

Beziehungen zwischen der Befruchtung und den postfloralen Blüten- bzw. Fruchtsielbewegungen bei *Digitalis purpurea*, *Digitalis ambigua*, *Althaea rosea* und *Linaria cymbalaria*.

Von

Emma Maria Schmitt.

Mit 21 Abbildungen und 7 Kurven.

Einleitung.

Schon seit langem beschäftigt sich die Forschung mit eigentümlichen Bewegungen der Blütenstiele, die bei vielen Pflanzen, man darf wohl sagen bei den allermeisten, im Laufe der Entwicklung zu beobachten sind, Bewegungen, die nicht etwa durch veränderte äußere Faktoren hervorgerufen werden, sondern die regelmäßig mit derselben Entwicklungsphase der Blüte einer und derselben Art Hand in Hand gehen. Man spricht von verschiedenen Stimmungen des Blütenstieles und dementsprechend von Umstimmungsbewegungen, die z. B. eintreten können bei der Blütenentfaltung oder bei der Fruchtreife. Welcher Natur sind diese Krümmungen: Liegen autonome oder paratonische Bewegungen vor, oder handelt es sich bei den zahlreichen nach unten geneigten Blüten und Früchten um Lastkrümmungen? Besteht ferner eine Beziehung zwischen den Umstimmungsbewegungen und der Blüte? Das sind die Fragen, die immer wieder in der Literatur auftauchen. Es ist nicht meine Aufgabe, die ganze historische Entwicklung dieses Problems zu besprechen, da neuere Arbeiten auf diesem Gebiet schon vollständige Zusammenstellungen gegeben haben. Ich verweise auf Fr. Pladeck (18), O. Bannert (1), H. Schulz (21), Fr. Oehlkers (15—17), H. Fitting (7). Aus all diesen Untersuchungen geht hervor, daß wir es bei der Beeinflussung des Stieles durch die Blüte

mit verschiedenen Typen von Pflanzen zu tun haben, daß kein einheitliches Verhalten besteht. Außerdem ist ganz offensichtlich, daß, wenn auch die Blüte nicht mehr als das eigentliche Perzeptionsorgan des Stieles im Sinne Vöchtings (22) aufgefaßt werden darf, doch recht weitgehende Korrelationen zwischen den Stielbewegungen und der Blüte bestehen, ganz besonders bei Umstimmungen zur Zeit der Fruchtreife.

So mag die Fragestellung der vorliegenden Arbeit berechtigt erscheinen.

Sämtliche Experimente und Beobachtungen wurden in den Sommern 1920 und 1921 gemacht.

Digitalis purpurea.

Als Versuchspflanzen standen mir zur Verfügung etwa 20 eingetopfte und eine große Zahl von Freilandspflanzen im botanischen Garten zu Freiburg i. B. Daneben wurden, besonders zu der Zeit, da in dieser Höhenlage (280 m) die Pflanzen schon verblühen, im Juli und August, Standorte von *Digitalis* im hohen Schwarzwald aufgesucht, vor allem im Belchengebiet (Wiedner Eck 1230 m) und im Elzgebiet (Gschasikopf 1035 m).

Das Habitusbild (Abb. 3, S. 631) zeigt, daß wir es bei *Digitalis purpurea* mit einem traubigen Blütenstand zu tun haben, dessen Blüten einseitwendig angeordnet sind. In steter Gesetzmäßigkeit folgen immer jüngere Blüten auf ältere in akropetaler Richtung an der Blütenachse. Entspringen Seitensprosse an der Hauptachse, so folgen sie derselben Regel, tragen dann allerdings entsprechend ihrem Alter meist jüngere Blüten als der Muttersproß. So kann es, besonders bei ganz kurzen Seitenzweigen, auf den ersten Blick scheinen, als sei das Gesetz durchbrochen. — Was uns am meisten interessiert, ist die Haltung des Blüten- und Fruchstieles: die Knospe steht etwa horizontal, die junge Blüte, gelegentlich auch schon die blühreife Knospe neigt sich etwas nach unten, und je älter die Blüte wird, desto mehr verschärft sich dieses Herabbiegen. In Abb. 4 ist von diesen Bewegungen am Stiel kaum etwas wahrzunehmen; er bleibt im wesentlichen in horizontaler Lage bis zum Korollenabfall, nur die Blüte biegt sich abwärts. Findet man aber hie und da *Digitalis*-Stengel mit längeren Blütenstielen, so machen

sie ganz deutlich die Abwärtsbewegung mit. Nach dem Verblühen zeigt sich am Stiel ein starkes Aufbiegen aus der horizontalen oder nach unten geneigten Lage, so daß die Früchte nahezu vertikal gestellt sind. Nicht ganz ausnahmslos ist diese Bewegung in der Natur zu beobachten. Besonders späte Nachzügler an der Spitze eines Schaftes belassen ihren Stiel oft in horizontaler Lage. Aber immerhin besteht doch die Gesetzmäßigkeit, daß zu einer gewissen Zeit in der Entwicklung eine Umstimmung in der Bewegung des Blüten- bzw. Fruchstieles vorliegt.

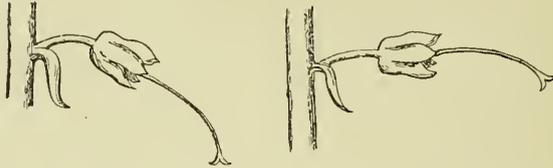
Schon bei der Beobachtung der Pflanze im Freien fällt es auf, daß an Schäften, die durch dauernden gleichgerichteten Wind aus der Vertikalstellung in eine schiefe oder an Abhängen gar in horizontale Lage gebracht werden, die Blütenstiele ihre Richtung gegenüber der Hauptachse ändern. Sie stellen sich wieder unter den gleichen Winkel gegenüber dem Erdradius ein, der ihnen bei normaler Lage der Spindel zukommt: Knospen und junge Blüten suchen die Horizontallage, junge Früchte werden vertikal gestellt. Ein Hinweis, daß wohl geotropische Bewegungen vorliegen. Noll hat in seiner Arbeit über »die normale Stellung zygomorpher Blüten« (14) *Digitalis purpurea* nach den äußeren Ursachen der Blütenstielbewegungen untersucht. Und er findet, daß sowohl Licht wie Schwerkraft beteiligt sind, daß allerdings der Geotropismus überwiegt. Ja, sogar die einseitige Häufung der Blüten meist an der Lichtseite, kann auf positiven Geotropismus der jungen Knospenstiele zurückgeführt werden zu einer Zeit, da der Schaft in Richtung der stärksten Beleuchtung im apikalen Teil überhängt.

Im Rahmen seiner Untersuchungen lag es aber nicht, auf die inneren Ursachen der Umstimmung gegenüber den sich gleichbleibenden äußeren Reizen einzugehen. Und das eben ist das Problem, das hier näher untersucht werden soll.

Schon die einfache Analyse des normalen Entwicklungsganges zeigte, daß das Aufkrümmen des Stieles etwa mit dem Ende der Blütezeit zusammenfällt. Das Experiment muß entscheiden, ob Beziehungen zwischen diesen Bewegungen und der Bestäubung, bzw. Befruchtung vorliegen, ob überhaupt Korrelationen bestehen zwischen Stielreaktionen und Blüten. — Zunächst sollte die

Bestäubung verhindert werden. Einfacher Schutz vor Insektenbesuch konnte nicht genügen, da schon die ersten Vorversuche zeigten, daß trotz der ausgesprochenen Protandrie der Blüten bei ausbleibender Fremdbestäubung Selbstbefruchtung eintritt. Deshalb wurde bei einer Reihe von jungen Blüten, deren Staubbeutel noch geschlossen, und deren Narben noch nicht spreizen, die Narbe mit einem kleinen Stück des Griffels (1—2 mm) abgeschnitten.

Bei einer 2. Versuchsreihe wurde die noch geschlossene Narbe eingegipst, um sie so am Spreizen und damit an der Fähigkeit Pollen aufzunehmen zu hindern. Damit sollte ein Kontrollversuch zum ersten Experiment geboten werden, da jetzt etwaiger Wundreiz ausgeschaltet war. Allerdings gelang



Sofort nach Abfall
der Korolle.

24 Stunden nach dem
Abfall.

Abb. 1. Dig. *purpurea*-Blüte in verschiedenen Entwicklungsphasen.

es nahezu der Hälfte der so behandelten Narben, beim Spreizen die Gipskappe zu sprengen. (All diese Blüten mußten natürlich beim Versuchsergebnis ausgeschaltet werden.)

Und endlich entfernte ich bei einer 3. Gruppe sämtliche Antheren vor dem Öffnen der Pollensäcke. So war Selbstbestäubung unmöglich gemacht. Um auch Insektenbesuch fernzuhalten, waren über diese Versuchsexemplare zylinderförmige Gazehüllen gestülpt, die mit Draht ausgesteift und an der Basis des Schaftes zugebunden wurden. Zugleich mußten die Hüllen an einem entsprechenden Stativ befestigt werden, um irgendwelche Belastung oder Hemmung der Blüte zu verhüten. Damit nicht durch jüngere weiter oben stehende Knospen desselben Stengels nachträglich Fremdbestäubung erfolgen konnte, wurden täglich bei den neu sich entfaltenden Blüten die Antheren entfernt.

Das Ergebnis dieser drei Versuchsreihen war folgendes: die Blüte entfaltete sich normal weiter. Mit zunehmendem Alter konnte überall das verstärkte Abwärtsbiegen wahrgenommen werden. Etwa am 6.—7. Versuchstage fiel die Korolle ab. Im Laufe der nächsten 24 Stunden war ein schwaches Heben des Griffels (bzw. des Griffelstumpfes) zu bemerken bis höchstens zur Horizontalen. (Abb. 1.) Da der Griffel keine Eigenbewegung zeigt, sondern lediglich den verlängerten Hebelarm bei der Stielbewegung darstellt, konnte er als Zeiger für die Ablesung dienen. Im Verlauf weiterer 4—6 Tage welkte der Griffel. Fruchtknoten und Stiel verblieben in ihrer Lage. (Abb. 2, Bl. a und b.)

Nebenbei sei noch bemerkt, daß die Fruchtknotenwand in vielen Fällen starkes Wachstum zeigte und sich dabei in Falten legte; der Stiel trägt also ein noch wachsendes Organ, auch wenn keine Befruchtung eintritt.

Jedes der angegebenen Experimente wurde zunächst mit etwa 6 Blüten ausgeführt. Später sind die Versuchsreihen noch des öfters wiederholt worden, um die Ergebnisse sicherzustellen. Die Resultate waren immer ausnahmslos dieselben. Verglichen mit den in der Natur beobachteten Bewegungen, fehlte also bei den unbestäubten Blüten

überall die Aufkrümmung in die Vertikale. Da der künstliche Eingriff von vornherein hemmend auf Bewegungen gewirkt haben könnte, war folgender Kontrollversuch notwendig: die Staubblätter wurden wieder vor dem Öffnen der Thecae entfernt und Fremdbestäubung sorgfältig verhütet. Sobald die Narben empfäng-

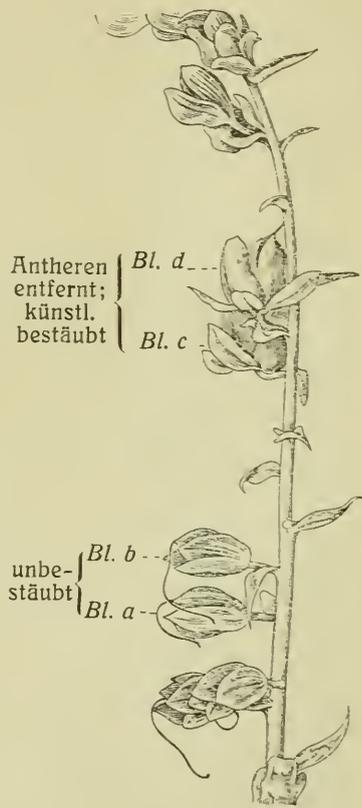


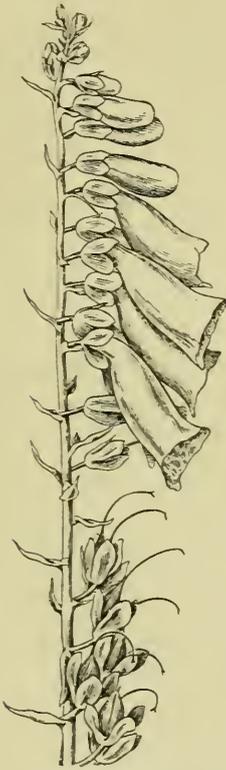
Abb. 2. Dig. purpurea. Versuchspflanze.

nisfähig waren, was leicht am Spreizen der Narbenlappen zu erkennen ist, wurde künstlich bestäubt. Schon nach 6—8 Stunden fiel dann die Korolle ab, etwa 30 Stunden nach der Bestäubung war ein Heben des bis jetzt nach unten gesenkten Griffels wahrzunehmen, die Bewegung wurde bald auch im Fruchtknoten und Stiel bemerkbar, und sie dauerte an, bis die Vertikalstellung erreicht war. Abb. 2 zeigt bei c und d zwei dieser Versuchsb Blüten. Wir haben hier schon reife Früchte vor uns, die aufgesprungen sind und eben ihre Samen ausstreuen. Trotz des operativen Eingriffs also ganz dasselbe Verhalten wie bei normal bestäubten Blüten. Der Vollständigkeit halber sei noch angeführt, daß in der ersten Versuchsreihe dieser Art an 4 Blüten unter 15 die Umstimmungsbewegung unterblieb. Sie verhielten sich wie unbestäubte Exemplare. Außerdem ließ sich bei diesen später kein Fruchtansatz feststellen. In all diesen Fällen war die Narbe zu spät belegt worden, ihre Empfängnisfähigkeit erlischt am 3. bis 4. Tag nach dem Spreizen der Narbenlappen. In den folgenden Versuchen wurde deshalb gleich am ersten Tag des Spreizens bestäubt. Es erfolgte daraufhin überall die Vertikalstellung.

Ein Vergleich der Bewegungen bei bestäubten und unbestäubten Blüten (Abb. 2, S. 629) ergibt eindeutig, daß eine Korrelation besteht zwischen der Bestäubung bzw. Befruchtung und dem Aufrichten der Früchte. Immerhin ist auch bei den unbestäubten Exemplaren ein Aufwärtsbewegen bis zur Horizontalen vorhanden (vgl. Abb. 1). Haben wir es hier mit dem Beginn jener Bewegung zu tun, die bei den bestäubten Blüten dann zur Vertikalstellung führt, oder sind das zwei verschiedene Vorgänge? Folgendes Experiment mag darüber Aufschluß geben:

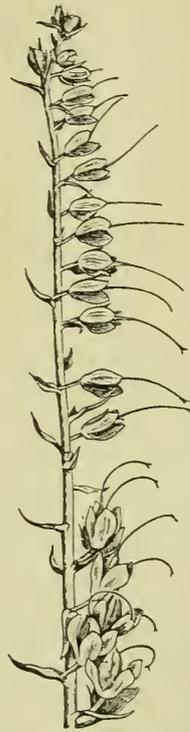
An 6 *Digitalis*-Stengeln wurden sämtliche Korollen künstlich entfernt. Bei älteren Blüten konnte das durch einfachen Zug erreicht werden, bei jüngeren auf operativem Wege durch vorsichtiges Abschneiden der Blumenkrone am Fuße des Fruchtknotens. Dieser Eingriff hatte ein momentanes Aufwärtsbewegen des Stieles und Gynäceums zur Folge, was wieder sehr deutlich am Griffel zu erkennen war. Besonders stark und rasch war diese Bewegung bei blühreifen Knospen und jungen Blüten, wo die

Hebung weit über die Horizontallage hinausging. Es handelt sich hier um ein wirkliches Emporschnellen. Ältere Blüten dagegen, vor allem solche, die eben vor dem Korollenabfall standen, zeigten ganz geringes Aufbiegen bis höchstens in die Horizon-



Vor der Operation.

Abb. 3. *Dig. purpurea*-Stengel vor dem Entfernen der Korollen.



5 Minuten nach der Operation.

Abb. 4. *Dig. purpurea*. Derselbe Blütenschaft wie in Abb. 3 fünf Minuten nach dem Entfernen der Korollen.

tale und das nicht mehr augenblicks, sondern erst im Verlauf mehrerer Stunden, während welcher Zeit sich auch die Aufkrümmung der jungen Griffel noch verschärfen konnte. Abb. 3 und Abb. 4 zeigen einen solchen Blütenschaft vor der Operation und dann 5 Minuten nach der Operation.

Der eigentümliche Vorgang kann so erklärt werden: die immer schwerer werdende Blüte drückt den Griffel und den Fruchtknoten, auf denen sie lastet, rein mechanisch herab; auch der Stiel wird dabei abwärts gebogen. Wird bei der älteren Blüte dieses Gewicht entfernt, so ist der Stiel nicht mehr in der Lage, in die ihm ursprünglich zukommende geotropische Lage momentan zurückzugehen. Es erfolgt nur langsames, schwaches Heben. Wenn das Korollengewicht schon in jungem Zustand entfernt wird, ist der Griffel und Stiel noch elastisch genug, um sich sofort aufzubiegen. Und was vor allem bemerkenswert ist, sie verbleiben in dieser Lage dann bis zur Zeit der Umstimmung. Wir haben es also mit keiner aktiven Bewegung zu tun, wenn sich ältere Blüten immer mehr nach unten neigen. Es handelt sich lediglich um eine passive Lastkrümmung, die

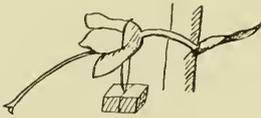


Abb. 5. *Dig. purpurea*-Blüte nach dem Verblühen mit Paraffinstückchen beschwert.

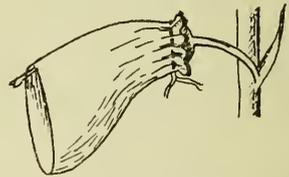


Abb. 6. *Dig. purpurea*-Blüte. Korolle durch Stoffhülle ersetzt.

dann mit der Zeit im Bau des Stieles fixiert wird. Wiesners (23) Definition von der vitalen Lastkrümmung dürfte hier Anwendung finden.

Um zu zeigen, daß das langsame Aufbiegen des Griffels und Fruchtknotens in die Horizontale nach dem Abblühen unbestäubter Blüten lediglich auf das um die Kronhülle verringerte Gewicht zurückzuführen ist und nicht etwa als Beginn der Umstimmung gedeutet werden darf, ausgelöst vielleicht durch das Ablösen der Blumenkrone, wurde in zahlreichen Fällen die Korolle beim Abfallen ersetzt durch ein gleich schweres Paraffinstückchen, das mit einem Seidenfaden an der Blütenansatzstelle befestigt wurde (Abb. 5). In anderen Fällen wurde die Blumenkrone ersetzt durch eine gleich schwere und tunlichst gleichgeformte Stoffhülle, die nun nicht nur am Grunde des Fruchtknotens aufsaß, sondern auch den viel

längeren Hebelarm des Griffels beschwerte (Abb. 6). So war die Belastung der lebenden Kronhülle möglichst getreu nachgeahmt. Die abfallende Korolle konnte nicht zum Versuch verwendet werden, indem man sie durch geeignete Maßnahmen wieder befestigte; denn sie vertrocknete zu rasch.

Beim ersten Versuch glaube ich da und dort noch ganz minimales Heben wahrnehmen zu können, im zweiten Fall dagegen verblieb Stiel und Griffel in der alten Lage, die während der Blütezeit erreicht worden war. Von einem Beginn der Umstimmung kann also nicht die Rede sein. Wir dürfen künftighin dieses erste schwache Heben nach dem Abblühen bei der Bewegungsanalyse ausschalten. Alle bis jetzt besprochenen Experimente beweisen, daß die Bestäubung notwendige Vorbedingung für die Vertikalstellung des Fruchtknotens, für die eigentliche aktive Umstimmungsbewegung ist.

Da bei den letzten Versuchen das zunehmende Gewicht der Blüte und zum andern das Gewicht der Krone gegenüber dem des Kelches und des Fruchtknotens von so großer Wichtigkeit war, wurden zur Ergänzung zahlreiche genaue Wägungen vorgenommen. — Selbstverständlich kam bei den Zahlenwerten zunächst die Gewichtszunahme der herabhängenden Blüte gegenüber der noch horizontal stehenden Knospe stark zur Geltung. Die Zunahme beträgt 50—100%. Vor allem aber war schön zu sehen das starke Übergewicht der Korolle gegenüber dem Fruchtknoten und Kelch, auf die im Durchschnitt nahezu $\frac{3}{4}$ des Gesamtgewichtes entfällt. Ein Vergleich des prozentualen Zuwachses zeigt, daß auch die relative Gewichtszunahme von Kelch und Fruchtknoten hinter derjenigen der Blumenkrone zurückbleibt.

Welcher Zeitpunkt im Bestäubungs- und Befruchtungsvorgang ist für die Umstimmung ausschlaggebend? Genügt schon der mechanische oder chemische Reiz des Pollens auf der Narbe, handelt es sich um das eigentliche Pollenschlauchwachstum, oder ist die Befruchtung selbst erst der maßgebende Faktor? — Wir wissen aus Arbeiten von Fitting (3—6) und Laibach (12), daß postflorale Erscheinungen, wie z. B. das Abblühen, das Schwellen des Fruchtknotens usw., von verschiedenen Faktoren abhängig sein können, daß sie bald nur auf chemischen Reiz der Narbe hin eintreten, bald das Pollenschlauchwachstum voraussetzen. Um dieser Frage in bezug auf die postfloralen Bewegungen näher zu kommen, wollte ich zunächst die Reaktionszeit der Blütenstiele feststellen, wenn die Pflanze durch Schräg- oder Inversstellung aus ihrer Gleich-

gewichtslage gebracht wurde. Dann sollte die Zeit der beginnenden Aufkrümmung nach der Bestäubung gemessen werden. Die Differenz dieser beiden Werte mußte jenen Augenblick in der Entwicklung ergeben, der eben gerade den Reiz auslöst oder mindestens für die Umstimmung notwendig ist. Mikroskopische Untersuchungen der in diesem Zeitpunkt fixierten Blüten sollten über das Entwicklungsstadium näheren Aufschluß geben. Leider ließ sich dieser Gedankengang bei *Digitalis purpurea* nicht verwirklichen. Der Moment der beginnenden Umstimmung war nicht genau genug festzustellen, denn es störten zu dieser Zeit jene vorhin besprochenen passiven Bewegungen, die dem Blütenabfall folgen. (Bei *Althaea rosea* ließ sich diese Versuchsanordnung besser verwerten. Vgl. S. 651.)

Nachdem mir früher schon angeführte Versuche gezeigt hatten, daß ein direktes Abschneiden der Narben oder die mechanischen Wirkungen eines Gipsverbandes keinerlei Bewegungsreize der fraglichen Art auslösen, wurden jetzt zur Ergänzung andere Narben auf die verschiedenste Weise verwundet: Durch Entfernen eines Narbenlappens oder eines Stückes der Narbe, durch Ritzen und Schaben der Narbenfläche usw. In keinem Fall zeigte sich eine Bewegung. —

Jetzt ging ich zu Bestäubungen mit artfremdem Pollen über. Zunächst wurden nah verwandte Arten benützt: *Digitalis ambigua*, *Digitalis lutea*, *Digitalis lanata*, *Digitalis ferruginea*. Selbstverständlich sind vor allen derartigen Versuchen die Antheren rechtzeitig entfernt und alle Vorsichtsmaßregeln angewandt worden, um Fremdbestäubung mit arteigenem Blütenstaub zu verhindern. All diese Versuchsexemplare zeigten genau dasselbe Verhalten wie normal bestäubte Blüten: erst Abfallen der Korolle nach wenigen Stunden, dann vor allem typisches Aufrichten des Fruchtknotens und in einigen Tagen deutlicher Fruchtansatz, was vorauszusehen war; denn es ist bekannt, daß Kreuzungen von *Digitalis purpurea* mit den genannten Arten möglich sind (vgl. Haase-Bessell [8, 9]). Die Bestäubung mit artfremdem Pollen der eigenen Gattung ruft also zu gewohnter Zeit die Umstimmung hervor, wobei sie Befruchtung bewirkt.

Zu Versuchen mit entfernteren Arten aus der Familie der Scrophulariaceae wurden weiterhin benützt: *Pentstemon gentianoides*, *Pentstemon barbata*, *Verbascum thapsus*, *Verbascum phlomoides*, *Antirrhinum majus*, *Linaria vulgaris*. Die Ergebnisse können zusammengefaßt werden, da sie alle gleichartig sind. Die Blumenkrone fällt überall später ab als bei Bestäubung mit arteigenem Pollen, aber früher als bei nicht bestäubten Blüten, durchschnittlich nach 20 Stunden (unbestäubt: etwa 2—3 Tage nach dem Spreizen der Narbe; mit arteigenem Pollen bestäubt: 6—8 Stunden nach dem Belegen der Narbe). Was aber für unser Thema wichtiger ist: der Stiel behält die Horizontallage bei wie a und b in Abb. 2, S. 629. Von einer Umstimmung ist nichts zu sehen. Hatte der fremde Pollen auf der Digitalisnarbe gekeimt? Es wurden bei einer neuen Versuchsreihe Griffel und Fruchtknoten 2—3 Tage nach der Bestäubung mit dem fremden Pollen abgeschnitten und fixiert, um sie mikroskopisch zu untersuchen. Die als Juelsches und als Carnoysches Gemisch bezeichneten Fixierungs-Mittel ergaben beide guten Erfolg. Zum Färben der Schnitte benützte ich Hämatoxylin, das Dreifarbengemisch nach Fleming und Hämalaun. Mit Hämatoxylin färbten sich die Pollenschläuche nahezu schwarz; beim Dreifarbengemisch waren die Schläuche wohl zu erkennen, traten aber weniger deutlich hervor als beim ersten Verfahren trotz Beizen mit Chromsäure, vermutlich deshalb, weil nicht von vornherein mit Fleming fixiert worden war. Sehr gute Bilder erhielt ich auch mit einfacher Hämalaunlösung, bei der die Pollenschläuche dunkelviolett hervortraten; dieses Färbungsmittel wurde am häufigsten benützt.

Die Schnitte zeigten, daß der Pollen sämtlicher Arten, die bei den Versuchen Verwendung fanden, auf den Digitalisnarben gekeimt hatte. Bei *Pentstemon gentianoides* lagen nur noch wenige ungekeimte Körner auf der Narbe, die Pollenschläuche der übrigen waren schon durch das ganze Griffelgewebe hindurchgewachsen. Erst kurz vor dem Fruchtknoten hatten sie Halt gemacht. Dort sah man überall bald etwas mehr, bald weniger weit vorgedrungen die verdickten Köpfe der Pollenschläuche. Nahezu dieselben Bilder erhielt ich bei den beiden *Verbascum*-Arten. Nur daß wir es hier mit dickeren Schläuchen

zu tun haben. *Antirrhinum majus*-Pollen keimte zu etwa $\frac{2}{3}$ auf der Narbe. Er vermochte aber nur bis zur Hälfte des Griffelkanals vorzudringen. Bei *Linaria vulgaris* war der Prozentsatz der gekeimten Pollenkörner ein wenig geringer. Die Schläuche, die hier selbstverständlich viel dünner sind als bei den vorigen Arten, waren nicht über die Hälfte des Griffels hinaus zu verfolgen.

Wenn wir einerseits sahen, daß bei all diesen Bestäubungen mit artfremdem Pollen (ausgenommen *Digitalis*-Arten) keine Umstimmungsbewegung einsetzte, und wenn wir jetzt wissen, daß überall Pollenkeimung vorliegt, so liegt der Schluß sehr nahe, daß der auslösende Faktor für die Bewegung weder der Reiz des Pollens auf der Narbe ist, noch das Pollenschlauchwachstum im Griffelgewebe, sondern daß die Befruchtung selbst dafür verantwortlich zu machen ist.

Und doch ist noch nicht gesagt, ob der fremde Pollenschlauch, wenn er durch das Griffelgewebe hindurchwächst, dort auch dieselben Reize auslöst wie eigener Blütenstaub; eine verschiedene gegenseitige Beeinflussung liegt sogar sicher vor, denn wie könnte sonst der fremde Schlauch an bestimmter Stelle auf einmal sein Wachstum einstellen müssen, während der eigene ganz hindurchwächst.

Um diesem Einwand zu begegnen, belegte ich wiederum die sich spreizenden Narben mit Blütenstaub der eigenen Art. Nun aber wurden zu verschiedenen Zeiten nach der Bestäubung, von 30 Stunden an abwärts bis zu 2—3 Stunden, die Griffel ganz am Grunde abgeschnitten und fixiert; der Fruchtknoten wurde weiter in seiner Entwicklung beobachtet. Durch dieses Experiment sollte erreicht werden, daß die Pollenschläuche wohl das Griffelgewebe durchwachsen, nicht aber eigentlich befruchten können. Eine Versuchsanordnung, wie sie in ähnlicher Weise — zu anderen Zwecken allerdings — Correns (2) gebraucht hat. Folgende Gesetzmäßigkeit ließ sich feststellen: Wurde der Griffel in weniger als 20 Stunden abgeschnitten, so verharrten Stiel und Fruchtknoten in der horizontalen Lage, es war keinerlei Fruchtansatz oder gar Samenreife zu konstatieren, allerdings sah ich in vielen Fällen das schon früher erwähnte Schwellen der Fruchtknotenwand, die Samenanlagen

selbst blieben dabei ganz unbeteiligt. Blieb der Griffel länger als 20 Stunden in Verbindung mit dem Fruchtknoten, so setzte dann auch nach seinem Entfernen, ungefähr 35 Stunden nach der Bestäubung, die normale Aufkrümmung, wie wir sie bei befruchteten Blüten kennen, ein und wurde vollkommen durchgeführt. Später war hier überall Samenreifung und Aufspringen der Fruchtkapsel zu beobachten. Nebensächlich bei diesen Resultaten sind die angeführten Zeiten. Es sind das keine absoluten Werte, sondern sie sind vielmehr stark abhängig von den Temperatur- und überhaupt den ganzen Witterungsverhältnissen. Wenn ich oben 20 Stunden als Grenzwert angegeben habe, so ist das ein ganz relativer Wert. Er ist einer Versuchsreihe (Tabelle I. S. 638) entnommen, die in eine Zeit recht gleichmäßigen Temperaturganges fiel (der heiße Sommer 1921 war in dieser Hinsicht recht günstig). Und selbst bei so günstigen Verhältnissen sind kleine Schwankungen wahrzunehmen, wie auch aus der Tabelle hervorgeht.

Wesentlich am Ergebnis ist dies: alle Stiele, die eine Umstimmungskrümmung zeigen, tragen in der Folge reife Früchte, unterbleibt aber diese Bewegung, so ist in keinem Fall später Fruchtausatz zu beobachten. Von vornherein war also anzunehmen, daß in jenen Fällen, die kein Aufbiegen zeigten, der Pollen erst einen Teil des Griffels durchwachsen hatte, daß es ihm aber noch nicht gelungen war, den Fruchtknoten selbst zu erreichen. Die mikroskopische Untersuchung des fixierten Materials gab darüber Aufschluß. Sie zeigte, daß der Pollen in allen untersuchten Fällen normal gekeimt hatte. Schon nach 8 Stunden ist etwa die Hälfte des Griffelgewebes durchwachsen. Nach 17 Stunden ist der Fruchtknoten nahezu erreicht. Aber erst in 20—21 Stunden ist die Befruchtung gesichert, was der Länge des Weges entspricht, der im Fruchtknoten noch bis zu den Samenanlagen zurückzulegen ist.

Es bleibt noch die Möglichkeit, daß trotzdem nicht die Befruchtung, sondern der im Fruchtknotengewebe eintreffende Pollenschlauch die Umstimmung auslöst. Im Experiment konnten die beiden Vorgänge voneinander getrennt werden, indem mit dem Griffel auch der apikale Teil des Fruchtknotens entfernt wurde zu einer Zeit, da eben gerade Pollenschläuche in diesen

Tabelle I. Digitalis purpurea: bestäubt mit art eigenem Pollen. Griffel zu verschiedenen Zeiten nachdem Bestäubung entfernt.

Bestäubt	Griffel abgeschnitten	Differenz der beiden Zeiten	Umsäumnungsbe- we- gung	Temperaturgang der Versuchstage						
				Max. ° C	Min. ° C	Mittel ° C	Max. ° C	Min. ° C	Mittel ° C	
12. VII. 7 h p. m.	13. VII. 9 h p. m.	26 St.	+	34,1	17	25,5	13. VII.	33,8	16,1	24,95
12. VII. 7½ h p. m.	13. VII. 9½ h p. m.	26	+	34,1	17	25,5	13. VII.	33,8	16,1	24,95
12. VII. 8 h p. m.	13. VII. 9½ h p. m.	25½	+	34,1	17	25,5	13. VII.	33,8	16,1	24,95
12. VII. 8½ h p. m.	13. VII. 9½ h p. m.	25	+	34,1	17	25,5	13. VII.	33,8	16,1	24,95
12. VII. 8 h p. m.	13. VII. 9 h p. m.	25	+	34,1	17	25,5	13. VII.	33,8	16,1	24,95
13. VII. 10 h a. m.	14. VII. 10 h a. m.	24	+	33,8	16,1	24,95	14. VII.	30,7	17,4	24,05
13. VII. 10½ h a. m.	14. VII. 10½ h a. m.	24	+	33,8	16,1	24,95	14. VII.	30,7	17,4	24,05
15. VII. 10 h a. m.	16. VII. 8½ h a. m.	22½	+	33,2	14,5	23,8	16. VII.	30,5	16	23,25
14. VII. 11 h a. m.	15. VII. 9 h a. m.	22	+	33,2	14,5	23,8	15. VII.	30,5	16	23,25
16. VII. 12½ h p. m.	17. VII. 9½ h a. m.	21	+	30,5	16	23,25	17. VII.	32,3	16,5	24,4
16. VII. 1 h p. m.	17. VII. 10 h a. m.	21	+	30,5	16	23,25	17. VII.	32,3	16,5	24,4
18. VII. 11 h a. m.	19. VII. 8 h a. m.	21	+	28,1	18,4	23,25	19. VII.	29,4	17,5	23,35
16. VII. 1 h p. m.	17. VII. 9½ h a. m.	20½	+	30,5	16	23,25	17. VII.	32,3	16,5	24,4
18. VII. 11½ h a. m.	19. VII. 8 h a. m.	20½	+	28,1	18,4	23,25	19. VII.	29,4	17	23,35
18. VII. 12 h	19. VII. 8 h a. m.	20	+	28,1	18,4	23,25	19. VII.	29,4	17	23,35
16. VII. 1 h p. m.	17. VII. 9 h a. m.	20	+	30,5	16	23,25	17. VII.	32,3	16,5	24,4
18. VII. 4½ h p. m.	19. VII. 12 h	19½	+	28,1	18,4	23,25	19. VII.	29,4	17	23,35
18. VII. 4½ h p. m.	19. VII. 9 h a. m.	17	+	28,1	18,4	23,25	19. VII.	29,4	17	23,35
22. VII. 8 h p. m.	23. VII. 12½ h p. m.	16½	—	30	14,4	22,2	23. VII.	30	14,4	22,2
22. VII. 8 h p. m.	23. VII. 12 h	16	—	30	14,4	22,2	23. VII.	30	14,4	22,2
22. VII. 8½ h p. m.	23. VII. 12½ h p. m.	15½	—	30	14,4	22,2	23. VII.	30	14,4	22,2
18. VII. 5 h p. m.	19. VII. 8 h a. m.	15	—	28,1	18,4	23,25	19. VII.	29,4	17	23,35
18. VII. 4½ h p. m.	19. VII. 7½ h a. m.	14	—	28,1	18,4	23,25	19. VII.	29,4	17	23,35
25. VII. 8 h a. m.	26. VII. 9 h p. m.	13	—	33,4	16,2	24,8	26. VII.	35,6	15,6	25,6
25. VII. 9 h a. m.	26. VII. 9 h p. m.	12	—	33,4	16,2	24,8	26. VII.	35,6	15,6	25,6
28. VII. 8 h p. m.	29. VII. 6 h a. m.	10	—	38,5	15	26,75	29. VII.	27,6	15,1	21,35
29. VII. 9 h a. m.	30. VII. 5 h p. m.	8	—	27,6	15,1	21,35	30. VII.	28,9	12,9	20,9

äußersten Teil eingedrungen waren. Trotzdem ist in der Folge auch hier keine Umstimmung wahrzunehmen.

So gilt für *Digitalis purpurea*: Durch den Befruchtungsakt ist der Reiz zur Umstimmungsbewegung gegeben.

Digitalis ambigua.

Bei *Digitalis ambigua* kann ich mich kürzer fassen, da sowohl die Versuchsanordnung wie die Ergebnisse im wesentlichen mit denen von *Digitalis purpurea* übereinstimmen. Die Experimente wurden wieder zum größten Teil an eingetopften und Freilandpflanzen des botanischen Gartens ausgeführt. Im späten Sommer suchte ich höher gelegene Standplätze am Feldberg (Zastler Wand, 1350 m) auf, um die Beobachtungen dort fortzuführen.

Im Habitus zeigen die beiden *Digitalis*-Arten in vielen Punkten große Ähnlichkeit. Auch hier der traubige Blütenstand mit den einseitswendigen Blüten. Wieder folgen immer jüngere Blüten am Schaft in akropetaler Richtung. Die Entwicklung und vor allem die Bewegung der Einzelblüte ist der Hauptsache nach folgende: Bei der blühreifen Knospe und kurz nach der Entfaltung steht der Stiel etwa horizontal mit leichter Tendenz nach oben. Die ältere Blüte neigt sich schwach nach unten. Jedoch ist hier das Herabbiegen nicht so auffallend wie bei *Digitalis purpurea*. Beim Entfernen des Korollengewichtes ist trotzdem noch ein leichtes Heben wahrzunehmen. Die reife Frucht ist vertikal nach oben gerichtet, steht also in Richtung des Erdradius. Bei der Aufwärtskrümmung ist in erster Linie der apikale Teil des Blütenstiels beteiligt. Abb. 8, Bl. d zeigt die normale Lage einer reifen Frucht. Es handelt sich also auch wieder um eine Umstimmung etwa zur Zeit des Kronabfalles und es fragt sich, welches der auslösende Faktor ist. Bevor ich dieses Hauptproblem bespreche, muß ganz kurz auf die schon erwähnten Unterschiede in den Bewegungen der zwei *Digitalis*-Arten und ihren Zusammenhang hingewiesen werden. Ein Vergleich der beiden Pflanzen bei Biegungsversuchen durch mechanischen Druck überzeugt sofort, daß bei den Stielen und Blütenteilen des großblumigen Fingerhutes viel größere Biegefestigkeit besteht als beim roten. Daraus allein schon könnte das schwächere Nachgeben des Stieles gegenüber dem wachsenden Zug der Blüte

eben bei *Digitalis ambigua* erklärt werden. — Außerdem darf nicht vergessen werden, daß die Größenverhältnisse der Blüten-

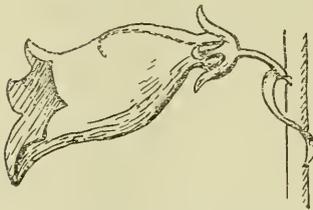


Abb. 7. Dig. ambigua-Blüte.

krone bei den beiden Arten verschieden sind. Bei *Digitalis purpurea* haben wir es mit einer röhrenförmigen Blüte zu tun, die mit ihrem Gewicht, außer auf dem Fruchtknoten, auf dem langen Hebelarm ihres Griffels ruht. Bei *Digitalis ambigua* dagegen ist die Blüte mehr glockig, ist relativ kürzer, dafür aber

weiter und liegt einem viel kürzeren Griffel auf, ja sie liegt ihm nicht einmal ganz auf, da der Griffel sich im apikalen Teil hakenförmig nach unten krümmt (Abb. 7).

So kommt es, daß hier die ganze Last auf einem kürzeren Hebelarm liegt, das statische Moment damit kleiner wird. Ein Grund mehr, warum die *Digitalis ambigua*-Blüten sich weniger nach unten neigen.

Und jetzt zur Beantwortung der eigentlichen Frage, nach der Ursache der Umstimmungsbewegung: die Hauptresultate können gleich an Hand von Abb. 8 besprochen werden, woselbst an einem Stengel Blüten verschiedener Versuchsreihen zu sehen sind. Bei Bl. a, b, c wurde schon sehr früh die Narbe abgeschnitten, so daß Bestäubung unmöglich war. Das Bild zeigt deutlich, daß Stiel, Fruchtknoten und Griffelstumpf sich daraufhin unter einem \sphericalangle von durchschnittlich 30° über der Horizontalen einstellen, d. h. sie verbleiben in der Lage, die der vom Korollengewicht befreiten Blüte oder der Knospe zu-

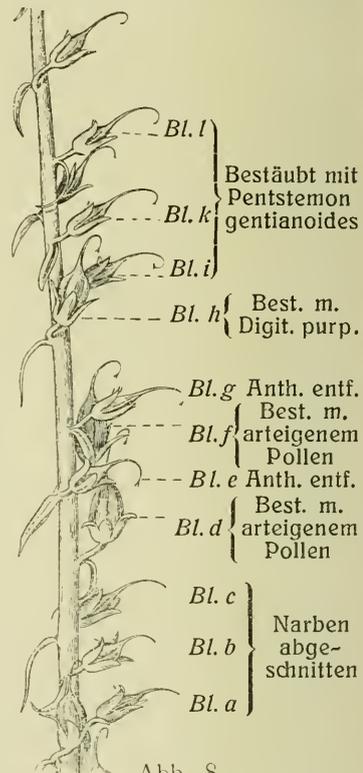


Abb. 8.
Dig. ambigua-Versuchspflanze.

kommt. Bl. e und g wurde durch rechtzeitiges Entfernen der Antheren vor Autogamie geschützt und durch die üblichen Vorsichtsmaßregeln vor Fremdbestäubung bewahrt. Auch hier wird die schwach geneigte Lage beibehalten. Ebenso verhielten sich alle übrigen so behandelten Objekte. Daraus erhellt, daß unbestäubte Blüten die Umstimmung nicht zeigen. Bl. d und f bieten zunächst einen Kontrollversuch, da auch hier die Staubbeutel entfernt wurden. Dann erfolgte künstliche Bestäubung mit arteigenem Pollen. Normales Aufbiegen war die Folge. Das Bild zeigt schon recht schönen Fruchtsatz und vollständige Vertikalstellung. Der operative Eingriff, wie er bei Bl. e und g stattfand, hat also keinen Einfluß auf die Bewegung. Die Abhängigkeit der Umstimmung von der Bestäubung bzw. Befruchtung geht deutlich aus diesen Versuchen hervor. Bl. h, die deutlichen Fruchtsatz und Aufrichten des Fruchtknotens zeigt, ist mit Pollen von *Digitalis purpurea* bestäubt worden. Gerade bei diesem Versuchsexemplar könnte es so scheinen, als ob die Aufkrümmung bei Bestäubung mit anderen *Digitalis*-Arten nicht so vollständig erfolge wie bei Bestäubung mit art-eigenem Pollen. Ein Vergleich mit anderen Blüten ähnlicher Versuchsreihen ergab jedoch keinen prinzipiellen Unterschied, was die Intensität der Bewegungen anbelangt. Neben *Digitalis purpurea* wurden außerdem *Digitalis lutea* und *Digitalis lanata* benutzt. Das Resultat war dasselbe: Nahverwandter Pollen, der Befruchtung auslöst, veranlaßt auch die Umstimmungsbe-
wegung im Stiel. Bl. i und k mögen als Beispiele dienen für Bestäubungen mit entfernter stehenden *Scrophulariaceen*, in diesem Fall mit *Pentstemon gentianoides*. Das Verhalten ist ebenso wie bei Bl. a oder f, also bei unbestäubten Blüten. Ganz denselben Erfolg hatten Bestäubungen mit *Verbascum thapsus*, *Antirrhinum majus* und *Linaria vulgaris*. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß der fremde Blütenstaub gekeimt hatte wie bei *Digitalis purpurea*, daß die Pollenschläuche das Griffelgewebe durchwachsen hatten, daß aber in keinem Fall der Fruchtknoten erreicht wurde. Der gattungsfremde Pollen vermag also weder durch Reize auf der Narbe, noch durch sein Wachstum im Griffel die Umstimmung im Blütenstiel auszulösen und ich darf gleich hinzufügen, auch der arteigene Pollen

vermag das nicht. Experimente, die der letzten Versuchsreihe bei *Digitalis purpurea* entsprechen, zeigten das. Wird nach der Bestäubung mit eigenem Pollen der Griffel zu einer Zeit entfernt, in der wohl schon das Griffelgewebe zum größten Teil vom Pollen durchwachsen, der Fruchtknoten aber noch nicht erreicht ist, so unterbleibt die Umstimmungsbeugung. Wird dagegen Befruchtung gewährleistet, so biegt sich der Stiel auf.

Auch bei *Digitalis ambigua* ist demnach die Befruchtung notwendig für die postflorale Bewegung des Blütenstieles.

Althaea rosea.

Ähnliche Verhältnisse wie die besprochenen *Digitalis*-Arten in Blütenentwicklung und Stielbewegung zeigt *Althaea rosea*.

Zur Untersuchung wurden in erster Linie die zahlreichen Freilandpflanzen dieser Art im botanischen Garten verwendet, da eingetopfte Pflanzen sich wegen ihrer Größe schlecht eignen.

Was den Habitus der Pflanze angeht, so haben wir es bei *Althaea rosea* mit einer allseitswendigen Blütentraube zu tun, die unter günstigen Verhältnissen aufrecht wächst. Eine strenge Folge immer jüngerer Blüten auf ältere in akropetaler Richtung ist nicht vorhanden. Wohl beginnt das Erblühen meist im basalen Teil des Stengels, und oft sind hier schon reife Früchte zu sehen, wenn die Spitze noch junge Knospen trägt; aber häufig sind gerade zwischen den schon reifenden Früchten noch einmal junge Knospen und Blüten zu beobachten. Der Entwicklungsgang der Einzelblüte kann an Hand von Fig. 9 und 10 beschrieben werden.

Bl. e, f, g zeigen 3 junge Knospen am Ende des Schaftes, die schräg nach oben gerichtet sind. Die Blütenstielchen sind in diesem Stadium noch vollständig gerade. Mit dem Augenblick, da die Knospe sich zu entfalten anschickt, wenn an der Spitze gerade die Blumenkronblätter hervorbrechen, beginnt in einer eng begrenzten Zone, etwa in der Mitte des Stieles, eine Abwärtsbewegung, so daß sein apikaler Teil mitsamt der Knospe in horizontale Lage kommt, während der basale Teil schräg nach oben gerichtet bleibt (Abb. 9, Bl. d). Diese Haltung wird auch von der geöffneten Blüte beibehalten (Abb. 9, Bl. c).

Reifende Früchte dagegen, wie z. B. Abb. 9, Bl. a oder Abb. 10, Bl. a, werden aufgerichtet in die Vertikallage.

Kommt es gelegentlich vor, daß durch starken Wind ein Blütschaft in schräge oder gar liegende Lage kommt, so ändert sich auch nach kürzester Zeit die Haltung der Einzelblüten. Jede sucht sich wieder unter den \angle zum Erdradius einzustellen, der ihr ursprünglich zukam, wobei die Lichtrichtung, wie es scheint, gar keine Rolle spielt. Ältere Knospen und Blüten stehen wieder horizontal, junge Früchte in Richtung der Schwerkraft, ganz einerlei, in welche Lage sie dadurch zur Blütenachse geraten. Allerdings ist auch die Hauptachse bestrebt, durch einseitiges Wachstum wieder die Vertikalstellung zu erreichen. Nur ihr apikaler Teil ist aber bei älteren Pflanzen noch reaktionsfähig,

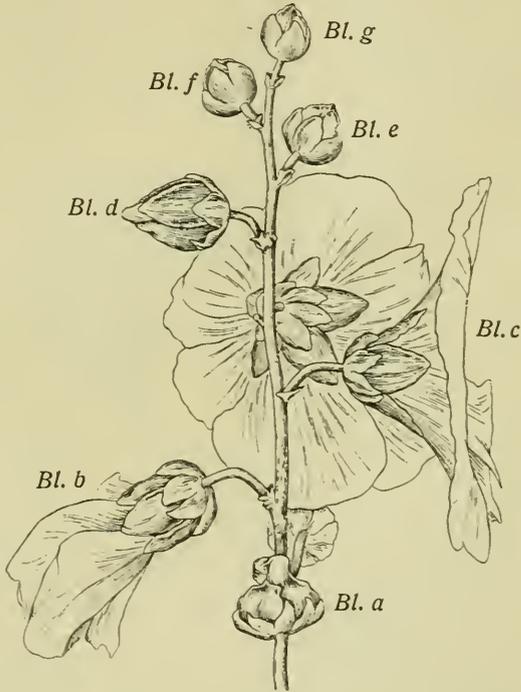


Abb. 9. *Althaea rosea*. Bl. a = reifende Frucht. Bl. b = gefaltete unbestäubte Blüte. Bl. c—g = normale Entwicklung der Blüte.

loschen, und deshalb keine Bewegung mehr möglich. So legen schon die Ergebnisse dieser durch die Natur selbst angestellten Versuche nahe, daß es sich beim Schaft wie bei den Blütenstielen um geotropische Bewegungen handelt. Tatsächlich kommt auch Bannert (1) bei seinen experimentellen Untersuchungen dieser Frage zu dem Schluß: »Die Knospen und Fruchtsiele sind negativ geotropisch. Die Stiellage während der Blütezeit wird

wohl dadurch veranlaßt, daß der negative Geotropismus des Stieles vorübergehend — nämlich, solange die Blütezeit dauert — in Transversalgeotropismus umgestimmt wird (S. 29).

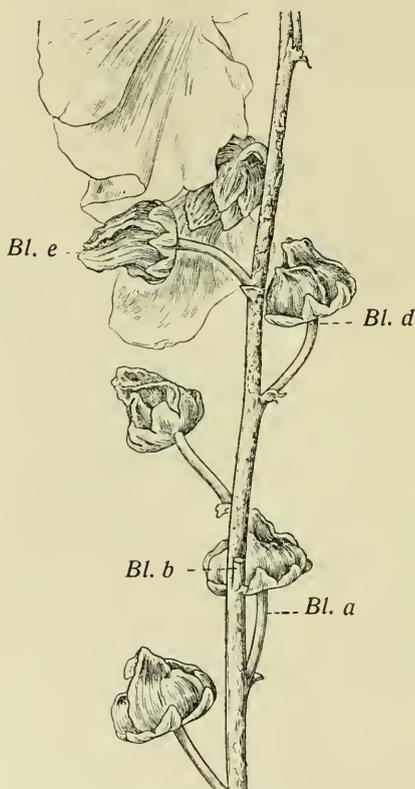


Abb. 10. *Althaea rosea*. Bl. a und d = reife Früchte. Bl. b = übrigbleibender Stielstumpf einer unbestäubten Blüte. Bl. e = bestäubt mit *Althaea narbonensis*.

Meine Versuche bestätigen im wesentlichen diese Annahme. Ergänzend möchte ich nur noch hinzufügen, daß blühreife Knospen oder eben sich entfaltende Blüten, wenn sie aus der Gleichgewichtslage gebracht werden, sich wieder in die Horizontale begeben, also transversal geotropisch reagieren. Die Stiele der schon entfalteten Blüten dagegen verbleiben in der Lage, in die sie mechanisch gebracht werden, sie zeigen sich in keiner Weise reaktionsfähig. Erst nach dem Verblühen beginnt ein energisches Aufkrümmen in die Vertikale. Ob es sich bei der entfalteten Blüte um eine Zeit des Wachstumsstillstandes handelt, oder ob geotropische Reize überhaupt nicht perzipiert werden, kann ich nicht entscheiden. Auf jeden Fall darf man nicht ohne weiteres auf Transversalgeotropismus während der ganzen Dauer der Blütezeit schließen, wie das Bannert wohl tut. Nur das scheint mir sicher zu sein, daß die beiden Umstimmungsbewegungen einmal zur Zeit der Entfaltung und dann bei beginnender Fruchtreife geotropischer Art sind.

schließen, wie das Bannert wohl tut. Nur das scheint mir sicher zu sein, daß die beiden Umstimmungsbewegungen einmal zur Zeit der Entfaltung und dann bei beginnender Fruchtreife geotropischer Art sind.

Welcher innere Faktor für die postflorale negativ geotropische Bewegung maßgebend ist, wurde mit denselben Versuchsmethoden geprüft, die schon bei *Digitalis* besprochen sind.

Zunächst, wie verhalten sich die Stiele unbestäubter Blüten? Die Versuchspflanzen zeigten bei den günstigen Witterungsverhältnissen und dem reichen Insektenbesuch ausnahmslos Fruchtausatz, so daß die Bestäubung künstlich verhindert werden mußte. Einfacher Schutz vor Allogamie genügte auch hier nicht. Es ist bekannt (siehe Knuth [10]), daß trotz der ausgesprochenen Protandrie noch Selbstbestäubung eintritt, wenn der Insekten-

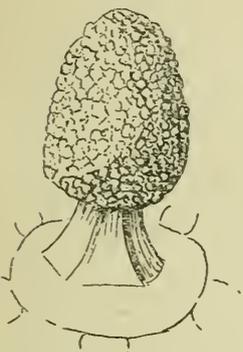


Abb. 11. Anordnung der Antheren bei *Althaea rosea*.

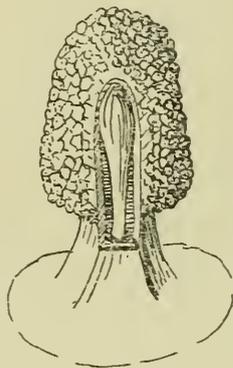


Abb. 12. Entfernen der Narben bei *Althaea rosea*.

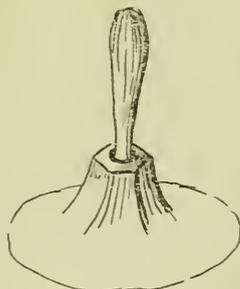


Abb. 13. Antheren entfernt bei *Althaea rosea*.

besuch ausgeblieben ist. Deshalb wurden in der ersten Versuchsreihe die Narben entfernt. Diese Operation war hier allerdings nicht leicht auszuführen, da im jugendlichen männlichen Stadium das ganze Büschel von Narbenlappen vollständig von den Staubbeuteln eingehüllt wird (Abb. 11). Es musste erst ein Segment aus dieser Kappe vorsichtig herauspräpariert werden, um dann durch Horizontalschnitt am Grunde die ganze Griffelröhre mit den Narben herauszunehmen (Abb. 12).

Bei einiger Übung gelingt das, ohne noch unnötig den übrigen Staubbeutelmantel zu verletzen.

Bei einer zweiten Reihe wurde kurz nach dem Entfalten der Blüte die ganze Staubbeutelkappe abgenommen. Dabei durften

Griffel und Narben nicht verletzt werden (Abb. 13). Außerdem mußten diese Exemplare sorgfältig vor Insekten geschützt werden. Wegen der Größe der Pflanze habe ich hier nicht den ganzen Schaft, sondern jeweils die Einzelblüte in ein Gazebeutelchen eingehüllt, das an der Hauptachse dicht verschlossen wurde. Die Hülle durfte nicht am Blütenstiel selbst befestigt werden, da sonst Hemmungen in der Bewegung hätten eintreten können.

Bei beiden Versuchen waren die Resultate im wesentlichen dieselben. Zunächst

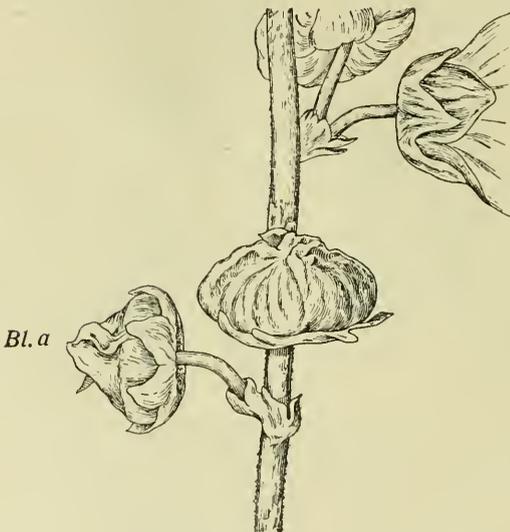


Abb. 14. *Althaea rosea*. Bl. a unbestäubte Blüte.

ist überall eine verlängerte Blütendauer zu beobachten. Während bei warmem Wetter und fleißigem Insektenbesuch die normale Blüte sich meist schon 24 Stunden nach dem Erblühen fächerförmig zusammenfaltet (Abb. 9, Bl. b), so dauerte hier die Blütezeit mindestens zwei Tage. Tabelle II und III mag das an einigen Beispielen zeigen. Die Korolle faltete sich dann auch hier in der üblichen Weise zu-

sammen, um nach einigen Tagen abzufallen. Unterdessen hatte sich der Kelch geschlossen, wie man das auch bei befruchteten Blüten beobachtet. Und es könnte scheinen, als umschließe er einen schon schwellenden Fruchtknoten, so deutlich ahmt er die Form der Frucht nach. Der Blütenstiel aber bleibt während dieser ganzen Zeit horizontal stehen, genau in derselben Lage wie bei der geöffneten Blüte (Abb. 14, Bl. a). So war es wenigstens bei einem Teil der untersuchten Exemplare. In anderen Fällen aber ist etwa zur Zeit, da die Blumenkrone sich schließt, ein schwaches Senken des

Stieles wahrzunehmen um einen \angle von 10° — 15° (Abb. 9, Bl. b, S. 643). Sobald die Korolle abgefallen ist, kehrt dann der Stiel wieder in die Horizontale zurück (Abb. 14, Bl. a), um nach ungefähr 8 Tagen eben an der Biegungsstelle, wo sein apikaler Teil in die Horizontale übergeht, abzubrechen. Abb. 10, Bl. b zeigt den noch übrig bleibenden Stumpf. Was die vorübergehende Abwärtsbewegung des Stieles angeht, so halte ich sie für eine passive Lastkrümmung. Früher schon wurde erwähnt, daß zur Blütezeit keinerlei geotropische Reaktionen erfolgen. Dauert dieses Stadium länger an und wird nicht durch die starke negative geotropische Bewegung abgelöst, so ist der Stiel nicht mehr in der Lage, durch aktive Bewegung dem dauernden Zug der schweren Blüte zu widerstehen, zudem sie in der Nachblütezeit mit ihrem Gewicht auch auf Griffel und Narbe aufliegt, also einem verlängerten Hebelarm. Sobald dann die Blüte abfällt, kann der Stiel dank seiner Elastizität wieder in die Horizontal-lage zurückkehren. Im Einklang damit fand ich auch an einigen normal bestäubten Blüten ein kurzes Senken des Stieles am Ende der Blütezeit, allerdings nur ganz vorübergehend. Es setzte dann sofort die Umstimmung ein. Betonen muß ich aber, daß zur Bestätigung dieser Annahme noch Kontrabalanzierungsversuche angestellt werden müßten. Sie konnten an den mir zu Versuchen noch zur Verfügung stehenden Pflanzen nicht mehr ausgeführt werden, da dort die Bewegung nicht deutlich genug in Erscheinung trat.

Jetzt aber zurück zur Hauptfrage. Wir sahen, daß bei den unbestäubten Blüten die Umstimmungsbewegung ausbleibt. Ist der operative Eingriff dafür verantwortlich zu machen? Um das zu entscheiden, wurden an zahlreichen jungen Blüten die Staubbeutel entfernt und bei beginnendem Spreizen die Narbenlappen mit arteigenem Blütenstaub belegt. Daraufhin trat meist schon nach etwa 8 Stunden das Falten der Korolle ein, und nach weiteren 9—10 Stunden war deutlich das Aufbiegen des Stieles wahrzunehmen, bis schließlich die reife Frucht vertikal stand (Abb. 10, Bl. d, S. 644). Tabelle IV zeigt einige Beispiele. Die Verwundung hemmte also die Bewegung in keiner Weise. Vielmehr geht aus dem Vergleich der beiden Experimente deutlich hervor, daß erst nach erfolgter Bestäubung die Umstimmung eintritt.

Tabelle II. *Althaea rosea*. Bestäubung

Narbe entfernt	Blüte gefaltet	Blüte abgefallen	Stiel, der noch horizontal stand, bricht ab	Temperatur-								
					Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel	
12. VII. 8 h p. m.	14. VII. 8½ h p. m.	16. VII. 10 h a. m.	20. VII. 10 h a. m.	12. VII.	34,1	17	25,5	13. VII.	33,8	16,1	24,9	
12. VII. 8 h p. m.	15. VII. 7 h p. m.	17. VII. 9 h a. m.	20. VII. 10 h a. m.	12. VII.	34,1	17	25,5	13. VII.	33,8	16,1	24,9	
12. VII. 8½ h p. m.	14. VII. 8 h p. m.	15. VII. 7 h p. m.	20. VII. 10 h a. m.	12. VII.	34,1	17	25,5	13. VII.	33,8	16,1	24,9	

Tabelle III. *Althaea rosea*. Bestäubung

Staubbeutel entfernt	Blüte gefaltet	Blüte abgefallen	Stiel, der noch horizontal stand, bricht ab	Temperatur-								
					Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel	
16. VII. 11 h a. m.	21. VII. 8 h p. m.	27. VII. 11 h a. m.	30. VII. 8 h a. m.	16. VII.	30,5	16	23,2	17. VII.	32,3	16,5	24,4	
26. VII. 11½ h a. m.	27. VII. 11 h a. m.	28. VII. 9 h a. m.	30. VII. 7 h a. m.	26. VII.	35,6	15,6	25,6	27. VII.	36,1	17,8	26,9	
26. VII. 5 h p. m.	28. VII. 9 h a. m.	30. VII. 8 h a. m.	2. VIII. 11 h a. m.	26. VII.	35,6	15,6	25,6	27. VII.	36,1	17,8	26,9	

Tabelle IV. *Althaea rosea*. Staubbeutel

Staubbeutel entfernt	Bestäubt	Blüte gefaltet	Frucht aufgerichtet	Temperatur-								
					Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel	
14. VII. 8 h p. m.	15. VII. 11 h a. m.	15. VII. 7 h p. m.	18. VII. 10 h a. m.	14. VII.	30,7	17,4	24	15. VII.	33,2	14,5	23,8	
14. VII. 8½ h p. m.	15. VII. 12 h	15. VII. 8 h p. m.	17. VII. 9 h p. m.	14. VII.	30,7	17,4	24	15. VII.	33,2	14,5	23,8	
14. VII. 9 h p. m.	15. VII. 11 h a. m.	15. VII. 9 h p. m.	17. VII. 7 h p. m.	14. VII.	30,7	17,4	24	15. VII.	33,2	14,5	23,8	

Tabelle V. *Althaea rosea*. Bestäubungen

a) Bestäubt mit

Staubbeutel entfernt	Bestäubt	Blüte gefaltet	Blüte abgefallen. Stiel horizontal	Temperatur-									
					Max.	Min.	Mittel		Max.	Min.	Mittel	Max.	
27. VII. 7 h p. m.	28. VII. 9 h a. m.	30. VII. 8 h a. m.	3. VIII. 9 h a. m.	27. VII.	36,1	17,8	26,9	28. VII.	38,5	15	26,7	29. VII.	27,6
27. VII. 7½ h p. m.	28. VII. 10 h a. m.	30. VII. 8 h a. m.	2. VIII. 12 h *	27. VII.	36,1	17,8	26,9	28. VII.	38,5	15	26,7	29. VII.	27,6

b) Bestäubt mit

23. VII. 8 h p. m.	24. VII. 11 h a. m.	26. VII. 6 h p. m.	28. VII. 9 h a. m.	23. VII.	31,9	13,4	22,6	24. VII.	33,3	14	23,6	25. VII.	33,4
23. VII. 8 h p. m.	24. VII. 11½ h a. m.	25. VII. 11 h a. m.	26. VII. 11 h a. m.	23. VII.	31,9	13,4	22,6	24. VII.	33,3	14	23,6	25. VII.	33,4

c) Bestäubt mit

27. VII. 6 h p. m.	28. VII. 11 h a. m.	30. VII. 9 h a. m.	31. VII. 8 h p. m.	27. VII.	36,1	17,8	26,9	28. VII.	38,5	15	26,7	29. VII.	27,6
-----------------------	------------------------	-----------------------	-----------------------	----------	------	------	------	----------	------	----	------	----------	------

Die Versuche mit artfremdem Pollen wurden hier mit *Althaea officinalis*, *Althaea narbonensis*, *Hibiscus syriacus* und *Malva neglecta* ausgeführt. Das Resultat kann kurz dahin zusammengefaßt werden, daß sich alle Blüten genau so verhielten wie ganz unbestäubte: Die Blütendauer war gegenüber den mit eigenem Pollen bestäubten Blüten bedeutend verlängert, der Blütenstiel zeigte nirgends die Umstimmungsbewegung, und nach einigen Tagen brach der Stiel an der bekannten Stelle ab (Abb. 10, Bl. e, S. 644). Tabelle V gibt die Ergebnisse einiger solcher Versuche wieder. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß *Malva neglecta*- und *Hibiscus syriacus*-Pollen auf den Narben von *Althaea rosea* überhaupt nicht keimten. Bei Bestäubung mit *Althaea officinalis* und *Althaea narbonensis* keimte ein ganz kleiner Prozentsatz der Pollenkörner. Aber nur bei *Althaea narbonensis* konnte ich einige wenige Pollenschläuche im Griffelgewebe finden. Bei dieser schwachen Keimung kann man also noch nicht auf den negativen Einfluß des Pollenschlauchwachstums schließen. Das positive Ergebnis in Bezug auf unsere Fragestellung ist nur dies, daß fremder Blütenstaub den Umstimmungsreiz nicht auszulösen vermag durch etwaigen mechanischen oder chemischen Reiz auf der Narbe.

Besseren Einblick in die Ursachen der Stielbewegung gab die nächste Versuchsreihe, bei der die Narben mit arteigenem Pollen belegt und die Griffel dann zu den verschiedensten Zeiten nach der Bestäubung am Grunde abgeschnitten wurden. Es zeigte sich, daß immer dann, wenn der Griffel schon nach sehr kurzer Zeit entfernt wurde (durchschnittlich in weniger als $4\frac{1}{2}$ Stunden), nachher keine Aufkrümmung des Stieles erfolgte. Vielmehr verhielt sich die ganze Blüte so, als ob gar keine Bestäubung eingetreten wäre. Die Blütezeit war in keiner Weise verkürzt. Sie dauerte im Mittel 3 Tage und in keinem Fall war später Fruchtausatz zu beobachten. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß der Pollen auch in so kurzer Zeit schon sehr schön gekeimt hatte, und daß er auffallend rasch wuchs, schon nach $3\frac{1}{2}$ Stunden z. B. war nahezu der ganze Griffel durchwachsen. Dieser Wert darf natürlich wieder nur relativ genommen werden, da die Temperatur von großem Ein-

fluß ist. Beließ ich den Griffel längere Zeit nach der Bestäubung noch am Fruchtknoten, aber doch nicht so lange, daß etwa schon die Umstimmungsbewegung sich zeigte (ungefähr 5—15 Stunden), so setzte immer nach normaler Zeit die Aufkrümmung ein. Die Blüte schloß sich in kürzester Zeit, sofern sie nicht schon beim Entfernen des Griffels ihre Kronblätter zusammengefaltet hatte. Nach 1—2 Tagen war an dem jetzt völlig aufgerichteten Stiel die schwellende Frucht zu erkennen. Die mikroskopische Untersuchung ergänzte das mikroskopische Bild. Die Pollenschläuche haben bei all diesen Blüten das Griffelgewebe schon vollständig durchwachsen, nur noch einer und der andere Nachzügler steckt mit seinem verdickten Vorderende im Gewebe.

So zeigt also dieser Versuch, daß die Stielbewegung abhängig ist vom Fruchtsatz, daß das Pollenschlauchwachstum allein noch keine Umstimmung auslöst. Als Nebenergebnis dieses Versuches mag noch angeführt werden, daß die postflorale Kronblattbewegung und das Abfallen der Korolle hier, wie es scheint, im Zusammenhang steht mit der Befruchtung, daß die Bestäubung noch nicht genügt, um die Blütedauer zu verkürzen, wie das bei *Digitalis purp.* wohl der Fall ist.

Das Hauptresultat wird noch durch eine andere Beobachtung bestätigt. Vom Augenblick der Bestäubung bis zum ersten Beginn der Umstimmungskrümmung verstrichen etwa 17 Stunden. Zum Vergleich wurden jetzt die Reaktionszeiten ganz junger Früchte gemessen, d. h. ich brachte *Althaea*-Stengel derart aus ihrer Gleichgewichtslage, daß die Stiele der jungen Früchte in horizontale also in optimale Reizlage kamen. Die Zeit bis zur ersten merklichen Bewegung betrug durchschnittlich 13 Stunden. Vorausgesetzt, daß man diese Reaktionszeit derjenigen der erst kürzlich bestäubten Blüten gleichsetzen darf, hätten wir mit der Differenz dieser beiden Werte jenen Zeitpunkt nach der Bestäubung festgestellt, der für die Auslösung des Umstimmungsreizes in Frage kommt: 4 Stunden nach dem Belegen der Narbe. Zur Bewertung dieser Zeitangabe muß ich hinzufügen, daß es sich lediglich um makroskopische Beobachtungen handelt. Denn, wie schon gesagt, konnte ich mit eingetopften Pflanzen nicht arbeiten und auch sorgfältig

unter Wasser abgeschnittene Stengel eigneten sich nicht zum Experimentieren, denn die Reaktionszeiten wurden durch diesen Eingriff außerordentlich verlängert. So war ich auf Beobachtungen im Freien angewiesen. Wenn bei dieser Art der Ableseung tatsächlich nicht der allererste Beginn der Bewegung konstatiert werden konnte, so ist aber doch anzunehmen, daß das Auge jeweils den gleichen Winkelausschlag als erste Aufkrümmung empfunden hat, so daß ich glaube, doch annähernd richtige Vergleichswerte bekommen zu haben. Darf aber die Reaktionszeit der jungen Frucht derjenigen der Blüte gleichgesetzt werden? Vollständig identisch sind die beiden Zeiten sicherlich nicht. Aus meinen Versuchen geht hervor, daß die Stiele älterer Früchte an Reaktionsfähigkeit immer mehr abnehmen, bis schließlich die Bewegungsmöglichkeit ganz erlischt. So wird der Umstimmungsreiz sicherlich etwas später als 4 Stunden nach der Bestäubung ausgelöst, der Zeit, die, wie wir gesehen haben, für die Befruchtung erforderlich ist.

Auf den nur relativen Wert solcher Zeitangaben, die überdies in Abhängigkeit von der Witterung stehen, habe ich schon hingewiesen. Die letztgenannten Beobachtungen allein möchte ich deshalb nicht als genügenden Beweis für meine Annahme ansprechen. Ich sehe in ihnen lediglich eine Ergänzung zu den Resultaten der früheren Versuche.

Wir dürfen es sonach auch bei *Althaea rosea* als erwiesen ansehen, daß es der Befruchtungsakt ist, der die Umstimmung auslöst.

Nicht ganz so einfach liegt die Sache bei

Linaria cymbalaria.

Das Pflänzchen findet sich alljährlich in großen Mengen an den Süd- und Westhängen des Schloßbergs bei Freiburg, auch sonst ist es ein häufiger Gast nicht allzu sonniger Mauern. In seltenen Fällen kommt es an ebenen Standorten vor, z. B. auf den Rheinkiesbänken bei Breisach. So war reichlich Beobachtungsmaterial im Freien gegeben. Bei weitem die meisten Versuche aber wurden wieder im botanischen Garten selbst vorgenommen, wo an den Kalkfelsen des Alpinums außerordentlich günstige Standplätze für die Pflanze in den ver-

schiedensten Expositionen geboten waren. Daneben kamen auch zahlreiche eingetopfte Exemplare zur Verwendung.

Der normale Entwicklungsgang einer *Linaria*-Blüte ist folgender: Der junge Knospenstiel ist steil schräg gegen oben orientiert, etwa unter einem \sphericalangle von $60-70^{\circ}$ zur Horizontalen und zwar immer von der Mauer abgewandt. Im apikalen Teil biegt er mit scharfem Knick nach unten um, so daß die Knospe selbst nahezu vertikal zu stehen kommt, mit dem Sporn nach oben gekehrt. Schon sehr bald verschwindet diese Einkrümmung. Die blühreife Knospe ist vollständig schräg aufwärts gerichtet. Wir dürfen vielleicht gleich hinzusetzen, dem Licht zugewendet, da ja tatsächlich bei dem gewöhnlichen Standort der Pflanze die Hauptlichtmenge seitlich einfällt. Und die entfaltete Blüte behält diese Stellung bei. Wichtig ist, daß es sich um eine »wesentlich zygomorphe« Blüte handelt (nach Noll [14]), die also nicht nur äußerlich bilateral symmetrisch gebaut ist, sondern die auch durch ihren ganzen Bauplan darauf angewiesen ist, sich in bestimmter Weise dorsiventral einzustellen. Unterlippe und Sporn sind bei sämtlichen Blüten im Freien nach unten orientiert. Gegen Ende der Blütezeit beginnt der Stiel in seinem basalen Teil sich der Mauer zuzuwenden, so daß zunächst eine S-förmige Krümmung entsteht. Die Bewegung setzt sich in akropetaler Richtung fort unter starkem Wachstum des Stieles, bis der Fruchtknoten — denn die Korolle ist unterdessen abgefallen — die Mauer erreicht, wo er sich schließlich in einer Ritze verankert. Der ganze Entwicklungsgang ist in Abb. 15 wiedergegeben. Der Pfeil bedeutet die Lichtrichtung.

Der beschriebene Modus gilt nur für Pflanzen, die an der Mauer wachsen. Auf ebenem Boden stehen die Blüten nahezu vertikal nach oben, die Frucht biegt sich bei der Reife dem Erdboden zu.

Beim Abblühen also auch hier wieder recht auffällige Umstimmungserscheinungen. Bevor ich ihre inneren Ursachen näher untersuchte, war es bei so komplizierten Verhältnissen notwendig, den tropistischen oder autonomen Charakter der Bewegungen zu prüfen.

Schon Noll (14) hatte im Jahre 1885 anlässlich seiner Arbeit »über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre

Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben« sich mit den Blütenstielbewegungen bei *Linaria cymbalaria* beschäftigt. Die Umstimmungs- und Fruchstielbewegungen kamen bei ihm nicht zur Besprechung. Wichtig für ihn waren in allererster Linie die Torsionen der Stiele und ihre Ursachen. — Im Sommer 1895 hat Professor Oltmanns eine Reihe von Versuchen angestellt über den Einfluß von Licht- und Schwerkraft auf *Linaria*. Die Resultate blieben seinerzeit unveröffentlicht. Sie wurden mir in lebenswürdiger Weise zu meiner Arbeit zur

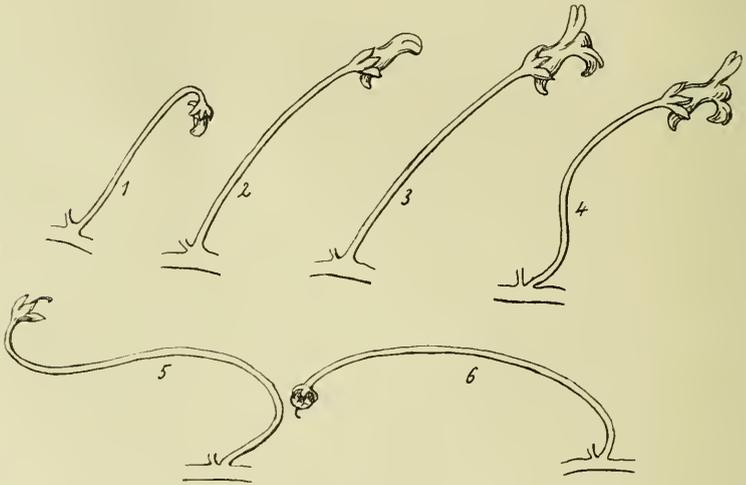


Abb. 15. *Linaria cymbalaria*. Normale Blütenentwicklung und Stielbewegung.

Verfügung gestellt. Es wurden damals nicht nur die Blütenstiele, sondern auch die Bewegungen der Sprosse und Blätter in die Betrachtungen mit einbezogen. Es zeigte sich, daß in allererster Linie das Licht für ihre Stellung verantwortlich ist. Besonders interessant ist dabei, daß die Sprosse sich nicht bei jeder Lichtintensität gleich verhalten. Im Zimmer wachsen junge Stengel, die man am Fenster aufstellt, also in relativ hellem Licht, vertikal nach oben. Später legen sie sich horizontal, wobei die Mehrzahl nach der Zimmerseite zeigt, einige legen sich seitlich, keiner aber wendet sich dem Licht zu. Weiter abseits vom Fenster stehende Pflanzen dagegen erweisen

sich stark positiv heliotropisch, sie wenden sich schon in recht jungem Stadium scharf gegen das Licht. Später legen auch sie sich horizontal und wachsen weiter dem Licht entgegen. Im Gegensatz dazu zeigen die Blätter in jeder Helligkeit positiven Phototropismus. — Die Blütenbildung läßt mit abnehmender Lichtintensität nach, sie scheint ihr Optimum etwa in jener Helligkeit zu erreichen, bei der die Sprosse längere Zeit vertikal wachsen.

Ich bin in meinen Untersuchungen auf die sich hieraus ergebenden Fragen nach dem Lichtoptimum der Sprosse, Blätter und Blüten zu verschiedenen Entwicklungszeiten nicht eingegangen.

Dagegen wurden die Blütenstielbewegungen genau auf ihren phototropischen, geotropischen oder autonomen Charakter hin untersucht. Wegen des beschränkten Raumes geht es nicht an, die zahlreichen diesbezüglichen Experimente alle zu beschreiben. Als Hauptergebnisse seien nur angeführt: Der Knospen- und Blütenstiel ist positiv phototropisch. Etwa zur Zeit des Korollenabfalls setzt eine negativ phototropische Bewegung im Stiel ein, die im basalen Teil beginnt und akropetal fortschreitet. Auch der Fruchstiel reagiert noch 4 bis 5 Tage lang negativ phototropisch. Wird einseitiger Lichtreiz ausgeschaltet, so kommt negativer Geotropismus bei Knospen-, Blüten- und Fruchstielen zur Geltung. Daneben sind zu bestimmten Zeiten in der Entwicklung schwächere autonome Bewegungen vorhanden, in der Nachblütezeit vor allem dorsalkonvexe Krümmungen, die also die negativ phototropische Umstimmungsbewegung unterstützen, vorausgesetzt, daß sich die Blüte in ihrer normalen dorsiventralen Lage befindet.

Von all diesen Bewegungen sind die phototropischen in erster Linie maßgebend für die Stellung des Stieles. Sie kommen allein zur Geltung, wenn Geotropismus und Phototropismus sich entgegenwirken¹.

¹) Anmerkung: Das widerspricht der Auffassung Noll's (14), der hierüber sagt: »Die Orientierung der Blüten erfolgt, wie mich Versuche gelehrt haben, zunächst und zwar sehr rasch durch den Geotropismus der Stiele. Invers gestellte Blüten der *Linaria* findet man schon nach wenigen Stunden median gekrümmt« (S. 244). Das dürfte wohl nur für Versuche im Dunkelzimmer gelten. Aus den kurzen Ausführungen von Neger (13) geht hervor, daß während der ganzen Entwicklung der Blüte der positive bzw. negative Heliotropismus der ausschlaggebende Faktor für die Bewegung ist, was meinen Befunden entspricht.

Zur Bestätigung dieser Tatsache sei ein Experiment angeführt, das im weiteren Verlauf der Untersuchungen noch einmal herangezogen werden muß.

Eine Pflanze wurde derart auf einem hufeisenförmig ausgeschnittenen Brett orientiert, daß durch einen Spiegel die über den Topfrand hervorstehenden Sprosse von unten beleuchtet werden konnten. Es wurde Tageslicht benützt. Ein über die ganze Pflanze gestülpter schwarzer Pappzylinder, der oben geschlossen war, verhütete Lichteinfall von irgendeiner anderen Seite. Die Sprosse wurden in geeigneter Weise befestigt, um

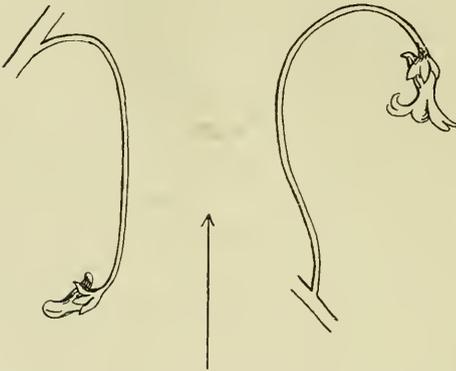


Abb. 16. *Linaria cymbalaria*. Blühreife Knospewendet sich dem Licht zu.

Abb. 17. *Linaria cymbalaria*. Älterer Blütenstiel wendet sich im apikalen Teil dem Licht zu.

Bewegungen ihrerseits auszuschließen. Die Blütenstiele, die bei Versuchsbeginn in ihrer normalen Lage standen, also schräg aufwärts, krümmten sich schon nach wenigen Stunden dorsalkonvex dem Lichte zu, um schließlich vertikal nach unten zu sehen. Nur im apikalen Teil des Stieles macht sich eine auffallende dorsalkonvexe Überkrümmung bemerkbar, welche

die Blüte in schräge Lage bringt, die Oberlippe dem Licht zugewendet, Sporn und Unterlippe nach oben gekehrt, also in jene Stellung, die auch unter normalen Verhältnissen dem Licht gegenüber eingenommen wird (Abb. 16). Diese Lage wird beibehalten bis etwa 2 Tage nach der Entfaltung. Dann beginnt die Umstimmungsbewegung im basalen Teil des Stieles. — Stehen die Blüten zu Versuchsbeginn entgegen der normalen Haltung schräg aufwärts mit der Dorsalseite nach unten gekehrt, so erfolgt ventralkonvexe Abwärtsbewegung. Ventralkonvexe Überkrümmungen der Spitze treten nicht ein, sondern es erfolgen dann nachträglich Torsionen des Stieles, die die Blüte wieder mit dem Sporn nach oben wenden. Hatten sich

einige Exemplare schon einige Zeit vor Versuchsbeginn entfaltet, so bewegten sie sich nur noch im apikalen Teil des Stieles dem Lichte zu (Abb. 17).

Da die Bewegungen des Stieles offensichtlich darauf hinwirken, Blüte und Frucht in die ökologisch günstigste Lage zu bringen, fragt es sich, ob in der Blüte selbst das perzipierende Organ für Lichtreize liegt.

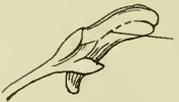
Folgender Versuch: Ich schützte die Blüte sorgfältig vor Beleuchtung, während der Stiel einseitig belichtet wurde. Daraufhin reagierten die Stiele in normaler Weise positiv phototropisch während der Blüte-, negativ phototropisch in postfloraler Zeit. Wurde dagegen der Stiel verdunkelt, die Blüte aber dem Licht ausgesetzt, so waren keinerlei Reaktionen zu erzielen. Schon diese Beobachtungen zeigen deutlich, daß das perzipierende Organ für Lichtreize im Stiel selbst sitzt, nicht in der Blüte. Ein anderer Versuch bestätigt diese Tatsache: Werden Knospen- und Blütenstiele dekapitiert und dann aus ihrer normalen Gleichgewichtslage gegenüber dem Lichteinfall gebracht, so stellt sich der Stielstumpf in der kürzesten Zeit wieder in seine alte Lage ein. Dabei ist die Intensität und Geschwindigkeit in keiner Weise beeinflußt.

Zusammenfassend gilt also, daß für die Stielbewegungen in erster Linie phototropische Reaktionen in Betracht kommen, und daß der Stiel selbst Lichtreize perzipiert. Noch nicht erwiesen ist, ob seine verschiedene Stimmung vor und nach dem Abblühen abhängig ist von dem jeweiligen Entwicklungszustand der Blüte.

Neger (13) äußert sich darüber in seiner Biologie der Pflanzen: »Die Umstimmung des Heliotropismus bleibt auch dann nicht aus, wenn keine Befruchtung stattgefunden hat« und an einer anderen Stelle: »der negative Heliotropismus der Früchte von *Linaria cymbalaria* kommt auch dann zur Geltung, wenn die Früchte steril bleiben« (S. 308 und 691). Genauere Angaben über diesbezügliche Beobachtungen und Versuche sind mir nicht bekannt. Es fragte sich, ob bei den betreffenden Objekten die Umstimmungsbewegung vollständig durchgeführt wurde, ferner, ob diese unbefruchteten Blüten von vornherein ohne Bestäubung blieben oder aber, ob der Pollen wohl auf die

Narbe gelangt war, dann aber irgendwie, vielleicht durch ungünstige Witterung, am Wachstum gehindert wurde.

Die Versuchsanordnung der früher besprochenen Pflanzekam auch bei *Linaria cymbalaria* wieder in Anwendung. Im Freien konnte ich keine mit Sicherheit unbestäubte Blüten finden. Es mußte deshalb an Topfpflanzen wieder künstlich die Bestäubung verhindert werden. Selbstverständlich war bei allen Versuchen, die an Topfpflanzen vorgenommen wurden, normaler einseitiger Lichteinfall vorgesehen. Bei meiner ersten Versuchsreihe glaubte ich durch einfachen Schutz vor Insektenbesuch der Frage näher zu kommen. Bald zeigte es sich, daß bei allen diesen Blüten etwa am 2. Tage nach der Entfaltung die normale Rückkrümmung einsetzte, und daß überall am 8.—10. Tage deutlicher Fruchtausatz, später reife Samen vorhanden waren. Auch hier bei ausbleibender Allogamie Selbst-



Künstlicher
Einschnitt

Abb. 18. *Linaria cymbalaria*. Blühreife Knospe.

bestäubung! Daraufhin versuchte ich schon im Knospenzustand die Narben abzuschneiden. Die Blüten können aber in so jungem Stadium nur sehr schwer durch einfachen Druck weit genug geöffnet werden, ohne starke Zerreißen der Korolle herbeizuführen. Die Erfahrung lehrte, daß die Schädigung weit geringer, wenn von vornherein zwei kleine seitliche Schnitte in die Blumenkrone geführt werden, die ein leichteres Auseinanderklappen der Ober- und Unterlippe ermöglichen (Abb. 18).

Kontrollversuche überzeugten zuvor, daß Knospen, die auf die angegebene Weise vorbehandelt waren, bei denen aber die Narbe in keiner Weise verletzt war, sich vollständig normal verhielten sowohl in der Blütenentwicklung wie bei den Bewegungen. Ist dagegen ein verändertes Verhalten zu beobachten, wenn die Narbe fehlt?, wenn keine Bestäubung eintritt? Die Entwicklung der Blüte zeigt zunächst keine merkliche Änderung gegenüber der normal bestäubten. In den nächsten 24 Stunden nach der Operation entfaltet sich die Korolle. Nach weiteren zwei Tagen setzt die Umstimmungsbewegung des Stieles im basalen Teil ein und sie schreitet in der üblichen Weise in akropetaler Richtung fort, bis auf einmal am 7. und 8. Tag

Stillstand in der Bewegung eintritt, obwohl der apikale Teil des Stieles noch dem Licht zugewendet ist. Einige Versuchsblüten beginnen am 10., 11. Tag zu welken. Andere bleiben noch wochenlang in dieser Stellung; der Fruchtknoten zeigt keinerlei Wachstum (vgl. Abb. 19). In drei Fällen unter 40 Blüten aber setzte sich die negativ phototropische Bewegung auch in den Spitzenteil fort. Weitere Beobachtung zeigte bei diesen Ausnahmen starkes Schwellen des Fruchtknotens. Und bei der mikroskopischen Untersuchung fand ich mindestens einige reife Samen mit normalem Embryo. Ob in diesen Fällen

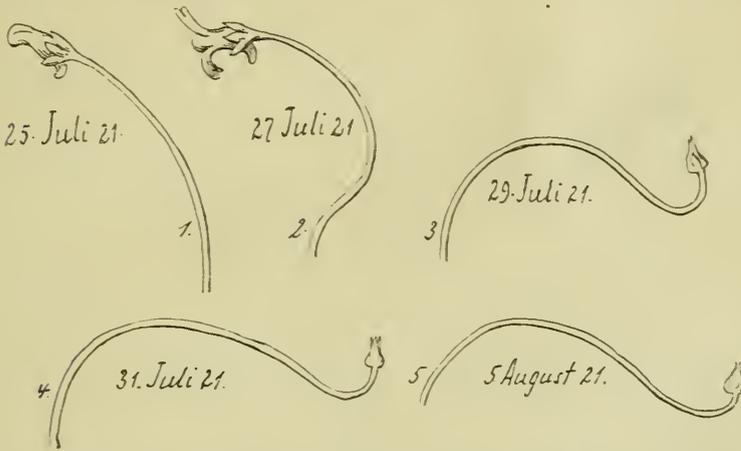


Abb. 19. Stielbewegungen einer *Linaria*-Blüte, deren Narbe im Knospenzustand, am 25. Juli 1921, entfernt wurde.

eine Narbenregeneration vorliegt und damit Selbstbestäubung ermöglicht wurde, ob einige Pollenkörner es vermochten in den Griffelstumpf einzudringen oder ob endlich natürliche Parthenokarpie vorliegt, vermag ich nicht zu sagen.

Jedenfalls war mir hier durch die Natur ein willkommener Kontrollversuch gegeben, der mir zeigte, daß nicht der operative Eingriff als solcher eine Hemmung in der Bewegung bewirkt, sondern daß lediglich die fehlende Bestäubung oder Befruchtung den Ausschlag gibt für das merkwürdige Verhalten des apikalen Stielteiles.

Bei der nächsten Versuchsreihe wurde noch einmal die Bestäubung verhindert, jetzt durch Entfernen der Staubbeutel im

Knospenzustand. Auch hier mußte die Blumenkrone durch kleine Schnitte zuvor weiter geöffnet werden. Um Fremdbestäubung zu verhüten, wurde über die ganze Pflanze eine ausgesteifte Gazehülle gestülpt. Das Ergebnis war dasselbe wie beim vorigen Experiment. Abb. 20 mag einen Vergleich ermöglichen. Auffallend war nur, daß bei diesen Blütenstielen gelegentlich seitliche Krümmungen vorkamen, Bewegungen, die also nicht in der Medianebene der Blüte ausgeführt wurden. Sie konnten bei der Profilzeichnung nicht zur Darstellung gebracht werden. Es handelt sich hier wohl um

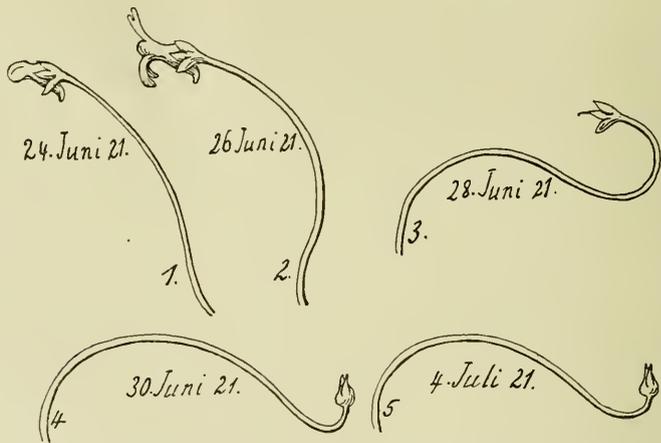


Abb. 20. Stielbewegungen einer *Linaria*-Blüte, deren Antheren im Knospenzustand, am 24. Juni 1921, entfernt wurden.

Störungen der inneren Dorsiventralität, hervorgerufen durch das Fehlen des Andröceums. Durch diese Krümmungen wurde aber die eigentliche Umstimmungsbewegung nicht wesentlich beeinflusst. Etwa am 9. Tage nach der Entfaltung war der Stiel, abgesehen vom apikalen Teil, auch hier dem Dunkeln zugewendet. Einige Exemplare welkten allerdings schon vorzeitig.

Für diesen Versuch war noch eine Kontrolle nötig, die zeigen mußte, inwieweit etwaiger Wundreiz Hemmungen in der Bewegung hervorruft. Das zu untersuchen, entfernte ich wieder frühzeitig die Antheren, schützte sorgfältig vor Insektenbesuch und bestäubte dann künstlich am ersten Tag nach der

Blütenentfaltung. Abb. 21 zeigt, daß in diesem Fall die negativ phototropische Bewegung ganz normal durchgeführt wird, auch der apikale Teil ist jetzt in die Bewegung mit einbezogen. Die vorherige Operation wirkt in keiner Weise hemmend.

So geht aus allen Experimenten deutlich hervor, daß die Umstimmungsbewegung wohl normal einsetzt auch bei unterbleibender Bestäubung und Befruchtung, daß sie aber nie bis ins äußerste Stielende fortschreitet.

Noch steht die Frage offen, ob nicht irgendein Teil der

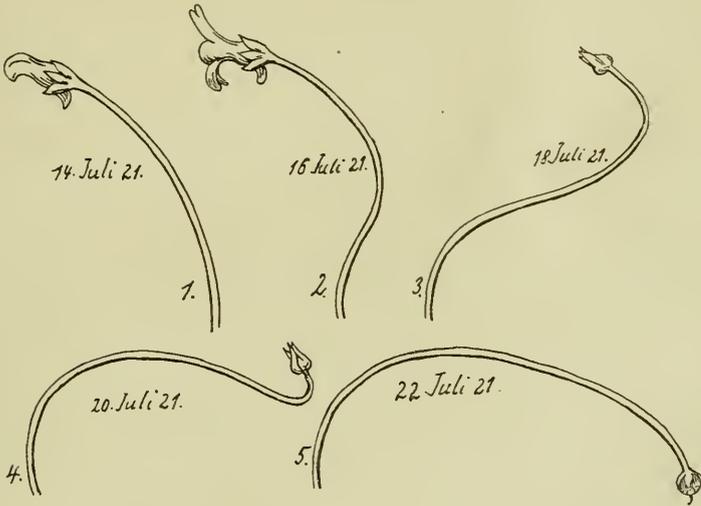


Abb. 21. Stielbewegungen einer *Linaria*-Blüte, die künstlich bestäubt wurde, nachdem im Knospenzustand, am 14. Juli 1921, die Antheren entfernt worden waren.

Blüte zu einer bestimmten Zeit seiner Entwicklung, ganz unabhängig von Bestäubung oder Befruchtung, die Umstimmung auslöse. Deshalb wurden bei blühreifen Knospen versuchsweise die Korollen entfernt, wobei allerdings die Antheren nicht geschont werden konnten. — Bei einer zweiten Gruppe wurden die Kelchblätter am Grunde abgeschnitten. Und noch anderen nahm ich Kelch- und Blumenblattkreis. — Bei der Kleinheit der Objekte ging es nicht an, auch die Samenanlagen gesondert zu entfernen, ohne die übrigen Blütenteile zum größten Teil mit wegzunehmen. Deshalb versuchte ich sie wenigstens durch

Nadelstiche zu verletzen. Der Erfolg war bei all diesen Versuchsreihen derselbe. Die Umstimmung setzte zur üblichen Zeit ein und wurde bis zum äußersten Ende fortgeführt, wenn Bestäubung gewährleistet wurde; sie kam dagegen vor dem apikalen Teil zum Stillstand, wenn Befruchtung unmöglich war. In manchen Fällen war die innere Dorsiventralität wieder gestört, und sehr häufig trat frühzeitiges Welken ein. Ein direkter Zusammenhang der beginnenden Umstimmung mit der Entwicklung irgendeines Blütenteiles scheint also nicht vorzuliegen.

Aus früheren Beobachtungen ist bekannt, daß auch der dekapitierte Stiel noch positiv phototropisch reaktionsfähig ist während der Knospen- und Blütezeit. Deshalb wurde jetzt versucht, ob die negativ phototropische Bewegung vollständig unabhängig von der Gegenwart der Blüte einsetzt. Zahlreiche Knospen und Blüten wurden dicht unter dem Fruchtknoten abgeschnitten. Und wieder setzte die Umstimmung im Stiel zu der üblichen Zeit ein, allerdings oft verlangsamt. Ein Teil der Stielstumpfe zeigte gar keine Bewegung mehr. Immerhin sah ich doch bei einem großen Prozentsatz (über 50%) die Rückkrümmung. Es scheint sogar, als ob bei einigen Stielen auch der apikale Teil mit in die Bewegungen einbezogen würde. Genaue Beobachtungen mittels Tuschemarken zeigen aber, daß gerade im apikalen Teil starke Schrumpfun gen und Welkungserscheinungen eintraten nach der Dekapitation. So darf auch aus diesem Versuch wohl nur entnommen werden, daß die Umstimmung beginnt auch beim dekapitierten Stiel. Über die apikale Zone läßt sich hieraus nichts entnehmen. — Nebenbei sei bemerkt, daß keinerlei gesetzmäßige Verschiedenheit in der Bewegungsfähigkeit der schon im Knospenzustand dekapitierten Stiele oder der erst am Ende der Blütezeit operierten Stiele zu bemerken war.

- Alles spricht dafür, daß wir am Stiel zwei verschieden
- reagierende Bewegungszonen unterscheiden müssen, eine größere basale, deren postflorale Bewegung sicherlich in gar keinem Zusammenhang steht mit irgendeinem Teil der Blüte oder gar mit der Bestäubung, dann eine kleinere apikale Zone, bei der ebenso deutlich eine gewisse Korrelation zwischen ihrer negativ-phototropischen Bewegung und der Bestäubung

besteht. Welcher Art ist diese Beziehung? Ist das Pollenschlauchwachstum oder die eigentliche Befruchtung der maßgebende Faktor?

In derselben Weise wie bei den schon besprochenen Arten belegte ich die Narbe mit arteigenem Pollen, nachdem Fremd- und Selbstbestäubung auf die übliche Art verhindert worden war. Zu verschiedenen Zeiten wurden dann die Griffel dicht über dem Fruchtknoten abgeschnitten. Wie zu erwarten war, setzte bei allen diesen Versuchsobjekten die postflorale Krümmung ein. Sie griff aber nur dann auch in den Spitzenteil des Stieles über, wenn Befruchtung vorlag, wenn später reife Samen zu finden waren. Hatte der Pollen aber nur das Griffelgewebe durchwachsen, ohne noch vor der Operation die Samenanlagen zu erreichen, so wurde die Rückkrümmung genau wie bei unbestäubten Blüten nur teilweise durchgeführt. — Während also entgegen den früher untersuchten Pflanzen die Umstimmungsbewegung bei *Linaria cymbalaria* im größten Teil des Stieles unabhängig von Bestäubung oder Befruchtung verläuft, steht die negativ phototropische Reaktion des apikalen Teiles in Beziehung zum eigentlichen Befruchtungsakt, wie das auch für die ganzen Blütenstiele von *Digitalis* und *Althaea* gefunden wurde. Physiologisch dürfte also nur diese äußerste Zone des *Linaria*-Stieles den Blütenstielen der anderen Arten gleichwertig sein. Auffallend ist dabei, daß wir es bei *Digitalis* und *Althaea* mit Blütentrauben zu tun haben. *Linaria cymbalaria* dagegen hat Einzelblüten. Sollten frühere Generationen des Zymbelkrautes auch einen zusammengesetzten Blütenstand gehabt haben? Die meisten anderen *Linaria*-Arten weisen tatsächlich Blütentrauben auf. Vielleicht dürfte dann der apikale Teil unseres Blütenstieles nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch den *Digitalis*- und *Althaea*-Stielen gleichgesetzt werden. Die Anatomie von *Linaria* gibt allerdings in keiner Weise Anhaltspunkte für eine derartige Annahme.

Kommen wir noch einmal auf die Befruchtung als Ursache der Umstimmung im apikalen Teil des Stieles bei *Linaria* zurück.

Schon die makroskopische Beobachtung zeigt ein auffallend rasches Wachstum des Stieles eben in der postfloralen Zeit; ähnlich stark ist ein solches nur bei dem jungen Knospentiel

Tabelle VI. *Linaria cymbalaria*. Wachstumsmessungen am

Zeit	Ab- stand	Zuwachs		Ab- stand	Zuwachs		Ab- stand	Zuwachs		Ab- stand	Zuwachs	
		absol.	%		absol.	%		absol.	%		absol.	%
	11. X 12 h			12. X. 11 h a. m.			13. X. 10 h a. m.			14. X. 10 h a. m.		
	21	2,5	11,9	23,5	0,5	2,1	24	2,5	10	26,5	0,5	1,9
	22	2	9	24	0,5	2	24,5	2	8,1	26,5	4	15
	23	1	4,2	24	0	0	24	2	8,3	26	5,5	21,2
	23	1	4,2	24	0	0	24	1	4,1	25	5	20
	19	0,5	2,6	19,5	0	0	19,5	1,5	7,6	21	3,5	17
	24	1	4,2	25	0	0	25	1,5	6	26,5	6	22,6
	22,5	1,5	6,6	24	0	0	24	0	0	24	5	21
	35	1	3	36	0	0	36	0,5	1,4	36,5	2,5	6,8
	29	2	7	31	0	0	31	0,5	1,6	31,5	0,5	1,6

der Pflanze zu erkennen. Zur Blütezeit scheint Ruhe einzutreten. So spricht auch Jost (11) in seiner Physiologie (S. 229) von »zwei zeitlich getrennten Wachstumsperioden« der *Linaria*-Stiele. Sollte vielleicht eben durch die Befruchtung erst dieses erneute Wachstum ausgelöst und damit erst die Möglichkeit gegeben werden, die Umstimmungsbewegung auch im apikalen Teil durchzuführen?

Genaue Wachstumsmessungen geben darüber Aufschluß. Die Methode war folgende: Es wurden am Blütenstiel etwa 10 Tuschemarken angebracht, wobei jene Zonen des Stieles, die im Blätterwerk versteckt waren, nicht berücksichtigt wurden, da sie auch für die Bewegungen nicht in Betracht kommen. Die Abstände der Marken voneinander wurden täglich mit dem Horizontalmikroskop (Ablesemikroskop von Leitz) gemessen. Bei den benützten Vergrößerungen machte 1 Teilstrich des Nonius = 0,071 mm natürlicher Größe aus. 0,071 mm ist also die Einheit für meine Messungen. Die Differenz der Ablesungen ergab den absoluten täglichen Zuwachs. Um das Wachstum verschiedener Stiele vergleichen zu können, mußte außerdem der prozentuale Zuwachs der einzelnen Zonen berechnet werden.

Derartige Messungen wurden durchgeführt bei normalem Entwicklungsgang der Blüten, ferner an solchen, bei denen die Bestäubung verhindert war durch Entfernen der Narbe oder der Staubbeutel, und endlich bei Blüten, deren Antheren

Blütenstiel bei normalem Entwicklungsgang der Blüte.

Ab-stand	Zuwachs		Ab-stand	Zuwachs		Ab-stand	Zuwachs		Ab-stand
	absol.	o/o		absol.	o/o		absol.	o/o	
15. X. 10 ^h a. m.			10. X. 11 ^h a. m.			17. X. 12 ^h			18. X. 9 ^h a. r.
27	—	—	26,5 ¹	7,5	28,3	34	12	35,3	46
30,5	7	23	37,5	9,5	25,3	47	10	20,1	57
31,5	7	22,2	38,5	8,5	22	47	3,5	7,6	50,5
30	7,5	25	37,5	5,5	15	43	0,5	1,1	43,5
24,5	5,5	22,4	30	1,5	5	31,5	0	0	31,5
32,5	6	19	38,5	0	0	38,5	0	0	38,5
29	2	7	31	0	0	31	0	0	31
39	2,5	6,2	41,5	0	0	41,5	0	0	41,5
32	0	0	32	0	0	32	0	0	32

schon im Knospenzustand entfernt wurden, die ich aber dann künstlich bestäubte. Ein glücklicher Zufall ließ mich bei den Messungen auch an eine jener Blüten geraten, die, obwohl ihre Narbe frühzeitig entfernt wurde, dennoch Frucht ansetzte. Als Ergänzung zum normalen Entwicklungsgang wurden endlich noch junge Knospen in ihrem Wachstum beobachtet bis zum Stadium der blühreifen Knospe. Eine und dieselbe Blüte vom jungen Knospenzustand an bis zur Fruchtreife messend zu verfolgen, ging nicht an, da, infolge der starken Streckung der zweimaligen Wachstumsperiode, die Tuschemarken zum größten Teil abfielen.

Tabelle VI soll an einem Beispiel zeigen, in welcher Weise die Messungen und Berechnungen durchgeführt wurden. Die übrigen Tabellen können wegen des beschränkten Raumes nicht wiedergegeben werden.

Um einen rascheren und leichteren Vergleich der Versuche untereinander zu ermöglichen, wurde der prozentuale Zuwachs, der sich bei den Ablesungen ergab, graphisch dargestellt. Ich teilte zu diesem Zwecke den Stiel nur in 5 Zonen, um das Bild übersichtlich zu machen. Die durch die Tuschemarken bezeichneten Abstände, die dabei zusammengefaßt wurden, sind in der Zahlen-Tabelle je mit einer vertikalen Klammer versehen. So stellt also je eine Kurve den Zuwachs einer bestimmten Zone des Stieles dar, wobei auf der Abszissenachse

¹⁾ Tuschemarke abgefallen; durch neue ersetzt.

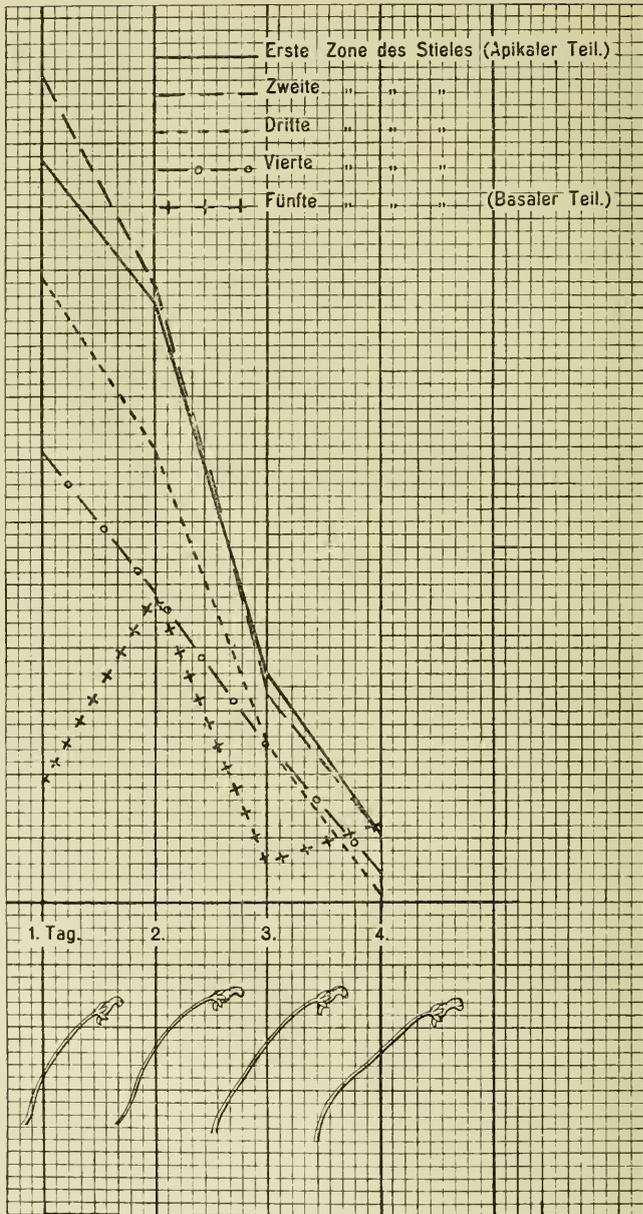


Abb. 22. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der einzelnen Zonen am jungen Knospenstiel.

die Zeit, auf der Ordinatenachse der Zuwachs in % angegeben ist (Abb. 22 bis 28).

Dabei zeigt sich zunächst, wenn wir den normalen Ent-

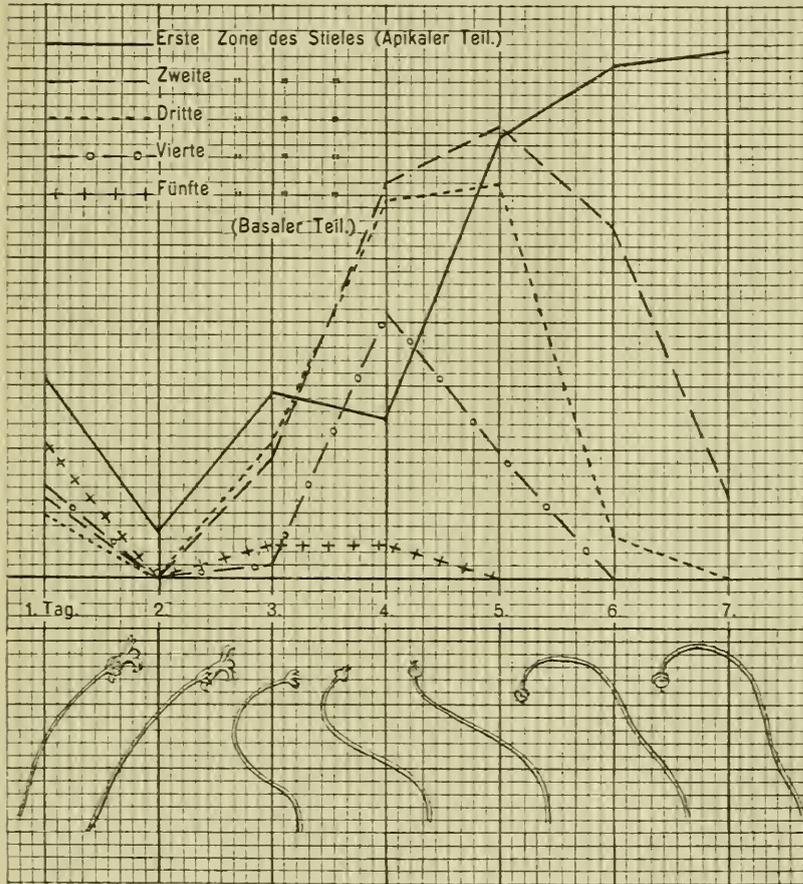


Abb. 23. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der einzelnen Zone eines Blütenstieles bei normaler Entwicklung. Graphisches Bild zu Tabelle VIII.

wicklungsgang der Knospe und Blüte betrachten (Abb. 22, 23, 24), eine außerordentlich starke Wachstumsperiode bei der jungen Knospe, und dann wieder bei der reifenden Frucht, beginnend etwa mit der Zeit der Umstimmungsbewegung. Jedesmal

findet sich das stärkste Wachstum im apikalen Teil des Stieles. Zwischen beiden Perioden tritt nahezu Stillstand im Wachstum

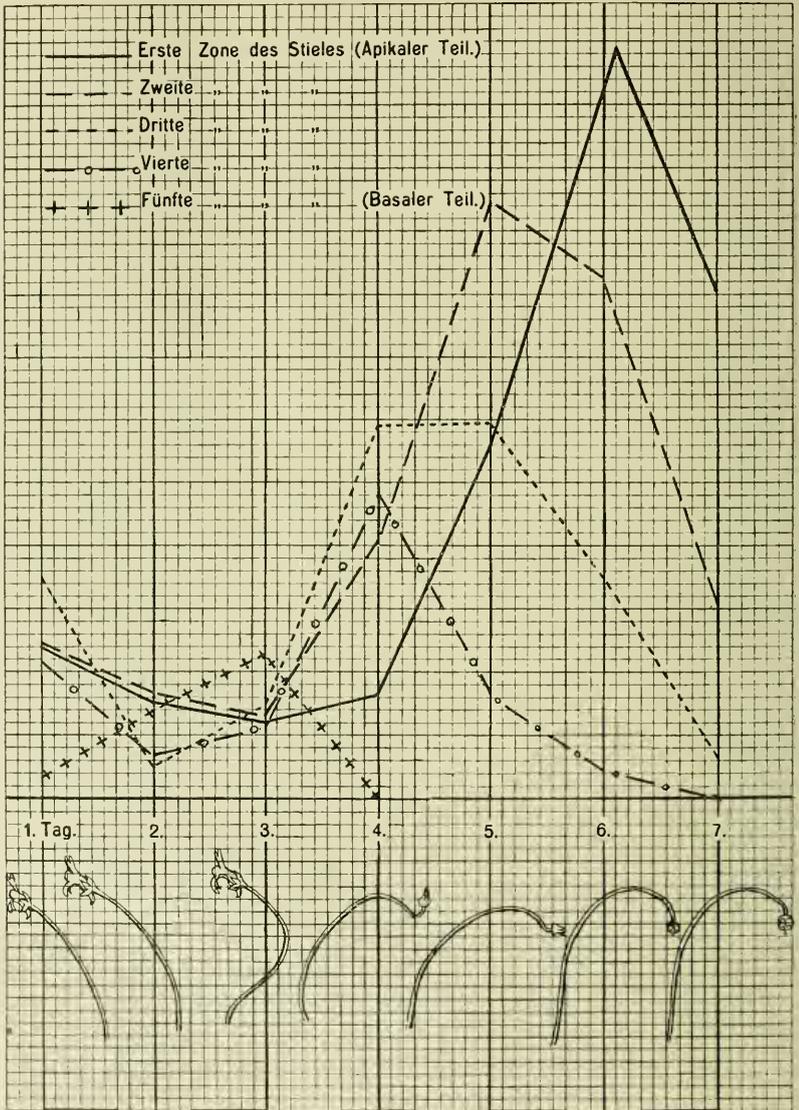


Abb. 24. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der Blütenstielzonen bei normaler Entwicklung.

ein, wie das sehr deutlich in Abb. 23 hervortritt. Daß im normalen Entwicklungsgang individuelle Verschiedenheiten vorhanden sind, zeigt ein Vergleich von Abb. 23 und 24. Aber trotz dieser Abweichungen kommen bestimmte Gesetzmäßigkeiten sehr deutlich zum Ausdruck. Vor allem auffallend ist, daß in der postfloralen Zeit das Wachstumsmaximum der verschiedenen Zonen nicht in dieselbe Zeit fällt. Die basalen Teile beginnen zuerst mit dem verstärkten Wachstum und dann erst folgen die weiter nach der Spitze gelegenen Partien. Die nahe Beziehung dieser Wachstumsperiode zur Umstimmungsbewegung, die ja auch im basalen Teil beginnt, ist offensichtlich. Schon hier sei aber darauf hingewiesen, daß der apikale Teil, gerade in dieser Zeit der beginnenden Umstimmung, trotz seines recht minimalen Wachstums, sich in früheren Versuchen noch als positiv phototropisch reaktionsfähig erwies. Ich verweise auf den Versuch (S. 656), bei dem die *Linaria*-Stiele von unten beleuchtet wurden. In Abb. 17 ist gerade eine solche Blüte dargestellt, die sich im Spitzenteil noch dem Licht zuwendet, obwohl beim Versuchsbeginn im basalen Teil schon die Umstimmung begonnen hatte. Der auffallende Parallelismus der Rückkrümmung und der postfloralen Wachstumsperiode, wie sie in den beiden Tabellen zum Ausdruck kommt, darf also lediglich so aufgefaßt werden, daß das vermehrte akropetal fortschreitende Wachstum die Umstimmungsbewegung unterstützt, nicht aber so, als ob erst durch dieses Wachstum die Möglichkeit zur Reaktion gegeben wird. Es scheint, als ob die beiden Faktoren, erneutes Wachstum und Umstimmung, etwa zu gleicher Zeit ausgelöst werden, ohne aber in notwendiger kausaler Verbindung zu stehen.

Vergleichen wir diese normalen Verhältnisse mit Abb. 25. Die Bestäubung wurde verhindert durch Abschneiden der Antheren. Die postflorale Wachstumsperiode beginnt daraufhin 1—2 Tage später, setzt dann aber ganz normal im basalen Teil des Stieles ein. Kurve 3, 4 und 5 erreichen nahezu dasselbe Maximum wie bei normalen Blüten. Anders im apikalen Teil: Schon Zone 2 ist außerordentlich geschwächt im Wachstum. Und in Zone 1 ist nahezu Stillstand eingetreten. Die postflorale Wachstumsperiode bleibt hier aus.

Unter solchen Umständen scheint es sehr begreiflich, daß eben der apikale Teil des Stieles nicht mehr an der Umstimmungsbewegung teilnehmen kann. Aber gerade nach dem vorhin Gesagten muß ich hier zur Vorsicht mahnen: Wohl kann ohne Wachstum keine Reaktion erfolgen. Aber es ist sehr gut möglich, daß der Spitzenteil gar nicht negativ photo-

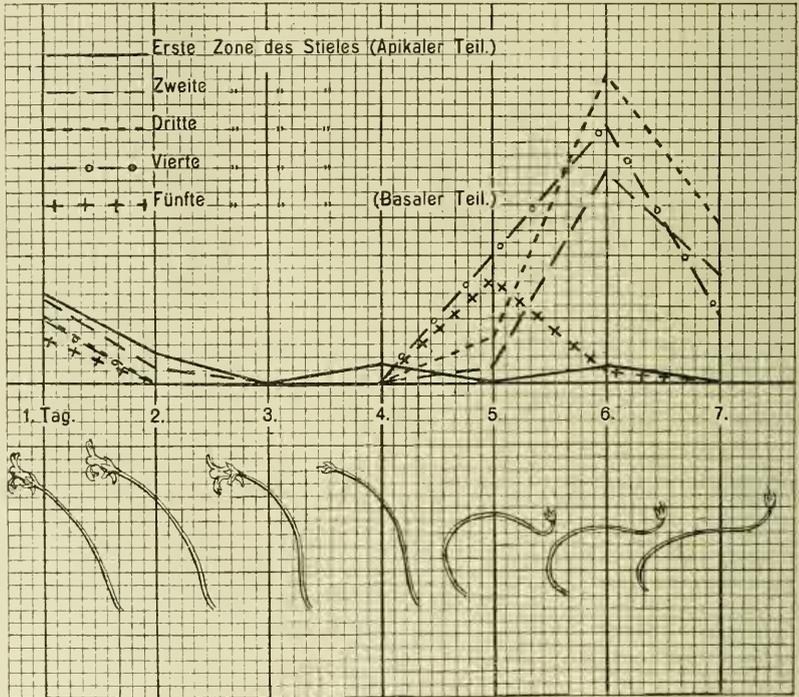


Abb. 25. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der einzelnen Zonen des Blütenstieles nach Entfernung der Staubbeutel.

tropisch gestimmt ist, daß er Lichtreize überhaupt nicht mehr perzipieren kann. Es kann sein, daß bei ausbleibender Befruchtung sowohl die Umstimmung, wie erneutes Wachstum im Spitzenteil nicht mehr ausgelöst wird.

Wird dagegen nach dem Entfernen der Pollensäcke künstlich bestäubt, so setzt die postflorale Wachstumsperiode in allen Teilen des Stieles normal ein (Abb. 26).

Wurde schon frühzeitig die Narbe entfernt, so beobachtet man wieder eine starke Hemmung im Wachstum (Abb. 27). Von einer Gesetzmäßigkeit kann hier nicht mehr die Rede

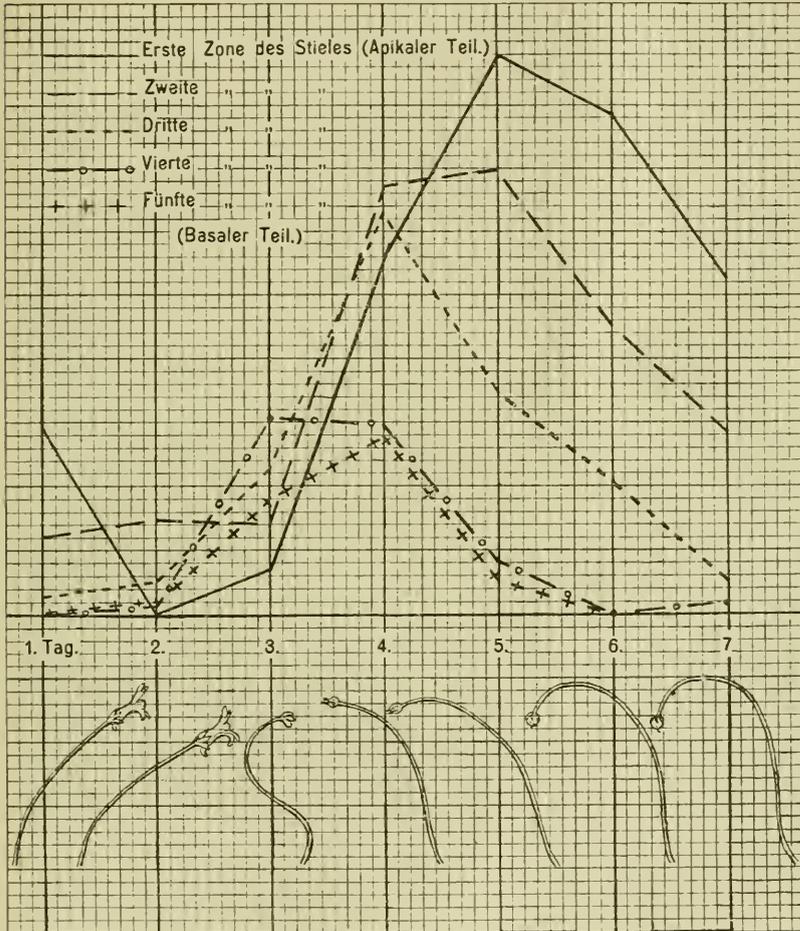


Abb. 26. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs des Blütenstieles, wenn die Antheren frühzeitig entfernt und die entfaltete Blüte künstlich bestäubt wurde.

sein. Die verschiedenen Zonen zeigen noch einmal ein regelloses An- und Absteigen, bis nach etwa 5—6 Tagen nahezu überall Stillstand eingetreten ist. Da aber gerade hier im api-

kalen Teil an den ersten Tagen noch recht starkes Wachstum vorhanden ist, die Umstimmungsbewegung aber doch nur in der basalen Zone beginnt, so sehe ich in diesem Versuch den Beweis für die vorhin erwähnte Annahme, daß das erneute Wachstum nicht der einzige Faktor ist, der notwendig ist, um die Rückkrümmung zu ermöglichen, sondern daß die negativ

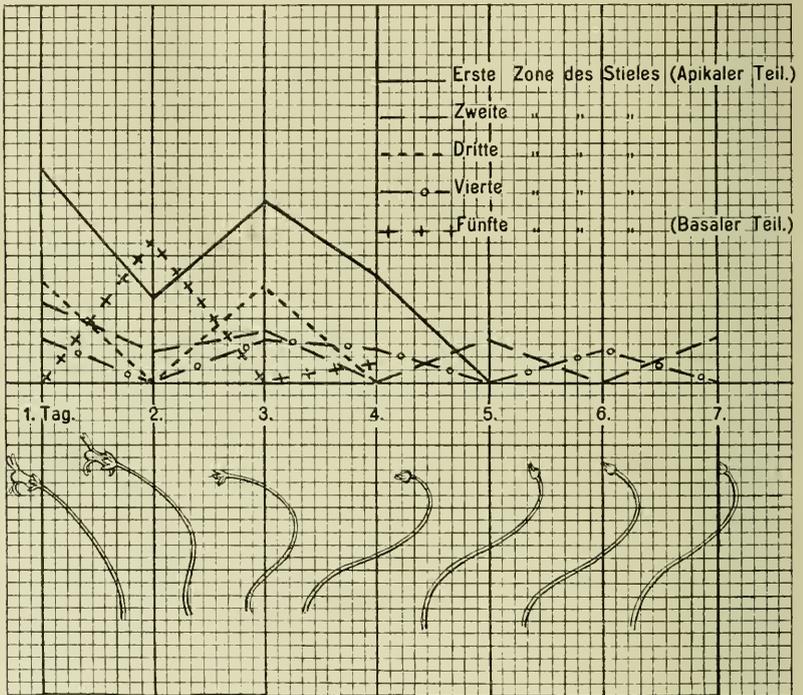


Abb. 27. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der Zonen des Blütenstieles nach Entfernung der Narbe.

phototropische Stimmung des Stieles im Spitzenteil erst durch die Befruchtung ausgelöst werden muß.

Wie zu erwarten, sind die Verhältnisse nahezu normal, wenn trotz dem Entfernen der Narben dennoch Fruchtansatz vorliegt (Abb. 28).

So geht aus all diesen Messungen deutlich hervor, daß erst durch die Befruchtung das postflorale Wachstum im apikalen Teil des Stieles ausgelöst wird, und daß damit eine notwendige

Vorbedingung für die Bewegung in der Nachblütezeit gegeben ist, zu der dann allerdings die negativ phototropische Stimmung des Stieles hinzu kommen muß.

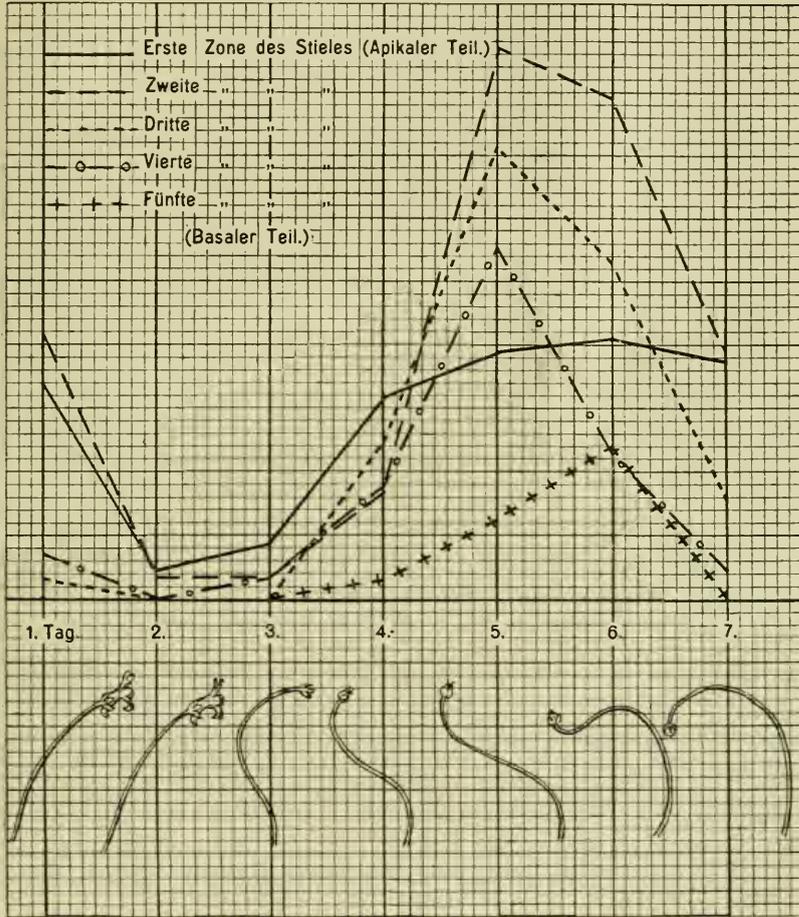


Abb. 28. *Linaria cymbalaria*. Prozentualer Zuwachs der Zonen des Blütenstieles nach Entfernung der Narbe, wenn dennoch Fruchtsatz eintrat.

Wieder zeigt sich auch bei diesen Versuchen, daß wir es bei *Linaria* mit zwei physiologisch ungleichen Zonen des Stieles zu tun haben; die eine steht in ihrem Verhalten in direkter Abhängigkeit von der Blüte, die andere vermag selbständig zu wachsen und zu reagieren.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Für die postflorale Umstimmungsbewegung der Blütenstiele bei *Digitalis purpurea*, *Digitalis ambigua* und *Althaea rosea* ist der Befruchtungsakt notwendige Voraussetzung.

Sowohl arteigener wie fremder Pollen lösen die Umstimmung aus, vorausgesetzt, daß Befruchtung gewährleistet wird.

Mechanische Beeinflussung der Narbe oder Bestäubung mit artfremdem Blütenstaub, der wohl keimt, aber nicht bis zu den Samenanlagen vorzudringen vermag, löst keinerlei Bewegung des Stieles aus.

Desgleichen unterbleibt die Umstimmung, wenn arteigene Pollenschläuche nur das Griffelgewebe durchwachsen, die Befruchtung aber hinten gehalten wird.

Ganz dieselbe Gesetzmäßigkeit besteht auch für die apikale Blütenstielzone bei *Linaria cymbalaria*. Erst die Befruchtung löst die Umstimmung im Spitzenteil aus und sie ist auch notwendige Vorbedingung für das erneute Wachstum im apikalen Teil des Stieles.

Der basale Teil des Linariastieles dagegen vermag ganz unabhängig von der Entwicklung der Blüte die Umstimmungsbewegung auszuführen.

Die Anregung zu dieser Arbeit gab mir mein verehrter Lehrer Herr Geheimer Rat Prof. Dr. Oltmanns, dem ich an dieser Stelle meinen Dank ausspreche für seine rege Teilnahme und seine Unterstützung. Desgleichen habe ich Herrn Prof. Dr. Noack und Herrn Dr. Rawitscher für ihr Interesse und ihre Bemühungen zu danken.

Freiburg i. B., Botanisches Institut, März 1922.

Zitierte Literatur.

1. Bannert, Otto, Über den Geotropismus einiger Infloreszenzachsen und Blütenstiele. Beitr. z. allg. Bot. 1918. 1.
2. Correns, Über experimentelle Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Besprochen in den Naturwissenschaften. 1922. X. Jahrg. 3.
3. Fitting, Hans, Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. f. Bot. 1909a. 1.

4. Fitting, Hans, Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung. Biolog. Zentralbl. 1909b. **29.**
5. —, Weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Orchideenblüten. Zeitschr. f. Bot. 1910. **2.**
6. —, Untersuchung über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1911. **49.**
- 7.¹—, Über den Einfluß des Lichtes und der Verdunklung auf die Papaver-Schäfte. Ebenda. 1922. **61.**
8. Haase-Bessell, Gertraud, Digitalisstudien I. Zeitschr. f. induct. Abstammgs- u. Vererb.-Lehre. 1916. **16.**
9. —, Digitalisstudien II. Ebenda. 1921. **27.**
10. Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. 1898. II. **1.**
11. Jost, Ludwig, Pflanzenphysiologie. Jena. 1917.
12. Laibach, Die Bedeutung der Narbe und des Griffels für die Blütenentwicklung von *Origanum vulgare*. Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38.**
13. Neger, Biologie der Pflanzen. Stuttgart. 1913.
14. Noll, Fr., Normale Stellung zygomorpher Blüten. Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. 1885.
15. Oehlkers, Fr., Zur reizphysiologischen Analyse der postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von *Tropaeolum majus*. 1. vorläufige Mitteilung. Ber. d. d. bot. Ges. 1920. **38.**
16. —, Dasselbe. 2. vorläufige Mitteilung. Ebenda. 1921. **39.**
- 17.¹—, Die postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von *Tropaeolum majus* und das Problem der Umstimmung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1922. **61.**
18. Pladeck, Fr., Der anatomische Bau gamo- und karpotropisch beweglicher Blütenstiele. Dissertation. Breslau. 1909.
19. Scholtz, M., Die Nutation der Blütenstiele der Papaver-Arten und der Sproßenden von *Ampelopsis quinquefolia*. Cohns Beiträge zur Biologie d. Pfl. 1892. **5.**
20. —, Orientierungsbewegungen des Blütenstieles von *Cobaea scandens*. Ebenda. 1893. **6.**
21. Schulz, Helene, Über Korrelationen zwischen den Blütenteilen und den geotropischen Bewegungen der Blütenschäfte, nach Untersuchungen insbesondere an *Papaver*. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. **60.**
22. Vöchting, H., Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn. 1882.
23. Wiesner, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzorgane. Sitzgsber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1902. **111.**

¹) Diese beiden Schriften erschienen erst nach Beendigung der vorliegenden Arbeit.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Schmitt Emma Maria

Artikel/Article: [Beziehungen zwischen der Befruchtung und den postfioralen Blüten- bzw. Fruchstielbewegungen bei Digitalis purpurea, Digitalis ambigua, Althaea rosea und Linaria cymbalaria. 623-675](#)