Über Bewegungs- und Trennungsgewebe im Blütenstiel von *Sparmannia africana* L.

von

W. DOMAGALSKI

TAFEL VIII — XI.

Einleitung.

Sparmannia africana gehört zu den Pflanzen, welche oft sowohl in den Gewächshäusern wie auch in Wohnungen gezüchtet werden.

Ein charakteristisches Merkmal dieser Pflanze ist die Fähigkeit der Staubfäden und der Staminodien Bewegungen auszuführen. Wenn wir nur einen der Staubfäden oder eines der Staminodien berühren, so teilt sich der Reiz allen mit so, dass sich alle Staubfäden und alle Staminodien von der Narbe abwenden.

Diese Bewegungen wurden jedoch schon von vielen Forschern aufs genaueste beschrieben, letzthin von B ü n n i n g (1930) untersucht. Die Blüten der *Sparmannia* sind jedoch nicht nur durch die Bewegungen der Staubfäden charakteristisch, sondern auch durch die spezifischen Bewegungen der Blüte als Ganzes, wie es schon R i n a S c o t t in ihrer Arbeit (1903) nachgewiesen hat.

Diese Bewegungen werden, wie aus ihrer Arbeit hervorgeht, nicht nur durch die Krümmung des Blütenstieles, sondern auch durch die Tätigkeit eines besonderen Gelenkes, welches 6-8 mm vom Blütenboden entfernt ist, reguliert. In gewissen Entwicklungsstadien der Blüte ist der Blütenstiel an der Stelle, an welcher jenes Gelenk vorhanden ist, scheinbar angebrochen (Fig. 13).

Wenn wir daher die Bewegungen innerhalb der ganzen Synfloreszenz beobachten, so bemerken wir, dass diese Einrichtung eine gleichmässige Verteilung der Blüten und späterhin der Früchte um die Hauptachse sichert so, dass jede einzelne Blüte und jede einzelne Frucht genügend Sonnenlicht erhält.

Die jungen Knospen sind stets nach unten gerichtet und verdecken einander nicht (vgl. G o e b e l 1931 — S. 101, Fig. 84).

Aufgeblüht, ragen die Blüten empor und gehen einander wieder aus dem Weg, indem sie nach der Befruchtung eine senkrechte Lage einnehmen. Die befruchteten Blüten nehmen eine horizontale Lage ein und stellen sich nach und nach gleichmässig im Kreise auf, wobei die letzte Frucht senkrecht stehen bleibt (vergl. R. S c o t t 1903, S. 768).

R i n a S c o t t beschreibt auch das Aufblühen und das sich Schliessen der Blüte selbst, die Zeit und Stunde um welche dies geschieht; mit diesen Fragen jedoch habe ich mich in der vorliegenden Arbeit nicht befasst. G o e b e l (1924, S. 415) drückt sich im Abschnitt unter dem Titel: „Entfaltungs- und Reizbewegungen in Blüten“ über die Bewegungen des Blütenstiels bei der S p a r m a n n i a folgendermassen aus: „Die Blüten dieser Tiliacee sind im Knospenstadium scharf nach unten gekrümmt. Sie erheben sich beim Aufblühen so, dass der Griffel etwa unter einem Winkel von 45° nach unten sieht. Die gealterte Blüte richtet sich auf, auch wenn keine Befruchtung stattgefunden hat“.

Das Interessanteste an S p a r m a n n i a, und zwar der anatomische Bau des Gelenks, wurde jedoch bisher noch nicht beschrieben. Auf Veranlassung von Prof. Dr. K a z i m i e r z R o u p p e r t unternahm ich daher Untersuchungen über den anatomischen Bau des obenerwähnten Gelenks.

DIE MORPHOLOGIE DES BLÜTENSTIELS.

Wenn wir die Morphologie der Blütenstiele betrachten, so müssen wir mit V e l e n o v s k y (1904, S. 289 u. ff) feststellen, dass die Blütenstiele mancher Blüten, der sogen. gegliederten, zu welchen V e l e n o v s k y (1910, Bd. 3, S. 1011) auch S p a r m a n n i a zählt, aus zwei morphologisch verschiedenen Teilen bestehen. Die Grenze der beiden Teile bildet das erwähnte Gelenk. Den oberen Teil des Blütenstiels, d. h. den Teil zwischen der Blüte und dem Gelenk, benannte V e l e n o v s k y „Perikladium“,

Diesen neuen morphologischen Begriff bezeichnet V e l e n o v s k y folgendermassen (1910, Bd. 3. S. 1006): „Wenn das Perigon oder Receptaculum an das Karpophor anwächst, so entsteht ein scheinbarer Stiel unterhalb der Blüte, das sogenannte Pericladium, welches regelmässig von dem eigentlichen Stiele gegliedert abgeteilt ist“. Dieser Teil des Blütenstiels gehört also noch zur Blüte, dagegen bildet jener Teil des Blütenstiels, welcher sich unterhalb des Gelenks befindet, den eigentlichen Blütenstiel.

Es gelang mir die These von V e l e n o v s k y an S p a r m a n n i a mit neuen Beweisen zu stützen. Die Querschnitte des Blütenstiels und des Perikladiums von S p a r m a n n i a unterscheiden sich nämlich von einander sowohl durch die äussere Gestalt sowie anatomisch durch die Anordnung der Gefässbündel. Auf Fig. 3 und 2, Taf. VIII. sehen wir, dass der Querschnitt des Perikladiums einem Viereck ähnelt, während der Querschnitt des Blütenstiels eher kreisrund ist. Ebenso sieht der Ring der Bündel im Perikladium eher einem Viereck ähnlich, wogegen er im Blütenstiel eher kreisrund ist. In diesen Querschnitten sehen wir ebenfalls Schleimgänge, welche auf Fig. 3 in der primären Rinde, auf Fig. 2 im Mark sichtbar sind. Diese Schleimgänge bei S p a r m a n n i a bezeichnet A. D u m o n t (1887) als „pseudocanaux“. Hier möchte ich noch zufügen, dass bisweilen einzelne Schleimgänge auch in der primären Rinde des Blütenstiels vorkommen, dass dagegen das Gelenk selbst weder in der Rinde noch im Marke solche besitzt (Fig. 4, Taf. VIII).

Ein weiterer Beweis, welcher die These von V e l e n o v s k y bekräftigen könnte, sind die bei der S p a r m a n n i a auftretenden teratologischen Erscheinungen. Ich bemerkte nämlich Blüten, bei denen ein Kelchblatt so tief stand, dass es aus dem Blütenstiel, also aus dem Ansatz des Perikladiums, herauswuchs. (Fig. 1, Taf. VIII).

Während ich die Entwicklung der Blüte verfolgte, bemerkte ich auch einen Unterschied zwischen der Entwicklung des Perikladiums und des Blütenstiels. In einem sehr jungen Entwicklungsstadium, wie es die Fig. 12, Taf. IX. darstellt, auf welcher man auch das erste Entwicklungsstadium des Gelenks sieht, ist der Blütenstiel schon entwickelt, während das Perikladium noch ganz unentwickelt ist. Es entwickelt sich erst später, wie es uns Fig. 15 zeigt. Eine ähnliche Erscheinung beschreibt V e l e n o v s k y (1904) S. 290) bei A s p a r a g u s. In einem sehr jungen Stadium ist der untere Teil des Blütenstiels beim Spargel nur zweimal

so lang wie der obere. Dann wächst der untere Teil des Blütenstiels so rasch, dass er fast dreimal so lang wird, wie der obere Teil Blütenstiels, welcher auch weiterhin sehr langsam und nur wenig wächst. Wenn der untere Teil des Blütenstiels schon ganz entwickelt ist und zu wachsen aufhört, schiesst der obere Teil des Blütenstiels rasch in die Höhe, so dass er schliesslich dem unteren gleichkommt oder ihn sogar an Länge übertrifft. Aus dieser Tatsache folgert V e l e n o v s k y, dass diese beiden Teile nicht homolog sind.

Auffallend ist auch der Unterschied (V e l e n o v s k y 1904, S. 290) in der Entwicklung bei *A n t h e r i c u m r a m o s u m*, wo im jüngsten Stadium die beiden Teile des Blütenstiels fast gleich lang sind und während der Entwicklung der Blüte der obere Teil des Blütenstiels derart in die Höhe wächst, dass er schliesslich viermal so lang, wie der untere, wird.

DIE MORPHOLOGIE DES GELENKS.

Ich gehe jetzt zum Gelenk selbst über, welches, wie aus der schematischen Fig. 8, Taf. IX. zu ersehen ist, das einem Prisma ähnliche Perikladium mit dem zylindrischen Blütenstiel verbindet. Es ist dies eine Einbiegung in Gestalt einer Kerbe, welche jedoch in ihrem ganzen Lauf nicht gleichmässig breit ist. An den Stellen nämlich, an welchen sie die Kanten des prismatischen Perikladiums mit dem Blütenstiel verbindet, ist sie schmaler als dort, wo sie den Rand der Wandflächen des Perikladiums bildet.

Infolgedessen können wir 4 Lippenpaare unterscheiden: „a“, „b“, „c“, „d“. Wenn wir das Gelenk des gekrümmten Blütenstiels in Betracht nehmen (Fig. 9, Taf. IX.) so sehen wir, dass die Lippen „a“ am weitesten offen sind, dagegen das Lippenpar „c“ am schmalsten geschlossen ist, der innere Teil jedoch des Lippenpaares „c“ manchmal viel erschlossener ist als dieselben Teile bei dem Lippenpaar „b“ und „d“. — Wie wir auf Fig. 9 sehen, nimmt an der Krümmung auch der obere Teil des Blütenstieles (Fig. 9 „e“) teil. Bei dem gerade gestreckten Blütenstiel (Fig. 8) bemerken wir, dass das Lippenpaar „a“ und „c“ weit mehr offen ist als das Lippenpaar „b“ und „d“.

Ein wichtiges Merkmal des Gelenkes ist der Umstand, dass es im Gegensatz zum Perikladium und zum Blütenstiel, unbehaart und intensiver grün als die letzteren ist.

DER HISTOLOGISCHE BAU DES GELENKES.

Das charakteristische Merkmal, welches beim ersten Blick auf dem medianen Längsschnitte ins Auge fällt, sind zwei einander gegenüberliegende Einschnitte (Fig. 5, Taf. VIII). Es ist dies eben jene Kerbe, welche ich bei Besprechung der Morphologie des Gelenkes beschrieben habe.

Wenn wir die beiden Einschnitte mit einer Linie verbinden, so sehen wir beiderseits dieser Linie einen Gewebegürtel, der sich deutlich von den ihn umgebenden unterscheidet. Der typischste Unterschied tritt in der Rinderpartie jenes Gürtels auf. Die Zellen dieser Partie weisen zum Unterschiede von den sie umgebenden Rindenzellen (Fig. 7, Taf. VIII. und fig. 14. Taf. IX) einen kollenchymatoiden Bau auf, was wir auch am Querschnitte des Gelenks (Fig. 4 und 21) sehen. Weiterhin sind die Lumina dieser Zellen in Gestalt von Vierecken mit abgerundeten Ecken kleiner als der umgebenden Rindenzellen. Die anderen Zellen der primären Rinde sind rechteckig. Der kollenchymatoide Bau der Zelwände dieses Teiles der primären Rinde ist auch aus der Tatsache ersichtlich, dass jene Rindenpartie des Gelenks, zwischen gekreuzten Nikolen gesehen, samt dem sich in der primären Rinde des Perikladiums und des Blütenstieles befindenden Kollechym, sehr deutlich leuchtet. Nachdem die Pektinstoffe aus den Membranen dieser Zellen ausgelaugt werden, sieht man ebenfalls zwischen den gekreuzten Nikolen das Leuchten der Membranen, aber sie bestehen nun aus einer Lanelle in Gestalt von schmalen Streifen, welche auf dem schwarzen Untergrund leuchten. Das stimmt vollkommen mit den Beobachtungen Donald B. Andersons (1927), die er am Stengel von *Solanum lycopersicum* machte, überein.

Die Zellen des Markparenchyms, die einen Bestandteil des Gelenks bilden, sind ein wenig kürzer als die sie umgebenden, sonst aber unterscheiden sie sich von ihnen gar nicht. Die Gefäßbündel laufen mitsamt der Stärkescheide durch das Gelenk, so wie im Perikladium und im Blütenstiel, sind aber ein wenig nach innen eingebogen. Das Gewebe des Gelenks differenziert sich sehr früh, denn die Rindenpartie besitzt an dieser Stelle, schon in einem ganz jungen Entwicklungsstadium, wie wir es auf Fig. 12 und 15 sehen, und wo der Gelenkeinschnitt sich erst zu bilden anfängt, Zellen von ähnlicher Gestalt wie die Zellen im entwickelten Gelenk. Der Verlauf der Gefäßbündel im Bewegungsgelenk der

Sparmannia ist demjenigen im Blütenstiel ähnlich, sie sind nur ein wenig nach Innen eingebogen.

DER MECHANISMUS DER BEWEGUNGEN.

Ich werde mich gegenwärtig nur auf die Beschreibung der anatomischen Veränderungen im Gelenk, welche im Zusammenhang mit der Bewegung entstehen, beschränken, ohne es experimentell näher zu analysieren, ob die vom Gelenk ausgeführten Bewegungen zu den Turgor- oder zu den Wachstumsbewegungen gehören.

Wie ich das schon bei Besprechung der Morphologie des Gelenkes beschrieben habe, sieht man auf Fig. 9, Taf. IX, dass das Lippenpaar „a“ des gekrümmten Gelenks erschlossen, das Lippenpaar „c“ dagegen zusammengezogen ist. Wenn wir nun den Längsschnitt der beiden Lippenpaare betrachten, sehen wir (Fig. 11), dass sich das Lippenpaar „a“ infolge Vergrößerung der Zell-lumina jener Zellen, welche inmitten dieses Lippenpaares sich befinden und den Einschnitt bilden, erweitert hat, während die Lumina der Zellen des Lippenpaares „c“ viel schmaler und kleiner sind, wodurch diese Lippen sich zusammenzogen und die Kerbe viel schmaler wurde. Diese Kerbe kann bei einem sehr starken Zusammenpressen der Lippen vollkommen verschwinden. Die starke Vergrößerung zeigt uns dies (Fig. 19, Taf. X.) noch viel deutlicher. An der Figur 19 sehen wir bei dem Lippenpaar „c“, wo die Epidermiszellen stark zusammengedrückt sind, dass ihre Zell-lumina schmaler als die Wände sind, und dass bei dem geöffneten Lippenpaar „a“ die Epidermiszellen viel grösser sind und bedeu-

Fig. 41.

Fig. 42.

Fig. 41. Längsschnitt durch ein Gelenk einer voll aufgeblühten Blüte und Fig. 42.— einer verblühenden Blüte. G— Gelenk, B— Blütenstiel, P— Perikladium

tend dünnere Membranen haben. Beim aufrecht stehenden Gelenke unter einer voll aufgeblühten Blüte (Textfig. 41) und beim geradegestreckten Gelenk unter einer verblühenden Blüte (Textfig. 42) sind beide Lippenpaare gleich weit geöffnet.

Übereinstimmend mit den Bildern von *Rina Scott* können wir feststellen, dass das Gelenk keinen nur einmaligen Wachstumsprozess durchmacht, da es in gewissen Entwicklungsstadien der Blüte sich krümmt, dann sich wieder geradestreckt und sich nochmals krümmt. Man könnte daraus schliessen, dass es auch keine einmaligen Bewegungen sind. Ausser den Bewegungen im Gelenk selbst, können wir noch eine Wachstumsbewegung an der Basis des Gelenkes im oberen Teil des Blütenstieles bemerken. Der Rückenteil des Blütenstieles („r“ Fig. 16 — 17) wächst stärker als der Bauchteil („b“ Fig. 16 — 17). Auf der Bauchseite entsteht infolge Wachstumshemmung ein Wulst, während der Umriss der Rückenseite eine eher gerade Linie bildet, wodurch zugleich mit der Zusammenpressung des Lippenpaares „c“, — die Krümmung hervorgerufen wird. Ich bin ziemlich oft Blüten begegnet, bei denen, wie man auf Fig. 17, Taf. IX. sieht, das Gelenk fast untätig war, und bei welchen der apikale Teil des Blütenstieles die Bewegungen ausführte, wobei der basale Teil des Perikladiums ziemlich angeschwollen war. Ich vermag nicht zu sagen, welche Rolle dieses Anschwellen des Perikladiums spielt.

Sehr selten begegnete ich einer abnormal starken Krümmung des apikalen Teiles des Blütenstieles. Wie wir auf Fig. 10 sehen, hat der Rückenteil dieser Partie den Bauchteil im Wachstum so weit überholt, dass eine sehr starke knotenartige Krümmung entstand, und dass sogar der Rückenteil des Gelenks selbst, welches hier untätig ist, im Verhältnis zum Bauchteil nach vorn geschoben wurde. Das ist eine dauernde Krümmung, welche schon im Knospenstadium der Blüte auftritt und während deren ganzer Dauer sich nicht verändert.

Im Fruchstadium sind die Lippen des Gelenks (Fig. 24) zusammengepresst, und die an das Gelenk angrenzenden Teile des Blütenstieles und des Perikladiums, sind ziemlich stark angeschwollen. In histologischer Hinsicht sind an dem Bewegungsgeewebe im Rindenteil in diesem Stadium keinerlei Veränderungen bemerkbar.

Auf Grund entsprechender Angaben in der Literatur lässt sich feststellen, dass die bis jetzt beschriebenen Bewegungsorgane

sich entweder an der Basis des Blattstieles, der Blattspreite oder im Stengel, resp. bei den Entwicklungsbewegungen des Bewegungspolsters an der Basis von Seitenästen in Blütenständen mancher Gräser (W ó y c i c k i 1910) befinden; in einem typischen Blütenstiel dagegen, was eben bei *S p a r m a n n i a* vorkommt, sind sie nur wenig bekannt. Es besteht zwar ein auf den ersten Blick ähnliches und ungefähr an derselben Stelle wie bei *S p a r m a n n i a* sich befindendes Gelenk bei der Tomate, welches W a l t e r S c h w a r z (1929), D o l m e r C. C o o p e r (1927) und K e n d a l l (1918) untersucht und beschrieben haben. Hier sehen wir am Längsschnitt ebenfalls zwei Einschnitte, welche auf den ersten Blick denen bei *S p a r m a n n i a* ähnlich sind, sie sind aber im Blütenstadium stark zusammengezogen und S c h w a r z erwähnt kein solches Blütenstadium, in welchem wenigstens eine Kerbe erschlossen wäre und jenen von mir vorher bei *S p a r m a n n i a* beschriebenen Abstand zwischen den Rändern des Einschnittes aufwiese. Diese Ränder nannte ich bei *S p a r m a n n i a* „Lippen“. Ich bemerkte jedoch selber, dass bei der Tomate eine Bewegung des apikalen Teiles des Blütenstieles besteht, so dass der Blütenstiel samt dem Perikladiumteil der Blüte an dieser Stelle einen scharfen Winkel bildet. Es ist dies bei der Tomate nicht das Gelenk, sondern ein Gürtel des Trennungsgewebes, welches nach S c h w a r z (1929) aus kleinen dünnwandigen Zellen, die deutlich quer gestreckt sind, besteht. Diese quergestreckten Zellen befinden sich bei der Tomate vor allem im Mark.

In der erwähnten Arbeit bemerkt S c h w a r z ausdrücklich, dass das beschriebene Trennungsgewebe, welches das Abstoßen der nicht bestäubten oder beschädigten Blüten ermöglicht, seine Funktion erst während des Reifens der Früchte verändert und dann als Gelenk dient. In diesem Stadium ändert sich jedoch, wie das S c h w a r z in seiner Abhandlung ebenfalls beschreibt, der anatomische Bau der Trennungszone. Es entsteht nämlich im Innern des Trennungsgewebes ein Riss (S c h w a r z 1929 — S. 225). Unterhalb dieses Risses entsteht aus den Markzellen ein sekundäres Meristem, das einige Zellen abgegeben hat, deren Membranen stark verdickt sind und die Verholungsreaktion geben. Dieses Gewebe ist wohl als Abschlussgewebe zu betrachten. Es ist auffallend, dass seine Ausdehnung durch die Erweiterung des Risses im Trennungsgewebe bestimmt erscheint. Der Holzzylinder läuft nicht ununterbrochen durch den ganzen Frucht-

stiel; er wird innerhalb der Trennungszone unterbrochen, und zwar durch die Zellen des Trennungsgewebes, deren Membran aus Zellulose besteht. Es entstanden daher mehrere Bedingungen, welche die Krümmung des Fruchtsiels im Trennungsgürtel ermöglichten. Es wurde jedoch noch nicht erwiesen, ob dabei der Wachstumsprozess mittätig ist, oder ob diese Krümmung rein passiver Natur ist.

Das Gelenk der *Sparmannia* weist derartige anatomische Veränderungen weder während der Entwicklung der Blüte noch im Fruchtstadium auf. Dabei besteht der Rindenteil des Gelenks von *Sparmannia*, wie ich schon oben erwähnt habe, aus kollenchymatoiden Zellen, während sie bei der Tomate (nach *Schwarz*) parenchymatisch sind. Die Markzellen sind zwar in der Gelenkpartie im Verhältnis zu den sie umgebenden Zellen etwas gekürzt, aber nicht in dem Grade wie bei der Tomate, wo sie quer gestreckt sind. *Kendall* (1918) bemerkt jedoch in seiner Arbeit, dass die Trennungszellen bei der Tomate ein wenig kollenchymatisch aussehen, was ich auch bemerkt habe, ganz besonders wenn es sich um die Zellen, welche zur Rindenschicht des Trennungsgürtels gehören, handelt.

Das Gelenk von *Sparmannia* kann seine Funktion ändern, aber, insofern das Trennungsgewebe bei der Tomate sich in ein „Gelenk“ umwandelt, führt umgekehrt bei *Sparmannia* das Gelenk der unbestäubten Blüten die Funktionen des Trennungsgewebes aus.

Rina Scott (1903 — S. 763) beschreibt in ihrer Abhandlung das Gelenk der *Sparmannia* folgendermassen: „The pedicel of each bud is jointed. This curious joint or pulvinus is situated at an average distance of about 1 cm from the bud, and will be found to be much swollen on the side away from the bud. The swelling becomes more noticeable as the bud grows older and the functions of the joint come into play. This joint, which is present in all three species of *Sparmannia* bears in its action and structure some resemblance to the pulvinus found on such leaves as those of the sensitive plant (*Mimosa pudica*) and helps to regulate the position of the bud, flower or fruit at different times of its development“. Wenn wir das Gelenk der *Sparmannia* mit den uns aus der Literatur bekannten Gelenken anderer Pflanzen vergleichen, besonders jener, bei denen die Bewegung auf Veränderung des Turgors in den Zellen des Gelenks beruht, wie das bei *Mimosa pudica* der Fall

ist, müssen wir zur Überzeugung kommen, dass das Gelenk bei *Sparmannia* von den letzteren sich stark unterscheidet, und dass *Rina Scott* es offenbar mit dem Gelenk der *Mimosa* nur oberflächlich verglichen hat, ohne es histologisch untersucht zu haben.

Die differenzierten Bewegungsorgane werden von verschiedenen Verfassern als Gelenkpolster oder Gelenkknoten bezeichnet. Das sind Verdickungen einer gewissen Stengelpartie oder eines Blattstieles in Form von Anschwellungen oder Polster, welche die Krümmungsbewegungen veranlassen. Indessen bildet eine Vertiefung in Form einer Kerbe das eigentliche Gelenk von *Sparmannia*, und die von mir oben beschriebene Verdickung an der Basis des Gelenks, welches vielleicht *Rina Scott* mit dem Gelenk der Mimose verglichen hat, gehört schon zum Stiel und entsteht bei einer Krümmung des Blütenstiels an der Ansatzstelle des Gelenks.

Bei der Mimose unterscheidet sich (vergl. *Guttenberg* 1926 — S. 149) die Oberseite des Polsters grundsätzlich bezüglich des anatomischen Baus und sogar in chemischer Hinsicht von der Unterseite, was ich nie beim Gelenk von *Sparmannia* bemerkt habe. Die Gefäßbündel befinden sich im Polster der Mimose, wie auch bei anderen ähnlichen Bewegungsorganen, in der Mitte und bilden meistens einen gemeinsamen Zentralzylinder. Der Verlauf der Gefäßbündel im Bewegungsgelenk der *Sparmannia* ist demjenigen im Blütenstiel und Perikladium ähnlich. Die Gefäßbündel im Perikladium sind nur ein wenig nach Innen eingebogen und bilden daher einen Ring, in dessen Innern sich das Mark befindet (Fig. 11, Taf. IX.)

Wie *Haberlandt* in seiner „Physiologischen Pflanzenanatomie“ (1924, S. 531) ausdrücklich bemerkt, besteht das Bewegungsgewebe in der Regel aus isodiametrischen parenchymatischen Zellen. Zu einer Ausnahme gehören kollenchymatische Bewegungszellen, wie das bei *Menispermaceen* (*Haberlandt* l. c.) und manchen Gräsern (*Wóycicki* 1910) der Fall ist. Zu diesen Ausnahmefällen müssen wir nun auch die kollenchymatoiden Bewegungszellen der *Sparmannia* zählen. *Göbel* (1930, S. 1182) führt auch einen Fall an, wo das Gelenk, aus Zellen mit kollenchymatisch verdickten Wänden erbaut, sich im Blattstiel von *Angioteris* befindet. Die Beschreibung lautet wie folgt: „Meiner Ansicht nach haben wir es bei diesen Gelenken mit Stellen zu tun, an denen das Wach-

stum zuletzt erlischt und die noch vorhandenen Baustoffe zur kollenchymatischen Verdickung der Zellmembranen verwendet werden, dadurch können diese Gelenke zunächst nur mechanisch von Bedeutung sein".

Die Entstehung der kollenchymatoid verdickten Bewegungszellen in dem Bewegungsgelenk der *Sparmannia* steht höchstwahrscheinlich im Zusammenhang mit dem Gelenkcharakter dieses Organs. Es stimmen damit einige Tatsachen überein, welche schon *Godlewski* sen. (1888) anlässlich der Experimente *Wortmann's* (1887) anführt. *Godlewski* äussert sich nämlich folgendermassen:

„In der Arbeit, welche uns zu dieser Notiz, veranlasste, berichtet *Wortmann* über Versuche, bei welchen er Internodien einiger Sprosse geotropisch oder heliotropisch reizte, zugleich aber dafür sorgte, dass die Krümmung, welche durch diesen Reiz erfolgen sollte, verhindert wird. Nun beobachtete *Wortmann*, dass das Protoplasma sich an einer durch Richtung des Reizes bedingten Seite des Organs ansammelte, und dass an dieser Seite die Zellen stark kollenchymatisch verdickt wurden, viel stärker als an der gegenüberliegenden Seite. Ist dieser Reiz das Licht, so bewirkt eben dieses Licht, dass das Plasma nach der Richtung der einfallenden Strahlen hin wandert, dass es sich an der stärker beleuchteten Seite ansammelt, und dass es hier die kollenchymatische Wandverdickung verursacht. Nun liegt die Annahme sehr nahe, dass, wenn das wachsende Internodium an allen Seiten gleichmässig stark vom Lichte getroffen wird, sich in Folge dieser Lichtwirkung in den äusseren Rindenzellen mehr Plasma ansammelt als in den inneren, und dass eben aus diesem Grunde die kollenchymatische Ausbildung der äusseren Rindengewebe eines allseitig beleuchteten Internodiums zur Ausbildung kommt. Dass das Licht zur Ausbildung des Kollenchyms der Stengel notwendig ist, ist längst bekannt; wir wissen ja, dass bei den etiolierten Pflanzen das Kollenchym kaum angedeutet wird, bisher wusste man aber nicht zu erklären, auf welche Weise das Licht hier mitwirkt, jetzt aber, auf Grund von *Wortmann's* Versuchen, können wir sagen, dass dieser Einfluss in der einziehenden Wirkung, welche das Licht auf das spezifische Sprossplasma ausübt, begründet ist; und also, wenigstens mit grosser Wahrscheinlichkeit, können wir den Satz aussprechen: dass die Ausbildung des Kollenchyms unter der Epidermis der Stengel vieler Pflanzen eine Folge des positiven Heliotropismus des spezifischen Sprossplasmas ist".

Dass auf die Bildung des Kollenchyms in dem von mir beschriebenen Gelenk der *Sparmannia* das Licht einwirkt, würde die Tatsache hinweisen, dass jenes Organ, wie das *Rina Scott* (1903) nachdrücklich betont, auf den Lichtreiz reagiert. Wenn wir sodann den Längsschnitt des Gelenks betrachten, bemerken wir, dass zwar kollenchymatoide Zellen in dem ganzen Periblem des gekrümmten Gelenks, sowohl auf der Rücken-

wie auch der Bauchseite ausgebildet sind, dass wir aber auf der Bauchseite (Fig. 19 — „c“) stärker verdickte Zellwände der Epidermis sehen als an der Rückenwand der Krümmung. Das würde ungefähr mit den Experimenten W o r t m a n n's und mit der Hypothese G o d l e w s k i's übereinstimmen, ausserdem stimmt es mit dem Mechanismus der Bewegungen der Staubfäden der S p a r m a n n i a laut der Interpretation und den Experimenten B ü n n i n g's (1928/29 und 1930) überein. Der genannte Verfasser spricht nämlich (1930, S. 285 — 6): „Die Membranquellung (sie beschränkt sich zur Hauptsache auf die nach aussen liegenden Wände) veranlasst eine geringe Verdickung des Filamentes“.

TRENNUNGSGEWEBE.

Das Blütengelenk der S p a r m a n n i a geht, wie schon oben bemerkt wurde, von einer Bewegungsfunktion zur Trennungsfunktion bei verblühten Blüten, welche nicht fruchtbar waren, über und veranlasst die Abtrennung der Blüte samt dem Perikladium.

Hier muss bemerkt werden, dass der Abstoss ganzer Blüten und Blütenstände nur bei einer geringen Anzahl von Pflanzen vorkommt. Diese Erscheinungen (siehe P f e i f f e r — 1928, S. 63) wurden schon von M o h l im Jahre 1860 und K u b a r t 1906 beschrieben.

Wie bekannt, wurden von H a n n i g (1913 — S. 422 vergl. auch P f e i f f e r 1928 — S. 64) folgende 3 Typen der Trennungszonen zum Abwurf unverletzter Blüten unterschieden und zwar:

1. Abtrennung an der Basis des Blütenstiels.
2. Abtrennung an der Spitze des Blütenstiels.
3. Abtrennung in der Mitte oder kurz über der Basis des Blütenstiels.

Bei Besprechung der Histologie der Trennungszone unterscheidet P f e i f f e r, indem er auch hier die Untersuchungen H a n n i g's in erster Linie berücksichtigt, ebenfalls 3 Typen von Trennungsgeweben (P f e i f f e r 1928 — S. 66):

„I. Trennungsgewebe aus ziemlich tafelförmigen, parallel zur Separationszone gestreckten Elementen, entsprechend den Zellen typischer Folgermeristeme, aber mehr minder primärer Entstehung;

II. Elemente der Trennungszone ziemlich abgerundet oder höchst wenig gestreckt und von geringem Grössenunterschiede gegenüber den Nachbarzellen.

III. Trennungszone wird von relativ englumigen, deutlich isodiametrischen oder etwas abgerundeten Zellen aufgebaut, die in der Grösse von den benachbarten Elementen sehr verschieden sind".

Das von mir bereits beschriebene Trennungswebe bei *Sparmannia*, können wir, mit Rücksicht auf seine Lage, zum III. Typus *Hannig's* zählen, d. h. zu diesem, welches in der Mitte des Blütenstieles liegt (*Hannig*, wie andere Autoren, unterscheidet nicht das *Velenovskij's*che Perikladium).

Den histologischen Bau dieses Gewebes bei *Sparmannia* kann man zum Übergangstypus zwischen dem 2. und 3. *Pfeifferschen* Typus zählen, da es aus etwas abgerundeten kleineren Zellen gebaut ist als es die umgebenden Zellen sind. Dieses Gewebe ist nur in der Rindenschicht enthalten und die Wände seiner Zellen geben im Unterschied zu den Nachbarzellen eine sehr starke Leptomin-Reaktion (Peroxydase). Eine ähnliche Reaktion wies *Rouppert* (1919 — S. 13) im Trennungsgewebe nach, welches die Perldrüsen von den Blättern der Weinrebe abtrennt. Das Auftreten dieser Reaktion bei *Sparmannia* in jenem Gewebe habe ich nicht nur in der Phase festgestellt wenn es seine Trennungsfunktion ausübt, sondern auch schon im Blütenstadium, wenn dieses Gewebe als Bewegungsgewebe funktioniert, ja sogar im Knospen- und Fruchtestadium. Die Leptominreaktion machte ich mit Hilfe von Benzidin und H_2O_2 nach der durch *Wodziczko* (1921) verbesserten Methode von *Raciborski* (1898), da ich das Benzidin in Azeton auflöste. Nachdem ich das Präparat mit azetoniertem Benzidin übergoss und eine schwache Lösung von Perhydrol hinzufügte, erhielt ich in dem erwähnten Gewebe eine intensive blaue Färbung der Wände. Diese Reaktion erhielt ich auch durch Benzidin, welches in mit ein wenig Essigsäure versetztem Wasser nach Zugabe von Perhydrol aufgelöst worden war. Diese Reaktion trachtete ich auch *in vivo* hervorzurufen, indem ich die abgeschnittenen Blütenstiele in Benzidin tauchte, wobei das Benzidin im gewöhnlichen Wasserleitungswasser aufgelöst war, so dass das Benzidin durch die Gefässe geleitet in das Gewebe kam, wodurch die Wände dieses Ge-

webes schon nach Verlauf von 3 Stunden gelb, und bei längerem Einwirken des Benzidins, schwärzlich wurden. Ich erhielt beim Material *in vivo* nie eine blaue Färbung der Wände, sondern immer eine gelbe, also eine Aldehydreaktion des Benzidins.

Die Markzellen im Trennungsgewebe sind etwas kürzer als die Nachbarzellen, unterscheiden sich sonst von ihnen weder durch die Gestalt noch durch die Dicke der Wände. Eine ähnliche Gestalt der Zellen im Trennungsgewebe besitzen auch *Solanum lycopersicum* und *Nicotiana*, welche auch einen ähnlichen Abtrennungsprozess, den Kendall (1918) beschrieben hat, aufweisen. Dieser Prozess beruht auf dem Auseinanderfallen der Zellen, was durch Auflösen der Mittellamellen hervorgerufen wird. Es besteht jedoch ein gewisser Unterschied zwischen dem Trennungsprozess bei *Sparmannia* und demjenigen bei *Solanum lycopersicum* und *Nicotiana*. Während der Trennungsprozess bei *Sparmannia* nur zwischen zwei Zellschichten vor sich geht, dehnt er sich bei *Solanum lycopersicum* über 3—4 Schichten aus, bei *Nicotiana* umfasst er eine noch grössere Anzahl von Schichten, so dass ganze Gruppen von Zellen abgetrennt werden und der Trennungsprozess überhaupt alle Schichten des Trennungsgürtels umfasst, nur die Gefässe und Epidermis werden abgerissen und abgebrochen. Bei *Solanum lycopersicum* beginnt das Abtrennen meistens im Mark, was ich nie bei *Sparmannia* bemerkte (Fig. 18), wo der ganze Trennungsprozess sich in der Rinde abspielt und der Gefässring samt dem Mark wahrscheinlich rein mechanisch abgebrochen wird. Ich sah nämlich nie ein Mark, wo ein Trennungsprozess vor sich ginge; entweder war die Trennung schon in der Gänze erfolgt, oder aber hatte der Trennungsprozess, wie ich das bei einigen Exemplaren beobachtete (Fig. 25, Taf. XI), schon in der Rinde seinen Abschluss gefunden so, dass das Mark samt dem Gefässring gewissermassen auf den mechanischen Abstoss wartete. Figur 26 stellt die Narbe nach Abfall des Perikladiums dar. Dem Prozess des Blütenabfalls bei *Sparmannia* ähnelt vielleicht eher derjenige von *Mercurialis annua*, den Wettstein (1916) beschrieben hat. Hier beruht der Prozess ebenfalls auf der Auflösung der Mittellamelle und geht ebenfalls nur in der Rindeusicht vor sich, der Rest wird mechanisch abgestossen.

Nach dem Abfall der Blüte samt dem Perikladium was

von dem soeben beschriebenen Gewebe veranlasst wird, verbleibt noch der Blütenstiel so lange im Blütenstand, bis sich an seiner Basis ein Trennungsgewebe ausgebildet hat. Dieses gänzlich verschiedene Gewebe läuft knapp über der Basis, in einer solch geringen Entfernung, dass sie nur im Mikroskop sichtbar ist und besitzt keine Kerbe, wie das beim Gelenk der Fall war. Im Längsschnitt gesehen (Fig. 22, Taf. XI.) verläuft es bogenförmig, quer durch den ganzen Blütenstiel und nicht nur durch die Rinde sondern auch durch das Mark; die Gefässbündel fallen von selbst ab. Infolge des bogenförmigen Lauf des Trennungsgewebes hat die Narbe des abgestossenen Blütenstiels eine schüsselförmige Gestalt. Mit Rücksicht auf seine Lage kann man dieses Gewebe dem I. Typus H a n n i g's anschliessen, also den Geweben, welche sich an der Basis des Blütenstieles befinden.

In histologischer Hinsicht ist dieses Gewebe dem von mir soeben beschriebenen Trennungsgewebe im Gelenk gar nicht ähnlich. P f e i f f e r führt in seiner Monographie der Trennungsgeweben (1928) einen derartigen Typus von Trennungsgeweben im Blütenstiele überhaupt nicht an. Wie ich schon bemerkt habe, ist dieses Gewebe, im Gegensatz zum vorhergehenden, sekundärer Herkunft und entsteht vor dem Abfall des Blütenstiels. Dieses Gewebe entsteh auf folgende Weise: In normalen Zellen, welche an der Stelle, wo das Gewebe läuft, liegen, entstanden sekundäre dünnwandige Querwände, in deren Nähe sich der stark ausgebildete Kern und ziemlich viel Stärke befindet (Fig. 23). Das Interessanteste ist jedoch die chemische Veränderung, welche während des Abfallens des Blütenstieles vor sich geht. Der Teil des Gewebes nämlich, welcher die Narbe des abgefallenen Blütenstieles bilden wird, weist weitgehende chemische Veränderungen auf. Vor dem Abfall verholzen die Wände dieser Zellen. Unter der Einwirkung von Phlorogluzin und Salzsäure färben sie sich intensiv rot und auch das Resorzinblau, welches ausschliesslich nur Holz und Kallose färbt, färbt dieses Gewebe grünlich blau. Auf Fig. 6 ist jener verholzte Gewebeteil auf diese Weise sichtbar gemacht worden, dass ein Stückchen desselben erst nach einer Mazerierung mit Hilfe von Perhydrol bei 50° C photographiert wurde. Auf diese Weise wurden die Mittellamellen der Nachbarzellen aufgelöst und die verholzten Zellen blieben natürlich unverändert.

Die Zellen des soeben beschriebenen Trennungsgewebes besitzen Zellulosewände, welche sich unter Einwirkung von Schwe-

felsäure und Jod in Jockalium deutlich blau färben. Der Abfall entsteht höchstwahrscheinlich durch Verholzung des Gewebes, welches später die Narbe des abgefallenen Blütenstieles bildet, wodurch die längs des Blütenstieles laufenden Zellwände knapp bei jenen sekundären dünnwandigen Querwänden, welche das Trennungsgewebe bilden, abbrechen. Ein Auflösen der Zellwände konnte ich hier nicht bemerken, wie das Charles P. Dutt (1928) beim Abfall der Baumwollblüte bemerkte, wo die Trennungsschicht durch das Auflösen der Zellwände entsteht und wo eine Teilung der Zellen nicht vorkommt. In meinem Falle sind die Zellwände, besonders bei der Narbe des Blütenstieles, wie abgeschnitten (Fig. 20, Taf. X). Das Trennungsgewebe selbst bleibt fast in der Gänze in dem basalen Teil der Synfloreszenz und bildet nach dem Abfall des Blütenstieles eine schüsselförmige Narbe. Die Zellwände dieser Narbe verkorken mit der Zeit.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Der Blütenstiel von *Sparmannia africana* besteht aus einem prismaähnlichen, oberen Teil, welcher noch zur Blüte gehört und welchen Velenovsky „Perikladium“ nennt, und aus einem zylindrischen unteren Teil, dem eigentlichen Blütenstiel.

2. Das Perikladium ist mit dem eigentlichen Blütenstiel mittels eines Gelenks verbunden. Das Gelenk hat die Gestalt einer Kerbe.

3. Das Gewebe des Gelenks unterscheidet sich in der primären Rinde von den Nachbargeweben; es besitzt nämlich im Unterschied von den Nachbarzellen kleinere, etwas abgerundete, würfelförmige und kollenchymatoid verdickte Zellen, welche eine Leptominreaktion geben. Die zum Gelenk gehörenden Markzellen sind etwas kürzer als die übrigen Markzellen und unterscheiden sich von ihnen weder durch ihre Gestalt noch durch die Dicke der Wände. Der Gefässbündelring läuft samt der Stärkescheide unverändert durch das Gelenk.

4. Während der Bewegungen öffnen sich die „Lippen“ des Gelenks an der Rückenseite infolge der Vergrößerung der Lumina jener Zellen, welche zwischen diesen Lippen, die eine Kerbe bilden, liegen; an der Bauchseite dagegen sind die Lippen zusammengeschmürt infolge der Verminderung der Lumina dieser Zellen, welche zwischen diesen Lippen liegen. Ausser den Bewegungen im Gelenke selbst, veranlasst der apikale Teil des Blüten-

stieles eine Wachstumsbewegung, wobei der apikale Teil sehr oft selbst Krümmungsbewegungen vollführt, während das Gelenk in diesen Fällen untätig ist.

5. Im Fruchstadium sind die Lippen des Gelenks zusammengepresst und diese Teile des Blütenstieles und des Perikladiums, welche an das Gelenk grenzen, sind ziemlich stark angeschwollen. Das Bewegungsgewebe selbst zeigt in diesem Stadium in der Rindenschicht fast keine Veränderungen auf.

6. Bei nichtbestäubten oder aus einem andern Grunde abzustossenden Blüten übt das Gelenk die Funktionen eines Trennungsgewebes aus, wobei der Prozess des Abfallens durch Auflösung der Mittellamelle zwischen zweien Zellenschichten bedingt wird, wodurch das Auseinanderrücken der Zellen zustande kommt. Das Auseinanderrücken erfolgt nur in der Rindenschicht des Trennungsgürtels, während der Gefässbündelring samt dem Mark mechanisch abgebrochen wird.

7. Der übriggebliebene eigentliche Blütenstiel fällt ab, da ein sekundäres Trennungsgewebe entsteht, das aber keine Kerbe hat und in dem Augenblick erscheint, wenn der Blütenstiel abfallen soll.

8. Der Prozess des Abfallens der blütenlosen Blütenstiele geht wahrscheinlich infolge Verholzung des Gewebes, welches später die Narbe des abgefallenen Blütenstieles bildet, vor sich, wodurch die Zellwände, welche längs des Blütenstieles laufen, abbrechen, und zwar knapp bei jenen dünnen Querwänden, welche das Trennungsgewebe bilden und welche fast in der Gänze im basalen Teil der Synfloreszenz bleiben und hernach die Narbe des abgefallenen Blütenstieles bilden; nach einiger Zeit verkorkt diese Narbe.

Diese Arbeit führte ich im Janczewski' Botanischen Laboratorium der Jagellonischer Universität in Krakau aus, unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. K a z i m i e r z R o u p p e r t, welchem ich auch an dieser Stelle für seine mannigfachen Ratschläge meinen tiefempfundenen Dank ausspreche. Meinen besten Dank drücke ich ebenfalls aus den Herren: Dozenten K a z i m i e r z P i e c h für die Hilfe bei Verfassung des Textes meiner Arbeit, Dr. K a r o l S t a r m a c h für die Ausführung der Photographien und endlich meinem Kollegen T a d e u s z S t a c h y r a für die Anfertigung einiger Zeichnungen.

Laboratorium Botanicum Janczewskianum Un. Jag. — Kraków,
Aleja Mickiewicza 21.

TAFELERKLÄRUNG.
Sparmannia africana L.

TAFEL VIII.

- Fig. 1. — Abnormale Senkung der Kelchblattbasis bei der Blüte.
 „ 2. — Querschnitt des Blütenstieles. Vergr. 30.
 „ 3. — Querschnitt des Perikladiums. Vergr. 30.
 „ 4. — Querschnitt des Gelenks. Vergr. 30.
 „ 5. — Längsschnitt durch das Gelenk. Vergr. 30.
 „ 6. — Das verholzte Gewebe, welches die Narbe des abgefallenen Blütenstieles bildet, sichtbar nach dem Ausmazerieren des übrigen Gewebes. Vergr. 30.
 „ 7. — Epidermis und Periblemschichten des Gelenks bei starker Vergrößerung (357).

TAFEL IX.

- Fig. 8. — Das Gelenk im aufrechten Blütenstiel. P — Perikladium, G — Gelenk, B — Blütenstiel, a — d — „Lippen”.
 „ 9. — Das Gelenk im gekrümmten Blütenstiel. P — Perikladium, G — Gelenk, B — Blütenstiel, a — d — „Lippen”.
 „ 10. — Medianer Längsschnitt durch den abnormal knotig verdickten, apikalen Teil des Blütenstieles. P — Perikladium, B — Blütenstiel. Vergr. 68.
 „ 11. — Längsschnitt durch das Gelenk im gekrümmten Blütenstiel. „a” „c” — „Lippen”. Vergr. 68.
 „ 12. — Medianer Längsschnitt durch den Blütenstiel und Perikladium auf einem sehr frühzeitigen Entwicklungsstadium der Blüte. G — Gelenk, B — Blütenstiel. Vergr. 68.
 „ 13. — Der beim Gelenk geknickte Blütenstiel.
 „ 14. — Medianer Längsschnitt der „Lippen”-paare „a” und „c” des Gelenks bei stärkerer Vergrößerung (193).
 „ 15. — Medianer Längsschnitt durch das Perikladium und den oberen Teil der Blüte im Anfangsstadium der Entwicklung des Perikladiums. G. — Gelenk. Vergr. 68.
 „ 16. — Medianer Längsschnitt durch das Gelenk bei der geknickten Stellung der Blüte; die zusammengepressten „Lippen” „c” und die geöffneten „Lippen” „a” sichtbar. B — Blütenstiel, P — Perikladium, r — Rückenseite und b — Bauchseite des Blütenstieles. Vergr. 68.
 „ 17. — Medianer Längsschnitt durch den Gelenkteil im geknickten Blütenstiel der *Sparmannia*, wo die „Lippen” untätig geblieben sind. Buchstabendeutung wie in Fig. 16. Vergr. 68.
 „ 18. — Die auseinanderdrückenden Zellen der primären Rinde des Gelenks als Trennungsgewebe funktionierend. Vergr. 193.

TAFEL X.

- Fig. 19. — Die „Lippen“ „c“ und „a“ des Gelenks bei starker Vergrößerung (1560).
 „ 20. — Narben am Ansatz und auf dem abgefallenen Blütenstiel. Vergr. 293.
 „ 21. — Querschnitt durch das Gelenk bei stärkerer Vergrößerung (293), kollenchymatoid, verdickte Zellen in der Rindenschicht zeigend.

TAFEL XI.

- Fig. 22. — Das Trennungsgewebe am Ansatz des Blütenstieles. B — Blütenstiel. Vergr. 60.
 „ 23. — Das Trennungsgewebe am Ansatz des Blütenstieles bei stärkerer Vergrößerung (280).
 „ 24. — Längsschnitt des Gelenks im Fruchtstadium der Blüte. Vergr. 60.
 „ 25. — Das Trennungsgewebe, welches das Perikladium samt der Blüte abschneidet, im Moment der vollständigen Ablösung der Rindenteile. Vergr. 60.
 „ 26. — Narbe im Gelenk nach dem Abfallen des Perikladiums (Längsschnitt). Vergr. 280.

LITERATURVERZEICHNIS.

- Anderson B. — 1927: Über die Struktur der Kollenchymzellwand auf Grund mikrochemischer Untersuchungen.
 Sitzb. Akad. Wiss. Wien. Mathem.-naturw. Klasse, Abt. I. 136. Band.
 Bü n n i n g E. — 1928/29: Untersuchungen über die Seismoreaktionen von Staubgefäßen und Narben. Zft. f. Bot. XXI.
 Bü n n i n g E. — 1930: Über die Reizbewegungen der Staubblätter von *Sparmannia africana*.
 Proceed. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam XXXIII. Nr. 3.
 Cooper C. — 1927: Anatomy and development of tomato flower. Bot. Gaz. 83.
 Dumont A. — 1887: Recherches sur l'anatomie comparée des Malvacées, Tiliacées, Sterculiacées. Ann. Scien. Nat. VI.
 Dutt C. — 1928: Abscission in cotton flowers. Bot. Gaz. 85.
 Goebel K. — 1924: Entfaltungsbewegungen der Pflanzen.
 „ „ — 1930: Organographie der Pflanzen.
 „ „ — 1931: Blütenbildung und Sprossgestaltung.
 Godlewski E. sen. — 1888: Einige Bemerkungen zur Auffassung der Reizerscheinungen an den wachsenden Pflanzenteilen. — Bot. Centralblatt, XXXIV.
 Guttentberg H. — 1926: Die Bewegungsgewebe. Handb. der Pflanzenanatomie V.
 Haberlandt G. — 1924: Physiologische Pflanzenanatomie. VI. Aufl.

- H a n n i g E. — 1913: Untersuchungen über das Abstossen von Blüten unter dem Einfluss äusserer Bedingungen. Zeitschrift für Bot. V.
- K e n d a l l J. — 1918. Abscission of flowers and fruits in the *Solanaceae*, with special reference to *Nicotiana*. Univ. of California Publ. in Botany V. Nr. 12.
- P f e i f f e r H. — 1928: Die pflanzlichen Trennungsgewebe. Handb. der Pflanzenanatomie V.
- R a c i b o r s k i M. — 1898: Ein Inhaltkörper des Leptoms. Ber. d. d. Bot. Ges. XVI.
- R a c i b o r s k i M. — 1898: Weitere Mitteilungen über das Leptomin. Ber. d. d. Bot. Ges. XVI.
- R o u p p e r t K. — 1918: Studja nad gruczołami parzącymi i perelkowymi roślin. Rozpr. Wydz. Matem. Przyr. Akad. Um. 18. B.
- S c h w a r z W. — 1929: Zur physiologischen Anatomie der Fruchstiele schwerer Früchte. Planta 8.
- S c o t t R. — 1903: On the Movements of the Flowers of *Sparmannia africana* and their Demonstration by means of the Kinetograph. Annals of Botany. XVII.
- V e l e n o v s k y J. — 1904: Die gegliederten Blüten. Beih. zum Bot. Centr. XVI.
- V e l e n o v s k y J. — 1910: Vergleichende Morphologie der Pflanzen. III. Teil. Prag 1910.
- W e t t s t e i n R. — 1916: Das Abschleudern der männlichen Blüten bei *Mercurialis*. Ber. d. d. Bot. Ges. XXXIV.
- W o d z i c z k o A. — 1921: Badania nad rozmieszczeniem fermentów utleniających u roślin. Prace Uniwers. Pozn. — Sek. Mat.-Przyr. Nr. 3.
- W o r t m a n n J. — 1887: Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Bot. Zeit. 1887. Nr. 48 — 51.
- W ó y c i c k i Z. — 1910: Über die Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen. Beih. z. Bot. Centrbl. XXVI.