst einmal an das merkwürdige Verhalten des unteren Blattes von *Philadelphus*, wo anscheinend die Schwerkraft die Reizaufnahmefähigkeit auslöscht, denken und nach ähnlichen Dingen auch bei diesen Pflanzen suchen. Indes ist es auch möglich, daß die Gewebe der Internodien zu kräftig entwickelt sind, so daß die tordierende Kraft nicht ausreichend ist, diesen Widerstand zu überwinden. Letztere Annahme ist wahrscheinlicher als die erstere; denn wir beobachten gelegentlich an diesen Sträuchern auch eine Torsion. Bei den Forsythien z. B. *Forsythia suspensa* ist dieselbe gar nicht einmal sehr selten. *Syringa vulgaris* zeigt eine Internodiumtorsion zumeist nur an Zweigen höherer Ordnung. Es ist nicht unmöglich, über die Ursachen des Ausbleibens der Torsion bei diesen Sträuchern durch weitere Versuche Klarheit zu schaffen und vielleicht durch geschickte Behandlung der Zweige dieser Sträucher die Drehung beliebig hervorzurufen.

#### IV.

#### Wie stellen sich die Internodientorsionen zu den übrigen bis jetzt untersuchten Orientierungsdrehungen?

In der Einleitung wurde die Abhandlung Schwendeners und Krabbes, die sich am eingehendsten mit den Orientierungsdrehungen beschäftigt, bereits gewürdigt und ihre Hauptresultate wiedergegeben. Diese beiden Verfasser sehen als das Hauptergebnis ihrer Untersuchung an, daß sowohl das Licht als auch die Schwer-

kraft an Organen, die Orientierungsbewegungen ausführen, nicht nur krümmend, sondern auch direkt tordierend wirken können. Es gibt neben heliotropischen Krümmungen auch heliotropische Torsionen. Am einfachsten sollen die an manchen Pflanzen zu beobachtenden Orientierungstorsionen der Blütenstiele zu deuten sein. Diese sollen allein durch das Licht erklärt werden können. Anders soll dies indes bei den Blättern sei. Bei den meisten Pflanzen sollen hier die Torsionen nur dann von dem Licht erzielt werden, wenn die Blätter gleichzeitig auch unter dem Einfluß der Schwerkraft stehen. Unsere Versuche führten nicht zu diesem Ergebnis. Die hier in Frage stehenden Torsionen, auch bei *Philadelphus*, sind aller Wahrscheinlichkeit nach reine heliogene. Schwendener und Krabbe leugnen keineswegs, daß solche heliogene Drehungen auch bei Blättern vorkommen. So sollen die Alstroemerien-Blätter einen Fall repräsentieren, in welchem das Licht in gleicher Weise, wie bei den Blütenstielen ohne Mitwirkung der Schwerkraft Torsionen veranlassen könne. Eine Untersuchung von Czapek (2) hat später die Richtigkeit dieser Angaben dargetan. Übrigens waren von Vöchting vor Schwendener und Krabbe solche rein heliogene Drehungen bei den Blättern der Malvaceen bereits nachgewiesen. Für gewöhnlich soll nun aber nach Schwendener und Krabbe die Einwirkung der Schwerkraft für das Zustandekommen der richtigen Lichtlage notwendig sein. Da wir bei den Internodientorsionen nicht einen derartigen Einfluß der Schwerkraft fanden, gehe ich etwas näher auf ihre Versuche ein.

Die Verfasser stützen ihre Angaben hauptsächlich auf die Versuche, die sie mit den Primärblättern von *Phaseolus* und *Soja* anstellten. Die Stiele dieser Primärblätter bilden an aufrecht stehenden normal wachsenden Exemplaren mit dem Sproß nach oben einen Winkel von  $45^{\circ}$ , ebenso beträgt der Winkel, den die Verlängerung des Blattstiels mit der Blattfläche bildet,  $45^{\circ}$ . Die Blattfläche steht also im normalen Zustande genau in der Horizontalebene. Läßt man nun aber das Licht nicht senkrecht von oben, sondern von der Seite senkrecht zu der Insertionsebene der beiden opponierten Blattpaare einfallen, so führen die Blätter im Polster und im Blattstiel eine Drehung von  $90^{\circ}$  aus, die die Blattflächen wieder senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stellt.

Ganz anders wird das Ergebnis, wenn man die Pflanze einseitig beleuchtet bei gleichzeitigem Ausschluß der einseitigen Schwerkraftwirkung. Es wurde zu diesem Zwecke eine Pflanze so auf den

Klinostaten gebracht, daß die Sproßachse und die beiden Blattstiele in einer zur Klinostatenachse senkrechten Ebene sich bewegen. Es kommen nun die epinastischen Bewegungen der Blätter zur Ausführung, die sich darin äußern, daß sowohl der Blattstiel, als auch die Blattflächen sich senken, so daß nun die Winkel, die der Blattstiel mit dem Sproß und der Blattfläche bildet,  $90^\circ$  betragen. Die Blattfläche liegt durch diese Bewegung in einer vertikalen, zu den Lichtstrahlen parallel gestellten Ebene. Nunmehr tritt in dem oberen Gelenkpolster und dem Blattstiel, sofern dieser noch wächst, eine heliotropische Krümmung ein, durch welche die Blattlamina schräg nach vorn dem Lichte zugewandt wird.

Aus dem Ausbleiben jeglicher Torsion auf dem Klinostaten schließen Schwendener und Krabbe, daß zwischen dem Licht und der Schwerkraft irgendwelche Beziehungen bestehen. Es soll entweder unter dem Einfluß des Lichtes die Empfindlichkeit des Protoplasmas gegenüber der Schwerkraft eine Änderung erfahren oder umgekehrt. So könnte das Licht nur den Grad und die Richtung der Torsion bestimmen, während die zur Torsion führenden Wachstumsvorgänge auch in den Fällen, wo es sich um die Einnahme der Lichtlage handelt, ganz allein von der Schwerkraft ausgelöst werden. Andererseits soll die Schwerkraft zu einer solchen Wirkung erst befähigt werden, nachdem das Protoplasma unter der Direktion des Lichtes in bezug auf seine Reaktionsfähigkeit gegenüber der Schwerkraft in einen bestimmten Zustand versetzt ist. „Das Licht würde demnach durch Vermittelung des Protoplasmas die Schwerkraft zur Ausführung von Bewegungen veranlassen, die oft entgegengesetzt sind denjenigen, welche die Schwerkraft für sich allein bedingt“ (S. 343).

Die Verfasser lassen aber auch die andere Annahme zu Recht bestehen, daß von seiten des Lichtes nicht nur der Grad und die Richtung der Drehung bestimmt wird, sondern auch die tordierend wirkenden Wachstumsvorgänge ausgelöst werden. Dabei soll aber das Licht diesen Einfluß auf das Wachstum der Blätter nur ausüben, wenn diese gleichzeitig unter dem Einfluß der Schwerkraft stehen.

Viel einfacher als diese Erklärung ist sicherlich die weiter von ihnen angegebene, wonach „die Schwerkraft gewissermaßen nur die Rolle des Gärtners spielt, der die Pflanzenteile durch Festbinden oder andere Manipulationen den äußeren Richtkräften gegenüber in bestimmte Lagen bringt, ohne dadurch Drehungen unmöglich zu

machen.“ Diese letzte Erklärungsmöglichkeit wäre sehr einfach auf ihre Richtigkeit zu prüfen gewesen. Der folgende Versuch soll diese Lücke ausfüllen, was zum Verständnis der Orientierungstorsionen unbedingt erforderlich ist.

Es wurden die Blätter eines Exemplars von *Phaseolus vulgaris* durch ein Drahtgestell in ihrer ursprünglichen Lage festgehalten, so daß jegliche epinastische Bewegung unmöglich wurde, wobei natürlich der Blattfläche und dem Blattstiel Spielraum zu einer Drehung gegeben wurde. Die so befestigte Pflanze wird auf dem Klinostaten einseitig beleuchtet.

Das Ergebnis dieses Versuches war, daß nunmehr die Drehung der Blattstiele ganz normal eintrat. Die Fig. 9 auf Taf. II stellt uns die Versuchsanordnung und das Resultat dieses Versuches dar, die Blattflächen haben sich durch Torsion des Blattstiels senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen gestellt.

Zu dem gleichen Ergebnis führten auch meine Versuche mit Pflanzen ohne Gelenkpolster. Wie Schwendener und Krabbe benutzte auch ich die Blätter von *Fuchsia*. Während bei diesen Krabbe in seiner ersten Arbeit über die fixe Lichtlage eine Drehung der Blattstiele auch auf dem Klinostaten angab, wird diese Angabe in der zweiten im Verein mit Schwendener herausgegebenen nicht aufrecht erhalten, es soll bei diesen wie bei den Primärblättern von *Phaseolus* auf dem Klinostaten die Drehung ausbleiben. Um auch hier ein einwandfreies Resultat zu bekommen, habe ich an diesen Pflanzen die Blätter in gleicher Weise wie oben geschieht, so daß sie ihre epinastischen Bewegungen nicht ausführen konnten. Das Ergebnis war wieder das gleiche, die Torsionen der Blattstiele traten ganz normal ein wie bei den Pflanzen, die von der Seite bei einseitiger Schwerkraftwirkung beleuchtet waren. Schwendener und Krabbe stützen ihre Ansicht, daß die Schwerkraft einen wesentlichen Einfluß auf die Drehung der Blätter habe, darauf, daß sie am Klinostaten keine Drehungen eintreten sahen. In Wirklichkeit treten sie hier aber wohl ein. Wir müssen nur dafür sorgen, daß die Blätter zu den Lichtstrahlen so gestellt bleiben, daß nur durch eine Drehung des Blattstiels die beste Lichtlage erreicht werden kann. Die Möglichkeit, daß selbst in diesem Falle die Schwerkraft bei der Ausübung der Torsion mitspielt, ist ja nicht ganz ausgeschlossen, da ja auf dem Klinostaten Geoperzeption stattfinden kann. Aber diese Tatsache war Schwendener und Krabbe damals noch nicht bekannt.

Wir können von diesen Pflanzen auch nur wieder aussagen, daß zur Erreichung der Lichtlage ein Einfluß der Schwerkraft nicht gefunden wurde. Es tritt eben auf dem Klinostat in jeder Stellung der Blätter die rechte Lichtstellung ein.

Während wir nun aber von den Internodientorsionen sagen konnten, daß sie im Dunkeln nicht eintreten, können wir dieses nicht von den Primärblättern von *Phaseolus* sagen. Die Blattstiele der Primärblätter von *Phaseolus* vermögen im Dunkeln geotropische Torsionen auszuführen. Wie man auch die Pflanzen ins Dunkle stellt, ob in inverser oder in horizontaler Lage, die Blattflächen stellen sich immer durch eine Krümmung oder eine Torsion, oder auch durch beide in die Horizontalebene und zwar mit der morphologischen Oberseite nach oben ein, die Blattflächen sind hier nicht nur transversalheliotropisch, sondern auch transversalgeotropisch. Ob diese im Dunkeln eintretenden Drehungen in irgend einem Zusammenhang stehen mit den Drehungen, welche die Blattstiele ausführen, um die Blattflächen in den rechten Lichtgenuß zu bringen, ist natürlich nicht so ohne weiteres zu beantworten. Soweit meine Versuche reichen, scheint dies nicht der Fall zu sein. Mir lag zunächst daran, zu zeigen, daß aus den Versuchen Schwendeners und Krabbes nicht geschlossen werden kann, daß die Schwerkraft bei der Ausführung der Blattstieldrehungen beteiligt sei. Ich will nur noch auf folgendes hinweisen.

Die Torsionen der Blattstiele der Primärblätter von *Phaseolus* zeigen große Analogie zu den Krümmungen, sie sind wie diese Bewegungserscheinungen, die bald durch das Licht, bald durch die Schwerkraft ausgelöst werden können. Ein Laubsproß ist ja für gewöhnlich auch gleichzeitig parallelheliotropisch und parallelgeotropisch. Für diese liegt insofern die Sache einfacher, weil wir es mit radiären Organen zu tun haben, von denen wir wissen, daß auf dem Klinostaten wenigstens die einseitige Schwerkraftwirkung beseitigt ist, was für die dorsiventralen Organe auch nicht einmal so ohne weiteres angenommen werden kann.

Unter normalen Verhältnissen fällt die Richtung der Lichtstrahlen mit der der Schwerkraft zusammen. Anders ist dies, wenn etwa die Pflanze seitlich von den Lichtstrahlen getroffen wird. In diesem Falle stellen sich die Blätter immer senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen, ganz unbekümmert um den Transversalgeotropismus, der sie aus dieser Stellung zu bringen sucht. Wie man auch die Pflanzen selbst und damit die Blätter zur

Richtung der Lichtstrahlen orientiert, immer stellen sie sich senkrecht zu diesen, ganz ohne Rücksicht auf die Richtung der Schwerkraft. Die geotropischen Krümmungen und Torsionen treten ganz gegenüber den heliotropischen zurück. Bei den Internodientorsionen kommen alle diese letzten Erwähnungen gar nicht in Betracht, da sie ja, wie wir feststellten, im Dunkeln nicht eintreten.

Sicherlich ist die Fähigkeit der Blätter, geotropische Krümmungen und Torsionen zu veranlassen, sonst sehr verbreitet. Auch Czapek (2) beobachtete bei den *Alstroemerien*-Blättern, daß diese ebenfalls im Dunkeln Torsionen ausführen können. Gerade im Anschluß an die Versuche Czapeks, der die Drehung im Dunkeln zurückgehen sah, möchte ich auf eine bis heute nicht beachtete Fähigkeit der Pflanzen aufmerksam machen, die anzunehmen das ganz analoge Verhalten der Torsionen gegenüber den Krümmungen verleitet. Wie wir vor allem aus den Versuchen Vöchtings (15) wissen, haben die Pflanzen das Bestreben, eine gewisse Richtung einzuschlagen, sich aus inneren Gründen entweder gerade zu strecken oder zu krümmen. Vöchting führte für dieses Bestreben die Namen Rektipetalität und Kurvipetalität ein. Pfeffer hat später für dieses in der Pflanze liegende Richtungsbestreben den Namen Autotropismus vorgeschlagen. Nun können die Pflanzen aber auch ein auf innere Ursachen zurückzuführendes Bestreben haben, eine durch äußere Ursache herbeigeführte Torsion bei Beseitigung dieser wieder aufzuheben. Die Pflanzen hätten dann, um einen der Rektipetalität und Kurvipetalität entsprechenden Namen einzuführen, Atorquipetalität oder, um einen dem Autotropismus entsprechenden Namen zu haben, Autotortismus oder besser Autostrophismus. Doch ich lasse dies einstweilen dahingestellt, da die von mir in dieser Richtung angestellten Versuche noch nicht zahlreich genug sind, um bereits jetzt etwas Positives in dieser Hinsicht aussagen zu können. Ich hoffe bald ausführlicher hierüber berichten zu können.

Es ist eine jedem auffallende Tatsache, daß die Blätter die verschiedenste Möglichkeit haben, ihre Blattflächen senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen zu stellen. Es geschieht dies immer auf die einfachste und kürzeste Weise. Auch die Ergebnisse unserer Versuche zeigen, daß die Blätter in den verschiedensten Stellungen einen gewissen Reiz empfangen, der eine Bewegung auslöst, welche die Blattflächen auf kürzestem Wege in die beste Lichtlage führen. Einmal wird dies durch eine Krümmung, das andere Mal durch

eine Torsion erreicht. Ein besonders schönes Beispiel dafür, daß die Blattflächen immer in den rechten Genuß gebracht werden, wie man auch das Blatt gegenüber dem Licht orientieren mag, liefern uns die Versuche Vöchtings mit den Malvenblättern. Waren in den oben erwähnten Versuchen Schwendeners und Krabbes die Blätter durch die Beseitigung der einseitigen Schwerkraftwirkung senkrecht nach unten gestellt, so hätte eine Torsion die rechte Lichtlage niemals herbeigeführt. Wir beobachteten deshalb in diesem Falle, wie wir sahen, eine Krümmung und nicht eine Torsion.

Hat das Blatt sich auf dem Klinostaten senkrecht nach unten gesenkt, so fallen die Lichtstrahlen, wenn die Pflanze seitlich beleuchtet wird, parallel zu der Blattfläche ein. Dasselbe geschieht aber auch, wenn die Blätter in ihrer normalen Lage seitlich beleuchtet werden. Trotzdem in beiden Fällen das Licht senkrecht zur Insertionsebene der Blätter einfällt, sind die Bewegungen ganz verschieden; im ersten Falle wird durch eine Krümmung des Blattstiels, im zweiten Falle durch eine Torsion desselben die Blattfläche senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen gestellt. Man könnte hier geneigt sein zu glauben, daß die verschiedene Orientierung zur Schwerkraftichtung dieses verschiedene Resultat herbeigeführt habe. Indes liegt auch in diesem Falle kein nachweislicher Einfluß der Schwerkraft vor, wie der folgende Versuch zeigt.

Eine Pflanze wird so befestigt, daß die Blätter und der Blattstiel eine Stellung einnehmen, wie sie die Pflanze einnimmt, wenn sie eine Zeit der einseitigen Einwirkung der Schwerkraft entzogen gewesen ist. Zu diesem Zwecke wurde der Blattstiel durch einen Draht so gehalten, daß er senkrecht zum Sprosse stand. Das von dem Sproß abstehende Drahtstück war nur halb so lang als der Blattstiel, um den Blattstiel in der Ausübung seiner Bewegung nicht zu behindern. Die Blattfläche wurde vermittels eines Fadens, der einerseits in der Mitte des Blattstiels, anderseits in der Mitte der Blattfläche befestigt war, so gehalten, daß sie senkrecht nach unten stand. Wird eine so befestigte Pflanze einseitig beleuchtet, so tritt dieselbe Krümmung des Blattstiels ein, wie in dem Klinostatenversuch. Es kann also nicht die verschiedene Orientierung zur Schwerkraft sein, welche das verschiedene Resultat herbeigeführt hat.

Wie wir bei den Orientierungstorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung feststellen konnten, daß hier auf die Blatt-

flächen ein Lichtreiz ausgeübt wird, der in die Blattstiele und Internodien geleitet wird, ebenso fanden wir auch bei den Primärblättern von *Phaseolus*, daß hier der Reiz von dem Blatt in die Blattstiele geleitet wird. Krabbe (6) war in seinen diesbezüglichen Untersuchungen nicht zu diesem Resultat gekommen. Er will gefunden haben, daß der Lichtreiz direkt in den Blattstielen aufgenommen wird. Ich habe, wie Krabbe es in seinen Versuchen getan hat, den oberen Teil des Blattstiels und das obere Blattpolster verdunkelt. Ich verfuhr dabei in derselben Weise, wie ich dies bereits bei den Pflanzen mit dekussierter Blattstellung (Versuch 14 u. 15, S. 387) getan habe. Der Blattstiel und das Gelenkpolster wurden zunächst mit schwarzer Watte lose umwickelt und das Ganze außen mit schwarzem Papier oder Stanniol umgeben. So ließ sich eine gute Verdunkelung des oberen Teils des Blattstiels, des Blattpolsters und vor allem auch der Stelle, wo der Blattstiel in die Blattfläche übergeht, erzielen, dabei wurden aber die Blätter gar nicht oder nur wenig in ihrer Bewegungsfähigkeit behindert. Wurden die so behandelten Pflanzen einseitig beleuchtet, so traten die Blattstiel-torsionen regelmäßig auf. Wenn Krabbe zu anderem Ergebnis kam, so lag dies wahrscheinlich daran, daß seine Umhüllung die Bewegungsfähigkeit ausschloß. Jedenfalls konnte ich auch in diesem Punkte keine Verschiedenheit gegenüber den in dieser Abhandlung besprochenen Orientierungstorsionen feststellen.

Tübingen, Botanisches Institut, im Februar 1915.

### Literatur-Verzeichnis.

1. Ambronn, H., Ueber heliotropische und geotropische Torsionen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. II, 1884.
  2. Czapek, F., Studien über die Wirkung äußerer Reizkräfte auf die Pflanzenteile. Flora 1898.
  3. Fitting, H., Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. I u. II. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905.
  4. Frank, A. B., Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Licht und der Gravitation. Leipzig 1870.
  5. Kniep, H., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVIII, 1910.
  6. Krabbe, G., Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. I. Teil. Jahrb. f. wiss. Bot., 1889.
  7. Krabbe s. Schwendener.
- Jahrb. f. wiss. Botanik. LV.

8. Noll, F., Ueber die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. I. Teil. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, Bd. III, Heft 2, 1885.
9. — —, Desgl., II. Teil. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, Bd. III, Heft 3, 1887.
10. — —, Die Orientierungsbewegungen dorsiventraler Organe. Flora, Bd. 76, 1892.
11. Pfeffer, W., Pflanzen-Physiologie, 2. Aufl., Bd. II, 1904.
12. Schmidt, O., Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion. Dissertation. Berlin 1883.
13. Schwendener, S. und Krabbe, G., Über die Orientierungstorsionen der Blüten und Blätter. Ges. Bot. Mitteilungen, Bd. II, desgl. in Abhandl. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1892.
14. Schwendener, S., Zusatz. Ges. Bot. Mitteilungen, Bd. II, desgl. in Abhandl. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1898.
15. Vöchting, H., Die Bewegungen der Blüten und Früchte. 1882.
16. — —, Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeitung, 1888.
17. de Vries, H., Ueber einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzenteile. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, Bd. I, Heft 2, 1872.
18. Wiesner, J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich, II. Denkschr. d. k. k. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse, Bd. 43, Wien 1880.

