

Über Orientierungsbewegungen von Knospen, Blüten und Früchten.

Von M. Möbius.

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

Im Anschluß an frühere Untersuchungen über Erscheinungen, die mit dem Blühen der Pflanzen in Verbindung stehen, habe ich vor 2 Jahren angefangen, einige Bewegungen zu studieren, die sich an gewissen Pflanzen während der Entwicklung der Knospe zur Blüte und zur Frucht vollziehen. Hansgirg¹⁾ hat bereits eine große Anzahl von Arten zusammengestellt, die solche Bewegungen ausführen, und hat die letzteren als gamo- und karpotropische bezeichnet. Es braucht kaum darauf hingewiesen zu werden, daß dieser Ausdruck nicht beibehalten werden kann. Sie können aber auch nicht gamo- und karpotastische genannt werden, denn die Befruchtung und Fruchtbildung sind nicht, wie die Lichtentziehung bei den nyctinastischen, die Ursache, sondern der Zweck der Bewegung, während die Ursache durch andere Umstände und Reize gegeben wird.

Von einigen dieser Orientierungsbewegungen weiß man schon längere Zeit, daß sie durch die Schwerkraft, von anderen, daß sie durch einseitige Beleuchtung hervorgerufen werden, also zu den geo- und phototropischen Bewegungen gehören. Man hat dabei auch eine Umstimmung der geotropischen Reizbarkeit in den die Bewegung veranlassenden Organen und ihre Abhängigkeit von der morphologischen Entwicklung beobachtet, z. B. die Knospe negativ-geotropisch, die Blüte transversal- und die Frucht positiv-geotropisch gefunden. Zu bestimmen, in welchen Fällen das Licht und in welchen die Schwerkraft oder eine andere Ursache wirksam ist, und wie sich bei geotropischen Bewegungen, im Gegensatz zu anderen, statolithen- und statocystenartige Organe verhalten, würde für physiologische und anatomische Untersuchungen ein reiches Feld eröffnen. Als ich mit einigen Beobachtungen begonnen

1) Phytodynamische Untersuchungen. In: Sitzungsber. der Königl. böhmischen Gesellsch. der Wissenschaften, 1889, pag. 334 und später.

hatte, erschien die Arbeit von Bannert¹⁾, aus der hervorgeht, daß die Krümmungen der untersuchten Infloreszenzachsen durch die Schwerkraft verursacht werden, und daß in sämtlichen untersuchten Infloreszenzachsen und Blütenstielen stets reichlich Statolithenstärke vorhanden ist. Wenn ich nun auch im wesentlichen zu denselben Resultaten gelangt bin, so möchte ich doch hier einige meiner Beobachtungen mitteilen, sowohl um zu zeigen, wie verschieden sich die untersuchten Pflanzen bei Umkehrungsversuchen verhalten, als auch um das Vorkommen und die Verlagerung der Statolithenstärke etwas genauer zu schildern.

Wir wollen mit der Pflanze beginnen, über deren Orientierungsbewegungen bereits eine ganze Literatur erschienen ist, mit dem Mohn. Bei den meisten *Papaver*-Arten — nicht bei *P. bracteatum* — hängt bekanntlich die Knospe nach unten über, während Blüte und Frucht aufrecht nach oben stehen. Nach den Untersuchungen von Scholtz scheint es mir nicht mehr zweifelhaft zu sein, daß der Knospenstiel positiv-geotropisch ist, Blüten- und Fruchtsiel aber negativ-geotropisch werden. Bei *P. dubium* fand ich im Knospenstiel eine deutliche Stärkescheide, die im Querschnitt eine zusammenhängende, vor den einzeln liegenden Gefäßbündeln immer etwas nach außen gebogene, sonst annähernd kreisförmige Linie bildet. In der dünnwandigen Rinde zwischen dieser Stärkescheide und dem davorliegenden Kollenchymring ist nur wenig Stärke vorhanden, im Mark gar keine. Die Stärkekörner in der Scheide sammeln sich natürlich rein passiv der Schwere folgend auf den basalen Wänden oder in den entsprechenden Ecken an, so daß sie in den verschiedenen Abschnitten des Stiels eine Lage zeigen, wie es Fig. 1 schematisch darstellt. So liegen zwar in dem horizontalen Abschnitt des Stiels die Körner auf einer der Längsseiten, bewirken aber hier ebensowenig eine Umbiegung wie in dem unteren Teil eines horizontal gelegten und im oberen Teil sich negativ-geotropisch aufrichtenden Stengels. Es kommt eben nur darauf an, daß die für den Gravitationsreiz empfindliche Knospe in die richtige Stellung gelangt, und wenn sie diese einnimmt, so müssen an der Stelle, wo die Umbiegung stattfindet, die Stärkekörner auf die basale Seite, also eine Längsseite, zu liegen kommen. Würden sie so einen Reiz ausüben, so käme dessen Erfolg in Konflikt mit dem positiven Geotropismus der Knospe und des obersten Teils ihres Stieles. Es muß

1) Über den Geotropismus einiger Infloreszenzachsen und Blütenstiele (Beiträge zur allgemeinen Botanik, 1916, Bd. I, pag. 1—44). Hier auch die frühere Literatur.

also, wenn zwei Abschnitte eines Organs entgegengesetzte geotropische Stimmung besitzen, der dazwischen liegende sich wie ein transversal-geotropischer verhalten. Wenn die Knospe zur Blüte und diese zur Frucht wird, so wird der ganze Stiel negativ-geotropisch, es erfolgt dann die bekannte Aufrichtung und Umlagerung aller Stärkekörner auf die erdwärts gewandten, kurzen Seiten der Zellen in der Stärkescheide. Bemerkenswert aber ist, daß die Stärke allmählich verschwindet, so daß man im Fruchtsiel keine Stärke mehr, auch nicht in der Stärkescheide findet.

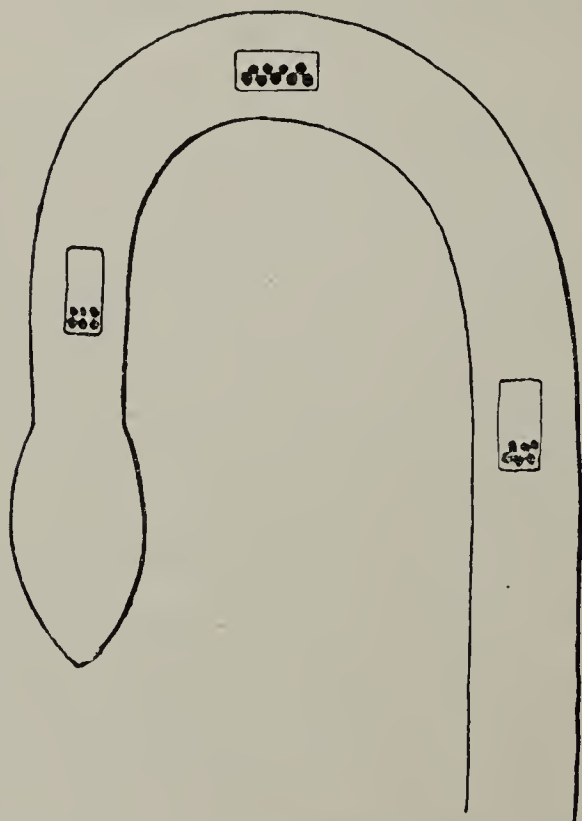


Fig. 1. Schema der Lage der Stärkekörner in der Stärkescheide bei einer überhängenden Knospe von *Papaver dubium*.

Was schon Frank angibt, habe ich auch bestätigt gefunden, daß sich nämlich bei Umkehrungsversuchen der Knospensiel nicht gerade streckt, sondern sich der Winkel nur soweit öffnet, daß die Knospe etwa horizontal gestellt wird. Ein ähnliches Verhalten zeigte der Fichtenspargel.

Wie bei *Papaver* hängen bei *Monotropa Hypopitys* die Knospen nach unten und sind die Blüten und Früchte aufwärts gerichtet, doch ist es hier die Achse der ährenförmigen Infloreszenz, von der die entsprechenden Bewegungen ausgeführt werden, während der Winkel, den die Stiele der Einzelblüten mit der Ährenachse bilden, ziemlich derselbe

bleibt. *Monotropa* eignet sich zu Versuchen gut, weil abgeschnittene Sprosse, in Wasser gestellt, lange frisch bleiben und ihre Blüten weiter entwickeln. Ich brachte die Sprosse in Gläser mit weitem Hals und durchbohrtem Kork und verdichtete die Einführungsstelle mit Plastilin, so daß bei inverser Stellung das Wasser nicht aus dem Glas herauslaufen konnte. Wurde nun ein Sproß, dessen oberer, knospentragender Teil senkrecht nach unten hing, invers aufgestellt (Fig. 2 a), so begann der letztere sich nach unten zu neigen und bildete am nächsten Tage mit dem gerade bleibenden basalen Teil einen Winkel von ca. 45° , am 3. Tag von ca. 90° . Diese Bewegung erfolgte in einigen Fällen in der ursprünglichen Krümmungsebene, in anderen aber drehte sich der obere Teil aus dieser heraus, so daß die Knospe senkrecht auf sie gerichtet war (Fig. 2 b). Wenn bei einem derartigen

Versuch der Sproß so aufgestellt wurde, daß die ursprüngliche Krümmungsebene dem Fenster parallel war, und wenn sich nun der obere Teil vom Fenster wegbog, so konnte man glauben, daß es sich um einen negativen Phototropismus handele, da aber in einem anderen Fall, bei derselben Anfangsstellung die Biegung nach dem Fenster zu erfolgte, so ist diese Erklärung nicht möglich.

Eine Senkung unter die Horizontale fand bei diesen Versuchen auch in den späteren Tagen nicht statt, indem ja nun auch die Knospen sich dem Blütenstadium näherten und damit Umstimmung aus dem positiven Geotropismus der Blütenachse in den negativen erfolgte. Diese Erscheinung zeigte sich deutlich bei folgendem Versuch. Ein Sproß mit überhängender Endknospe wurde am 12. Juli invers so aufgestellt, daß die Krümmungsebene senkrecht auf das Fenster gerichtet und die Endknospe vom Fenster abgekehrt war (Fig. 2c). Jetzt öffnete sich zu-

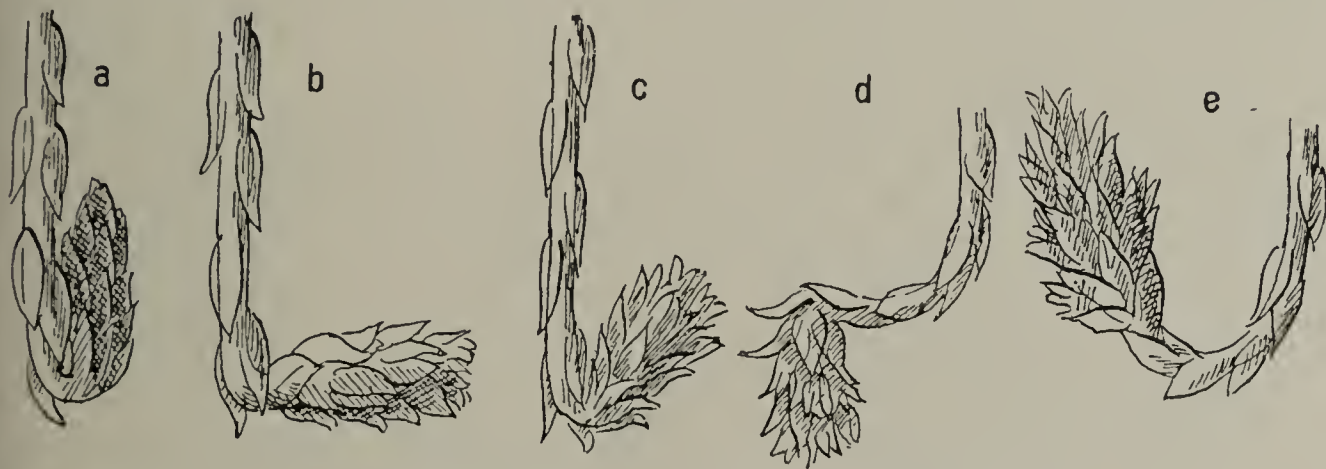


Fig. 2. *Monotropa Hypopitys*. (Vgl. den Text.)

nächst der Krümmungswinkel, aber schon am 2. Tag (13. Juli) bog sich auch der darüber befindliche Stengelteil nach dem Fenster zu, so daß der Sproß die Stellung der Fig. 2d annahm, und am 18. Juli war der apikale Teil durch eine entsprechende Krümmung so aufgerichtet, daß die sich öffnenden Blüten nach oben dem Fenster zugerichtet waren (Fig. 2e).

Aus den Umkehrungsversuchen und aus dem Verhalten der aufrecht im Glas stehenden und aufblühenden Stengel, die sich dabei deutlich positiv-phototropisch erweisen, geht also hervor, daß die Orientierungsbewegung bei *Monotropa* nicht auf negativem Phototropismus beruht, sondern geotropischer Natur ist. Dementsprechend finden wir auch bei dieser chlorophyllfreien Pflanze eine deutliche Stärkescheide mit Statolithenstärke, während Rinde und Mark gar keine Stärkekörner enthalten. Wenn nun auch der untere, blütenlose Teil des Stengels als negativ-geotropisch zu betrachten ist, so führt er doch bei inverser

Stellung keine Krümmung aus, sondern bleibt, wie schon oben bemerkt ganz gerade.

Wesentlich anders hinsichtlich des letzten Punktes verhält sich die Pflanze, mit der ich im Herbst 1915 meine Beobachtungen begann *Bryophyllum crenatum*¹⁾, an der mir bei mehreren, in unseren Gewächshaus kultivierten Exemplaren das starke Überneigen der knospen tragenden Sproßenden in die Augen fiel. Die Knospen beginnen sich im November zu entwickeln und stehen zahlreich in einem dichasia aufgebauten Blütenstand, der anfangs noch ganz zwischen den obersten Laubblättchen verborgen ist und durch eine vollständige Umbiegung in dem weiter basalwärts gelegenen Sproßteil gerade nach unten hängt (Fig. 3a). Ein Verbringen in den Dunkelschrank für 2 Tage ändert



Fig. 3. *Bryophyllum crenatum*. (Vgl. den Text.) a am 19. X., b am 20. X., c am 24. X. 1916 gezeichnet.

die Lage nicht, aber bei inverser Stellung der Topfpflanze begann schon nach mehreren Stunden der basalwärts von, jetzt also über dem Bogen liegende Teil des blühenden Triebes sich wieder aufzurichten. und an anderen Tage war die Aufrichtung soweit vollzogen, daß jetzt zwei Bogen in entgegengesetztem Sinne vorhanden waren, die Knospen also wieder nach unten hingen (Fig. 3b, vgl. auch Fig. 4a und b). Wurde

1) Herr Professor von Goebel macht mich nachträglich darauf aufmerksam daß er die positiv-geotropische Krümmung der Knospenstiele von *Bryophyllum crenatum* bereits erwähnt und abgebildet hat (Flora 1906, Bd. XCIV, 205—206) und zwar in Form einer Laboratoriumsnotiz, die ich leider übersehen hatte. Dort wird auch bereits die Umstimmung bei der Weiterentwicklung der Blüten erwähnt und die Frage aufgeworfen, wie die Statolithentheorie damit in Übereinstimmung zu bringen ist.

er Stock darauf wieder aufrecht hingestellt, so richtete sich der Sproß mit einer dritten Biegung wieder nach oben, und wiederum kamen so die Knospen in abwärts gerichtete Lage (Fig. 3c). Der oberste Bogen und der ganze Endtrieb von diesem Bogen an scheint sich also ganz passiv zu erhalten, sich gewissermaßen ganz auf den unteren Teil zu verlassen.



Fig. 4. *Bryophyllum crenatum*. (Vgl. den Text.) *a* am 23. XI., *b* am 24. XI. 1915 gezeichnet.

Die erste Umbiegung bleibt aber im Verlauf der Blütenentwicklung nicht immer in demselben Internodium liegen, sondern wird, während sich die oberen Internodien strecken, auf ein höheres verschoben, und das vorher gebogene streckt sich gerade. Schließlich, wenn die einzelnen Blütenstiele und Knospen die gehörige Länge und Größe erreicht haben, streckt sich auch das oberste Internodium gerade, und die Umbiegung ist auf das obere Ende des Blütenstiels verschoben, an dem die Knospe schräg nach abwärts hängt (Fig. 5a). Da der erstere nicht lotrecht steht, sondern schräg aufwärts, so bildet er mit der Knospe einen nach unten geöffneten Winkel von ungefähr 90°. Bei der Öffnung bleiben die Blüten auch schräg abwärts gerichtet (Fig. 5b), und erst wenn die Blumenkrone abwelkt, stellt sich der Kelch in die Verlängerungslinie des Stieles ein (Fig. 5c). Früchte wurden nicht angesetzt. Es wurde auch ein Versuch gemacht, ob in dem Zustand, in dem durch einen Bogen im



Fig. 5. *Bryophyllum crenatum*. (Vgl. den Text.)

obersten Internodium die noch kleinen Knospen abwärts hängen, durch deren Abschneiden eine Aufrichtung der übergebogenen Infloreszenzachse bewirkt werden könnte, entsprechend dem Verhalten von *Papaver*, bei dem sich bekanntlich der Blütenstiel nach Abschneiden der Knospe aufrichtet. Der Versuch ist nicht so leicht auszuführen, weil es schwierig ist, auch die kleinsten Knospenanlagen zu entfernen. Doch konnte ich beobachten, daß nach Ausführung dieser Operation eine mehr oder weniger deutliche Aufrichtung der Infloreszenzachse eintrat. Demnach können wir wohl sagen, daß auch hier die Knospen als Perzeptionsorgane fungieren. Schließlich sei noch ein Versuch erwähnt, bei dem die ganze Infloreszenz kurz vor dem Aufblühen in inverse Stellung gebracht wurde, worauf sich dann der Winkel, den die Einzelblüte mit ihrem Stiel bildete, so weit öffnete, daß die Blüte ziemlich in derselben Richtung mit ihrer Mündung nach abwärts sah, als wenn sie in normaler Lage aufgeblüht wäre.

Aus allen Versuchen geht hervor, daß es der Geotropismus ist, der bei unserem *Bryophyllum* die Stellung der Knospen und Blüten bei normaler und inverser Lage regelt. Dem entspricht auch das Auftreten einer Stärkescheide mit verlagerbaren Stärkekörnern, die den rings geschlossenen Phloem-Xylemzylinder umgibt, während in Mark und Rinde nur kleinere Stärkekörner vorhanden sind, die sich nicht auf den basalen Wänden ansammeln. Was bei *Bryophyllum* besonders auffällt, ist die Art und Weise, wie sich der Stengel bei inverser Stellung benimmt, daß er nämlich die Knospen durch doppelte Umbiegung wieder der Erde zukehrt, statt einfach die erste Umbiegung aufzuheben. Man muß also annehmen, daß der untere Teil der Infloreszenzachse die geotropische Einwirkung schneller perzipiert und auf sie reagiert als der obere, denn daß in dem oberen Bogen schon eine gewisse Fixierung durch entsprechende Wachstumsprozesse eingetreten wäre, läßt sich nicht annehmen, da, wie wir ja gesehen haben, im natürlichen Verlauf der Entwicklung die Umbiegung von einem Internodium auf das andere verschoben wird.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit *Bryophyllum* zeigt bei Umkehrungsversuchen *Pelargonium zonale*, das zwar unterdessen von Bannert in dieser Beziehung geschildert worden ist, das ich aber der Vergleichung wegen hier nochmals kurz beschreiben möchte. Diese bekannte Pflanze ist insofern ein günstiges Versuchsobjekt, als ja ein Topfexemplar etwa sechs Infloreszenzen in verschiedenen Entwicklungszuständen tragen kann, und als die Reaktion sehr schnell erfolgt. Wenn das die Infloreszenz tragende Internodium sich aus den Blättern hervor-

zustrecken beginnt, so biegt es sich dicht unter der Endknospe hakenförmig um, so daß die ganze aus den grünen, noch fast ungestielten, knöpfchenförmigen Knospen bestehende Infloreszenz nach unten gerichtet ist (Fig. 6a). Wenn aber dann die Knospen größer werden und längere Stiele bekommen, so streckt sich die Achse selbst gerade, und die Einzelstiele biegen sich an ihrer Basis um, so daß die Knospen doch nach unten gerichtet sind. In dieser Stellung bleiben sie noch, wenn schon der Kelch sich öffnet, und die rote Farbe der Krone sichtbar wird. Während nun die Blüte sich öffnet, richtet sich ihr Stiel mehr oder weniger aufwärts, wie es ihm seine Stellung in der Scheindolde¹⁾ erlaubt, so daß man zunächst die Mittelblüten geöffnet und aufrecht stehend findet, während die randständigen noch im Knospenzustand und je nach ihrem Alter, vom jüngeren bis zum älteren Zustand, herab-



Fig. 6. *Pelargonium zonale*. (Vgl. den Text.) In *d* und *e* ist *sp* der nach unten gerichtete Sproßteil.

gebogen bis aufstrebend gefunden werden (Fig. 6b—c). Wenn die äußersten zur Blüte kommen, sind die mittelsten schon verwelkt.

Bringt man nun das ganze Topfexemplar in umgekehrte Lage, so fängt sehr bald, schon innerhalb 12 Stunden, eine Veränderung in der Stellung der Blüten an. Bei den jüngeren Infloreszenzen übernimmt es die ganze Achse, also der Doldenträger, durch seine Aufwärtskrümmung die Knospen wieder in die Lage zu bringen, die sie vor der Umkehrung hatten, so daß wir ein ähnliches Verhalten wie bei *Bryophyllum* konstatieren können (Fig. 6d—e). An den älteren Infloreszenzen aber, deren Blüten schon teilweise geöffnet sind, verhält

1) Eigentlich sind die Blütenstände von *Pelargonium* aus mehreren, doldig angeordneten Wickeln zusammengesetzt (nach Reiche in Engler-Prantl, *Natürliche Pflanzenfamilien*, Geraniaceae, pag. 4).

sich die Infloreszenzachse passiv und überläßt es den einzelnen Blütenstielen, sich aufzurichten und die Blüten in die normale Lage zu bringen, wobei man bisweilen eine ziemlich scharfe winkelige Umbiegung an der Basis dieser Stiele beobachten kann. Die offenen Blüten stehen dann um die in der Mitte befindliche abwärts gerichtete Infloreszenzachse herum, während die im Knospenzustand befindlichen sich nach unten biegen (Fig. 6f).

Die anatomische Untersuchung ergibt, daß eine Stärkescheide sowohl in den Einzelstielen als auch in der Infloreszenzachse deutlich ausgeprägt ist. Die großen Stärkekörner ihrer Zellen liegen immer auf den der Erde zugekehrten Zellwänden, während die kleinen Körner in den Rinden- und Markzellen keine solche bestimmte Lagerung zeigen. Später, bei eintretendem Welken der Blüten, verschwinden die Stärkekörner auch aus der Scheide, und nur in den Schließzellen der Spaltöffnung tritt noch Schwärzung mit Jod ein. Bemerkenswert ist dabei, daß bei inverser Stellung der Pflanze in der nach unten gerichteten Infloreszenzachse die Stärkekörner auf der entgegengesetzten Seite der Zellen liegen wie bei normaler Stellung. Es würde dies der labilen Gleichgewichtslage nach *Haberlandt* entsprechen, bei der die geotropische Reizung ebensowenig zur Geltung kommen soll wie bei normaler Lagerung. Es scheint aber, daß in diesem Zustand die Achse überhaupt nicht mehr geotropisch reagiert, wenigstens biegt sie sich nicht aufwärts, wenn man sie in horizontale Lage bringt. Aus der mit dem Alter abnehmenden Empfindlichkeit für den Geotropismus erklärt sich auch der Umstand, daß die einzelnen Blütenstiele jetzt durch entsprechende Krümmungen dafür sorgen, daß die Blüten selbst wieder in die naturgemäße Lage kommen.

Ganz anders als die bisher besprochenen Pflanzen verhält sich *Agapanthus umbellatus*, der ja seit den Untersuchungen von *Vöchting*¹⁾ beinahe als Paradigma für den Stellungswechsel von Knospe, Blüte und Frucht gelten kann, indem nämlich hier die Knospen

1) Die Bewegungen der Blüten und Früchte (*Bonn* 1882, pag. 87—90). *Vöchting* bildet (Taf. II, Fig. 3) eine Dolde im Knospenzustand ab, zeichnet aber die äußeren Knospenstiele mit stark positiver Aufwärtskrümmung im mittleren Teil, wie ich es nicht beobachtet habe. Vielmehr fand ich die Aufrichtung der Knospen nur durch das „kurze, keilförmige, polsterartige, zwischen Blüte und Stiel eingeschobene Stück“ bedingt, von dem auch *Vöchting* (pag. 88) spricht. Ich bemerke deshalb, daß meine Figuren 7a und b nach photographischen Aufnahmen von mir gezeichnet sind. *Vöchting* erwähnt nichts davon, daß die Blüten durch Torsion in die normale Stellung zurückkehren, wenn die Infloreszenz in inverse Lage gebracht worden ist.

aufrecht, die Blüten horizontal, die Früchte aber senkrecht nach unten stehen (Fig. 7). Wie der Speziesname sagt, ist der Blütenstand hier eine Dolde. Der hohe, kräftige Doldenträger ist negativ-geotropisch und positiv-phototropisch, so daß er bei einseitiger Beleuchtung schräg nach oben, dem einfallenden Licht zugewendet steht. Die langen Stiele der Einzelblüten bilden mit der Achse der Dolde verschiedene Winkel und biegen sich nur an ihrem obersten Ende so, daß die Knospen alle senkrecht aufwärts stehen (Fig. 7a). Hier nämlich bildet der Stiel eine kleine Anschwellung, die sich ähnlich wie ein Grasknoten verhält und als Gelenk bezeichnet werden kann. Sehr auffallend ist nun, daß gerade hier die Stärkescheide reichlich mit Statolithenstärke versehen ist, während schon in der Entfernung von $\frac{1}{2}$ cm unter der Knospe nur noch wenig Stärke in ihr enthalten ist, und weiter unten die Stärke ganz fehlt. Auf dem Querschnitt durch das Gelenk finden wir unter der großzelligen Epidermis mehrere Schichten von chlorophyllhaltigem



Fig. 7. *Agapanthus umbellatus*. a Stellung der Knospe, b der Blüte, c der Frucht.

Rindengewebe, an das sich eine zweischichtige Stärkescheide anschließt. Innerhalb dieser liegt ein Collenchymring, und an ihn lehnen sich die Gefäßbündel an, die nur einen das Mark umschließenden Kreis bilden. In Rinde und Mark tritt kleinkörnige, unbewegliche Stärke auf, während in der Stärkescheide die großkörnige Stärke sich, der Schwerkraft folgend, auf den basalen Zellwänden anhäuft. Nach unten zu geht das erwähnte Collenchym in verholztes Sklerenchym über und verleiht dem Stengel eine größere Festigkeit, wozu auch die collenchymatische Verdickung der äußersten Rindenschichten beiträgt. Wenn die Frucht sich ausbildet, verschwindet die Stärke auch in der Stärkescheide des Gelenkes wie bei *Papaver* im Fruchtsiel (s. oben). Es wurden nun an einem frei im Garten stehenden Topfexemplar zwei Dolden, die gerade anfangen aufzublühen, abwärts gebogen und in dieser Lage befestigt, so daß die Knospen senkrecht nach unten standen. Nach 2 Tagen war die normale Stellung mit aufwärts gerichteten Knospen wieder

erreicht und zwar durch Torsion der Stiele in ihrem obersten Teil, besonders in dem gelenkartigen Abschnitt. Bei einem zweiten gleichen Versuch wurde die Rückkehr in die Normalstellung in derselben Zeit ausgeführt. Gleichzeitig waren jene ersten Dolden wieder aufgerichtet worden und die Knospenstiele mußten nun die Torsion wieder rückgängig machen, um in die aufrechte, normale Stellung zu gelangen. Daß es sich um eine Torsion handelt, kann man an zwei Umständen direkt sehen: nämlich erstens werden die Knospen bei der Umdrehung zur Seite gewendet, und zweitens kommt die dunklere Oberseite des Stiels nach der Drehung in dem Gelenk wieder nach oben zu liegen. Hervorgerufen wird diese dunklere Färbung durch das Auftreten von Anthocyan in den Rindenzellen. Außerdem machte ich bei einigen Stielen die ursprüngliche Oberseite durch eine über die ganze Länge verlaufende Tuschlinie kenntlich und konnte so an deren Verlauf nach der Umkehrung die Torsion im obersten Abschnitt des Stiels konstatieren. Wenn sich aber erst die Frucht entwickelt hat, so gelingt es nicht mehr, deren Stellung durch Abwärtsbiegen des Stengels zu verändern.

An zwei anderen Pflanzen konnte ich ebenso durch Umkehrungsversuche nachweisen, daß der Geotropismus eine Torsion in den Blütenstielen hervorruft, nämlich bei *Borago officinalis* und *Loasaticolor*, deren offene Blüten nach unten gerichtet oder, wie man zu sagen pflegt, nickend sind. Vom Boretsch benutzte ich eine eingetopfte Pflanze zum Versuch und kennzeichnete wie bei *Agapanthus* die Oberseite einiger Blütenstiele durch Längslinien mit Tusche. Eine der so bezeichneten Blüten allerdings suchte ihre nach der Inversion nach oben gerichtete Blütenöffnung dadurch wieder nach unten zu bringen, daß sie den Stiel aufrichtete und nach der anderen Seite überbog; die meisten Blüten aber wurden durch eine Torsion des Stiels aus der inversen Lage mit ihrer Öffnung wieder nach unten gerichtet¹⁾, und

1) Bereits Dutrochet hat beobachtet, daß die Orientierungsbewegungen beim Boretsch durch Torsion oder Krümmung der Blütenstiele erfolgen. Er hat keine Umkehrungsversuche, sondern Rotationsversuche gemacht: „nach einer Rotation von 16 Stunden hatten alle Blüten ihre Innenseite nach der Peripherie hingewandt, und zwar durch Torsion oder Krümmung ihrer Stiele“. (Zitiert nach der Ausgabe in Ostwalds Klassikern, Nr. 154, pag. 95—96. Seine Arbeit „Über den Einfluß der Rotationsbewegung auf die besonderen Richtungen, die die verschiedenen Pflanzenteile annehmen“ ist erschienen in *Philosophical Transactions of the royal Society of London* 1806.) Auch beim Alpenveilchen (*Cyclamen persicum*) habe ich beobachtet, daß an invers gehaltenen Topfexemplaren die Blüten während der Öffnung teils durch Zurückbiegen des Stiels, teils durch dessen Torsion in die normale Lage, mit der Mündung nach unten, sich einstellen.

zwar geschah dies von einem Tag zum anderen, ebenso als der invers gestellte Stock wieder aufgerichtet war, und die nun nach oben sehen den Blüten sich wieder undrehen mußten. Auch an abgeschnittenen und in Wasser gestellten Sprossen konnte ich bei *Borago* die Torsion beobachten, und dasselbe war bei *Loasa tricolor* der Fall. Bei diesen Pflanzen fehlt ein besonderes Gelenk, wie wir es bei *Agapanthus* gefunden haben, und dementsprechend ist auch die sehr deutliche mit Statolithenstärke versehene Stärkescheide über den Blütenstiel in seinem ganzen Verlauf ausgedehnt. Man kann die Blütenstiele von *Borago* und *Loasa* als transversal, die Blüten selbst als positiv geotropisch bezeichnen.

An *Agapanthus* schließen sich andererseits, nämlich im Stellungswechsel von Knospe, Blüte und Frucht zwei Pflanzen an, die sich wegen ihrer rankenden Wachstumsweise weniger zu Versuchen eignen, *Passiflora gracilis* und *Cobaea scandens*. Erstere, durch das Fehlen der Blütenblätter ausgezeichnete Art beobachtete ich an einem Exemplar unseres Gewächshauses. Ihre Stengel ranken sich senkrecht in die Höhe, doch können deren Enden, wie der in Fig. 8 abgebildete Sproß auch abwärts hängen, und die langen Blütenstiele stehen ungefähr horizontal, sind aber, solange sie noch eine Knospe tragen, an ihrem oberen Ende im rechten Winkel aufwärts gebogen, so daß die Knospe gerade nach oben steht (Fig. 8a). Bei der geöffneten Blüte verschwindet dieser Winkel fast, sie sieht mit ihrer Öffnung nach auswärts, ihre Achse liegt also in der Verlängerung des Stieles (Fig. 8b), während bei der Fruchtbildung eine Biegung des Stiels nach entgegengesetzter Richtung wie bei der Knospe stattfindet, die sich später gelbbrot färbende Frucht also senkrecht abwärts hängt (Fig. 8c). Ich habe mich begnügt, festzustellen, daß eine Stärkescheide mit verlagerbaren Stärkekörnern

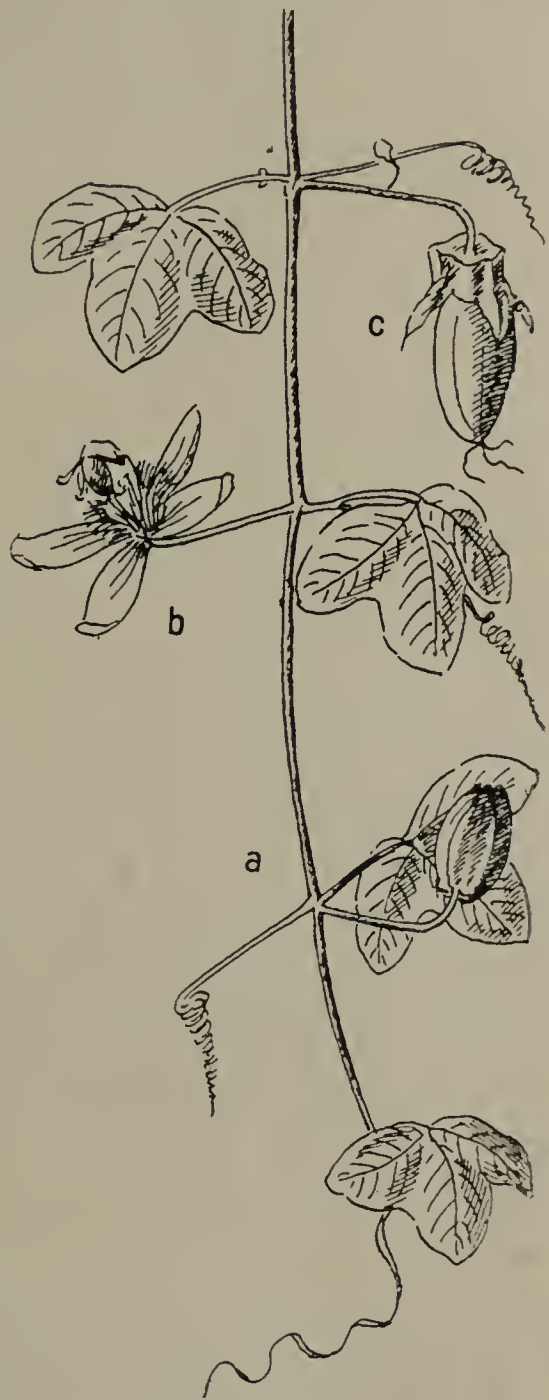


Fig. 8. *Passiflora gracilis*; ein abwärts hängender Zweig mit Knospe (bei a), Blüte (bei b) und Frucht (bei c).

vorhanden ist und zwar besonders deutlich im Knospenstiel dicht unter der Knospe.

Die eigentümlichen Stellungsänderungen der Blüte bei *Cobaea* sind so auffallend, daß sie schon mehrfach beschrieben worden sind¹⁾. Ich will deshalb von meinen Beobachtungen nur das mitteilen, was sich direkt auf unser Thema bezieht, aber einige Abbildungen geben, die den früheren Beschreibungen fehlen. Wenn die Knospe sichtbar wird, steht sie auf ihrem Stielchen senkrecht nach oben. Diese Stellung behält sie bei, bis der Stiel eine Länge von 8—9 cm und die Knospe selbst eine solche von etwa 2,5 cm erreicht hat (Fig. 9a—b). Sie ist dadurch ziemlich unter dem Blattwerk versteckt und bei ihrer grünen Färbung wenig auffällig, vermutlich also gegen die Angriffe von Tieren besser geschützt. Wenn sich nun der Kelch öffnet und die Blüte heraustritt, streckt sich der Stiel noch mehr in die Länge und biegt sich zugleich an seinem Grunde nach auswärts, bis er in einen Winkel von ca. 45° mit der horizontalen zu stehen kommt (Fig. c—d). Die dadurch aus dem Blattwerk hervortretende Blüte neigt sich dabei durch eine Krümmung des Stiels nach unten, dicht unter ihrem Ansatz am oberen Ende des sie tragenden Achsenorgans (Fig. 9e). Sie wird für die bestäubenden Insekten um so mehr sichtbar, als sich ihre Krone von hellgrün in dunkelviolett umfärbt. Nach dem Verblühen, mag Fruchtbildung eintreten oder nicht, macht das vordere Ende des Stiels eine doppelte Einkrümmung nach unten, so daß die Frucht senkrecht abwärts hängt. Diese Stellung wird wohl durch die Abbildung (Fig. 9f) besser als durch eine Beschreibung zu erkennen sein. Welchen Vorteil die reifende Frucht aber davon hat, ist fraglich: vielleicht dient der Kelch als eine Art von Schutzdach, vielleicht wird dadurch die mechanische Festigkeit des für die große Frucht ziemlich dünnen Stiels erhöht.

Ich habe auch beobachtet, in welcher Zeit diese Veränderungen vor sich gehen und fand beispielsweise, daß zwei Monate verstrichen, während sich eine Knospe von etwa 2,5 cm Länge auf ebenso langem Stiel entfaltete und die Krone abgeworfen wurde, wobei der Stiel eine Länge von 13 cm erreichte. Eine andere Blüte, die am 29. September künstlich bestäubt wurde, zeigte am folgenden Tage die Abwärtsbiegung des Stiels. Am 2. Oktober bildete der Stiel über der jungen Frucht

1) Vgl. besonders: W. Behrens, Der Bestäubungsmechanismus bei der Gattung *Cobaea* Cavanilles (Flora 1880, Bd. LXIII, pag. 403), wo auch die frühere Literatur zitiert wird, und H. Ross, Blütenbiologische Beobachtungen an *Cobaea macrostemma* Pav. (Flora 1898, Bd. LXXXV, pag. 125).

einen rechten Winkel, am 3. bereits eine deutlich weitergehende Einkrümmung, am 11. war die doppelte Krümmung vollzogen, der Fruchtknoten war 1,7 cm lang geworden und erreichte bis zum 14. November eine Länge von 4 cm.

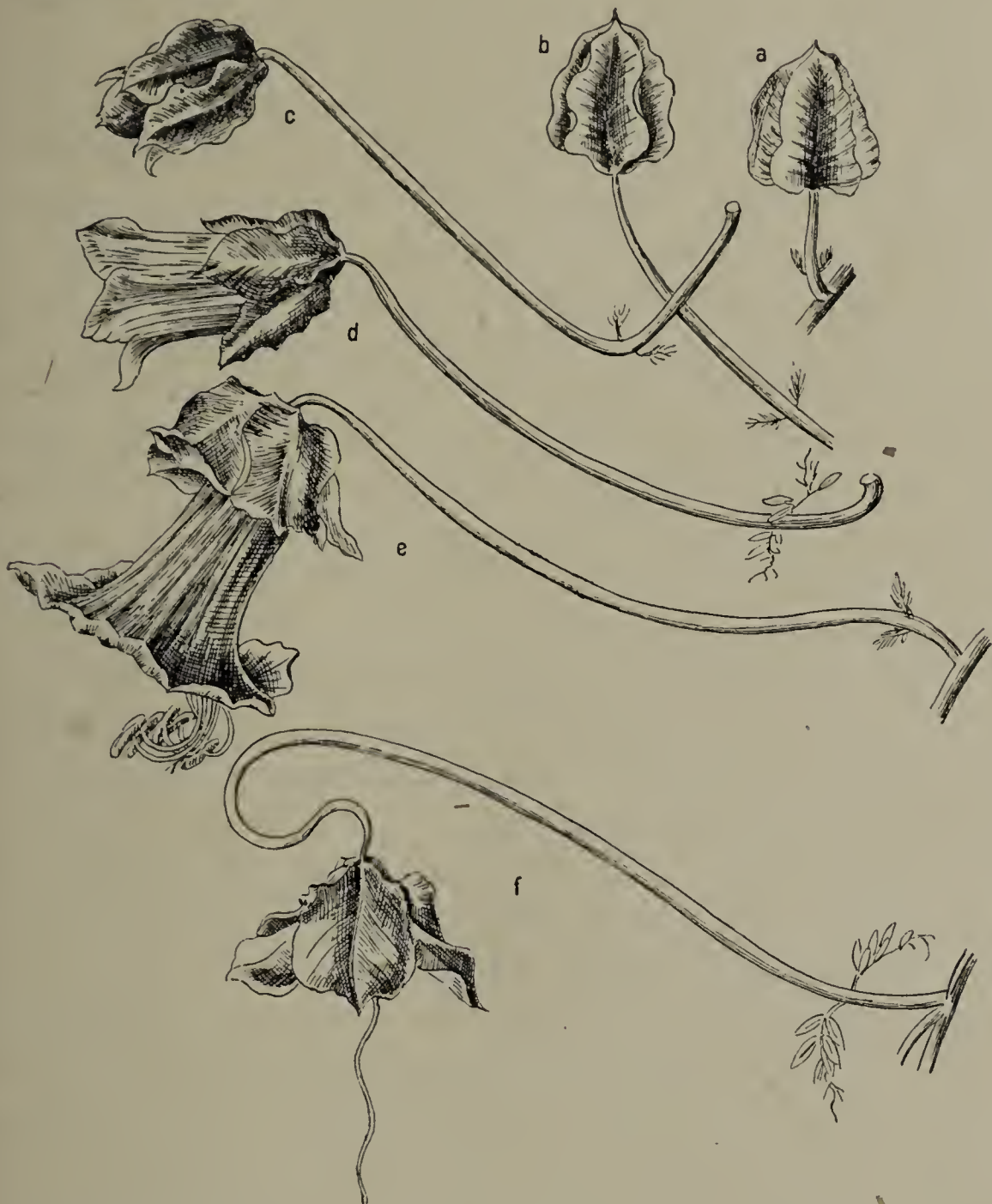


Fig. 9. *Cobaea scandens*. *a*, *b* Stellung der Knospen, *c* die Knospe öffnet sich, der Stiel, durch äußere Umstände erst abwärts gebogen, hat sich im Winkel von 45° zur Horizontalen gestellt und beginnt sich an seinem oberen Ende abwärts zu biegen, *d* die Blumenkrone öffnet sich, Farbe grünlich-weiß, *e* die Blüte abwärts geneigt, die Blumenkrone violett, *f* Blumenkrone abgefallen, S-förmige Krümmung des Stiels, aus dem Kelch ragt der Griffel hervor.

Wie bei den Polemoniaceen überhaupt nach Peter¹⁾ die Stärkescheide meistens besonders deutlich ist, so tritt sie auch im Blütenstiel von *Cobaea scandens* deutlich hervor und zwar in der ganzen Aus-

1) Vgl. Peter, Polemoniaceae in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, IV, 3a, pag. 42.

dehnung von der Basis bis zum oberen Ende und in der ganzen Entwicklungszeit von der Knospe bis zur Fruchtbildung. Jedoch nimmt die Menge der Stärke im Verlauf dieser Entwicklung mehr und mehr ab. Während aber die Stärke in den Zellen der Scheide auch nach dem Abblühen noch vorhanden ist, findet sich in diesem Zustand in Rinde und Mark fast gar keine mehr, besonders schwindet die Stärke im oberen Teil des Blütenstiels, im untersten, kräftigeren Teil hält sie sich etwas länger. Während ferner in Rinde und Mark kleinere, einzeln liegende Stärkekörner auftreten, enthält die Stärkescheide große, zusammengesetzte Körner, die nach der Färbung mit Jod jenen gegenüber als dicke, schwarze Klumpen erscheinen. Denselben Unterschied in den Stärkekörnern finden wir auch in den vegetativen Sprossen, die offenbar negativ geotropisch sind. Aus der Analogie mit so vielen anderen Blüten, dürfen wir wohl auch für unsere *Cobaea* annehmen, daß ihre Orientierungsbewegungen zunächst auf geotropischen Reizungen beruhen, daß also die Knospen und ihre Stiele negativ, die offenen Blüten und deren Stiele mehr transversal und die Früchte mit dem oberen Teil ihrer Stiele positiv geotropisch reagieren. Doch dürfte die zuletzt eintretende S-förmige Biegung durch den Geotropismus allein schwierig zu erklären sein, wenn man nicht für die verschiedenen, hintereinander liegenden Abschnitte einen ungleichen, ja entgegengesetzten Geotropismus annehmen will. Eine experimentelle Prüfung wird sich aber auch sehr schwer ausführen lassen, weil so große Topfexemplare, wie sie blühende Pflanzen dieser Art darstellen, bei Umkehrungsversuchen und am Klinostat zu schwer zu handhaben sind.

Können wir nun auch nicht bestimmt sagen, durch welchen Reiz und welche Kraft die eigentümliche S-förmige Biegung am Ende des Blütenstiels von *Cobaea* bewirkt wird, so läßt sich doch zeigen, wie sein äußerer und innerer Bau dafür geeignet erscheint. Während nämlich der Stiel an seiner Basis ca. 2 mm dick ist, verdünnt er sich an seinem oberen Ende auf ca. 1 mm und zwar so, daß die Verdünnung da beginnt, wo die Abwärtsbiegung einsetzt. Man kann diesen dünneren Teil zwar nicht als Gelenk bezeichnen, weil pflanzliche Gelenke als Anschwellungen aufzutreten pflegen, aber im inneren Bau zeigt er hier doch insofern Ähnlichkeit mit gewissen Gelenken¹⁾, als der Xylemring in einzelne, durch dünnwandiges Parenchym getrennte Gefäßstrahlen aufgelöst ist, während diese weiter unten durch dickwandige

1) Vgl. meinen Aufsatz „Über Bewegungsorgane an Blattstielen“ in Festschrift für Schwendener, 1899, pag. 37—62.

und verholzte Zellen verbunden sind. Nach unten zu nimmt der verholzte Ring an Dicke zu und dehnt sich schließlich fast so weit nach dem Mark hin aus wie die primären Holzgefäße reichen. Wir können also einen ähnlichen Unterschied zwischen dem obersten und dem mittleren Teil des Blütenstiels in anatomischer Hinsicht wie bei dem oben beschriebenen *Agapanthus* beobachten. In dem untersten Abschnitt, zwischen dem Stielansatz und der Stelle, wo die beiden Vorblätter entspringen (vgl. die Fig. 9f), treten innerhalb des Xylemrings markständige Gefäßbündel auf, während solche oberhalb der Vorblätter wie auch in den vegetativen Sprossen fehlen. Sie bestehen aus einem zentralen Phloemstrang, um den ein mehr oder weniger geschlossener Ring verholzter Zellen liegt. Es sind 6—9 Bündel, die unregelmäßig im Mark verteilt sind und sich erst allmählich während der Streckung des Stiels entwickeln. Wenn der Stiel noch kurz ist und nur die Knospe trägt, erscheint jeder Phloemstrang wie mit einem Cambium umgeben. Näher habe ich den Bau und Verlauf dieser eigentümlichen Gefäßbündel nicht untersucht, da sie ja hier nur insofern von Interesse sind, als sie offenbar zur Erhöhung der mechanischen Festigkeit dienen, den untersten Teil zugfester zu machen bestimmt sind,

In den bisher betrachteten Fällen handelte es sich um Stellungsänderungen, die im Laufe der Entwicklung von der Knospe bis zur Fruchtbildung eintreten, um jeder dieser Zustandsformen eine bestimmte Lage zum Horizont zu geben. Eine andere Gruppe bilden die Pflanzen mit zygomorphen Blüten, die nicht nur in Hinsicht auf oben und unten, sondern auch auf vorn und hinten eine bestimmte Stellung einnehmen müssen, wenn sie von Insekten besucht werden sollen, und die darum Orientierungsbewegungen ausführen müssen, wenn sie aus ihrer normalen Lage gebracht wurden, oder wenn die Knospen eine andere Lage haben, als den Blüten bestimmt ist.

Beispiele für ersteres Verhalten geben die von Noll¹⁾ eingehend studierten Arten von *Aconitum* und ebenso die von *Delphinium*. Kehrt man eine Infloreszenzachse einer solchen Pflanze um, so biegen sich, im Hellen sowohl wie auch im Dunkeln, die Stiele der einzelnen Blüten zunächst soweit zurück, daß der Helm wieder nach oben sieht, wobei natürlich die Öffnung der Blüte der Achse zugewendet wird. Dann findet im Stiel eine Torsion statt, um die Blüte nach außen zu wenden. Die letztere Bewegung hat Noll auf einen besonderen „Exo-

1) F. Noll, Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben, I, II. (Arbeiten aus dem botan. Inst. in Würzburg 1885, Bd. III, pag. 189—252, 315—371.)

tropismus“ zurückgeführt, wozu aber kein zwingender Grund vorhanden ist. Vielmehr können wir mit Schwendener und Krabbe¹⁾ die ganze Bewegung als eine geotropische auffassen, nachdem wir bei *Agapanthus*, *Borago* u. a. gesehen haben, daß der Geotropismus auch Torsionen hervorruft. Hier will ich deshalb nur bemerken, daß ich bei *Aconitum Napellus* und *Delphinium elatum* eine deutliche Stärkescheide in ihren Blütenstielen gefunden habe.

Daß die Blüten aus der Knospenlage erst durch eine Drehung in die richtige Stellung gelangen, ist, wie bekannt, bei den meisten Orchideen der Fall. Sie gehören zu den Pflanzen, die bei der Assimilation keine Stärke sondern Zucker bilden: sie sind „saccharophil“. Doch besitzt die von mir experimentell und mikroskopisch untersuchte Art *Orchis latifolius* im Stengel eine deutliche Stärkescheide, die



Fig. 10. *Orchis latifolius*, Querschnitt des Fruchtknotens.

innerhalb der Rinde einen geschlossenen Zylinder bildet und der Schwerkraft folgende Stärkekörner enthält. Die Gefäßbündel liegen in einem Kreis innerhalb dieser Stärkescheide. Von besonderem Interesse aber war es mir, zu sehen, wie sich in dieser Hinsicht der Fruchtknoten verhält, der ja die geotropische Drehung ausführt. Hier ist nun auch eine Stärkescheide vorhanden, allerdings nicht zusammenhängend

wie im Stengel, aber in Form von drei Bogen vor den Gefäßbündeln, die in den drei vorspringenden Rippen verlaufen, während die kleineren Bündel in den dazwischen liegenden Abschnitten nur von einzelnen „Statolithenzellen“ auf der Außenseite begleitet werden, wie es in Fig. 10 angedeutet ist. Bemerkenswert dabei ist, daß die drei Seiten des Fruchtknotens auf dem Querschnitt nicht gleich erscheinen, sondern daß zwei nach außen vorspringen, die dritte Seite aber mehr abgeflacht ist, und zwar ist dies diejenige Seite, welcher der Sporn der Blüte anliegt. Außer in der Stärkescheide findet sich Stärke nur noch in den Schließ-

1) S. Schwendener und G. Krabbe, Untersuchungen über die Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten. (Abhandlungen der Königl. preuß. Akad. der Wissensch. Berlin, 1892.)

zellen der Spaltöffnungen, wo man ihr bekanntlich ebenfalls eine besondere physiologische Funktion zuschreibt.

Ich begnüge mich, diese Beobachtungen hier mitzuteilen und hinzuzufügen, daß ich auch bei *Lobelia splendens* im Blütenstiel eine Stärkescheide gefunden habe, wo die Blüten ebenfalls resupiniert werden, d. h. beim Aufblühen durch eine Drehung um 180° im Stiel aus der verkehrten Knospenlage in die Normalstellung zurückkehren. Ferner fand ich die Stärkescheide deutlich ausgebildet im Blütenstiel von *Helianthus annuus*, *Dahlia variabilis*, *Linaria cymbalaria*, *Viola calcarata*, und *Clivia nobilis*, bei letzgenannter auch in der Perigonröhre, bei *Lamium maculatum* in der Kronröhre und bei *Tropaeolum majus* in den Staubfäden, also bei verschiedenen Blütenstielen und Blütenorganen, von denen bekannt ist, daß sie Orientierungsbewegungen ausführen. Inwieweit bei diesen Bewegungen der Geotropismus beteiligt ist, habe ich nicht untersucht; manche, z. B. das

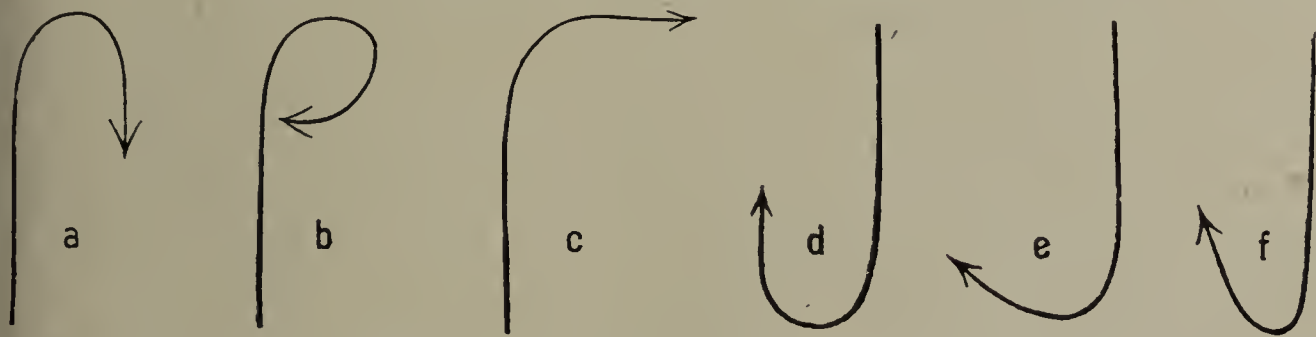


Fig. 11. *Solidago canadensis*. Schema der Stellungen eines Sprosses vor dem Blühen. (Vgl. den Text.)

Hinwenden der Blüten nach der Sonne bei der genannten *Viola*-Art, dürften rein phototropisch sein.

Ausführlicher behandeln möchte ich nur noch eine Pflanze, obwohl ich leider über die Ursache ihrer Bewegungen nicht volle Klarheit erlangt habe: es handelt sich um *Solidago canadensis*. Die Spitze ihrer wachsenden Stengel ist in ganz charakteristischer Weise hakenförmig eingekrümmt (Fig. 11a), was Frank¹⁾ einem negativen Phototropismus zuschreibt. Der letztere müßte also den doch jedenfalls auch vorhandenen negativen Geotropismus überwinden, und wenn man die Pflanze ins Dunkle bringt, müßte sich die Spitze aufrichten. Häufig habe ich nun die Beobachtung gemacht, daß ein solches Aufrichten stattfindet, wenn man einen abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Sproß in mäßige Beleuchtung bringt, also etwa in die Mitte des Zimmers (Fig. 11c). Wenn man ihn aber in den Dunkelschrank stellt,

1) Lehrbuch der Botanik, Bd. I (Leipzig 1892), pag. 479.

so nimmt die Krümmung sogar noch zu, die Spitze hebt sich nach der inneren Seite, nach dem aufrechten Stengel hin (Fig. 11 *b*). Dasselbe findet statt, wenn man ihn in recht helle Beleuchtung bringt, also dicht ans Fenster stellt. Diese Veränderungen erfolgen unter Umständen innerhalb weniger Stunden, z. B. von 11 Uhr vormittags bis 3 Uhr nachmittags. Einem negativen Phototropismus kann man sie jedenfalls nicht zuschreiben, wie sich auch schon daraus ergibt, daß der Sproß am Fenster aus der Stellung *a* in *b* übergeht, sowohl wenn die Spitze bei der Anfangsstellung dem Fenster zugewendet als auch wenn sie von ihm abgewendet war, im letzteren Fall also krümmt sie sich geradezu dem Licht entgegen. Aber ebensowenig kann die Einkrümmung auf einem positiven Geotropismus beruhen, denn bei inverser Stellung (*d*) hatte in einem Falle der Sproß von einem Vormittag bis zum Nachmittag seine Spitze zwar etwas gesenkt (*e*) sie aber am nächsten Tag wieder gehoben und die Stellung *f* eingenommen. Es handelt sich hier offenbar um gewisse Nutationen, die im Grunde autonom sind, aber mehr oder weniger von den Beleuchtungsverhältnissen beeinflußt werden, ähnlich manchen nyctinastischen Bewegungen.

Solche junge, noch nicht blühende Sprosse zeigen sowohl im überhängenden als auch im aufrechten Teil eine deutliche Stärkescheide und zwar im letzteren noch etwa 30 cm unterhalb des Bogens. Sie bildet einen geschlossenen Ring um die durch schmale primäre Markstrahlen getrennten Gefäßbündel und enthält „Statolithenstärke“, während sich in der, an der Peripherie von Collenchymbündeln unterbrochenen, grünen Rinde nur wenig kleinkörnige und unbewegliche Stärke findet. Die Sprosse sind natürlich in ihrem unteren Teil negativ-geotropisch. Wenn nun die Sprosse zum Blühen kommen, so verschwindet die Statolithenstärke sowohl in den blühenden Zweigen als auch in den Köpfchenstielen. Die Orientierungsbewegungen, die jetzt ausgeführt werden, erfolgen aber offenbar nicht mehr auf geotropischen, sondern auf phototropischen Reiz. Zu ihrem Verständnis muß aber kurz der morphologische Aufbau der ganzen Infloreszenz geschildert werden.

An einer aufrechten Hauptachse entspringen die Seitenzweige in spitzem Winkel, biegen sich aber nach ihrem Ende zu so weit nach unten, daß sie hier etwa horizontal gerichtet sind. Von diesen sekundären Zweigen gehen drittens nach allen Seiten hin ganz kurze Triebe aus, die viertens mehrere gestielte Blütenköpfchen, etwa drei, tragen. Diese Triebe dritter Ordnung mit ihren Blütenköpfchen biegen sich aber alle nach oben, so daß sämtliche Köpfchen aufrecht stehen. Wird nun die Hauptachse horizontal umgelegt, so suchen die früher horizontal

stehenden Zweige wieder in diese Lage zu kommen, und zwar krümmen sich die jetzt nach oben gerichteten Seitenzweige durch stärkeres Wachstum der Oberseite so weit zurück, bis das Ziel erreicht ist, während die von der Unterseite entspringenden es dadurch erreichen, daß sie sich unter entsprechendem stärkeren Wachstum der Unterseite einfach gerade strecken. Die rechts und links entspringenden Seitenzweige aber führen entsprechende Torsionen aus, und so ist das Resultat, daß alle Blütenköpfchen wieder aufrecht stehen. Man erkennt also deutlich, daß ein bestimmter Zweck, nämlich die Köpfchen aufrecht zu stellen, alle Bewegungen beherrscht, und diese immer so ausgeführt werden, daß er auf dem kürzesten Wege erreicht wird. Den geschilderten Vorgang hat man Gelegenheit in der Natur zu beobachten, wenn nach anhaltendem Regen die etwa mannshohen Stengel dieser beliebten Gartenpflanze sich umbiegen.

Zu künstlichen Versuchen mußten bei der Größe der Pflanze abgeschnittene Zweige dienen, an denen die Reaktion natürlich nicht so klar hervortritt. Doch ließ sich folgendes feststellen. Im Dunkeln tritt bei horizontal gelegten Hauptsprossen keine Stellungsänderung ein, bei einseitiger Beleuchtung aber finden gewisse Biegungen und Torsionen statt, die entsprechend den oben geschilderten die Seitenzweige so richten, daß die Köpfchen dem einfallenden Licht zugewendet werden. Daraus läßt sich also der Schluß ziehen, daß hier die nachträglichen Orientierungsbewegungen nicht durch geotropischen, sondern durch phototropischen Reiz bewirkt werden. Sehen wir nun, daß in diesem Falle bei dem Fehlen der geotropischen Reizbarkeit auch die Stärkescheide mit den der Schwerkraft folgenden Stärkekörnern fehlt, so würden wir darin eine gewisse Berechtigung finden können, die Zellen der Stärkescheide als Statocysten nach der Haberlandt'schen Theorie anzusehen.

Es braucht kaum erwähnt zu werden, daß die Einkrümmung des Sproßendes vor dem Blühen und die Orientierungsbewegungen der blühenden Sprosse bei *Solidago* verschiedener Natur sind und nichts miteinander zu tun haben. Sie sind auch verschieden von den Bewegungserscheinungen, die zur bestimmten Einstellung von Knospe, Blüte und Frucht dienen, wie wir sie früher kennen gelernt haben. Überblicken wir die letzteren noch einmal und halten wir unsere Ergebnisse zusammen mit denen anderer Beobachter, besonders denen von Bannert, so kommen wir zu dem Resultat, daß die Stellungsänderungen, die ein Blütenorgan im Laufe seiner Entwicklung erfährt, hauptsächlich durch geotropische Reizung unter Umstimmung des Geotropismus veranlaßt werden. Allerdings mögen auch andere Umstände

mit in Betracht kommen, von denen außer der phototropischen Beeinflussung das Eigengewicht und der Einfluß, den ein Organ auf das andere ausübt, wie die Hauptachse auf die Seitenachsen, genannt werden können.

Ich will hier nur ein Beispiel anführen, bei dem die Stellung der Blütenorgane nicht auf Geotropismus beruht, nämlich die Abwärtskrümmung der äußeren Perigonblätter bei der Irisblüte. Denn wiederholt habe ich Knospen von *Iris sibirica* in inverser Stellung aufblühen lassen, ohne daß dabei die gegenseitige Stellung der Perigonblätter eine Änderung erfahren hätte: d. h. die äußeren Perigonblätter waren jetzt nach dem Aufblühen nach oben gerichtet.

Andererseits dürfen wir wohl annehmen, daß geotropische Einflüsse in vielen Fällen wirksam sind, in denen man sie bisher nicht vermutet hat. Sollte z. B. nicht die aufrechte Stellung der Zapfen von *Abies pectinata* und das Herabhängen derer von *Picea excelsa* auf verschiedener geotropischer Reizbarkeit beruhen? Und sollte es nicht aus derselben Ursache zu erklären sein, daß die Ähren bei der einen Getreidesorte aufrecht stehen, bei der anderen aber durch eine Krümmung des darüber liegenden Halmstücks abwärts gebogen sind?

In allen Fällen, wo der Geotropismus die Stellung oder Stellungsänderung veranlaßt, hat sich nun auch das Vorhandensein einer Stärkescheide mit verlagerbaren und der Schwerkraft folgenden Stärkekörnern nachweisen lassen. Ob aber umgekehrt aus dem Vorhandensein oder Fehlen des genannten Organs eine Entscheidung für geotropische oder nichtgeotropische Wirkung getroffen werden kann, läßt sich noch nicht mit Bestimmtheit sagen. Die Stärkescheide ist sehr weit verbreitet, und ein Bild wie das der Fig. 1 läßt uns zunächst vermuten, daß ihre Stärkekörner ganz passiv dem Einfluß der Schwere folgen, wie es bereits Heine (1885) angenommen hatte. Andererseits finden sich gerade unter den hier beschriebenen Fällen einige, die eine auffallende Beziehung zwischen dem Auftreten der Stärkescheide und der geotropischen Reizbarkeit aufweisen, nämlich *Agapanthus*, dessen Blütenstiel nur in dem Gelenkabschnitt beweglich ist und nur hier eine Stärkescheide aufweist, und *Orchis*, dessen Fruchtknoten die geotropische Torsion ausführt und mit einer so auffälligen Stärkescheide ausgestattet ist. Noch mehr Beachtung aber verdient *Solidago* und *Iris*. Bei ersterer Art ist keine Stärke mehr in der Scheide vorhanden, wenn die blühende Sprosse ihre Orientierungsbewegungen ausführen, und diese beruhen eben auch nicht auf geotropischer, sondern auf phototropischer Reizung. Ebenso ist bei *Iris* das Zurückschlagen der Perigonblätter keine geo-

tropische Erscheinung, gleichzeitig aber tritt hier auch keine Stärkescheide auf¹⁾. Man wird zugeben müssen, daß die bei den hier behandelten Bewegungen gemachten Beobachtungen geeignet sind, die Auffassung von der Statocystennatur der Stärkescheide zu stützen.

Daß mit der Umstimmung in der geotropischen Reizbarkeit, die in vielen Fällen mit der entwicklungsgeschichtlichen Veränderung Hand in Hand geht, auch in den Statocysten eine Umstimmung eintritt, bietet für die Erklärung keine besondere Schwierigkeit, denn wenn eine solche Umstimmung überhaupt erfolgt, so kann sie ja in den Statocysten zuerst eintreten. Über diese Erscheinung sowie über die Lokalisation von Perzeption und Bewegung wollen wir hier nicht ausführlicher verhandeln, sondern uns zum Schluß nur fragen, wie es kommt, daß sich die Pflanze zur Ausführung jener „gamotropischen und karpotropischen“ Bewegungen des Geotropismus bedient, während doch die Schwerkraft eigentlich gar nichts mit ihnen zu tun hat. Die Erklärung ist aber einfach darin zu finden, daß der Pflanze eben keine andere Reizwirkung zu Gebote steht, an der sie sozusagen eine Maßstab für die einzunehmende Stellung ihrer Organe fände. Das Licht fällt zu jeder Tageszeit verschieden ein und ist in seiner Stärke außerordentlich wechselnd. Ebenso schwankend sind andere äußere Umstände. Nur die Schwerkraft wirkt an allen Orten und zu allen Stunden mit derselben Stärke und in derselben Richtung und gibt somit gewissermaßen das Lineal oder das Senkblei ab, nach dem die Pflanzenorgane ihre Richtung einnehmen können.

1) Das Gefäßbündel des Mittelnerven wird auf seiner Xylemseite, nicht auf der Phloemseite, wo die Stärkescheide zu liegen pflegt, von einigen langgestreckten Zellen begleitet, in denen bei Färbung mit Jod Stärke sichtbar wird, während das übrige Parenchym davon frei ist, und nur noch in den Schließzellen der Spaltöffnungen ein bedeutender Stärkegehalt nachzuweisen ist. Aber in jenen Parenchymzellen, die man als Vertreter der Stärkescheide ansehen könnte, liegen die Stärkekörner in Chromatophoren, wie sie sonst nicht in der gewöhnlichen Stärkescheide erkennbar sind, und diese Chromatophoren mit ihren Stärkekörnern sind nicht einseitig in den Zellen angehäuft, so daß man mit Recht sagen kann, es sei keine Stärkescheide vorhanden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [111-112](#)

Autor(en)/Author(s): Möbius (Moebius) Martin

Artikel/Article: [Über Orientierungsbewegungen von Knospen, Blüten und Früchten 396-417](#)