

Über Phototonus und Plagiotropie.

Von CLARA ZOLLIKOFER (Zürich).

Mit 4 Textbildern

Manuskript eingegangen am 21. Dezember 1927.

Seitdem VÖCETING (1882) in seinen grundlegenden Untersuchungen über die Bewegungen der Blüten und Früchte teils die Schwerkraft, teils das Licht als bestimmenden Faktor der prä- und postfloralen Bewegungen erkannt hat, wurde bei späteren Bearbeitungen dieses Problems dem Einfluss des Lichtes hauptsächlich als richtendem und bewegungsauslösendem Reiz Beachtung geschenkt. Die tonische Wirkung des Lichtes, verstanden im Sinne von ZIMMERMANN (1927) als eine Reizwirkung, «die als nicht-richtender ... Faktor bei einem Reizvorgang mitspielt», berücksichtigt OEHLKERS (1922) beiläufig. Gleichzeitig widmet ihr FITTING (1922) zum ersten Mal eine spezielle Untersuchung für die Knospensstiele von Papaver, wo er «Licht, und zwar von ziemlich hoher Intensität, für die Erzeugung und Aufrechterhaltung der positiv geotropischen Stimmung unerlässlich» findet. Es schien wünschenswert, an weiteren Objekten festzustellen, ob diese Abhängigkeit der floralen Bewegung vom Licht eine allgemeine Erscheinung ist, oder sich auf bestimmte Typen beschränkt. Im Zusammenhang mit andern Fragen untersuchte ich deshalb in dieser Richtung die Infloreszenzenstiele von *Tussilago Farfara* und ergänzungsweise noch die Blütenstiele von *Cyclamen persicum*. Schliesslich wurde noch die Entfaltungsbewegung der Keimsprosse von *Phaseolus multiflorus* zum Vergleich herangezogen.

Abschnitt 1. *Tussilago Farfara*.

A. Material und Methodisches.

Die Versuche führte ich teils während eines längeren Aufenthaltes in Arosa, teils im Institut für allgemeine Botanik in

Zürich aus. Verwendet wurden ausschliesslich eingetopfte Pflanzen, die einige Zeit zuvor vom Standort geholt worden waren; die Aufstellung geschah soweit als möglich im Freien. Die Bewegung wurde in der früher (ZOLLINOFER 1924) beschriebenen Weise durch fortlaufende Skizzierung der Stellungen alle 24 oder 48 Stunden, je nach der Wachstumsgeschwindigkeit, kontrolliert. An diesen Skizzen konnte dann der Ablenkungswinkel des Blütenköpfchens aus der Vertikalen mit dem Transporteur ausgemessen werden. Die so erhaltenen Werte liegen den Tabellen zugrunde. Die jungen Knospentiele sind orthotrop; zur Blütezeit krümmen sie sich positiv phototropisch und setzen dann in der gleichen Ebene unter dem Einfluss der Schwerkraft (STOLLEY 1927) ihre Einkrümmung fort bis über die hängende Köpfchenlage hinaus, worauf eine langsame Aufrichtung einsetzt, die zur Zeit der Fruchtreife beendet ist. Da es sich um eine Bewegung handelt, deren Ausgangspunkt die Vertikale ist, wurde nicht das für die Wiedergabe der Stellungen plagiotroper Organe sonst gebräuchliche Schema von KNIEF mit der Horizontalen als Null-Lage verwendet, sondern die Stellungen wurden durch den Ablenkungswinkel von der Normal-Vertikallage, der Ausgangslage, ausgedrückt. Für diese anfänglich orthotropen, erst später unter dem Einfluss eines Aussenreizes, der Schwerkraft, zur Plagiotropie übergehenden Organe wird auf diese Weise die jeweilige Stellung und der seit Beginn der Bewegung zurückgelegte Weg eindeutiger charakterisiert. Die gleiche Art der Bezeichnung habe ich auch für die andern Versuchspflanzen angewendet.

Mein Ziel war, einerseits die Wirkung verschieden starken Lichtes, bzw. vollständiger Verdunklung, andererseits den Einfluss partieller Verdunklung auf die postflorale Bewegung zu studieren. Zum Zweck völliger Verdunklung wurden die eingetopften Pflanzen im Freien mit einem Dunkelsturz bedeckt; schwache Beleuchtung wurde durch Aufstellung im Zimmer in verschiedener Entfernung vom Fenster erzielt.

B. Wirkung der Lichtintensität.

Bei VÖCHTING findet sich für *Tussilago Farfara* die Angabe, dass «das Licht keinen Einfluss auf den Prozess der Krümmung

ausübt. Die Beugung geht im Dunkeln vonstatten, und bleibt, wenn schon vorhanden, im Dunkeln erhalten». Schon die ersten orientierenden Versuche zeigten, dass VÖCHTINGS Angabe auf einem Irrtum beruht. Die Tussilagostiele, deren postflorale Bewegung überhaupt eine weitgehende Aehnlichkeit mit der präfloralen der Papaverschäfte besitzt, gleichen diesen auch in ihrer Beeinflussbarkeit durch das Licht.

Die vollständige Verdunklung einer Pflanze mit Infloreszenzenstielen verschiedenen Alters führte ausnahmslos im Verlauf einiger Tage zur Geradestreckung aller im Stadium der Einkrümmung befindlichen Stiele. Dabei blieb, wie bei jeder vorzeitigen Geradestreckung, die typische S-Form durch frühe Aufrichtung der Stielspitze (vgl. ZOLUTZOFER 1924, Fig. 1 und 2) aus. Ganz junge, noch ungekrümmte Knospentiele wuchsen völlig gerade weiter. Nur ältere, bereits in Aufrichtung befindliche Stiele vollendeten ihre Bewegung in normaler Weise. Stiele, die im Zeitpunkt der Bewegungsumkehr verdunkelt worden waren, richteten sich in beschleunigtem Tempo auf, in durchschnittlich 10 Tagen gegenüber 15 Tagen im Licht (Arosa).

Bei Aufstellung in schwachem Licht war die Wirkung eine ähnliche, nur abgestuft je nach der Lichtintensität. Die Einkrümmung wurde noch begonnen, bzw. 1-2 Tage fortgesetzt, erreichte aber nicht mehr das normale Ausmass, und zwar um so weniger, je geringer die Lichtstärke war, trotz gesteigerten Wachstums der leicht etiolierenden Stiele. In einer Entfernung von 4,5 m vom Westfenster heranwachsende Exemplare erreichten nur noch die Horizontallage. Auch die Aufstellung in 1 m Entfernung vom Fenster genügte nicht, um die vollständige Durchführung der Bewegung zu gewährleisten. Sogar 0,5 m vom offenen Ostfenster entfernt, reagierte nur ein Teil der Exemplare in typischer Weise.

Auffallend war ausserdem, dass in Arosa die Reaktionsfähigkeit der Stiele viel grösser und gleichmässiger war als in Zürich, trotz primitiverer Kultur- und Versuchsbedingungen.

Das Lichtbedürfnis der Tussilagostiele ist demnach sehr gross: die postflorale Bewegung ist in ihrem Zustandekommen und in ihrer vollständigen

Durchführung an ausgiebige Belichtung gebunden; die Lichtzufuhr bestimmt das Mass der Einkrümmung und die Dauer der Bewegung. In diesem Sinne ist auch das verschiedene Verhalten in Arosa und in Zürich zu verstehen: das intensive Licht im alpinen Klima fördert in auffallendem Grade das Reaktionsvermögen.

Bemühungen, im Dunkelzimmer die zum normalen Bewegungsablauf erforderliche Lichtmenge zahlenmässig annähernd festzustellen, scheiterten an der Unmöglichkeit, im geschlossenen Raum eine genügend niedrige Temperatur zu erzielen. Ebenso empfindlich wie gegen zu schwaches Licht sind diese Frühjahrsblüher gegen höhere Temperaturen, genauer gesagt, gegen ein zu hohes Temperatur mitte 1. Sie ertragen wohl Tagestemperaturen bis zu 20° C. im Schatten, ohne im normalen Bewegungsverlauf gehemmt zu werden, aber nur wenn diese unterbrochen werden durch niedrige Nachttemperaturen, wie sie im Frühjahr im Freien gegeben sind. Auf gleichmässige Zimmertemperatur reagieren sie wie auf gleichmässig schwaches Licht durch vorzeitige Geradestreckung. Im einzelnen werden die Licht- und Temperaturansprüche wesentlich von den Bedingungen am ursprünglichen Standort bestimmt.

Im Dunkelzimmer erzielte ich ein einziges Mal bei Dauerbeleuchtung mit 100 Kerzen im Abstand von 1 m, wobei eine 20 cm dicke Wasserschicht für Absorption der direkten Wärmestrahlen sorgte, eine normale Einkrümmung. 25 MK ermöglichten bei Dauerbelichtung zwar den Fortgang der Bewegung, jedoch ohne dass normale Krümmungsgrade erreicht wurden. Häufig nahmen Stiele, die im Kulturraum zu vorzeitiger Aufrichtung übergegangen waren, nach Uebertragung ins Freie ihre Einkrümmungsbewegung wieder auf. Sogar vorübergehende starke Belichtung wirkte oft überraschend. Stiele, die sich am Fenster des Kulturraums während mehrerer Tage langsam aufgerichtet hatten, wurden durch nur 24stündige Aufstellung im Freien bei sonnigem Wetter dazu veranlasst, nach Rücktransport an ihren früheren Platz im Verlauf von 3 Tagen eine nachträgliche Einkrümmung bis auf 180° auszuführen.

Andererseits zog eine vorübergehende Verdunklung, der

Pflanze während 1-2 Tagen keine nachhaltige Umstimmung nach sich. Die unter dem Dunkelsturz einsetzende leichte Aufrichtung wurde nach Wiederbelichtung rasch von erneuter Einkrümmung abgelöst, und es wurde trotz der Unterbrechung die normale Maximalkrümmung, wenn auch verspätet, erreicht. Als Beispiel, wie vorübergehender Lichtentzug die Bewegung beeinflusst, gebe ich in Tab. 1 das Versuchsprotokoll einer vom 14.-16. April verdunkelten Pflanze wieder.

Tab. 1. Tussilago, 14. -16. IV. verdunkelt. Aufeinanderfolgende Stellungen der Stiele.

Nr. 181	14. IV.	16. IV.	17. IV.	18. IV.	20. IV.	22. IV.
Stiel 1	104°	96°	120°	164°	166°	183°
95 3	89°	70°	70°	109°	146°	194°
35 5	83°	61°	75°	107°	154°	182°
„ 8	120°	110°	120°	137°	191°	188°

Verdunklung wirkt also ziemlich unmittelbar, aber wenig nachhaltig; starkes Licht dagegen kann auf Tage hinaus das Reaktionsvermögen erhöhen. Massgebend kann nach den genannten Erfahrungen weder eine bestimmte Lichtstärke, noch eine bestimmte, täglich gebotene Lichtmenge sein, wenigstens nicht allein massgebend. Ebenso wichtig scheint der Wechsel der Beleuchtung (und der Temperatur) zu sein. Nach dem, was wir über den Einfluss der Vorbelichtung auf die Lichtempfindlichkeit bei tropistischen Prozessen wissen, braucht es nicht zu überraschen, wenn auch die tonische Wirkung einer bestimmten Lichtstärke durch die vorher einwirkende Lichtintensität mitbestimmt wird, sodass bei Wechsel von Beleuchtung und Temperatur der tonische Erfolg wesentlich grösser sein kann, als bei konstanter Einwirkung einer und derselben Intensität. So ist wohl die nachhaltige Wirkung eines vorübergehenden Aufenthaltes im Freien zu verstehen.

Ebenso einleuchtend ist es, dass keine einseitige Einwirkung des Lichtes erforderlich ist, um den tonischen Effekt hervorzubringen. Ich kann die Angabe von STOLLEY, dass auch bei allseitig gleichmässiger Belichtung, an der vertikalen Klino-statenachse, die Bewegung ausgeführt wird, durchaus bestätigen. Die Stiele einer Pflanze krümmen sich dann nach ganz ver-

schiedenen Richtungen, für welche wohl zufällige Nutationen bestimmend sind.

Eine unmittelbare Bestätigung der Bedeutung des Beleuchtungswechsels für die postflorale Einkrümmung ergab sich, als ich die Bewegung zweimal täglich, morgens und abends, kontrollierte. Bei Versuchen am intermittierenden Klinostaten, die in anderm Zusammenhang ausgeführt wurden, waren mir eigenartige tagesperiodische Schwankungen in der Bewegung aufgefallen, und diese liessen sich ohne weiteres, sogar noch deutlicher, auch bei Pflanzen in Normalstellung beobachten: die ganze Einkrümmung spielt sich, mehr oder weniger scharf ausgeprägt, in Pendelschwingungen ab, tagsüber krümmen die Stiele sich kräftig ein, nachts geht die Bewegung wieder ein Stück zurück oder schreitet, in selteneren Fällen, nur ganz wenig fort. Zur Zeit der Bewegungsumkehr werden die Ausschläge der Pendelbewegung meist etwas kleiner, doch geht diese noch mehrere Tage in gleicher Weise fort, um schliesslich mit deutlich einsetzender Aufrichtung unregelmässiger zu werden. Ueber das Verhalten während dieser letzten Phase fehlen mir leider genügende Messungen.

Von zahlreichen Protokollen aus der Periode der Einkrümmung seien einige Beispiele angeführt. Die Ablesungen wurden je morgens 8 Uhr bis 8 Uhr 30 und abend 5 Uhr 30 bis 6 Uhr vorgenommen. Das Tagesintervall ist also beträchtlich kürzer, nur 9-10 Stunden. Trotzdem treten die Unterschiede klar zutage. Die Abendstellungen sind durch Fettdruck hervorgehoben, die Maximalkrümmung ist durch * bezeichnet.

Tab. 2. Tussilago. Tagesperiodische Bewegung der Infloreszenzenstiele.

Stellungen morgens und abends, Tagesintervall 9-10 Stunden, Nachtintervall 14 — 15 Stunden. Dazwischen die zurückgelegten Wege.
 + = Einkrümmung. — = Aufrichtung.

Nr. 21a ₅ .	60°+80°	140° -30°	110°+00°	176° -16°	160°+40°	200°*- 17°
	183°+ 0°	183° -	174°			
Nr. 20 ₃ .	80° + 06°	146° -38°	108°+70'	178° - 54°	124°1-46°	170° -20°
	150°+48°	198°*-15°	183°			
Nr. 20 ₂ .	107°+54°	161° -61°	100°+65°	165° -23°	140°+42°	182° —FP
	165°+37°	202° *-22'	180°			

Nr. 21 ₂ .	129°+74°	203° -46°	158°+46°	204 ⁰ *-66 ⁰	148°+53°	201° -30°.
	171°+9°	190° -41°	149 ⁰ +20 ⁰	169° + 9°	178°	
Nr. 20 ₁ .	153°+37°	190° —	183°+25°	208°*-66°	153°-F43·	196° -11°
	185°+ii°	196° -13°	183°			
Nr. 211.	86°+82°	168° -CO°	108°+77°	185° -52°	133°+57°	200° -16°
	185°+47°	232° *-46 ⁰	186°+15 ³	201° -23°	178°+ 8°	186° + 6°
	192°					

Zweifellos sind an diesem pendelnden Fortschreiten der Bewegung Aussenbedingungen schuld. Es liegt eine nyctinastische Reaktion vor, die sich demnach nicht auf die Oeffnungs- und Schliessbewegungen der Blütenköpfchen beschränkt, sondern auch in der Bewegung der Infloreszenzenstiele zutage tritt. Diese sind in dem uns beschäftigenden Entwicklungsstadium plagiogeotrope Organe mit ausgeprägter physiologischer Dorsiventralität, sodass die Vorbedingungen für eine nastische Reaktionsweise, ein Ansprechen auf zeitliche Veränderungen in der Intensität der einwirkenden Aussenreize gegeben sind. Es fragt sich nur, ob Licht oder Temperatur dabei die wichtigere Rolle spielen, da ja beide die Bewegung tonisch beeinflussen.

Die auf die Tagesperiodizität bezüglichen Beobachtungen sind sämtlich in Zürich gemacht, an Exemplaren, die am offenen Ostfenster aufgestellt waren, wo sie bis gegen 11 Uhr vormittags Sonne erhielten. Bei dieser Placierung waren die Schwankungen der Temperatur verhältnismässig geringer als die der Lichtintensität. Ueber den Einfluss der Temperatur stehen mir einige Beobachtungen von Arosa zu Gebote, wo ich das Verhalten der Stiele im Mai und Juni bei stark schwankenden Temperaturen verfolgen konnte. Tiefe Temperaturen in der Nähe des Nullpunktes bewirkten stets durch Hemmung des Wachstums einen Stillstand der Bewegung. Bei trübem, kühlem Wetter setzte bei allen Stielen vorübergehend Aufrichtung ein, Föhnstage dagegen machten sich durch eine auffallende Wiedereinkrümmung der älteren, schon in Aufrichtung begriffenen Stiele bemerkbar. Länger anhaltende höhere Temperaturen führten zu vorzeitiger Geradestreckung. Vorübergehender Temperaturanstieg wirkt also gleichsinnig wie Verstärkung der Beleuchtung; innerhalb des relativ engen, der Bewegung günstigen

Temperaturintervalls fördert er die positiv geotropische Bewegung, Temperaturabfall hemmt sie. Jede Beobachtungsreihe zeigt, wie ungleich die an verschiedenen Tagen zurückgelegten Wegstrecken sind. In Zürich war es aber nicht möglich, diese :Differenzen mit der Witterung in direkten Zusammenhang zu bringen, die Temperaturunterschiede zwischen kühlen und warmen Tagen genügten offenbar nicht, um deutliche Verschiedenheiten in der Bewegungsstärke hervorzubringen. Da zudem bei Klinostatenversuchen im Kulturraum, bei relativ sehr geringen Tagesschwankungen der Temperatur, die Tagesperiodizität sich ebenfalls deutlich ausprägte, so darf wohl daraus geschlossen werden, dass die Tagesperiodizität in der Bewegung vorwiegend auf Konto des Beleuchtungswechsels zu setzen ist. So kommen wir in Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der Verdunklungsversuche zu der Vorstellung, dass auch beim natürlichen Wechsel von Tag und Nacht das Licht, unterstützt durch die höhere Tagestemperatur, e - w eils die Einkrümmung fördert, Dunkelheit sie hemmt, und den negativen Geotropismus für kurze Zeit wieder die Oberhand gewinnen lässt. Bei Gleichheit des Tag- und Nachtintervalls müssten die Pendelschwingungen sogar noch stärker hervortreten. Doch habe ich von einer Umrechnung abgesehen, da das Wachstum unter den Versuchsbedingungen viel zu ungleichförmig war, um die nötigen Unterlagen dafür zu bieten.

Ganz anders verhalten sich die Stiele während der Gerade s t r e c k u n g. Dieser Teil der Bewegung wird vom Licht nur insofern beeinflusst, als er im Dunkeln eine gewisse Beschleunigung erfährt. Ganz unabhängig von Lichteinflüssen vollzieht sich die Oeffnungsbewegung des Involucrums zur Zeit der Fruchtreife. Wie bei *Taraxacum officinale* stülpt sich der Infloreszenzboden nach aussen und bewirkt dadurch das Zurückschlagen der durch die spreizenden Pappus bereits etwas auseinander gedrängten Hüllblätter. Der Vorgang wird durch Wasserverlust im basalen Bewegungsgewebe ausgelöst. Kurz vor der Reife in einen wasserdampfgesättigten Raum übertragene Köpfchen öffneten sich um 8-12 Tage verspätet und auch dann nur unvollkommen. Schon ge-

öffnete Köpfchen konnten durch Eintauchen in Wasser zum Schliessen gebracht werden. Durch abwechselndes Trocknen und Benetzen konnte der Vorgang dreimal nacheinander erzwungen werden, spielte sich aber mit jedem Mal langsamer ab, das erste Mal in 30 Minuten, das zweite Mal in 2 Stunden, beim dritten Mal war nach 12 Stunden das Köpfchen erst halb geschlossen. Es handelt sich demnach um keinen rein hygroskopischen Prozess, da das Bewegungsgewebe durch das wiederholte Austrocknen irreparabel geschädigt zu werden scheint. Doch dürfte der Versuch GOEBELS Vermutung (1920) bestätigen, dass der Wasserverlust weniger durch Transpiration, als durch Rückwanderung des Wassers in basalere Teile des Stiels zustande kommt. Weder Verdunklung noch die Lage im Raum üben irgend einen Einfluss auf diesen Prozess aus.

Zusammenfassend lässt sich die tonische Wirkung der Belichtung dahin charakterisieren, dass sie die postflorale Einkrümmung der Infloreszenzstiele überhaupt erst ermöglicht — im Dunkeln unterbleibt diese oder wird rückgängig gemacht — und dass die Grösse der Bewegung direkt von der Lichtstärke abhängt. Dies äussert sich auch im täglichen Bewegungsverlauf, der nicht kontinuierlich sich abwickelt; bei reaktionsfähigen, gut beweglichen Stielen wechseln regelmässig Einkrümmung bei Tage und vorübergehende Aufrichtung bei Nacht miteinander, sodass sich die ganze Bewegung in tagesperiodischen Schwingungen abspielt, die erst in der Phase der Aufrichtung unregelmässiger werden. Die Geradestreckung vollzieht sich unabhängig vom Licht.

C. Verteilung der phototonischen Reizempfindlichkeit.

Tropistische und tonische Wirkung des Lichtes gehen bei den Tussilagostielen nebeneinander her. Ueber die Verteilung der tonischen Reizbarkeit sagt uns aber die Lokalisierung der tropistischen Empfindlichkeit noch nichts. Es war wohl zu erwarten, dass wie bei Papaver (FITTING 1922) Belichtung des Stieles selbst erforderlich sein würde, um die volle Reaktions-

fähigkeit herzustellen. Da aber das Licht auch von Einfluss auf die Entwicklung der befruchteten Samenanlagen ist, konnten über den Anteil des Köpfchens an der «Lichtstimmung» nur Versuche entscheiden. Ich führte diese an einem grösseren Material in ähnlicher Weise durch wie FITTING bei Papaver.

In einer ersten Versuchsserie verdunkelte ich an einer Reihe von Pflanzen einzelne Stiele samt Köpfchen, an andern ganze Stiele unter Freilassung des Köpfchens und Köpfchen allein unter Freilassung des Stiels. Die Verdunklung geschah durch lichtdichtes Umwickeln mit iStanniolstreifen und erst nach dem Verblühen, sodass die erfolgte Befruchtung der Köpfchen vorausgesetzt werden konnte.

Vollständiges Einhüllen von Köpfchen und Stiel führte ausnahmslos zur Geradestreckung und zum Vertrocknen des ganzen Organs. Günstige Wachstums- und Assimilationsbedingungen der ganzen übrigen Pflanze vermögen die Wirkung direkter Lichtzufuhr nicht zu ersetzen! Verdunklung des Köpfchens allein hinderte unter sonst günstigen Bedingungen den Bewegungsverlauf gar nicht, sofern es sich nicht um zu junge Köpfchen handelte, da eben erst befruchtete Samenanlagen gegen jeden Eingriff empfindlich zu sein scheinen. Hatten aber die Stiele die Horizontallage erreicht oder gar überschritten, so wurde die Bewegung in gleicher Stärke und in der gleichen Zeit durchgeführt, wie von Kontrollstielen derselben Pflanze. Belichtung des Köpfchens ist somit nicht das Entscheidende. In den frühesten Stadien führt allerdings seine Verdunklung zur Einstellung des Stielwachstums und zum Absterben der jungen Früchte. Auch diese Erscheinung ist wohl tonischer Natur, doch hängt die Bewegung nur indirekt von ihr ab. Für die unmittelbare tonische Beeinflussung der plagiotropen Reaktion ist offenbar die direkte Belichtung des Infloreszenzenstiels massgebend.

Immerhin hatte die alleinige Verdunklung des Stiels nur bei ganz jungen Exemplaren Geradestreckung unter Einstellung des Wachstums zur Folge. Bei kräftig wachsenden Stielen war die Verdunklung niemals ganz streng durchzuführen, weil unter dem Verband ein übermässig starkes

Streckungswachstum auftrat, sodass nach Ablauf einiger Tage trotz täglicher Kontrolle sich die Stielspitze, wo die Zone stärksten Wachstums sich befindet, immer wieder etwas ans Licht schob. Deshalb setzte in der Regel nach einer Reihe von Tagen die geopositive Bewegung wieder ein und führte dann noch zu einer stark verspäteten Einkrümmung. Das Krümmungsknie war in diesem Fall ganz apikal verlagert in die Region, die vorübergehend Licht empfangen hatte; der Krümmungsscheitel befand sich nur 2-3 cm. unterhalb des Köpfchens.

Aehnliche Ergebnisse brachte auch eine teilweise Verdunklung des Stiels, die deshalb gleich anschließend besprochen sei. Die etwas verschiedenen Wirkungen derselben, je nach Ort und Ausdehnung der Verdunklung, sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Das Herauswachsen der sich streckenden Stielspitze aus dem Stanniolverband führte meistens mit der Zeit zu einer Ausdehnung der belichteten Zone, sodass sich für diese nur ungefähre Werte angeben lassen. Im allgemeinen erscheint bei partieller Verdunklung des Stiels die Bewegung um so stärker gehemmt, je ausgedehntere Teile umwickelt wurden. Dabei macht aber die bereits ausgewachsene Stielbasis eine Ausnahme. Es macht keinen wesentlichen Unterschied, ob sie verdunkelt wird oder nicht; ihre Lichtempfind-

Tab. 3. Tussilage. Infloreszenzenstiele teilweise verdunkelt.

Verdunkelt	frei geblieben		Verlauf d. Bewegung
	anfangs	später	
Stielspitze Krümmungszone		Stielspitze 1-2,5 cm nach 8-10 Tagen	Einkrümmung stark verspätet, apikal, meist unvollständig
Krümmungszone	Stielspitze 1 -3 cm	Stielspitze 2-5 cm nach 2-4 Tagen	Einkrümmung teil- weise verspätet, apikal, in normaler Stärke
Köpfchen-1-2-4cm Stielspitze	KriinninniffS- 2011e	Krü mmungszone	Einkrümmung selten verspätet, in fast normaler Weise
Köpfchen	ganzer Stiel	ganzer Stiel	normal

lichkeit ist offenbar nur noch gering, sodass sie praktisch vernachlässigt werden kann. Aus diesem Grunde habe ich die Stielbasis in Tabelle 3 nicht mitberücksichtigt. Für diese Versuche dienten hauptsächlich junge, im Verblühen begriffene Exemplare. Als «Krümmungszone» ist im folgenden der Kürze halber der mittlere Teil des Stiels bezeichnet, in dem normalerweise die Krümmung sich abspielt.

Wurde ausser dem Köpfchen nur die Stielspitze in einer Ausdehnung von 2-4 cm verdunkelt, sodass die ganze, normalerweise als Krümmungszone fungierende Strecke 3-6 cm weit frei blieb, so spielte sich die Bewegung annähernd normal, zuweilen sogar völlig normal ab, und verspätete Einkrümmung, wie sie bei ganz verdunkelten Stielen auftrat, kam nur gelegentlich vor. Immerhin ist es beachtenswert, dass solche Verspätung überhaupt eintreten kann auch bei partieller Verdunklung, speziell wenn von Anfang an das Krümmungsknie belichtet bleibt. Sie wird beträchtlich häufiger bei Verdunklung der Krümmungszone, allgemein und sehr stark, wenn ausserdem auch die Stielspitze umwickelt wird. Die verspätete Einkrümmung geht stets zurück auf einen mehrtägigen Stillstand der Bewegung, währenddem das Wachstum fortschreitet; er hält im allgemeinen um so länger an, je kürzer die unverdunkelt gebliebene Region ist. Es liegt also eine Art Dunkelstarre vor, eine temporäre Aufhebung des geopositiven Reaktionsvermögens infolge der Verdunklung grösserer Teile des Organs. Sie schwindet nach einiger Zeit wieder, nachdem eine Adaptation an den neuen Zustand eingetreten ist; nun schreitet die Einkrümmung wieder fort. Leicht verständlich ist es, dass sich die Stärke der Einkrümmung nach der Länge der freigebliebenen oder freiwerdenden Zone richtet; bei Verdunklung von Stielspitze und Krümmungszone blieb sie um so unvollständiger, je kürzer die nachträglich ins Licht geratene Zone war. Die Mitverdunklung des Köpfchens erwies sich nur insofern als wirksam, als dadurch das Hervortreten der starkwachsenden Spitzenzone aus dem Verband verhindern wird. Im allgemeinen genügte die Belichtung einer 2 bis 3 cm langen Zone, um eine kräftige Krümmung zu ermöglichen; im Gegensatz zu den Papaverschäften besitzt die Stielspitze in dieser Hinsicht die gleiche Bedeutung wie die Krümmungsregion.

Es genügt die alleinige Belichtung der einen wie der andern, um die Bewegung im Gang zu halten, und in beiden Fällen ist ungefähr gleiche Länge des belichteten Teilstücks nötig, um die

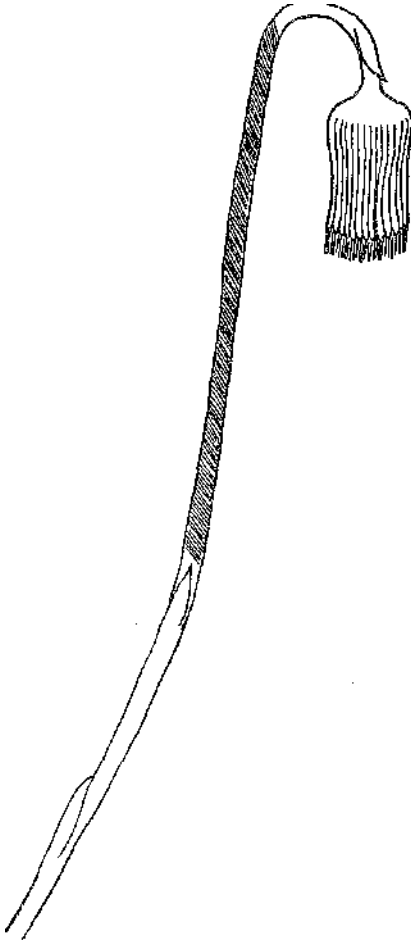


Fig. 1. Apikal verlagerte Krümmung bei Verdunklung der normalen Krümmungszone (schraffiert).

normale Stärke der Einkrümmung herbeizuführen. Verschieden muss natürlich die Verdunklung der einen oder andern Region in bezug auf den Ort und die Ausführung der Krümmung wirken. Die Verdunklung der Krümmungszone zieht stets eine Verlage-

zung der Krümmung ans apikale Ende nach sich (Fig. 1). Am auffallendsten ist, dass sie sich stets im belichteten Teil des Stiels — die nicht mehr wachstumsfähige Basis ausgenommen — abspielt. Je kürzer dieser ist, um so enger wird der Krümmungsbogen. Es handelt sich dabei, wie vergleichende Beobachtungen ergaben, nicht etwa nur um eine mechanische Hemmung der Krümmung durch den Stanniolverband. Eine solche ist wohl vorhanden, vermag aber nur den Krümmungsbogen etwas abzuflachen; sie ist zu gering, um die Krümmung jemals zu verhindern. Auch unter dem ergänzten Verband setzt sich diese nach einmal erfolgter, vorübergehender Belichtung fort. Die Beschränkung der Krümmung auf die vorübergehend oder dauernd belichtete Zone zeigt vielmehr, dass die Beeinflussung des geopositiven Reaktionsvermögens durch das Licht eine ganz lokale ist. Der Uebergang zur Plagiotropie erfolgt nur im direkt belichteten Teil, wobei aber doch der Krümmungsscheitel seiner natürlichen Lage so nahe als möglich gerückt wird, indem er bei verdunkelter Krümmungszone hart an der Grenze des Stanniolverbandes mit scharfer Biegung auftritt, während bei freier Krümmungszone sich die Krümmung ziemlich normal entwickelt. Die verdunkelte Stielspitze scheint in diesem Fall passiv mitgeführt zu werden. Auch das spricht für die strenge Lokalisierung der phototonischen Wirkung.

Bedeutsam sind schliesslich auch die einzelnen Fälle verspäteter Einkrümmung bei freier Krümmungszone und die häufigeren Verspätungen bei unverdunkelter Spitze. Sie zeigen, dass die Krümmung nicht immer ohne weiteres im freigebiebenen, mechanisch nicht gehemmten Stielteil ausgeführt werden kann. Der anfängliche Bewegungsstillstand bei nur teilweise verdunkelten Stielen ist der beste Beweis dafür, dass die Verdunklung als solche hemmend wirkt. Allmählich erfolgt dann eine Anpassung an die eingeschränkte Lichtzufuhr, die wohl als Erhöhung der phototonischen Empfindlichkeit aufgefasst werden darf, entsprechend der Erhöhung der phototropischen Reizbarkeit bei der Dunkeladaptation. Aus diesem Gesichtspunkt wird es verständlich, dass nun eine relativ geringe Lichtzufuhr das geotropische Reaktionsvermögen wieder zu wecken vermag. Analog liegen die Dinge bei vollständiger Verdunklung. Dort

muss die Dunkeladaptation noch weiter gehen, und dementsprechend genügen noch viel kleinere Lichtmengen; es handelte sich da oft nur um eine Strecke von 1-2 cm, die sich nachträglich ans Licht schob und zum Ort der Einkrümmung wurde.

Das wichtigste Ergebnis der Versuche mit partieller Verdunklung ist demnach der *N a c h w e i s*, dass das Licht *s t r e n g* lokal wirkt. Die Belichtung des Köpfchens ist nur in der allerersten Zeit der Fruchtentwicklung von Bedeutung, der ganze Verlauf der Einkrümmungsbewegung aber setzt unmittelbare Belichtung des Stiels voraus, wobei der ganze wachstumsfähige Teil desselben sich als gleichmässigphototonisch empfindlich erweist. Nach erfolgter Gewöhnung an die verminderte Lichtzufuhr genügt die Exposition einer wenige Zentimeter langen Zone, sei es der Stielspitze, sei es der Krümmungsregion, um den Fortgang der Bewegung zu ermöglichen. Immer aber wird die Krümmung dann auf die belichtete Strecke lokalisiert und bei verdunkelter Krümmungszone nach der Stielspitze hin verschoben.

D. Der Plagiogeotropismus der *Tussilago*-stiele in seinen Beziehungen zum Licht.

Die morphologisch radiären Infloreszenzenstiele von *Tussilago* sind anfänglich auch physiologisch radiär und orthotrop. Erst nach der Blütezeit erfolgt der Uebergang zur Plagiotropie — ich fasse den Begriff hier im weitesten Sinn, im Gegensatz zu ZIMMERMANN (1927), der ihn auf Organe mit fester Gleichgewichtslage beschränken will (übrigens S. 203 selber florale Bewegungen auf Plagiotropismus zurückführt) — indem positiv phototropische Einstellung die Stiele in geotropische Reizlage bringt und der Schwerereiz nun physiologische Dorsiventralität induziert (STOLLEY), welche zur Dorsalkonvexkrümmung führt. Ihr ganzes weiteres Verhalten erscheint ausserordentlich geeignet, um die von ZIMMERMANN (1927, S. 205) ausgesprochene Vermutung zu stützen, dass es sich bei vielen floralen Bewegungen um eine stetige Verschiebung des Kräfteverhältnisses zwischen zwei einander entgegenwirkenden Krümmungstendenzen handelt. Der tagesperiodische Wechsel zwischen Einkrüm-

mung und Aufrichtung lässt kaum einen Zweifel darüber, dass die beiden antagonistischen Faktoren gleichzeitig wirksam sind. Die täglich zweimal sich vollziehende Bewegungsumkehr wird am leichtesten verständlich durch die Vorstellung, dass unter dem Einfluss von Aussenfaktoren ihr Stärkeverhältnis sich periodisch verändert, wobei an erster Stelle die tonische Wirkung des Lichtes auf die Dorsokonvexkomponente massgebend ist. Auf ihrer fortschreitenden Verstärkung gegenüber dem negativen Geotropismus beruht die ganze Einkrümmung. Doch bleibt die Plagiotropie der Stiele dauernd vom Licht abhängig. Ohne die phototonische Aktivierung der sehr labilen Dorsokonvexkomponente gewinnt der negative Geotropismus jederzeit die Oberhand.

Für diesen ist von vornherein eine weniger enge Beziehung zum Licht zu vermuten. Da an der Aufrichtung auch Autotropismus beteiligt ist (VÖCHTING, STOLLEY), für den wohl keine Modifizierung durch das Licht anzunehmen ist, so beweist die Unabhängigkeit der Aufrichtungsbewegung vom Licht nichts gegen eine phototonische Beeinflussbarkeit des negativen Geotropismus. Auch muss während der normalen Geradestreckung bereits eine gewisse Schwächung desselben stattfinden, da für die endgültige Ruhelage der Fruchtköpfchen ihr positiver Phototropismus massgebend ist und oft nicht einmal diese Lage erreicht wird. Der Annahme, dass der negative Geotropismus vom Licht völlig unbeeinflusst bleibt, widerspricht aber die Beobachtung, dass die teilweise Verdunkelung der Stiele einen mehrtägigen Bewegungsstillstand zur Folge hat. Die dafür verwendeten Stiele waren noch wenig gekrümmt, sodass der Autotropismus noch sehr gering sein musste. Wäre der negative Geotropismus völlig unabhängig vom Licht, so hätte Geradestreckung erfolgen müssen. Auch weist bei der Aufrichtung im Dunkeln das Fehlen der negativ geotropischen Aufkrümmung der Stielspitze darauf hin, dass der Autotropismus vorwiegend beteiligt ist. Der negative Geotropismus scheint also auch, doch in geringerer Masse, phototonisch beeinflusst zu werden.

Für den Phototonus ist an diesem Beispiel nun die streng lokale Wirkungsweise erwiesen. Nur unter direkter phototoni-

scher Reizung wird die geopositive Tendenz einer Zone aktiv, und auch ihr Uebergreifen auf basalere Stielpartien ist ohne unmittelbare Einwirkung des Lichtes nicht möglich. Die Krümmung wird unter Umständen in einer Region ausgeführt, die sich normalerweise in diesem Zeitpunkt an der Bewegung gar nicht beteiligt hätte.

Es findet also keine, oder mindestens keine nennenswerte Weiterleitung des tonischen Reizes statt, Das ist um so auffallender, als bei Verdunklung der Krümmungszone nur Fortleitung auf eine kurze Strecke erforderlich wäre, um die Bewegung sich normal abspielen zu lassen, Das Fehlen einer Reizleitung lässt vermuten, dass es sich bei den phototonischen Einwirkungen nicht um Veränderungen des Reaktionsprozesses, sondern um Steigerung des Suszeptionsvermögens handelt, eine Annahme, zu der aus andern Ueberlegungen auch ZIMMERMANN (1927 a) für den Geotonus kommt.

Ich habe bisher vermieden, von positivem Geotropismus der Tussilagostiele zu sprechen, Versucht man mit ZIMMERMANN (1927) den Begriff der induzierten Epinastie völlig auszuschalten und die ganze Dorsalkonvexkrümmung unter den positiven Geotropismus zu rubrizieren, so kommt man zu der Schwierigkeit, die in der Phase der Ueberkrümmung der Stiele über die hängende Lage hinaus vom Erdmittelpunkt wegstrebende Bewegung ebenfalls als positiven Geotropismus ansprechen zu müssen. Diese *contradictio in adjecto* dürfte mehr Verwirrung schaffen, als wenn wir mit RAWITSCHER (1927) in Ermanglung eines Besseren den unmissverständlichen Begriff der Geo-Epinastie beibehalten. Die starke, tagelang anhaltende Ueberkrümmung der Tussilagostiele weist denn auch deutlich auf Geo-Epinastie als den einen Faktor ihres plagiotropen Verhaltens. Für den Zusammenhang zwischen Plagiotropie und Licht ist die hauptsächlich nomenklatorische Frage: Epinastie oder positiver Geotropismus? belanglos. Nicht mehr zu bezweifeln dagegen ist die Bedeutung der Dorsiventralität für die floralen Bewegungen, und die Verständigung in der Epinastiefrage ist zweifellos in der von RAWITSCHER (1927) gewiesenen Richtung zu suchen.

Frühere Untersuchungen (ZOLLINOFER 1924, 1927) hatten für Tussilago einen Zusammenhang der postfloralen Bewegung

mit der steigenden oder sinkenden Konzentration der Kohlehydrate im Infloreszenzenstiel wahrscheinlich gemacht. So ist die Frage zu stellen, ob die phototonischen Wirkungen vielleicht trophischer Natur sein könnten, zurückzuführen auf eine lokale Vermehrung der Assimilate? Dagegen spricht die streng lokale Wirkung des Lichtes, da doch die Assimilate mindestens teilweise wandern dürften. Unverständlich bliebe vor allem die Tatsache, dass nur die Belichtung der wachsenden Region von Bedeutung ist und die Assimilationstätigkeit der Stielbasis dafür nicht vikariierend eintreten könnte. Die phototonische Wirkung muss also wohl komplizierterer Natur sein. Es handelt sich auch nicht lediglich um die Folgen einer Wachstumshemmung, wenn Lichtmangel die Plagiotropie aufhebt. Bei partieller Verdunklung fehlt eine Wachstumshemmung völlig, bei schwachem Licht ist das Streckungswachstum sogar übermäßig gefördert. Es kann deshalb wohl nur an eine Erhöhung der Reizbarkeit durch das Licht in seiner Eigenschaft als formaler Faktor gedacht werden. Dasselbe dürfte für die Beeinflussung durch die Temperatur gelten.

Abschnitt 2. Ergebnisse)ei **andern Pflanzen.**

Das ganze plagiotope Stadium, das sich bei *Tussilago* normalerweise zwischen Anthese und Fruchtreife einschiebt, ist, wie wir sahen, in seiner Entstehung und seiner Fortdauer von phototonischen Reizwirkungen abhängig; Ausschluss derselben hat das Verharren, bzw. die vorzeitige Rückkehr der Stiele in den orthotropen Zustand zur Folge. Dasselbe gilt für die *Papaverschäfte*. Bei der Mannigfaltigkeit der floralen Bewegungen lassen sich aber die Erfahrungen an zwei Objekten nicht verallgemeinern, Wesentliche Unterschiede in den Beziehungen zum Licht sind sogar zu erwarten. Nach OEHLKERS sind auch die geo-epinastischen Blütenstiele von *Tropaeolum majus* in ihrer postfloralen Bewegung phototonisch beeinflusst, doch erleidet diese im Dunkeln nur eine teilweise Hemmung und vollzieht sich nur in anderer Form als im Licht. STOLLEY fand bei sechs untersuchten *Oxalis*-Arten die präflorale Bewegung sowohl der Infloreszenzachse als der Blütenstiele durch Verdunklung nicht gehemmt, und es ist bedeutsam, dass

sieh bei allen die Infloreszenzachse als inhärent dorsiventral, die Blütenstiele dagegen als physiologisch radiär herausstellten. Die von SCHWIENER (1924) untersuchten Geraniumarten vollzogen bei partieller Verdunklung ihre prä- und postfloralen Bewegungen normal; nur bei völliger Verdunklung vermochten sie infolge von Wachstumshemmung die postfloralen Krümmungen nicht auszuführen. Doch lassen sich diese Ergebnisse nicht direkt mit den meinigen vergleichen, da die postflorale Bewegung der Geraniumarten sich in der Hauptsache durch Gelenke vollzieht, und die präflorale eine typische Entfaltungsbewegung aus der Knospenlage ist.

Um etwas mehr Vergleichsmaterial zu haben, führte ich deshalb noch ergänzende Beobachtungen an *Cyclamen persicum* durch und zog schliesslich als Gegenstück zu den floralen Bewegungen auch die Entfaltung eines Dikotylenkeimlings in ihren Beziehungen zum Licht in den Kreis der Untersuchung.

A. *Cyclamen persicum*.

VÖCHTING kam bei seinen Versuchen mit dieser Pflanze zum Ergebnis, dass die Blütenstiele in ihrem basalen Teil negativ geotropisch und positiv phototropisch reagieren, die Einkrümmung der Spitze dagegen auf positivem Geotropismus beruht. Unter einem Dunkelsturz beobachtete er «keinerlei Veränderung an den Krümmungen innert 8 Tagen». Auch in diesem Fall erscheinen seine Beobachtungen ergänzungsbedürftig. STOLLEY stellte neuerdings fest, dass die Einkrümmung des Knospenstiels durch Geo-Epinastie bedingt ist und positiver Geotropismus erst die Stellung der geöffneten Blüte bestimmt. Andererseits zeigten meine Versuchspflanzen eine deutliche Abhängigkeit der Bewegung vom Licht.

Zum Versuch dienten drei gleich weit entwickelte, kräftige Pflanzen einer grossblütigen Hybridenform. Im temperierten Kulturraum des Instituts (Temperatur 17-18° C.) wurde ein Exemplar dicht am Ostfenster, das zweite 3,5 m davon entfernt an der vertikalen Klinostatenachse rotiert, und das dritte bei gleicher Temperatur im Dunkelzimmer aufgestellt, um die Wirkung verschieden starken Lichtes zu beobachten, unter Abschluss phototropischer Reizung.

I m normalen Bewegungsverlauf, wie er dicht am Fenster gegeben war, findet zuerst eine langsame Einkrümmung der jüngsten Knospentiele statt, je nach der Sorte etwas verschieden stark, bei den meisten aber weit über die 180°-Lage hinaus. Kurz vor dem Aufblühen richtet sich die Knospe so weit auf, dass sie noch einen Winkel von durchschnittlich 160° mit der Vertikalen einschliesst. Während der Blütezeit finden nur unbedeutende Nutationen statt. Die Abwärtsbewegung der Früchte wurde nicht weiter verfolgt. U e b e r t r a g u n g in schwaches Licht hatte bei den jungen Stielen einen anfänglichen Rückgang der begonnenen Einkrümmung, oft bis zur Horizontalstellung, zur Folge, der nach Gewöhnung an die reduzierte Belichtung eine erneute Einkrümmung folgte; doch blieb diese schwächer als in hellem Licht. Auch die jüngsten, ganz im abgeschwächten Licht sich entwickelnden Knospentiele erreichten nur noch eine Maximalkrümmung von 180-190°. Endlich zeigten die geöffneten Blüten eine weniger stark geneigte Lage, da die präflorale Aufrichtung bis zu etwa 140° fortschritt. I m D u n k e l z i m m e r führten die Stiele aller nicht mehr ganz jungen Knospen nur noch eine langsame Aufrichtungsbewegung aus, um sich dann in um so geringerer Neigungslage zu öffnen, je länger die Verdunklung gedauert hatte. Nach 14tägigem Aufenthalt im Dunkelzimmer erfolgte das Aufblühen unter einem Neigungswinkel von nur noch 120°: Ganz junge Knospen erlitten meist eine irreparable Schädigung; das Stielwachstum wurde übermässig gefördert, die Knospe aber stellte ihr Wachstum und nach einer anfänglichen geringen Aufrichtung auch die weitere Bewegung völlig ein.

Da die in schwachem Licht aufgestellte Versuchspflanze keine unmittelbare Schädigung erkennen liess, dürfte bei den etwas älteren Stielen die Hemmung der epinastischen Krümmung ganz oder vorwiegend in der geringeren phototonischen Reizwirkung begründet sein. Auch hier liegt also, ähnlich wie bei *Tussilago*, eine Verstärkung der Epinastie durch den Phototonus vor; nur nach Massgabe der Lichtstärke vermag sie sich auszuwirken, i m D u n k e l n verschwindet sie. Auch in der allmählichen Anpassung an schwaches Licht, die auf eine Erhöhung

der phototonischen Empfindlichkeit schliessen lässt, liegt eine Analogie mit dem Verhalten der Tussilagostiele. Nur verläuft die ganze Bewegung bei Zyklopen äusserst träge, weshalb auch kein unmittelbarer Einfluss des Beleuchtungswechsels in Form tagesperiodischer Schwankungen sich geltend macht.

B. *Phaseolus multiflorus*.

Die Krümmungen der Keimstengel, mittels deren das Substrat durchbrochen wird, sind wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen; der Einfluss des Lichtes darauf ist besonders von SPERLICH (1912) berücksichtigt worden, der bei den meisten seiner Versuchsobjekte eine Hemmung der Krümmung und eine Förderung der Geradestreckung durch das Licht feststellte. GOEBEL wirft im Zusammenhang damit die Frage nach der bilateralen Ausbildung der Keimstengel auf, die eine Analogie mit den Entfaltungsbewegungen der zweizeilig beblätterten Ampelideensprosse ergäbe, wo die Krümmungsebene rechtwinklig auf der Blattstellungsebene steht. Dies trifft in der Tat für die Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* zu. Das Epikotyl ist, am auffallendsten im apikalen Teil, in der durch die Primärblätter bestimmten Ebene abgeflacht, in geringerem Masse zeigen auch die folgenden Internodien die Abflachung in der Blattstellungsebene des nächstfolgenden Knotens, das vierte (das Epikotyl eingerechnet) nur noch apikal. Mit der Blattstellungsebene jedes Knotens fällt aber auch die Krümmungsebene des vorhergehenden Internodiums bei den im Dunkeln ausgeführten Krümmungen zusammen, Die Nutationsebene ist also durch die Blattbildung bestimmt und steht entsprechend der dekussierten Blattstellung in jedem Internodium senkrecht auf der des vorangehenden, (Die älteren Autoren, WORTMANN [1882] und RIMMER [1884], auf deren Angaben SPERLICH sich Stützt, fanden keine feste Nutationsebene beim Epikotyl von *Phaseolus*, weil sie sie auf die Mediane des Samens bezogen, aus der der Keimstengel bald etwas heraustritt.)

Mein Interesse galt hauptsächlich dem Verhalten der folgenden Internodien bei verschieden starker Belichtung. In Töpfen dunkel angezogene Keimpflanzen wurden beim Erscheinen des Epikotyls sofort teils ans Ostfenster des Kulturraums,

teils in 3,5 m Entfernung davon, wo ausserdem noch schwaches Oberlicht zur Verfügung stand, teils ins Dunkelzimmer verbracht. Da die Versuche im November und Dezember bei meist nebligem Wetter ausgeführt wurden, stellte ich zwecks besserer Belichtung ausserdem noch Kontrollen im mässig warmen Gewächshaus auf, doch war das Verhalten dort nicht wesentlich anders als dicht am Fenster.

Da WORTMANN'S Angaben über die Bewegung im Dunkeln ergänzungsbedürftig sind, scheint es mir nicht überflüssig, das

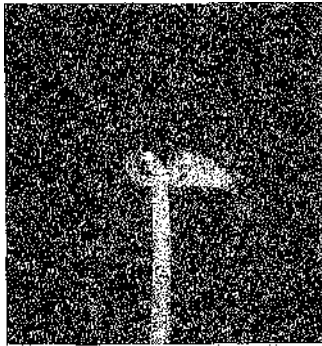


Fig. 2. Phas. mult. etioliert. Sproßspitze, *J.*, bis zur Schleifenbildung gekrümmt.

Verhalten der Dunkelpflanzen diesesvielbenutzten Versuchsobjekts nochmals im Zusammenhang kurz zu schildern. Man kann fast wörtlich GOEBEL'S Ausführungen über die Bewegung der Ausläufer von *Mercurialis perennis* darauf übertragen, deren im Boden eingekrümmte Spitze die Krümmung im Licht ausgleicht, bei Verdunklung sie dagegen auch über dem Boden beibehält, indem «zwar die ursprünglich gekrümmten Sprosstteile sich geradestrecken, aber immer neue Internodien sich entwickeln, die nun (in derselben Ebene) sich einkrümmen wie die älteren». Eine Einschränkung ist nur in bezug auf die Krümmungsebene im oben ausgeführten Sinne zu machen; ausserdem geht die Entwicklung der Dunkelpflanzen von *Phaseolus* nicht weiter als bis zum 4. Internodium, ohne Unterschied, ob die Anzucht in Erde oder in Sägespänen geschah. Das mit knie-

förmiger Biegung aus dem Samen tretende Epikotyl richtet sich im Lauf von 4-5 Tagen auf (Temp. 17-18° C.); jedes weitere Internodium beginnt sich einzukrümmen, sobald das vorhergehende sich geradegestreckt hat. Das zweite (4) erreicht die stärkste Krümmung, indem es meistens die 180°-Stellung etwas überschreitet, gelegentlich bis zur Schlingenbildung, wofür Fig. 2 ein Beispiel gibt. 4 kommt noch bis zur hängenden Stellung; J₄ gelangt nicht mehr über eine Länge von wenigen Zentimetern und eine Einkrümmung von etwa 30° hinaus. Der zunehmende Hungerzustand verhindert den weiteren Fortgang der Bewegung. Doch tritt bei fortlaufender Beobachtung die Gesetzmässigkeit der Bewegungsfolge klar genug zutage, im Gegensatz zu den von WORTMANN geschilderten, blossen «Schwankungen der Nutation».

Bei Lichtpflanzen am normalen Tageslicht ist das Verhalten der Internodien wesentlich anders. Das zweite Internodium neigt sich nur noch in flachem Bogen bis ungefähr zur Horizontalen und zeigt nach teilweiser Aufrichtung die ersten Andeutungen einer kreisenden Bewegung. Aehnlich verhält sich nach erfolgter Geradestreckung von J₂ dann J₃, nur dass die rotierende Nutation bereits sehr deutlich wird. Erst J₄ aber beginnt zu winden.

Die Mitte hielten die Pflanzen im gedämpften Licht. Sie ergrünten, zeigten aber noch übermässige Streckung der Internodien. 4 krümmte sich noch auffallend ein, zuweilen bis zu 180-200°, oft auch nur bis etwa 100°. Dagegen führte 4 seine Einkrümmung sehen noch bis zur Horizontalen, häufiger nur in flachem Bogen bis etwa 40°. Kreisende Bewegung setzte schon bei 4 ein, führte aber auch bei J₃ und J₄ noch nicht zum Umschlingen einer Stütze. Weiter wurde die Bewegung nicht verfolgt.

In Anbetracht des mehr oder weniger ausgeprägt dorsiventralen Baues der Internodien war zu untersuchen, ob die so häufig mit Dorsiventralität verbundene Epinastie sich auch hier findet. Schon RIMMER und SPERLICH fanden bei Phaseolus-Epikotylen autonome Krümmungen am Klinostaten. Das bestätigten mir eigene Versuche, teils in Flankenstellung am intermittierenden Klinostaten, teils an der horizontalen Achse des gewöhnlichen

Klinostaten. Beide, mit einer Umdrehungsdauer von 21 Minuten ausgeführt, ergaben übereinstimmende Resultate. Die jungen, noch gekrümmten Epikotyle strecken sich zuerst in normaler Weise gerade; erst nach vollzogener Aufrichtung setzt in flachem Bogen eine erneute Krümmung ein, die nun aber senkrecht zur Ebene der <Durchbruchskrümmung> sich vollzieht, in der Me-

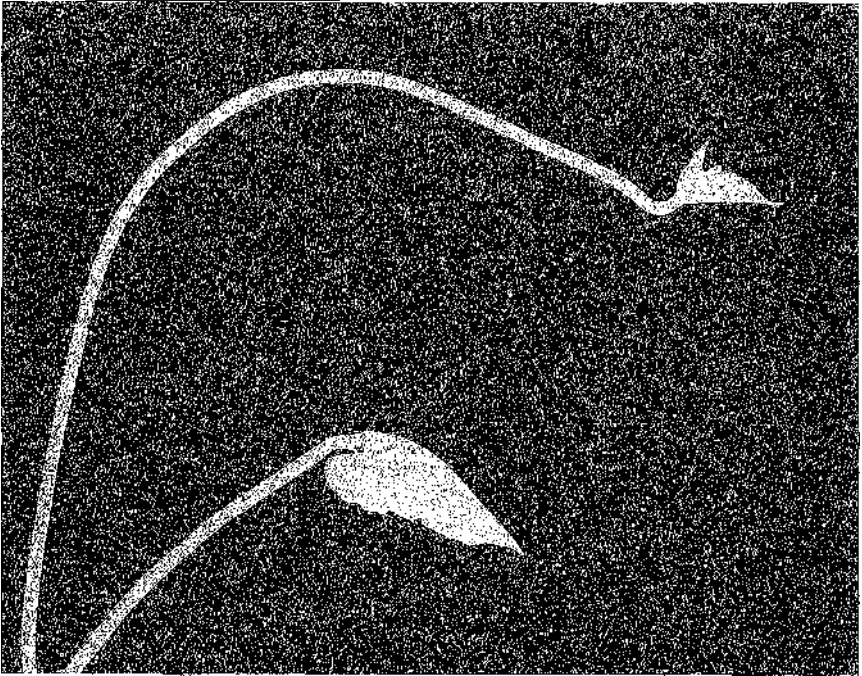


Fig . 3. Phas. mult. hell. J., Krümmung am intermittierenden Klinostaten.

dianebene des folgenden Knotens. Das folgende Internodium führt zunächst seine gewohnte Krümmung, in gedämpftem Licht bis zur 180°-Stellung, aus, die hier mit der Ebene der zweiten Epikotylkrümmung zusammenfällt. Während nun aber die Epikotylkrümmung in flachem Bogen immer weiter basalwärts greift, behält die Spitze ihre Einkrümmung in einer Stärke von 90°, nur verschiebt sich die Ebene derselben, sodass nun die Krümmungsebenen von Spitze und Basis unter rechtem Winkel zueinander stehen. Erst unmittelbar vor der Ueber-

nahme der Krümmung durch das folgende Internodium streckt sich die Spitze gerade. Fig. 3 gibt die beiden Krümmungen von J , wieder, wobei allerdings deren rechtwinklige Stellung zu einander nicht deutlich wird. Bei J_3 wiederholt sich derselbe Vorgang mit abgeschwächter Spitzenkrümmung. Der Grad dieser letzteren ist unabhängig von der Dauer der Klinostatierung.

Die zu vermutende Epinastie liegt also auch bei den auf das Epikotyl folgenden Internodien vor, und zwar vermutlich als inhärente Epinastie, da sie von Internodium zu Internodium neu auf

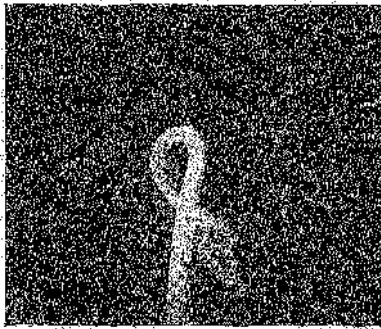


Fig. 4. Phas. mult. etioliert. Primärblatt nach Verkümmern der Sproßspitze.

tritt, unterbrochen durch ein Stadium völliger Geradestreckung, und von Stufe zu Stufe schwächer werdend. Verkümmert die Sproßspitze, so krümmen sich die Stiele der Primärblätter in genau derselben Weise ein wie sonst das 2. Internodium. Fig. 4 zeigt diese auffallende Erscheinung. In Anwesenheit der Sproßspitze geht die Blattstielkrümmung im Dunkeln nur bis zu 1800.

Die epinastische Tendenz erscheint demnach nicht an ein bestimmtes Organ gebunden, sondern stets im jüngsten Organ, dessen Länge es erlaubt, sich auswirkend, in wellenförmigem, immer schwächer werdendem An- und Abschwellen.

Auch hier sind phototonische Einflüsse am Werk, aber im entgegengesetzten Sinne wie bei der floralen Bewegung: die inhärente Epinastie der Phaseolus-Internodien erscheint durch das Licht gehemmt; da-

gegen wird ihre Neigung zur kreisenden Bewegung gefördert. Es hat den Anschein, als ob zwischen diesen beiden Tendenzen ein gleitender Uebergang bestände, sodass mit zunehmender Belichtung eine Verschiebung in Richtung der rotierenden Mutation eintritt, Hier könnten vielleicht die CrRmile/ANNschen Beobachtungen über Ueberkrümmungsbewegungen etiolierter Keimpflanzen (1927) ihren Anschluss finden,

Abschnitt 3. Schlussbetrachtung.

Kehren wir zu der eingangs gestellten Frage zurück, ob die Abhängigkeit der floralen Bewegungen vom Licht eine allgemeine Erscheinung ist, oder sich auf bestimmte Typen unter diesen vielgestaltigen Vorgängen beschränkt, so ist zunächst festzustellen, dass tropistische und tonische Wirksamkeit des Lichtes in keinem festen Zusammenhang stehen. Phototropische Reizbarkeit ist bei Blütenstielen weit verbreitet; sie kann in Verbindung mit phototonischer Beeinflussung, aber auch ohne eine solche auftreten. Abhängigkeit von der Belichtung kann ferner bei präfloralen wie bei postfloralen Bewegungen in gleicher Weise sich äussern, Gemeinsam aber scheint den durch das Licht phototonisch beeinflussbaren Bewegungen der epinastische Charakter zu sein: Das trifft zu für *Tussilago*, *Papaver*, *Tropaeolum*, *Cyclamen*, wo überall Geo-Epinastie vorliegt. Diese wird durch das Licht so weit verstärkt, dass die Einkrümmung überhaupt oder in normaler Weise zustandekommt. Dagegen dürfte die Unabhängigkeit vom Licht bei *Oxalis* aus der inhärenten Dorsiventralität der Infloreszenzenstiele und dem physiologisch radiären Charakter der Blütenstiele zu verstehen sein.

Die Veränderlichkeit der Epinastie unter dem Einfluss von Aussenfaktoren ist schon öfters beobachtet worden. Hierher gehört RAWITSCHERS Feststellung (1923), dass etioliert entwickelte *Tradescantia*-Sprosse keinen Plagiotropismus zeigen. Die phototonische Beeinflussbarkeit der Epinastie vegetativer Sprosse bestätigen die Versuche an *Phaseolus*. Da es sich in beiden Fällen um inhärente Epinastie handelt, scheint ein Widerspruch darin zu liegen, dass das Licht bei *Tradescantia* die Epinastie fördert, bei *Phaseolus* aber sie hemmt, Doch mag dies darin begründet sein, dass die *Tradescantia*sprosse ein an sich konstan-

tes, nur durch Aussenfaktoren veränderliches epinastisches Krümmungsbestreben besitzen, während dieses bei *Phaseolus*, ähnlich wie bei den Blüten- und Fruchtsielen, eine aus inneren Gründen kontinuierlich sich verändernde Grösse ist. Hier ist es die rotierende Nutation, die durch das Licht gefördert wird; die epinastischen Krümmungen, die ihr vorausgehen, erscheinen gleichsam nur als Auftakt zu dieser für den Organismus sicher bedeutsameren Bewegung. Wenn das Licht also die Epinastie des 2. und 3. Internodiums zugunsten ihrer kreisenden Bewegung hemmt, so wirkt es im Sinne einer Beschleunigung des ganzen Entwicklungsganges, der hier auf Entfaltung des Winder Vermögens tendiert. Verständlich werden diese epinastischen Krümmungen nur im Zusammenhang mit dem mehr oder weniger deutlich dorsiventralen Bau der Internodien.

SPERLICH hat, entsprechend den damals im Vordergrund stehenden Problemen, diesen Gesichtspunkt nicht berücksichtigt. Seinen Untersuchungen ist deshalb für unsere Fragestellung nicht viel zu entnehmen. Auch werden bei *Phaseolus* die Dinge durch den Uebergang zur kreisenden Bewegung kompliziert. Doch besteht zwischen der Entfaltungsbewegung der *Phaseolus*-sprosse im Dunkeln und der Abhängigkeit der floralen Bewegungen vom Licht ein deutlicher Parallelismus insofern, als das plagiotrope Verhalten in beiden Fällen stark phototonisch beeinflusst wird infolge der Labilität der Epinastie. Vergegenwärtigen wir uns, dass die Bewegung bei *Tussilago* in gleichem Masse abhängig ist von thermotonischen Einflüssen, von der Reizwirkung der heranwachsenden Früchte und bis zu gewissem Grade auch von Verletzungen, so erhalten wir erst ein Bild von der ungeheuer komplexen Natur dieser Erscheinungen, die noch weit von völliger Klärung entfernt sind.

Abschnitt 4. **Zusammenfassung.**

Phototonische Reize sind unerlässlich für das Zustandekommen und den Fortgang der postfloralen Bewegung bei *Tussilago Farfara* und bestimmen je nach ihrer Stärke deren Ausmass und Dauer. Die Einkrümmung vollzieht sich in tagesperiodischen Schwingungen; Licht und Wärme bewirken ihr Fort-

schreiten über Tag, Dunkelheit und niedrigere Temperatur einen leichten Rückgang bei Nacht.

Der phototonische Reiz wirkt streng lokal. Die Krümmung entwickelt sich bei partieller Verdunklung nur in einer dem Licht ausgesetzten Zone. Der ganze wachstumsfähige Teil des Infloreszenzenstiels ist gleichmässig phototonisch empfindlich. Belichtung des Köpfchens spielt nur für die Weiterentwicklung der Samenanlagen eine Rolle.

Auf die präflorale Bewegung bei *Cyclamen persicum* wirkt das Licht im gleichen Sinn.

Bei Dunkelpflanzen von *Phaseolus multiflorus* krümmt sich jedes Internodium nach Geradestreckung des vorhergehenden ein. Diese Bewegung wird durch Licht nach Massgabe seiner Stärke gehemmt; die Anfänge der kreisenden Bewegung der Sproßspitze jedoch werden in gleichem Masse gefördert.

Für mehrere phototonisch beeinflussbare Blüten- und Fruchtsiele ist physiologische Dorsiventralität und Geo-Epinastie nachgewiesen. Die florale Bewegung kann bei diesen als ein plagiotropes Stadium aufgefasst werden, dessen labile, geoepinastische Komponente der Verstärkung durch phototonische Reize bedarf, um sich sichtbar auszuwirken. Da auch bei den ersten Internodien von *Phaseolus* Epinastie nachweisbar ist — die aber hier durch das Licht gehemmt wird — können alle diese phototonischen Wirkungen unter dem gemeinsamen Gesichtspunkt der Veränderung der Epinastie durch das Licht zusammengefasst werden.

Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich,
im Dezember 1927.

Zitierte Literatur.

1. FITTING, II, Über den Einfluss des Lichtes und der Verdunklung auf die Papaverschäfte. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 61, 1922.
2. GOEBEL, It., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1920.
3. GRADMANN, H., Die Überkrümmungsbewegungen etiolierter Keimpflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 66, 1927.
4. OE1 ERS, F., Die postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von *Tropaeolum majus* und das Problem der Umstimmung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 61, 1922.

5. HAIWITSEHER, F., Epinastie und Geotropismus. *Zeitschr. f. Bot.* 15, 1923.
 6. — Beiträge zur Theorie des Plagiogeotropismus. *Ebenda* 17, 1925.
 7. — Das Nicken der Mohnknospen. *Jahrh. f. wiss. Bot.* 67, 1927.
 8. RIMMER, F., Über die Nutationen und Wachstumsrichtungen der Keimpflanzen. *Sitzungsber. d. Ak, d. Wiss. Wien* 119, Abt. I, 1884..
 9. SCHWIEKER, F., Untersuchungen über die Postflorationsbewegungen einiger Geraniaceen. *Bot. Archiv* 1924.
 10. SPERLICH, A., Über Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotylenkeimblatte. *Jahrh. f. wiss. Bot.* 50, 1912.
 - 11, STOLLEY, J., Über die Ursachen der Bewegungen einiger Blütenstiele (Cyclamen, Narcissus, Tussilago Farfara, Oxalis). *Jahrh. f. wiss. Bot.* 67, 1927.
 12. VHOHTING, H., Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882.
 13. WORTMANN, J., Studien über die Nutation der Keimpflanze von *Phaseolus multiflorus*. *Bot. Zeitg.* 52, 1882.
 14. ZIMMERMANN, W., Die Georeaktionen der Pflanze. *Ergeb. d. Biol.* 2, 1927.
 15. — Beiträge zur Kenntnis der Georeaktionen I und 11. *Jahrh. f. wiss. Bot.* 66, 1927 a.
 16. ZOLLIKOFER, C., Die Beziehungen der postfloralen Blüten- und Fruchstielbewegung von *Tussilago Farfara* zur Befruchtung und Fruchtentwicklung. *Vierteljahrsschr. cl, Naturf. Ges. Zürich* 69, 1924.
 17. -- Stärkegehalt und Bewegungsumschaltung bei einigen Blüten- und Fruchstielen. *Planta* 4, 1927.
-