

XXIV.

Beitrag zur Kenntnifs der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen.

Von

F. Noll.

(Mit 4 Holzschnitten.)

Seitdem die Phytodynamik angefangen hat, die Aufmerksamkeit der Pflanzenphysiologen auf ihre interessanten Probleme zu lenken, waren besonders diejenigen Bewegungen, welche man auf äußere Einflüsse zurückführen lernte, der Gegenstand hypothetischer Spekulationen und glücklicherweise auch ernsteren Studiums.

Nachdem die äußeren Erscheinungen bald oberflächlich bekannt und später auch nothdürftig klassifizirt waren, war es vorzüglich die Mechanik der Bewegungen, die man sich in der verschiedensten Weise, je nach dem Stand der anatomischen, physikalischen und chemischen Kenntnisse zurechtzulegen suchte.

So finden wir bei HALES, einem der hervorragendsten Forscher seiner Zeit, die Expansion der Luft als das treibende Prinzip, als die motorische Kraft in die Pflanze verlegt. — Das Gewicht des nach unten drückenden Saftes, das Aufsteigen leichter Dünste, die Richtung der Dämpfe in den Holzgefäßen, das alles waren Dinge, die später noch in ernsthafter Weise herbeigezogen wurden, um die Bewegungen der Pflanzenorgane zu erklären, denen TOURNEFORT sogar Muskeln zuschrieb.

Das Unbefriedigende aller dieser Vorstellungen, die gar nicht mehr zu einer Erklärung auch nur einigermaßen ausreichen wollten, als man die Bewegungen nackter Protoplasmakörper kennen lernte, führte schließlich dazu, daß man sich von mechanischen Erklärungsversuchen als vergeblichen Bemühungen überhaupt ganz lossagte.

Die naturphilosophische Proklamation der Lebenskraft war der Rückschlag, der den voreiligen mechanischen Erklärungsbestrebungen — denen damals noch die nothwendigsten empirischen Grundlagen fehlten, — folgen mußte. Naturwissenschaftlich denkenden Männern mußten aber die Auswüchse der philosophischen Phantasien, welchen das bloße Wort

»Lebenskraft« zur Grundlage diene, bald unwürdig erscheinen, und so finden wir die ernstesten Forscher später wieder bemüht, den kausalen Zusammenhang der beobachteten Erscheinungen zu ergründen.

Während DU HAMEL schon früher das Licht als die Veranlassung zu Bewegungen bei Pflanzen erkannt hatte, führte jetzt KNIGHT den experimentellen Nachweis, daß der aufrechte Wuchs der Stämme, die Abwärtsrichtung der Wurzeln auf die Einwirkung der Schwerkraft zurückzuführen sei. Auch begnügte er sich nicht mit der Feststellung der äußeren Veranlassung zur Bewegung, sondern suchte dieselbe in ihrem Zusammenhang erklärlich zu machen. Die Abwärtsbewegung der Wurzel sollte nach ihm durch das Gewicht ihres eigenen weichen Gewebes, die Aufwärtskrümmung horizontal gelegter Stengel dagegen durch den schweren Nahrungssaft veranlaßt werden, der, sich nach der Unterseite ziehend, diese zu stärkerem Wachsthum veranlasse.

Alle auch noch so geistreichen mechanischen Theorien über die beobachteten Reizbewegungen mußten aber noch das Ziel damals verfehlen, weil eine der fundamentalsten Kräfte, die im Pflanzenkörper zur Geltung kommen, noch gar nicht bekannt war. Erst als DUTROCHET im Jahre 1826 die Endosmose entdeckt hatte und bald darauf die Erscheinungen derselben bei Pflanzenzellen wahrnahm, konnte man dem Kern der Sache näher kommen. Die bewegenden Kräfte wurden seitdem vor allem in das saftreiche Parenchym verlegt, das man früher als ganz passiv gegenüber den kontraktionsfähigen Gefäßbündeln angesehen hatte, welchen letzteren aber immer noch eine gewisse Rolle bei der Bewegung zugeschrieben wurde. Aber wenn auch DUTROCHET selbst noch keine befriedigende Theorie der Bewegungen aufstellen konnte, so hat er doch den Weg angegeben, auf dem die neueren Forschungen erfolgreich weiter geschritten sind. Ohne auf die umfangreiche literarische Behandlung, welche die phytodynamischen Fragen seitdem erfahren haben ¹⁾, hier näher eingehen zu können, möge nur noch der heutige Stand unserer Kenntnisse kurz präzisirt werden, soweit er zunächst die Reizkrümmungen membranbegabter Zellen betrifft. Diese Kenntnisse verdankt man vor allem den grundlegenden bezüglichen Untersuchungen von SACCS ²⁾. Durch dieselben ist festgestellt, daß die he-

1) Die wichtigste neuere Literatur findet man in den neueren Publikationen, z. B. bei WORTMANN: Zur Kenntniß der Reizbewegungen. (Bot. Ztg. 1887, No. 48—54) zumal auch in Lehr- und Handbüchern angeführt und zum Theil kritisch beleuchtet. Wer sich näher für den Gegenstand interessirt, wird die wichtigste Literatur ohnehin schon kennen, so daß ich mich hier darauf beschränken kann, die mir am wichtigsten erscheinenden Schriften und solche, die meine Untersuchungen direkt berühren, als Citate anzuführen, denn bei diesem Aufsatz kommt es mir weniger auf erschöpfende historische Kritik, als auf Mittheilung neuer, und entsprechende Verwerthung älterer Beobachtungen an.

2) Vergleiche das Literaturverzeichnis in SACCS' Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg. Bd. III.

liotropischen und geotropischen Bewegungen nur in wachsenden Theilen (oder in wenigen eigens beweglich bleibenden ausgewachsenen Theilen — Blattpolster —) stattfinden, daß die Bewegung überhaupt sich als ein eigenartig beeinflusstes Wachsthum darstellt, welches einseitig gefördert, beziehungsweise verlangsamt, zu Längendifferenzen von Organhälften führt, deren nothwendige Folge eben eine Krümmungsbewegung ist.

SACHS zeigte an der Hand genauer Messungen, daß die konvex werdende Seite des Organs schneller wächst als normal, die konkav werdende Seite dagegen langsamer. Die konkav werdende Seite kann sogar in besonders bemerkenswerthen Fällen geradezu ein Verkürzung erfahren. In dieser Weise vermag sowohl das Licht wie die Schwerkraft, vermögen Wärme, Feuchtigkeit und bestimmte chemisch wirksame Stoffe das Wachsthum zu beeinflussen.

SACHS war es auch, der das Unzulängliche einer rein mechanischen Erklärung hervorhob und die Vorgänge dabei als Reizersehnungen erkannte¹⁾, deren kausaler Zusammenhang wie der aller sogenannten Reizersehnungen uns noch lange räthselhaft und wunderbar bleiben wird. Mit dieser Erkenntniß war ein wichtiger Wendepunkt in der Auffassung der Erscheinungen geschaffen. Schwerkraft und Licht wirken demnach nicht rein physikalisch, sondern als Reize auf das lebendige Protoplasma wachsender Zellen ein und bewirken eine Veränderung des Wachsthums je nach der Richtung, in welcher der Plasmakörper vom Reiz getroffen wird.

Über die Art und Weise, wie nun einmal die Schwerkraft, das andere mal das Licht, oder Feuchtigkeit oder Berührung (Reibung) die Lebendthätigkeit des Plasmas beeinflussen, kann man sich zwar wohl Hypothesen bilden, und man hat dies mit Herbeiziehung molekularer Bewegungen schon versucht. Alle diese Anschauungen haben aber der Natur der Sache nach nur einen zweifelhaften subjektiven Werth.

Was jetzt noch bei der Erscheinung als »Reiz« bezeichnet werden muß, das wird also vorläufig noch eine Lücke in der kausal-mechanischen Auffassung der Naturvorgänge bleiben müssen, denn darüber können wir uns überhaupt noch keine Vorstellung machen, die empirisch irgendwie gestützt wäre. Wohl aber kann die exakte Forschung da einsetzen, wo die Reizersehnung anfängt, sich in Vorgängen zu äußern, die unserer heutigen chemisch-physikalischen Bildung zugänglich und verständlich sind. Die nächste Aufgabe beim weiteren Vordringen in die Frage ist demnach das

logie, II. Aufl. 1887, pag. 740, und in SACHS' Handbuch der Experimentalphysiologie. Leipzig 1865, pag. 38 und 88—112.

1) Besonders die beiden Aufsätze von SACHS: Über das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. Bot. Inst. Würzburg I, pag. 385 u. 584 und

Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Ebenda II. 1882. p. 226. brachten Klarheit darüber.

Aufsuchen der ersten kontrollirbaren Arbeitsleistung, als welche sich die Reizauslösung zu erkennen giebt.

Nachdem durch SACHS die Modifikation des Wachsthum als das faßbare, konkrete Moment aufgefunden war, war auch der exakten Weiterforschung damit der Weg gezeigt: Die Mechanik der Reizkrümmungen erforschen, heißt zunächst die Mechanik des Wachsthum überhaupt zu studiren.

Von Bedeutung für die Lösung dieser Frage war daher die durch SACHS¹⁾ und DE VRIES²⁾ herbeigeführte Kenntniß der Abhängigkeit des Wachsthum behüteter Zellen vom Turgor. DE VRIES nahm diesen Faktor des Wachsthum denn auch in Anspruch, um die Reizkrümmungen wachsender Pflanzentheile zu erklären, indem er die Differenz im Zuwachs antagonistischer Seiten auf Turgordifferenzen zurückführte. SACHS betonte demgegenüber scharf (wie es 1854 auch schon WIGAND gegenüber der DUTROCHET'schen Theorie gethan) daß auch in einzelligen Organen geotropische und heliotropische Krümmungen ganz ebenso auftreten, wie in mehrzelligen, daß in ersteren aber von Turgordifferenzen keine Rede sein könne und daher jede Erklärung der Reizbewegungen, welche sich auf den mehrzelligen Bau eines Organes gründet, als falsch abzuweisen sei.

Eine Erklärung, die allgemeine Geltung haben und damit der Wahrheit voraussichtlich näher kommen soll, muß daher von den einzelligen resp. von den nicht cellulären Pflanz ihren Ausgang nehmen. Auch bei diesen Pflanzen ist das Längenwachstum vom Turgor abhängig und da bei dem überall gleichmäßigen Turgordruck dieser Pflanz sich bei der Krümmung dennoch die Membran einer Seite stärker verlängert, als die der gegenüberliegenden, so muß es an den Eigenschaften der Membran selbst liegen, daß sie verschieden stark sich streckt.

So führt die Betrachtung der Reizbewegungen einzelliger Pflanzen nothwendig auf die Eigenschaften der Membran hin, die unter normalen Verhältnissen vom Turgor elastisch gedehnt ist und durch ihre pralle Spannung die Festigkeit und Lage des Organs gewährleistet. Einseitige Veränderungen im Wachsthum oder auch nur in der Dehnungsfähigkeit der Membran werden so als Krümmungen der Zelle zum Ausdruck kommen müssen.

Auch für vielzellige Organe würde diese Erklärungsweise, falls sich sichere Anhaltspunkte dafür in der Wirklichkeit böten, mit kleinen Modifikationen vollkommen anwendbar sein.

Diese Überlegung ist denn auch schon von verschiedenen Autoren für die Erklärung der Reizkrümmungen in Betracht gezogen worden und hatte zumal für den Heliotropismus direkte Beobachtungen für sich, — Beobachtungen, aus denen hervorging, daß die Membranen im Dunklen und im

1) SACHS Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874. (3. Buch, § 44).

2) DE VRIES, Untersuchungen über die mechan. Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877.

Schatten dünner und geschmeidiger ausgebildet werden, als in vollem Licht. In der vierten Auflage seines Lehrbuches giebt Sachs diesem Gedanken einen bestimmteren Ausdruck, indem er, auf die Untersuchungen KRAUS' hinweisend, daß durch Lichtmangel die Dehnbarkeit der Membran gesteigert wird, fortfährt: »Dasselbe ließe sich nicht nur für die Schatten-seite eines zum Licht hingekrümmten vielzelligen Internodiums, sondern auch für einen Vaucherien- oder Nitellenschlauch annehmen, indem man glauben könnte, daß die Wand auf der Lichtseite sich stärker verdickt und deshalb minder dehnbar wird, dem Saftdruck also weniger nachgiebt und infolge dessen auch langsamer wächst. Beobachtungen an einzelligen heliotropisch gekrümmten Schläuchen liegen jedoch nicht vor.«

Dahinzielende Beobachtungen hat nun vor Kurzem WORTMANN¹⁾ vorgenommen, und zwar führten ihn seine Untersuchungen zu dem Resultate, daß bei einzelligen Schläuchen eine einseitige Verdickung der Membran die Krümmungsursache abgibt, bei vielzelligen Organen dieselbe Krümmung aber durch Verdickung der ganzen Wände in den Zellen der konkav werdenden Seite zu Stande komme. Die Membranverdickung selbst erklärt er aber als Folge einer Protoplasmaansammlung an der jeweilig konkav werdenden Orgauseite. — Verschiedene Punkte, denen ich in diesen Ausführungen nicht zustimmen konnte²⁾ veranlaßten mich, auch meinerseits die Frage noch einmal selbständig experimentell zu untersuchen. Es bewogen mich dazu hauptsächlich folgende Punkte der WORTMANN'schen Untersuchung:

Die Resultate derselben sind nicht während der Bewegung, zumal nicht bei der beginnenden Krümmung, wo doch die Veranlassung zur Krümmung zum normalen Zustand hinzutritt, gewonnen, sondern nach derselben, an fertig gekrümmten Objekten. Das für die mehrzelligen Pflanzen angegebene Resultat ist zudem aus Versuchen entnommen, in denen die Krümmung ganz verhindert, und die Pflanze lange Zeit ganz abnormen Bedingungen ausgesetzt war. — Demgegenüber schien es mir geboten, die Krümmungsmechanik während der Bewegung selbst, sozusagen in flagranti bei normalem Verlauf festzustellen. Nur so ist die Garantie geboten, daß die wahrgenommene Veränderung auch wirklich direkt und ursächlich mit der Bewegung zusammenhängt und als primäres Moment angesprochen werden darf. Ich habe die Beobachtungen daher vornehmlich bei eben beginnender Krümmung oder während der Maximalbewegung angestellt, auf die Verhältnisse nach vollendeter Bewegung dagegen keinen Werth mehr gelegt.

Auch gelegentliche Versuche, die ich mit Bryopsis und Derbesien angestellt hatte, ließen mir eine erneute Prüfung der unmittelbaren Krümmungsursache wünschenswerth erscheinen. Die aus einfachen Schläuchen

1) J. WORTMANN, Zur Kenntniß der Reizbewegungen. Bot. Ztg. 1887. No. 48—51. Ders., Einige weitere Versuche über die Reizbewegungen vielzelliger Organe. Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft. 1887. Heft 10. pag. 459.

2) Vergl. mein Referat in der Naturw. Rundschau. 1888. No. 24.

bestehenden Sproßachsen dieser Algen sind sehr ausgesprochen heliotropisch, und ich untersuchte vor einiger Zeit dieselben gerade auch auf eine einseitige Verdickung der Zellmembran bei der Krümmung. Davon war jedoch während der Krümmung nichts zu bemerken; dagegen fiel mir auf, daß an scharf umgebogenen, auch an mechanisch umgeknickten Stellen die Membran gewöhnlich eine größere Dicke zeigte. Diese Veränderung schieu also offenbar eine Folge der stattgehabten Krümmung, nicht aber ihre Ursache zu sein¹⁾. Ich gab den Versuch, die Krümmung auf lokale Verdickungen der Membran zurückzuführen, aber vollends auf, als ich bemerkte, daß die Zellhaut, selbst bei ganz gerade gewachsenen Schläuchen streckenweise ganz verschiedene einseitige Dicke aufwies. (Daß diese dickeren Partien keine Krümmung herbeigeführt hatten, konnte nur daran liegen, daß die Zellhaut an diesen Stellen entsprechend dehnbarer war, als an den dünneren.) Auf eine andere Beobachtung, die mir damals ganz paradox erschien, daß nämlich die Krümmung bei Herabsetzung des Turgors in gleicher Weise wie bei Erhöhung desselben sich verändert, in beiden Fällen nämlich zunächst zunimmt, werde ich später zurückkommen, wenn sich die Erklärung dafür von selbst ergibt.

Drittens bewog mich zur erneuten Untersuchung eine prinzipielle Lücke, die dem WORTMANN'schen Erklärungsversuch anhaftet, nämlich die, daß die auffallendste Veränderung des Wachsthum, seine starke absolute Steigerung auf der Konvexseite, gar keine Erklärung erfährt, sondern nur die einseitige Retardation. Wie man an jedem kräftig sich krümmenden Internodium durch Messung feststellen kann, ist die Retardation des Wachsthum auf der Konkavseite aber meist geringer als die auffallende Acceleration desselben auf der Konvexseite.

Soll eine Erklärung der Krümmungsmeehanik den Thatsachen nahe kommen, so muß dabei vor allem diese Wachsthumförderung als Hauptmoment in Betracht gezogen werden.

Es ist also eine spezielle Wachsthumfrage, die man sich zur Beantwortung hier vorlegen muß, speziell insofern, als es sich darum handelt, die einseitige Beschleunigung desselben zu erklären, allgemein aber inso-

1) Auch bei *Phycomyces* findet man diese Erscheinung unter denselben Umständen vor, wie es ELFVING unabhängig von mir auch auffand und eingehender beschrieben hat: Zur Kenntniß der Krümmungsercheinungen der Pflanzen. Särtryck ur Öfversigt af Finska Vet. Soc.'s Förhandlingar Bd. XXX. Heisingfors 1888. Auch ELFVING ist überzeugt, daß in der Verdickung der Membran unter diesen Umständen eine Folgeerscheinung, nicht die Ursache der Krümmung vorliegt, »daß wenigstens das, was in dem einen Falle als Folge nachgewiesen, in dem andern nicht ohne Beweis als Ursache betrachtet werden darf.« In einem kurz vor der ELFVING'schen Mittheilung erschienenen, oben citirten Referat hatte ich diesem Zweifel auch schon Ausdruck gegeben. An der Berechtigung und Bedeutung dieser Einwürfe hat eine neueste Publikation WORTMANN's: Zur Beurtheilung der Krümmungsercheinungen der Pflanzen. Bot. Ztg. 1888. No. 30 u. 31; nichts geändert.

weit, als die Frage der Mechanik des Wachstums (der Zellstreckung) an sich dabei zur Grundlage dienen muß.

Wie bekannt und schon oben betont, ist die Zellstreckung abhängig vom Turgor der Zelle. SAENS und DE VRIES, welche diese wichtige Tatsache feststellten, bildeten sich auch eine Vorstellung, wie diese Abhängigkeit des Flächenwachstums vom Saftdruck der Vakuolen zu denken sei. Unter der Herrschaft der Intussusceptionstheorie, welche von NÄGELI fast bis zur Gewißheit wahrscheinlich gemacht worden war, ließ sich die aufgefunden Relation am natürlichsten so erklären, daß durch eine Dehnung der Cellulose, d. h. durch ein Auseinanderzerren ihrer Micelle erst der Raum zur Einwanderung und Einlagerung neuer Zellhautmoleküle geschaffen würde.

Heute, wo schwerwiegende Gründe gegen die Intussusceptionslehre vorgebracht, ihre Hauptstützen zusammengerissen sind und tatsächliche Beweise für das Wachstum durch Apposition vorliegen, muß die Zellstreckung und ihre Abhängigkeit vom Turgor mit der neu gewonnenen und für richtig erkannten Anschauung in Einklang gebracht werden. An anderem Orte¹⁾ wurde schon darauf hingewiesen, daß die Relation zwischen Streckung und Turgor im Lichte der Appositionslehre ein notwendiges Postulat ist, nicht aber a priori für die Intussusceptionslehre, und daß neuere Beobachtungen, welche dafür zu sprechen schienen, daß sich eine behäutete Zelle ohne Mitwirkung des Turgors vergrößern könne, tatsächlich diese Relation nicht in Frage stellen.

Übereinstimmend mit dieser Relation faßt man auf Grund der Appositionslehre das Flächenwachstum so auf, daß dasselbe vornehmlich auf einer passiven Dehnung der Wand beruhe, einer Dehnung, die bei gleichmäßig bleibendem Turgor dadurch immer weiter gehen kann, daß die Membran vom Plasma weicher, dehnbarer gemacht, ihre elastische Gegenwirkung daher herabgesetzt wird. Die Ausdehnung von Membranschichten auf diese Art ist keineswegs eine bloße Vermuthung oder notwendige Voraussetzung. Sie läßt sich, wie andere Beobachter (SCHMITZ, STRASBURGER, KLEBS), und auch ich, festgestellt haben, direkt sehen und messen²⁾.

Die Zellstreckung ist in ihrer Mechanik daher unter anderem abhängig von zwei Variablen: Erstens von der Größe des Turgors, zweitens von der Dehnbarkeit der Wand. Eine Förderung des Wachstums, um die es sich hier zunächst handelt, kann also sowohl durch Erhöhung des Turgors als auch durch eine erhöhte Dehnbarkeit der Membran herbeigeführt werden.

1) NOLL, Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Habilitationsschrift. Würzburg 1887. (Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges. zu Frankfurt a. M. Bd. XV. pag. 456.)

2) l. c. pag. 433.

Bei einzelligen Schläuchen, die wir bei der Untersuchung immer zuerst berücksichtigen müssen, fällt eine einseitige Turgorerhöhung weg, es bleibt daher die erhöhte Dehnbarkeit der Membran als das Moment übrig; das bei einzelligen, wie bei vielzelligen Organen eine einseitige Acceleration der Streckung bewirken kann. (Eine Retardation auf der gegenüberliegenden Organseite läßt sich dann analog auf relativ verminderte Dehnbarkeit zurückführen.)

Diese, durch alle bisherigen Betrachtungen sich theoretisch nothwendig aufdrängende mechanische Vorbedingung zur Reizkrümmung war nun experimentell auf ihre wirkliche Existenz hin zu prüfen.

Die Prüfung selbst ist nun wegen der Kleinheit und Unhandlichkeit des Untersuchungsmaterials nicht in genauer Weise direkt, d. h. durch die Bestimmung der relativen Verlängerung der isolirten Zellwände bei Zug, möglich. Es mußten deshalb andere Methoden angewandt werden, welche auf die relative Dehnbarkeit der Zellwände schließen ließen. Bei meinen Untersuchungen wandte ich deren drei an.

Die erste beruhte auf demselben Prinzip, dessen sich 1848 schon BRÜCKE zur Bestimmung der relativen Spannungen im Blattpolster der *Mimosa pudica* bediente. Wie dieser Physiologe aus dem, bei der mechanischen Biegung einseitig auftretenden Gegendruck auf den Widerstand eines stärkeren oder schwächeren Turgors schloß, so suchte ich durch den bei derartigen Biegungen auftretenden einseitigen Zug den Widerstand der Membranen gegen diesen, mit andern Worten also ihre relative Dehnbarkeit auf den antagonistischen Seiten festzustellen.

Eine zweite Methode, der ich noch mehr Genauigkeit und Beweiskraft zutraue, bestand in der genauen Beobachtung der Bewegungen, welche das in der Krümmung begriffene Organ, besonders das einzellige, bei der Plasmolyse zeigt. Aus den Veränderungen, welche hier (umgekehrt wie bei der ersten Methode) bei der Aufhebung der dehnenden Kraft vor sich gehen, läßt sich auf die relative Dehnbarkeit gespannter Membranen, wie weiter unten gezeigt werden wird, ein sicherer Schluß ziehen. Zudem ist diese Methode, die für äußerst geringe Veränderungen in der Zellhaut empfindlich ist, viel leichter ausführbar, als die erstere.

Als drittes Untersuchungsmittel diente die mikroskopische Untersuchung, verbunden mit genauer Messung der relativen Längen- und Dickenverhältnisse. Die Messung wurde meist mit dem OBERNÄUSER'SCHEN Zeichenapparat bei Anwendung starker Vergrößerungen und unter Berücksichtigung resp. möglichster Vermeidung der dabei möglichen Fehlerquellen ausgeführt.

Diese letztere Untersuchung, welche zwar keinen unmittelbaren Aufschluß über die relative Dehnbarkeit giebt, war dennoch erwünscht und nothwendig, einmal zur Prüfung der vorausgesetzten Art des Wachstums,

sowie auch zur notwendigen Ergänzung der Ergebnisse, welche die zweite, die Plasmolysirmethode lieferte.

Bevor ich jedoch auf diese speziellen methodischen Untersuchungen näher eingehe, möchte ich noch einige Charakterzüge aus der äußeren Erscheinung der Reizkrümmungen hervorheben, welche für die Beurtheilung der Mechanik schon äußerlich werthvolle Fingerzeige geben. Ich kann mich in dieser Beziehung kurz fassen, da in den zahlreichen, auf sorgfältige Experimente und genaue Messungen gestützten Publikationen von SACUS die wichtigsten Erscheinungen schon klar beschrieben sind ¹⁾. Es soll nur einiges hier herausgegriffen werden, was gerade für unsere Betrachtung über die Mechanik des Wachstums besonders lehrreich ist.

Die näher zu besprechenden Reizbewegungen sind meist geotropischer oder heliotropischer Natur. Beide unterscheiden sich aber, soviel man bis jetzt weiß, eigentlich nur dadurch, daß sie auf verschiedene Reize hin ausgeführt werden. So kann das Protoplasma des einen Organes nur geotropisch, das des andern nur heliotropisch empfindlich sein. Beide Organe, falls sie sich sonst ähnlich sind, führen aber Krümmungen aus, denen man es nicht an sich ansehen kann, ob Schwerkraft oder Licht den Reiz dazu abgegeben haben. Ebenso wenig kann man es mikroskopisch oder sonstwie feststellen, ob ein gekrümmtes Stück eines in seinen Reizbarkeiten unbekanntes Organes sich positiv oder negativ gegenüber einem Reize verhalten hat. Die Mechanik der Krümmungen, das sichtbare Geschehen, scheinen bei allen Reizkrümmungen dieselben zu sein, nur werden sie durch spezifische Reizbarkeiten in Betrieb gesetzt. Man kann diesen Umstand, der auf den ersten Blick merkwürdig erscheint, sich dadurch plausibler machen, daß man sich etwa eine mit allem Nothwendigen besetzte Dampfmaschine, aber noch ungeheizt denkt, deren Feuer in dem einen Falle durch Licht, im andern durch Wärme oder durch Stoß, durch Elektrizität oder durch Feuchtigkeit oder aber durch bestimmte chemisch wirksame Stoffe entzündet wird: Jedesmal kommt dann derselbe Mechanismus in Gang, jedesmal wird dasselbe geleistet und immer war die Ursache, die das alles auslöste, eine andere. Wie aber bei dieser Maschine die hervorgerufene Thätigkeit in gar keinem rationell erscheinenden Verhältniß zu der sie auslösenden äußeren Veranlassung steht, so verhält es sich mit der Krümmung gegenüber dem sie veranlassenden Reiz. Bei der Dampfmaschine nennen wir es nicht Reiz, weil wir die Verbindungsglieder und den ganzen Mechanismus kennen. Wie hier aber durch die verschiedensten äußeren Einflüsse immer dieselbe latente Kraft (Wärme) frei gemacht wird, so wird auch wahrscheinlich in der Pflanzenzelle immer derselbe bestimmte latente Zustand, von dem wir aber nichts wissen, durch die

¹⁾ Ich verweise ganz speziell auf die großen, genau nach der Natur aufgenommenen Zeichnungen, die diesem Hefte von SACUS auf 7 Tafeln beigegeben sind.

verschiedenen »Reize« in Aktivität versetzt. Als Reize können hier wohl alle Einflüsse dienen, die das Wachsthum und das Wohlergehen eines Organismus irgendwie fördernd oder hindernd alteriren, wenn es auch nicht gesagt ist, daß die Pflanze auf sie als einen Reiz immer abgestimmt ist. —

Es wird im Nachfolgenden also immer einfach von Reizkrümmungen ganz allgemein gesprochen werden, gleichgültig ob Schwere, Licht, Wärme oder Berührung (Reibung) u. s. w. dieselbe veranlaßten. Auch das bleibt für uns unwesentlich, ob die Krümmung eine sogenannte positive oder negative gegenüber dem Reize ist: Wir haben bei Betrachtung der Mechanik nur das Organ an sich, und seine antagonistischen Seiten, die Konkavseite und die Konvexeite zu betrachten.

Unter der Fülle der Erscheinungen ist, wie schon bemerkt, besonders diejenige beachtenswerth, daß ein einzelliges Organ oder ein nicht cellulärer Schlauch äußerlich analoge Krümmungsercheinungen zeigen, wie ein vielzelliges. Jedoch ist die Krümmung des vielzelligen nicht so ohne weiteres aus den selbständigen Elementarkrümmungen seiner einzelnen Zellen zusammengesetzt zu denken. Eine einzelne Zelle im Verband verhält sich nämlich der Reizeinwirkung gegenüber keineswegs wie eine individualisirte einzelne Zelle. Denn letztere führt für sich die ganze Bewegung bis in die Gleichgewichtslage aus, dadurch, daß die Konvexeite länger, die Konkavseite kürzer ist. In einem vielzelligen Organ strecken sich dagegen die Zellen der Konvexeite auf allen Seiten, und umgekehrt bleibt die ganze Membran der Zellen auf der Konkavseite in der Streckung relativ zurück. In dem medianen Längsschnitt eines gekrümmten vielzelligen Organs vertheilen sich die betreffenden Längenunterschiede auf die Gesamtmembranen der antagonistischen Seiten. Ein vielzelliges Organ krümmt sich daher wie ein einheitliches höheres Ganze, nicht durch Addition selbständiger Krümmung seiner Elementartheile.

Höchst interessant ist es nun zu sehen, daß Organe, die aus einzelnen Schläuchen zusammengesetzt sind, — so die aus Hyphen bestehenden Strünke der Hutpilze — sich ebenso verhalten, wie mehrzellige Körper. Die einzelnen, neben einander verlaufenden Pilzschläuche krümmen sich da nicht etwa wie isolirte Hyphen, sondern die der Konvexeite¹⁾ verlängern sich durch Streckung ihrer ganzen Membran relativ sehr stark gegenüber den Hyphen der Konkavseite. Merkwürdigerweise macht sich hier also der Antagonismus nicht auf den gegenüberliegenden Zellwandhälften, sondern in den ganzen Schläuchen der gegenüberliegenden Organ-

1) Mit Konkav- und Konvexeite bezeichne ich nicht nur die schon konkave oder konvexe Seite, sondern um kurz zu sein auch die konkav werdende, resp. die konvex werdende Seite, die ja, auch wenn sie anfangs noch gerade sind, den Krümmungszustand schon latent in sich tragen, wie die Nachwirkung zeigt. Wo sich aus der kurzen terminologischen Fassung Irrthümer ergeben könnten, sind dieselben aber durch die nähere Bezeichnung vermieden.

hälften geltend. Auch insofern ist die (z. B. geotropische) Krümmung der Pilzstrünke von Interesse, als eine direkte Plasmawanderung von der Konvex- nach der Konkavseite, die WORTMANN behauptet und als primäre Reizer-scheinung annimmt, hier wohl von vorne herein ausgeschlossen bleibt¹⁾.

Ein weiteres Moment von allgemeiner Bedeutung tritt, wie betont, in dem Umstand auf, daß nur wachsende oder wachstumsfähige Theile (so weit nicht Bewegungen von Blattpolstern dazu kommen) zu Reizkrümmungen befähigt sind. Damit ist nicht überhaupt gesagt, daß ausgewachsene Theile nicht geotropisch, heliotropisch und anders reizbar sein könnten: Nur das ist sicher, daß keine Auslösung zur Bewegung mehr stattfindet, es sei denn mit Hilfe eines nachträglich eingeleiteten Wachstums. Das Wachstum bildet eine so fundamentale Vorbedingung für die Krümmung, daß ein einheitlich reizbares Organ bei einheitlicher Lage seiner Theile dort die stärkste Krümmung zeigt, wo es am lebhaftesten sich streckt. Selbst die kambiale Zuwachszone der Bäume scheint zu Krümmungen befähigt zu sein. Im allgemeinen stellen sich derselben freilich zu erhebliche Schwierigkeiten in Gestalt der massiven Holzmassen älterer Jahresringe entgegen. Bei jungen, noch geschmeidigen Stämmchen ist jedoch zuweilen der kambiale, geotropisch erregte Zuwachs im Stande, den passiven Widerstand der nicht mehr wachsenden Gewebe etwas zu überwinden. Besonders das geschmeidige Holz der jungen 2—3 jährigen Triebe unserer einheimischen Coniferen wird verhältnißmäßig leicht passiv gekrümmt, so daß man an jungen, aber schon verholzten Tannenzweigen nicht selten eine, noch Jahre lang fortdauernde geotropische Aufrichtung verfolgen kann, die seitens der wachsenden Gewebe der Kambialzone und der Rinde durchgeführt werden dürfte.

Ein Objekt, an dem die absolute Förderung des Wachstums sehr schön zu Tage tritt, das sich überhaupt aus mehrfachen Gründen ganz vorzüglich zu Reizkrümmungen seines ausgesprochenen Geotropismus und Heliotropismus wegen eignet, ist *Hippuris vulgaris*. Kerzengerade und lothrecht erheben sich die Sprosse dieser Pflanze über den Wasserspiegel, wenn nicht gerade intensiver Sonnenschein sie einseitig trifft. Dann nämlich findet man je nach dem Stand der Sonne eine heliotropische Beugung zu dieser hin, die aber alsbald wieder durch den Geotropismus ausgeglichen wird, wenn die Sonne hinter den Wolken oder unter dem Horizont verschwindet. Auch abgesehritten und mit der Schnittfläche in Wasser gestellt, behalten diese Sprosse ihre hohe Reizbarkeit bei kräftiger Turgeszenz und ergiebigem Wachstum lange Zeit bei, so daß sie zu Krüm-

1) Die Konvexeite scheint bei Pilzstrünken außerdem auch mechanisch seitens der darüberliegenden sich krümmenden Gewebe ausgedehnt zu werden. Bei stark gekrümmten Hufstielen findet man zuweilen den Zusammenhang der Hyphen einseitig aufgehoben, so daß der Stiel da wie geborsten aussieht. Die Hyphen der Konvexeite sind denn auch in der That wie bei mechanischer Knickung zerrissen (SACUS).

mungsversuchen wie geschaffen sind. Das schwammige, durch viele große Intereellularen unterbrochene Gewebe ist dabei geschmeidig und die Sprosse tragen dazu ihre natürlichen Markirungen nicht weit von einander entfernt in der Gestalt der Blattquirle an sich. — So lange die Internodien zwischen diesen noch jung und kurz sind, zeigen sie eine runzlige matte Oberfläche, sie sehen wie welk und verschrumpft aus. Werden sie älter und dabei länger und dieker, so geht die runzlige Oberfläche in eine glatte und glänzende über. Wird das Internodium zwischen den sich ausbreitenden Quirlen sichtbar, dann dauert es noch einen bis mehrere Tage, bis es die Größe erreicht hat, wo es glatt und glänzend erscheint.

Schneidet man nun die Gipfel von Hippurissprossen einige (8—10) Centimeter weit unter der Spitze ab und legt sie wagrecht in eine mit Glasscheiben bedeckte Schale, deren Boden von dünner Wasserseicht eben bedeckt ist, so krümmt sich der Sproß sehr rasch mit seinem Ende und seiner Spitze aufwärts, indem die dazwischen liegenden, immer in der horizontalen verharrenden Internodien sich krümmen und die älteren und jüngeren bald senkrecht stellen. Dieses Resultat ist in wenig Stunden erzielt, und wenn man vorher die Internodien betrachtet und gemessen hat, so findet man, daß die zwei bis drei sehr stark gekrümmten auf der Konkavseite eine Länge und Oberflächenbeschaffenheit erreicht haben, die sie bei normalem senkrechtem Wuchs erst in einem oder mehreren Tagen erreicht hätten. Die Konkavseite findet man während dieser kurzen Zeit fast gar nicht verlängert. Ein solches junges Internodium, das sich bei aufrechtem Wuchs in 12 Stunden von 4 mm auf 5 mm allseitig gleichmäßig verlängert hatte, zeigte nach Horizontallegung nach weiteren 12 Stunden eine Verlängerung der Oberseite von 5 auf $5\frac{1}{4}$ mm, auf der Unterseite aber eine solche von 5 auf 10 mm, also eine Verdoppelung seiner Länge. Die Zuwächse waren dabei also folgende in 12 Stunden:

normal	konkav	konvex
4 mm	$\frac{1}{4}$ mm	5 mm.

Das ist also auf der Konkavseite eine 5 fache Streckung als die normale und eine 20 fache derjenigen auf der Konkavseite. Andere genau gemessene Internodien zeigten nahezu proportionale Verhältnisse¹⁾. Vergleicht man nun mit den Längendifferenzen bei der Krümmung die Zunahme, die ein aufrechtes Internodium während der gleichen Zeit erfährt, so findet man das Charakteristische einer Reizkrümmung hier auf das schärfste ausgeprägt: Ein enorm gesteigerter Zuwachs auf der Konkavseite, ein etwas weniger herabgesetzter Zuwachs auf der Konkavseite.

Noch schlagender zeigt sich der Hauptcharakterzug der Reizkrümmung, nämlich der Umstand, daß es auf eine einseitige Förderung des Wachstums

¹⁾ Vergleiche dazu auch die Zuwachswerthe auf den, diesem Hefte beigegebenen Tafeln von SACUS.

ankommt und nicht allein auf einseitige Verlangsamung der Streckung, bei den Grasknoten (ebenso bei den knolligen Anschwellungen an den Nodien anderer Pflanzen, der Caryophyllinen, Tradescantien, Polygonum, Balsaminen).

Betrachten wir hier nur die polsterartigen Anschwellungen der Blattbasen bei den Gräsern, die hier die sog. Knoten bilden. Dieselben bieten unter obigen Pflanzen den Vortheil, die Reizersehnungen am klarsten zu zeigen und am besten studirt und bekannt zu sein. Bei normalem aufrechtem Wuehs des Halmes wird das Wachstum des »Knotens« bekanntlich sehr bald vollständig sistirt. Die Streckung, die bei anderen Geweben der Zelltheilung folgt, tritt hier nicht oder nur sehr beschränkt auf, so daß die Zellen des Knotens im Gegensatz zu denen der Internodien kurz, gedrungen bleiben. Ihre Wände sind aber ziemlich dick, die durchlaufenden Gefäße und Collenchymstränge (im Halm als Sklerenchym entwickelt) wie die Wandungen der Parenchymzellen gut ausgebildet, wenn auch noch weich und geschmeidig. Wird der Grashalm aus seiner normalen aufrechten Lage herausgebracht und schief, oder besser horizontal gelegt, so hört alsbald der Ruhezustand des Gewebes der Unterseite auf und die Zellen derselben beginnen nun, durch den Gravitationsreiz veranlaßt, sich lebhaft zu strecken. Die Zellen der Oberseite dagegen verharren fast unverändert in ihrem Ruhezustand. Die Krümmung kommt also hier ausschließlich durch die Thätigkeit der Konvexseite zu stande, und eine Retardation des Wachstums auf der Konkavseite als Veranlassung zur Reizkrümmung kommt hier ganz außer Frage, da vorher kein Wachstum vorlag. Es wirft ein aufklärendes Licht auf die Gesamterscheinung der Reizkrümmungen, daß der Streckungsvorgang hier durch den Reiz erst ins Leben gerufen wird. Wäre, wie bei jungen Internodien, das Gewebe allseitig im Streckungsvorgang begriffen, so könnte natürlich der Erfolg des Reizes auch hier sich nur in einer einseitigen relativen Steigerung bzw. Verzögerung geltend machen.

Wenn wir nun an dem Ergebnis festhalten, das uns die Betrachtung der Grasknoten geliefert hat, daß der Reiz vor allem den Streckungsmechanismus in Aktion setzt, so wird es sich empfehlen, den Vorgang, wie er sich bei den Grasknoten abspielt, etwas genauer zu betrachten. Was die zahlenmäßige Verschiedenheit der beiden antagonistischen Seiten anlangt, so liegen genaue Messungen von SACS vor, auf die ich mich hier berufen kann. So fand dieser Forscher an zwei Maisknoten, die sich geotropisch krümmten¹⁾:

1) SACS, Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874. pag. 824.
Eingehender behandelt findet man die geotropischen Erscheinungen an Grasknoten bei
SACS, Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg. 1872. Heft II, pag. 204, und
DE VRIES, Über die Aufrichtung des gelagerten Getreides. Landw. Jahrbücher von
THIEL. 1880.

	vor der Krümmung	nach der Krümmung
I. die Oberseite	4,0 mm	3,0 mm
die Unterseite	5,0 mm	11,0 mm
II. die Oberseite	5,0 mm	4,5 mm
die Unterseite	3,0 mm	12,5 mm.

Die daraus ersichtliche Verkürzung der Oberseite, auf die wir später mehr allgemein zurückzukommen haben, ist vornehmlich aus einer mechanischen, bei der Kniekung auftretenden Pressung seitens der Konvexseite zu erklären.

Neben der sehr bedeutenden Verlängerung, die auch hier in kurzer Zeit über die Verdoppelung der ursprünglichen Länge (in vielen andern Fällen über eine Verfünffachung) der Konvexseite hinausgeht, tritt auch noch eine oft erhebliche Anschwellung des Knotengewebes auf der Konvexseite ein (vergl. Fig. 1 *a, b, c*). Diese Anschwellung, welche den Eindruck macht, als sei das Gewebe hier aufgequollen, deutet darauf hin, daß bei dessen Zellen, die sich auch wegen der entgegenwirkenden Last nicht frei strecken können, entweder der Turgor sehr stark gestiegen ist und das Volumen so auftreibt, oder aber die Dehnbarkeit der Zellwände hier so herabgesetzt ist, daß sie aus diesem Grunde so anwachsen.

Besonders instruktiv werden die Vorgänge an Grasknoten, wenn man den Halm zwingt, in der ursprünglichen Horizontallage zu verbleiben. Man erreicht dies leicht mittels enger langer Glasröhren, die man über die Knoten hinüberschiebt.

Der Anstoß zur Vergrößerung wird den Zellen der Unterseite auch hier von dem Gravitationsreiz gegeben; die dabei in Wirksamkeit tretenden physikalischen Kräfte können aber keine Krümmung durch Streckung hervorbringen und führen zu ganz eigenartigen Auswüchsen und Schwielen auf der Unterseite, in denen also wieder der kräftige Wachstumsdrang ihrer Zellen zum Ausdruck gelangt. Fig. 1 zeigt in *a* und *b* derartige Knoten, die sammt den Internodien in einer engen Glasröhre steckend, das Wachstum der Unterseite in abnorme Bahnen gelenkt zeigen. Man gewahrt in vielen Fällen eine pantoffelartige Vorwölbung, die sich vordrängt (*a*), oder gleichmäßige polsterartige Auswüchse nach unten (*b*). Diese lassen beim Durchschnitte erkennen, daß das ganze Gewebe des Knotens sammt den die Gefäße begleitenden Kollenchymbündeln an der Anschwellung theilgenommen hat (Fig. 1 *d*). In anderen Fällen gewahrt man das Polster in zwei oder drei Polster getheilt, die, von tiefen Querschnitten durchschnitten, sich mit großer Kraft der Glasröhrenwand angepreßt haben. Während die Unterseite solcher Gestalt ihrem Vergrößerungsstreben Ausdruck giebt, zeigt

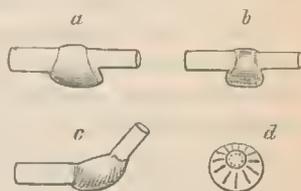


Fig. 1.
Erklärung im Text.

sich die Oberseite nahezu unverändert. Nur in seltenen Fällen ist eine kaum merkliche Verlängerung nachweisbar, die zudem auf den Zug, den die unteren Zellen auf die oberen Gewebe übertragen und dem diese durch ihre Festigkeit und Elastizität Widerstand leisten, zurückgeführt werden muß¹⁾.

Es geht also auch aus dieser Modifikation der Versuche mit Grasknoten hervor, daß die Unterseite durch den Reiz in eine kräftige Aktion versetzt wird, daß ein positiv verändertes Wachsthum zur Krümmung führt, nicht aber eine bloße Hemmung in der normalen Aktion der Oberseite.

Nachdem diese wichtige Thatsache aus den makroskopischen Beobachtungen klar hervorgegangen ist, mögen die genaueren Untersuchungen über die physikalische Veranlassung dieser Wachsthumförderung folgen.

Aus theoretischen Gründen, sahen wir schon, ist es nicht wahrscheinlich, daß eine Verstärkung des Turgors dabei mitwirkt. Auf die theoretische Unwahrscheinlichkeit hin darf man dies allerdings keineswegs als sicher annehmen. Es könnte ja immer noch der Modus der Krümmung bei vielzelligen Organen dadurch von dem bei einzelligen etwas abweichen.

Ein erhöhter Turgor in den Zellen der Konvexseite setzt nun aber eine größere prozentische Quantität osmotisch wirksamer Substanzen in diesen Zellen voraus, mit andern Worten einen stärker konzentrierten Zellsaft. Diese erste Voraussetzung trifft aber nach den eingehenden Untersuchungen von KRAUS²⁾ bei sich krümmenden Organen nicht zu. Im Gegentheil ist der Zellsaft auf der Konvexseite relativ ärmer an osmotisch wirksamen Substanzen, als auf der konkaven. WORTMANN³⁾ gelangte auf anderem Wege zu dem Resultat, daß die osmotische Wirkung der Konvexseite und daher der Turgor derselben nicht größer als der der Konkavseite ist. Er beobachtete, um dies festzustellen, mikroskopisch den Eintritt der Plasmolyse in antagonistischen Zellen bei allmählich gesteigerter Konzentration der umgebenden Salpeterlösung und fand, daß die partielle Abhebung des Protoplasmas von der Membran sowohl in den Zellen der konvexen als

1) WORTMANN sucht (Bot. Ztg. 1888, No. 30 u. 34 Sep. Abdr. pag. 7) plausibel zu machen, daß unter solchen Umständen auf die Oberseite kein Zug ausgeübt wird, was aber dem Prinzip von Wirkung und Gegenwirkung widerspricht. Die Gegenwirkung der auf der Glasrohrwandung senkrechten Druckkomponente bei der Krümmung nimmt die Glasröhre auf sich, die Gegenwirkung der Komponente in der Achse des Organes wirkt auf die kurzbleibenden Zellen, also vornehmlich die der Oberseite. — Woher käme sonst die Zusammendrückung der unteren Gewebe in der Längsachse bei der Verhinderung der Krümmung?

2) G. KRAUS, Über die Wasservertheilung in der Pflanze. II. Der Zellsaft und seine Inhalte. (Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle). 1882. Nach KRAUS ist das Saftgewicht von Sambucussprossen, die horizontal gelegt, aber noch vor der Krümmung stehen, in folgender Weise verändert. Bei drei Sprossen war das Mittel des Saftgewichtes auf der oberen Hälfte 1,0184, auf der unteren 1,0468. Der nach DE VRIES osmotisch sehr schwach wirkende Zucker nimmt auf beiden Seiten zu, stärker jedoch auf der Konvexseite.

3) Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. I. c.

der konkaven Seite immer bei derselben Konzentration der Salzlösung gleichzeitig eintrat. Ich habe in ähnlicher Weise eine ganze Reihe von Beobachtungen mit den verschiedensten Pflanzenorganen während der Reizkrümmung vorgenommen. Lösungen von Salpeter, von Glycerin, oder Glycerin, Eiweiß und Zucker wurden bei Vorversuchen so verdünnt, daß sie noch keine Plasmolyse hervorriefen. In kleine Mengen dieser Lösungen wurden dann Längsschnitte des gekrümmten Organes (mit unverletzten Zellen) offen auf den Objektträger gebracht und die entgegengesetzten Seiten beständig auf Plasmolyse hin beobachtet, während sich der Plasmolysator allmählich durch Verdunstung konzentrierte. Die Resultate waren dieselben, wie sie WORTMANN erhalten hatte; in sehr stark und rasch gekrümmten Organen war sogar in Übereinstimmung mit den von KRAUS erhaltenen Ergebnissen die osmotische Kraft der Konkavseite sichtlich schwächer als die der konkaven: die längeren Zellen auf der Konkavseite zeigten sich oft, wenn auch wenig, früher plasmolysirt.

Damit kann die Annahme, die DE VRIES zur Erklärung des einseitig geförderten Wachstums gemacht hatte, die Annahme einer Turgorsteigerung auf der Konkavseite, nicht länger mehr in Betracht gezogen werden.

Es tritt damit aber auch die Aufgabe heran, die Folgeerscheinung der Plasmolyse, welche DE VRIES zu jener Überzeugung geführt hatte, nämlich die stärkere Verkürzung der Konkavseite bei der Turgoraufhebung, in anderer Weise zu erklären; denn die relativ stärkere Verkürzung der Konkavseite gegenüber der konkaven steht als endgiltiges Resultat der Plasmolyse unzweifelhaft fest.

Daß dieses Endresultat mit der Annahme, die uns beim heutigen Stand der Kenntnisse, meiner Ansicht nach, allein für das geförderte Wachstum übrig bleibt, gut harmonirt, sich sogar als nothwendige Folge auch dieser ergibt, wird bei der Besprechung der plasmolytischen und mikroskopischen Untersuchungsmethode klar werden.

Meine theoretisch gewonnene Annahme, die nun der exakt experimentellen Prüfung zu unterwerfen ist, aber vor derselben noch einmal kurz präzisirt werden soll, läuft wie erwähnt¹⁾ darauf hinaus, daß eine Veränderung in der Elastizitätsspannung der Membran zu Gunsten einer erhöhten Dehnbarkeit die Streckung einseitig hervorruft bezw. beschleunigt.

Bestimmung der Dehnbarkeit durch Beugungsversuche.

Wenn an einem radiär gebauten Organ die Zellwände einer Seite dehnbarer werden, wenn ihre elastische Spannung abnimmt, so wird der in dem Organ wirksame Turgordruck eine Beugung desselben hervorrufen müssen. Ist eine veränderte Dehnbarkeit der Membran der wirkliche Grund dieser Krümmungsbewegung, so müssen äußere dehnende Kräfte ebenfalls die

1) Vergl. pag. 502 dieses Aufsatzes.

Länge der antagonistischen Gewebe in verschiedener Weise verändern, indem die leichter dehbare Seite bei Anwendung einer Zugeinheit länger werden muß als die schwerer dehbare. Der direkten Messung der Verlängerung isolirter Gewebestreifen stellen sich praktisch jedoch so viele Schwierigkeiten und Fehlerquellen entgegen, daß von derselben Abstand genommen wurde. Ein anderer Weg, der unter den gegebenen Umständen vorgezogen wurde, war der, den relativen Widerstand der Membranen durch Beugungen des lebendigen, intakten Organs festzustellen. Bei der gewaltsamen Beugung eines geraden cylindrischen Organs tritt auf der Konvexeite ein Zug, auf der Konkavseite ein Druck, eine Zusammenpressung der Theile auf.

Wenn nun die beiden entgegengesetzten Seiten des Organes hier durch Zug, dort durch Druck in verschiedener Weise verändert werden, so wird der Ausschlag, den eine bestimmte beugende Kraft hervorruft, verschieden ausfallen, je nachdem die eine oder die andere Seite gedehnt oder gepreßt wird. Wenn sich die Zellwände der einen Seite kräftiger zusammenziehen wollen, die der anderen dagegen nicht in dem Maße, so wird die Beugung des Organes stärker sein, wenn die leichter dehbaren Zellen auf die gedehnte Seite kommen, als umgekehrt. Denn die leichter dehbaren Zellen geben einerseits dort dem Zug leichter nach, andererseits addirt sich auf der gegenüberliegenden Konkavseite das größere elastische Kontraktionsstreben zu dem, ebenfalls eine Verkürzung anstrebenden Druck, den die Beugung verursacht. Im umgekehrten Falle wirken die verschiedenen Eigenschaften der gegenüberliegenden Zellenmembranen gleichsinnig auf eine Verminderung der Beugung seitens der Krafteinheit.

Aus einer Verschiedenheit des Ausschlags bei der künstlichen mechanischen Krümmung eines Organs nach verschiedenen Richtungen hin kann also auf die verschiedene elastische Beschaffenheit der Membranen geschlossen werden.

Die Beobachtung des Krümmungsausschlages wurde in folgender Weise vorgenommen.

Das zu untersuchende Organ wurde aufrecht [möglichst dicht vor ein Koordinatenpapier gebracht, das, auf Pappe aufgezogen, durch zwei eiserne Gestelle festgehalten wurde.

Die aufrechte Stellung für das Organ wurde der wagerechten vorgezogen, einmal um den dauernden einseitigen Zug der Schwere auszuschließen, das anderemal um die Ausführung der Handgriffe zu erleichtern. Rechts und links von dem Untersuchungsobjekte waren mit ihm in gleicher Höhe leicht bewegliche Rollen angebracht, über die je ein Kokonfaden mit angehängtem gleichen Gewicht (meist je 20 g) lief. An den freien Enden der Fäden, die beide horizontal nach dem Objekt gerichtet wurden, waren kleine Drahthaken befestigt. Waren diese in einander gehängt, so hielten sich die beiderseitigen Gewichte das Gleichgewicht und mußten, wenn die

Vorrichtung fehlerfrei funktionirte, in jeder Stellung bei horizontaler Verschiebung in Ruhe bleiben. Zur Untersuchung wurde jedesmal nur die Zone des maximalen Zuwachses benutzt. Unterhalb derselben wurde das Organ unverrückbar befestigt, oberhalb derselben aber ein Faden mit zwei gegenüberliegenden kleinen Schlingen fest um dasselbe gelegt. In diese Schlingen, die genau in gleicher Höhe vom Organ abstanden, konnten die Drahtkläpchen der Kokonfäden eingehängt werden. Die freien Enden dieser Fäden bis zu den Friktionsrollen waren sehr lang und gleich lang bemessen, damit die Richtung der ziehenden Kraft bei der Bewegung des Organes sich nicht zu sehr änderte. An das obere Ende des Organes war noch in manchen Fällen ein leichter steifer Zeiger (trockner Grashalm) befestigt, der als Verlängerung des Hebelarms den Ausschlag vergrößerte. Der Ausschlag selbst wurde mittels eines horizontalen Fernrohres abgelesen, das in 44 Schritt Entfernung von dem Objekte aufgestellt war und dessen Fadenkreuz immer genau auf das Ende des Zeigers eingestellt wurde. Es war so eine Beobachtung in paralleler Richtung ermöglicht, Ablesungsfehler, die durch schiefe Projektion des Zeigers auf dem Koordinatenpapier entstehen können, vermieden. Die Koordinaten des Ruhepunktes des Zeigers wurden auf einem entsprechenden Koordinatenpapier genau markirt.

Die zu den Versuchen besonders sorgfältig kultivirten und vorbereiteten Pflanzen (Keimlinge von *Ricinus communis*, *Helianthus annuus*, Sprosse von *Hippuris*, Blütschäfte von *Fuukia ovata* und *Agapanthus umbellatus*, die einen raschen aufrechten Wuchs zeigten) wurden folgendermaßen untersucht.

Nachdem durch vorheriges Auftragen von Tuschemarken die Zone des stärksten Wachsthums an dem Organ ersichtlich geworden war, wurde letzteres unterhalb derselben, vor dem Koordinatenpapier stehend, ohne Quetschung, fest eingeklemmt. Einige Centimeter oberhalb jener Zone wurde genau horizontal der Faden mit den seitlichen Schlingen angelegt und der Ruhepunkt mit dem Fernrohr abgelesen. Dann wurden gleichzeitig die beiden Kläpchen in die Schlingen behutsam eingehängt, wobei keine Bewegung auftritt, da der Zug von beiden Seiten der gleiche ist, sich also aufhebt.

Durch langsames Unterstützen und Aufheben erst des einen und dann des anderen Gewichtes wurde nun der Ausschlag des normal gewachsenen Organes nach zwei entgegengesetzten Seiten bestimmt (deren eine zur späteren Erkennung die Tuschemarken behielt) und notirt. Dann wurde das Versuchsobjekt wagerecht gelegt und an seinem Ende sofort durch Korkkeile so unterstützt, daß das Eigengewicht keine Seukung und Beugung hervorrufen konnte.

Wenn eben die geotropische Aufwärtsbewegung beginnt, wird das Objekt, dessen Tuschmarkenseite unten lag, wieder vor das Koordinatenpapier gestellt, die beiden Kläpchen eingehängt und nun durch Aufhebung des Gewichtes auf der rechten Seite in der oben angegebenen Weise der Ausschlag

nach links, dann durch Aufhebung des linken Gewichtes der Ausschlag nach rechts (nach der markirten Konvexseite hin) bestimmt. Da durch die erste Beugung der Zustand der Zellmembranen sich etwas ändert, so wird nach der zweiten Beugung nochmals eine Ablesung in umgekehrter Folge vorgenommen. Sind, wie gewöhnlich, mehrere gleiche Versuchsobjekte zur Verfügung, so läßt man bei dem einen den ersten Ausschlag nach der Konvexseite, bei dem anderen nach der Konkavseite erfolgen und nimmt aus allen die Mittelwerthe. So ist man sicher, daß die Nachwirkung der ersten Biegung nicht das Resultat einseitig beeinflußt.

Wollte man andererseits warten, bis eine sehr merckliche Krümmung eingetreten ist, und dann an dem gekrümmten Organ die Beugungen vergleichen, so wäre die Rechnung wegen der Form desselben sehr komplizirt. Hat man an dem Organ vor der Horizontallegung die Differenz im Ausschlag nach der markirten und der ihr gegenüberliegenden Seite gemessen, eine Differenz, die meist verhältnißmäßig sehr klein, aber meist auch vorhanden ist, da das Organ auf beiden Seiten ursprünglich doch nicht vollkommen gleich ausgebildet war, so zieht man dieselbe von der, welche man nach der Horizontallegung erhält, ab, und bekommt so schließlich den Ausschlags-Unterschied, der auf Kosten der Veränderung der antagonistischen Gewebe zu setzen ist. Der letztere ist nun meist so groß und über jeden Zweifel erhaben vorhanden, daß man ihn zweifellos auch bemerken würde ohne Berücksichtigung aller angewandten Kautelen.

Von den sehr zahlreichen Beobachtungen an oben genannten Pflanzen, die ausnahmslos eine größere Beugung nach der Konkavseite hin ergaben, mögen hier nur einige, die mit jungen Blüthenschäften von *Agapanthus umbellatus* (kleine panachirte Varietät) angestellt wurden, zu genauerer Mittheilung herausgegriffen werden. Die angewandten Gewichte waren jederseits 20 Gramm. Die spätere Konvexseite ist mit *X*, die Konkavseite mit *V* bezeichnet. Die Ausschlagsbogen sind in mm umgerechnet.

Gerade gestrecktes Organ vor der Umlegung

Ausschlag bei Dehnung von <i>X</i> 66 mm	} Länge der vom Zeiger beschriebenen Kurve
Nach einiger Zeit der Ruhe:	
Ausschlag bei Dehnung von <i>V</i> 64 mm	
Differenz (α) + 2 mm	

Derselbe Schaft nach stattgehabter Umlegung

1. Ausschlag bei Dehnung von <i>X</i> 78
Ausschlag bei Dehnung von <i>V</i> 64
Differenz (β) 47

2. Ausschlag bei Dehnung von <i>V</i> 63
Ausschlag bei Dehnung von <i>X</i> 79

Differenz (γ) 46

Mittel der Differenzen β und γ	16,5
Ausschlagsdifferenz α	2

Es bleibt somit eine Differenz von 14,5 mm,

welche durch die verschiedene Reizaffizirung der Zellwände antagonistischer Seiten hervorgerufen ist. Dieselbe zeigt ein Plus des Ausschlags nach der konkaven Seite hin, es sind daher die Membranen der Konvexeite dehnbarer als die der Konkavseite geworden.

Das gleiche Ergebnis ging aus allen Versuchen mit den Schäften von *Agapanthus* hervor, von denen ein Versuch hier noch mitgeteilt werden soll, bei dem der Ausschlag nach *V* zuerst gemessen wurde.

Schaft vor der Umlegung

Ausschlag bei Dehnung von <i>V</i>	55
Ausschlag bei Dehnung von <i>X</i>	51

Differenz (α) — 4

Schaft nach stattgehabter Umlegung

1. Ausschlag bei Dehnung von <i>V</i>	51
Ausschlag bei Dehnung von <i>X</i>	58

Differenz (β) 7

2. Ausschlag bei Dehnung von <i>X</i>	62
Ausschlag bei Dehnung von <i>V</i>	53

Differenz (γ) 9

Mittel der Differenzen β und γ	8
Ab Differenz α	— 4

Differenz auf Kosten der Membranveränderungen 12 mm.

Wie schon erwähnt, lieferten alle darauf hin untersuchten Pflanzen das nämliche Resultat. Mitunter war die Differenz kleiner, aber niemals erhielt ich einen größeren Ausschlag nach der Konvexeite hin. Bei den Pflanzen, bei denen sich die Krümmung auf eine sehr kurze Strecke beschränkt, erhält man keine so großen Amplituden des Ausschlags bei Anwendung geeigneter Zugkräfte, und es wurde deshalb die Untersuchung bei Grasknoten dahin abgeändert, daß die Beobachtung mittels eines horizontal stehenden Mikroskops vorgenommen wurde, dessen Mikrometerskala das Koordinatensystem vertrat. Durch Stahldrähte, welche beiderseits in dem Halm bis zum Diaphragma an Knoten vorgeschoben wurden, wurden die Hebelarme steif gehalten und wie oben in den Versuchen mittels horizontalen Zuges die Ausschläge nach entgegengesetzten Seiten bestimmt.

Avena sativa lieferte bei 24 Beobachtungen im Mittel als Ausschlag

50 Skalentheile bei der Dehnung von *V*

58 Skalentheile bei der Dehnung von *X*,

also eine Differenz von 8 Skalentheilen zu Gunsten der leichteren Dehnbarkeit der Konvexeite.

Triticum vulgare lieferte im Mittel der 48 Beobachtungen
bei Dehnung von V 43, bei Dehnung von X 50 Skalenteile.

Unter den Grasknoten kamen einige vor, die nach beiden Seiten gleich ausschlugen, einmal war die Differenz zu Ungunsten der Konvexseite drei Skalenteile.

Das aus der Mehrzahl der Versuche hervorgehende, sehr deutlich zum Ausdruck gelangte Resultat der Beugungsmethode ist also die erhöhte Dehnbarkeit der Gewebe auf der Konvexseite.

Das Gleiche geht aus den folgenden Versuchen hervor:

II. Plasmolytische Versuche.

Das Wesen der Plasmolyse beruht bekanntlich auf der Aufhebung des Turgors lebender Zellen. Dieses Ziel wird erreicht durch Wasserentziehung auf osmotischem Wege. Da in turgescenzen Geweben die Zellmembranen durch den hohen Saftdruck elastisch gespannt und theilweise sehr stark elastisch gedehnt sind, so tritt mit der Aufhebung des Turgors eine Kontraktion ein; die Zellen und somit die Gewebe werden kürzer und dünner. Die Größe der Zelle in turgescenem Zustand beruht daher auf dem Gleichgewichtszustand zwischen der elastischen Wirkung der Membran und dem hydrostatischen Druck. Soll die Zelle in turgescenem Zustand eine weitere Streckung erfahren, dann muß entweder der Turgor gesteigert oder aber die elastische Gegenwirkung der Membran vermindert werden. Da nun der Turgor auf der sich streckenden Konvexseite cellulärer Pflanzen thatsächlich keine relative Steigerung erfährt, und in einzelligen Schläuchen überhaupt nicht erfahren kann, so muß also eine Herabsetzung der elastischen Gegenwirkung der Membran die Streckung ermöglichen.

Wenn wir diesem Vorgang einen kurzen Ausdruck geben, mit dem sich nachher leicht weiter operiren läßt, so kann man sagen, die »Kontraktionskraft« der Membran wird vermindert. In einer sich streckenden Zelle wird daher der Gleichgewichtszustand beständig gestört, indem die Kontraktionskraft der Membran stetig vermindert wird.

Tritt die Verminderung der Kontraktionskraft lokal auf, so muß eine lokale Streckung die Folge davon sein.

Die Reizkrümmung einzelliger oder nicht cellulärer Schläuche kann also auch auf einer solchen lokalen Elastizitätsänderung beruhen. Durch mechanische Beugungsversuche läßt dieselbe sich nun wegen der Empfindlichkeit dieser Objekte und der dadurch bedingten technischen Schwierigkeiten nicht experimentell nachweisen. Wohl vermögen das aber plasmolytische Versuche, wie folgende Überlegung zeigt.

Denken wir uns in Fig. 2, unter den mit $VvXx$, 1. bezeichneten Konturen, zunächst einmal einen solchen nicht cellulären Schlauch, der gerade in lebhafter Krümmungsbewegung begriffen ist. Bei einem solchen bewirkt der

allgemeine Turgor nach unserer Annahme nur deshalb eine immer zunehmende Streckung der Membran auf der Seite X, weil dort die elastische Gegenwirkung, die Kontraktionskraft der Membran, beständig im Abnehmen begriffen ist. Um auch hier wieder mit konkreten Zahlen zu rechnen, wodurch sich der Vorgang leichter vorstellen läßt, nehmen wir einmal ganz willkürlich an, die elastische Kontraktionskraft betrage auf der Konkavseite 20 Einheiten, auf der Konvexseite werde sie auf 49 Einheiten herabgesetzt. Die Konvexseite würde unserer vorläufigen Annahme nach durch den Turgor deshalb weiter ausgedehnt und dadurch die beobachtete Krümmung verursacht.

Was muß unter diesen Verhältnissen geschehen, wenn der Turgor aufgehoben wird? Dann muß diejenige Membranhälfte, welcher eine stärkere Kontraktionskraft innewohnt, sich bei langsam sinkendem Saftdruck früher und zunächst mehr verkürzen, als die, deren Elastizität und Verkürzungsstreben geringer ist. Dadurch, daß bei der Verminderung des Saftdruckes beide Seiten kürzer werden, diejenige, welche mit 20 Kräfteinheiten sich zu verkürzen strebt, den noch bleibenden Turgor aber rascher überwindet, als die mit 49 Kräfteinheiten sich kontrahirende, muß einmal das ganze Organ kürzer werden und zweitens die Krümmung sich dabei verstärken (Fig. 2, Umriß II). Das ist eine theoretische Forderung, die mit der hier gemachten Annahme nothwendig verknüpft ist. Diese Forderung und dieselbe Überlegung trifft nun aber auch für vielzellige Organe zu mit der Abänderung, daß statt der konvexen Membranhälfte im ersten Falle die sämtlichen Membranen der konvexwerdenden Gewebe, statt der konkaven Hälfte die Zellwände der konkaven Gewebe in Betracht kommen.

Die Ergebnisse der Plasmolyse, die man bisher erhalten hat, scheinen dieser Forderung aber geradeswegs zu widersprechen. Man fand nämlich, daß die Aufhebung des Turgors die Krümmung schwächer, nicht stärker werden läßt (Fig. 2, Umriß III). Bei der Beurtheilung dieses jederzeit leicht zu gewinnenden Resultates darf jedoch nicht vergessen werden, daß man dabei das Ergebnis nach langer Zeit der Einwirkung oder in ganz rohen Zügen vor sich hat. DE VRIES konstatarie die Aufrollung der Krümmung erst nach Stunden und betrachtet als das Ergebnis lediglich den Zustand wie er sich so etwa nach 20 Stunden zeigte¹⁾.

Bei so feinen Unterschieden in der Membranbeschaffenheit kommt es aber darauf an, daß das Verhalten des der Plasmolyse zu unterwerfenden Organs von Anbeginn derselben auf das Genaueste mikroskopisch verfolgt

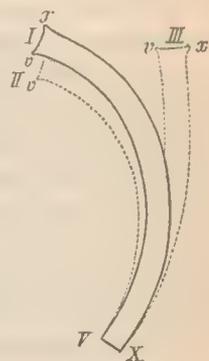


Fig. 2.
(Erklärung im Text.)

1) Vergl. Untersuch. über d. Lagerung des Getreides I. c.

wird. Achtet man auf diesen Punkt, so findet man, daß die bei unserer Annahme theoretisch geforderte erste Verstärkung der Krümmung in der That mit großer Präzision und oft ziemlich weiter Amplitude eintritt. Dann macht diese Verstärkung halt (während sich das ganze Organ immer noch verkürzt), um schließlich in die entgegengesetzte Bewegung, die Verflachung der Krümmung unzuschlagen.

Diese letzte partielle Aufhebung der Krümmung, die DE VRIES, nur das Schlußresultat ins Auge fassend, auf die Zerstörung eines erhöhten Turgors der Konvexseite zurückführte, verlangt nun, da wir wissen, daß diese Voraussetzung falsch ist, eine andere Erklärung. Sie verlangt dies schon deshalb, weil einzellige oder nicht celluläre Schläuche sich bei der Plasmolyse genau so verhalten wie vielzellige Organe: wird ein geotropisch gekrümmtes *Nitella*-Internodium oder ein *Vaucherienschlauch* plasmolysirt, so ist das Endergebnis ebenso eine Verflachung der Krümmung, wie bei Stengeln von *Phanerogamen*.

Bei den einzelligen Organen muß nun diese Erscheinung unzweifelhaft in den Spannungs- und Dehnungsverhältnissen der Membran begründet sein und das Gleiche wird für die vielzelligen zutreffen.

Verfolgt man den Vorgang der Reizkrümmung, wie er hier auf Grund des Appositionswachstums gedacht ist, von dem Moment, wo die Membran (oder die Membranen) der Konvexseite leichter dehnbar geworden ist, weiter, so kommt man nämlich zu folgender Sachlage: Die leichter dehbare und deshalb weiter ausgedehnte Wand wird dünner, denn sie wird so weit gedehnt, bis ihre Elastizität wieder dem Turgor das Gleichgewicht hält. Dann wird, um die fernere Streckung zu ermöglichen, die Elastizität dieser dünneren Wand abermals herabgesetzt, sie wird noch dünner gedehnt, und so fort. Eine dünnere Wand dehnt sich aber nach den Gesetzen der Elastizität bei Einwirkung einer bestimmten dehnenden Kraft viel weiter aus, als eine gleich beschaffene dickere Wand. Die konvexe Wand wird also im Laufe der Krümmung zur dünneren¹⁾, sie wird dadurch aber auch weiter ausgedehnt vom Turgor und verkürzt sich dann bei der Aufhebung des Turgors mehr, als die konkave, dickere. (Ein dickes Gummiband und ein dünnes dehnen sich bei gleichem angehängtem Gewicht verschieden lang aus. Wenn auch die Kraft, mit der sie sich bei der Wegnahme des Gewichtes zusammenziehen, die gleiche ist, so ist doch die Verkürzung bei dem dünneren Band viel bedeutender.) Nur die Längenunterschiede bedingen den Grad der Krümmung, folglich muß diese flacher werden, wenn einerseits dünnere Membranen elastisch gedehnt worden waren. Die mikroskopische Untersuchung und Messung hat bestimmt ergeben, daß die Konvexmembranen bei der Krümmung in der That dünner werden, und ich stehe

1) Vergl. die Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung.

deshalb nicht an, die hier gegebene Erklärung der plasmolytischen Folgeerscheinungen als die zutreffende vorläufig beizubehalten.

Die Reizkrümmung profitirt in ihrer Amplitude natürlich von diesem Sachverhalt und geht darum, wenn sie einmal angefangen hat, wohl auch so schnell weiter, weil sie von diesem rein mechanischen Moment, zu dem die Reizbarkeit direkt nichts beiträgt, sehr gefördert wird.

Die Krümmungsbewegung setzt sich, wie wir nun also wissen, so zusammen, daß der Reiz irgendwie auf das Protoplasma wirkt, dieses setzt die Elastizität der Membranen einseitig herab, indem es deren Dehnbarkeit (als physikalische Eigenschaft der Substanz) erhöht. Als drittes Moment kommt dann das hinzu, daß die gedehnte Membran dünner, und als dünnere nun an sich wieder weiter ausgedehnt wird (sozusagen als mechanische Eigenschaft der Substanz).

Nachdem so in Kurzem die wichtigsten einschlägigen Verhältnisse theoretisch erörtert sind, mögen die Resultate der Experimentaluntersuchung genauer folgen.

Die Versuche gelingen vollständig nur bei Anwendung großer Sorgfalt. Besonders die Versuchsobjekte müssen in bestem Wachsthum und gesund sein; auch müssen dieselben durchaus einige Tage lang ungestört an demselben Ort gestanden haben.

Jede Erschütterung, jede Umstellung, überhaupt jede gröbere Veränderung in der Umgebung kann störende Reizerscheinungen oder Abstumpfungen gegen folgende Reize bewirken. Der Umstand, daß bei der Plasmolyse, wie wir gesehen haben, zwei Momente in Betracht kommen, eines, welches die Krümmung zu verstärken sucht, und ein anderes gröberes, welches dieselbe verflacht, verlangt das beste Untersuchungsmaterial, andernfalls kommt das erste Moment nur unvollständig oder gar nicht zum Ausdruck. Es ist ja auch klar, daß, wenn eine beträchtliche Einwirkung auf die Dehnbarkeit der Konvexseite nicht bis in die Beobachtungszeit ungestört weiter geht, die Verflachung, die auf rein mechanischen Verhältnissen beruht, die erste Verstärkung der Krümmung, die sich auf ein physiologisches Moment zurückführt, verdecken muß.

Arbeitet man aber in der exaktesten Weise nur mit den besten und einwurfsfreiesten Material, dann bleibt der positive Erfolg auch fast niemals aus.

Die Beobachtungen wurden vorgenommen mittels eines Mikroskopes, das bei sehr weitem Fokalabstand doch eine beträchtliche Vergrößerung lieferte. Das Okular enthielt entweder eine einfache Mikrometerskala oder eine solche in Gestalt rechtwinkliger Koordinaten, so daß jede Bewegung immer genau analysirt werden konnte.

Die Größe jeder Bewegung des scharf eingestellten Objektes konnte so durch Skalentheile gemessen werden. Das Versuchsobjekt wurde in lauem Wasser oder in feuchter warmer Luft in eine abnorme Lage gebracht und

während der halben Krümmung oder zu Beginn derselben in eine Porzellanschale mit lauem Regenwasser gebracht¹⁾, an dem einen Ende festgeklemmt und das freie Ende unter dem Mikroskop eingestellt. Das Objekt war ganz in Wasser, nur die Einklemmungsstelle meist darüber, um keine Bewegung zu erhalten, wenn die Einklemmungsstelle durch Plasmolyse schlaff würde. Die Einklemmung geschah meist auf eine weite Strecke in einem engen Glasrohr oder mittels Korkklemme, bei einzelligen Objekten zwischen zwei Glasplättchen. Ist das freie Ende des Untersuchungsobjektes zur Ruhe gekommen, so läßt man an dem Rand der Schale durch eine Pipette Salpeterlösung zutreten, wobei man aber fortwährend das Objekt im Auge behält. Sobald der Salpetergehalt des Wassers steigt, beginnt die Verkürzung und gleich darauf bewegt sich das freie Ende von der Konvexseite fort: die Krümmung verstärkt sich. Bald steht jedoch bei steter Verkürzung des ganzen Organes diese Bewegung still, die Verkürzung geht aber weiter und dann erst beginnt, wieder unter steter Verkürzung, sehr energisch die Rückwärtsbewegung, die Verflachung der Krümmung.

Als Beobachtungsobjekte dienten Nitellen, *Phycomyces*, Keimstengel von *Helianthus*, *Ricinus*, *Sinapis*, *Grashalme*, *Tradescantia*, Ranken von *Cucurbita*, *Lagenaria*, *Bryonia*, *Sycios* und *Passiflora*, und Wurzeln von *Phaseolus*, *Vicia*, *Zea*.

Die Nitellen waren einzeln in größeren Gefäßen kultiviert, wuchsen bei hoher Wassertemperatur außerordentlich rasch und wurden vor dem Versuch mit Haken von versilbertem Kupferdraht wagrecht und vom Licht ab gebogen.

Die geotropische (und heliotropische) Krümmung der halbwüchsigen Internodien tritt sehr rasch ein.

Das Auftreten der Krümmung ist dabei insofern von besonderem Interesse, als bei rasch wachsenden Nitellen das ganze Körnerplasma in einer mehrfach gewundenen geschlossenen Spirale die Zelle durchleitet. Von einer einseitigen Plasmaansammlung, wie sie WORTMANN für so wesentlich hält, ist hier keine Rede, auch ist bei der relativ schnellen Rotation des Wanderplasmas gar keine Möglichkeit vorhanden, daß dasselbe auf einen einseitigen Reiz reagiert. Denn der Reiz ist für dieses rotirende Plasma ebenso allseitig, wie für eine am Klinostat rotirende Pflanze. Trotz der raschen Rotation geht aber die Orientierung des Internodiums gegen die Gravitation in der sichersten und präzisesten Weise vor sich.

Bei der Plasmolyse solcher in lebhafter Krümmung begriffenen Nitellen zeigte sich die anfängliche Zunahme der Krümmung und spätere Abnahme meist sehr schön. Zwei Beispiele mögen hier mitgeteilt werden²⁾.

1) Während der kalten Zeit dieses Sommers mußte das Laboratorium geheizt werden. Die Untersuchungen wurden meist bei einer Temperatur von 20—26° C. vorgenommen.

2) Ich unterlasse es auch hier alle die zahlreichen Beobachtungen, die von mir

1. Drittjüngstes der sichtbaren Internodien scharf gekrümmt um 60° .
Eingestellter Anfangspunkt auf Skalentheil 25.

Bei Salpeterzufluß Verkürzung und Verstärkung der Krümmung bis Skalentheil 37. Dann Stillstand bei Verkürzung.

Bei weiterer Verkürzung Abnahme der Krümmung von 37 zurück weit über 0 hinaus.

Die Zunahme der Krümmung, die wir an den Skalentheilen ablesen, mag der Kürze wegen als die Plusbewegung, die Abnahme als die Minusbewegung bezeichnet werden, um die Resultate übersichtlicher mittheilen zu können.

2. Stärkste Krümmung ebenfalls im drittjüngsten der sichtbaren Internodien.

Plusbewegung von 25 auf 46 = 21 Skalentheile.

Minusbewegung von 46 auf — 30 = 76 Skalentheile.

Es muß hier erwähnt werden, daß bei Nitellen ganz außerordentlich viel darauf ankommt, nur das beste Material zu verwenden. Nur dann sind die klaren Resultate zu erwarten. Pflänzchen, die nicht zu rasch aber stetig sich verlängern (was man mit dem horizontalen Mikroskop vorher kontrolliren muß), sind die besten; andere geben oft ganz abweichende Resultate. Ein Theil der letzteren zeigt nur die Plusbewegung, ein anderer Theil nur die Minusbewegung, wieder andere zeigen letztere zuerst, erstere dann etwas später.

Bei der großen Empfindlichkeit des Ausschlags gegen kleine Membranveränderungen, wie er bei so dünnen Organen nothwendig besteht, gelangen natürlich alle Abnormitäten und Störungen sofort zum Ausdruck.

Zu den Beobachtungen an *Phycomyces* wurde dieser Pilz auf kleinen Brodwürfelchen gezogen. Er bleibt auf diesen kleiner, als auf größeren Stücken, wächst aber gut und ist handlicher zu den Versuchsoperationen.

Da sich die glänzend schwarzen älteren Fruchträger schwer benetzen und sehr schwank sind, so wurde der Pilz jung verwandt (1—1½ cm hoch). Die Membran ist dann noch fast farblos und leichter benetzbar.

Bei der Plasmolyse zeigten die *Phycomyces*köpfchen sehr deutlich sowohl erst die Plus- wie dann die Minusbewegung, manche auch nur die erste Verstärkung der Krümmung, was darauf schließen läßt, daß bei letzteren die normale Dicke der Membran auf der Konvexseite bald wieder durch Apposition neuer Schichten daselbst hergestellt wurde. Dies geschieht nämlich bei jeder Reizkrümmung, aber meist erst gegen den Schluß der Reizbewegung hin. Dann fällt natürlich die Ursache zur Abnahme der Krümmung bei der Plasmolyse fort. DE VRIES, welchem Autor diese Erscheinung bei seinen Untersuchungen immer gegen das Ende hin begegnete,

angestellt sind, hier in Tabellenform vorzuführen, da sie alle im selben Ergebniß gipfeln und ein oder zwei Beispiele für die Beurtheilung genügen.

nannte danu die Krümmung »durch Wachsthum fixirt«. Wie sich durch feine mikroskopische Messung erkennen läßt, beruht diese Fixirung darauf, daß die durch die Streckung verdünnten Membranen durch Apposition auf die normale Dicke gebracht werden. (Vergl. weiter unten.)

In der plasmolytischen Untersuchungsmethode haben wir nun aber auch ein Mittel, welches uns direkt darüber Auskunft geben kann, ob eine bloße einseitige Verdickung der Membran die Krümmung veranlaßt. Die Plasmolyse gestattet, wie wir sehen werden, eine ganz präzise Entscheidung dieser Frage.

Käme die Krümmung nämlich dadurch zustande, daß einseitig nur mehr Membran aufgelagert wird, so würde sie deshalb eintreten, weil eine dickere Membran elastisch weniger weit ausgedehnt wird, als eine dünnere von den gleichen elastischen Eigenschaften. Beide ziehen sich bei Aufhebung des gleichen dehnenden Zuges mit gleicher Kraft zusammen, die dünnere Seite nur mehr, als die dicke. Mithin fiel hier die Veranlassung zu einer Verstärkung der Krümmung ganz und gar weg; es müßte sogleich eine energische Abnahme, und zwar sofort bei beginnender Plasmolyse sich geltend machen.

Daß zu Beginn der Plasmolyse aber eine Zunahme der Krümmung so entschieden auftritt, das erachte ich sowohl als einen direkten Beweis gegen die Annahme einer rein mechanischen Verdickung als primäres mechanisches Moment, wie als Beweis für die primäre Veränderung in der elastischen Spannung.

Bevor die Versuchsergebnisse mit vielzelligen Organen mitgeteilt werden, möchte ich noch einmal kurz an die schon erwähnte paradoxe Erscheinung erinnern, die mir früher bei Versuchen mit nicht cellulären *Mecresalgen* aufgefallen war.

Die Meeressiphonien bieten zu Turgorversuchen ganz vorzüglich geeignete Objekte dar, weil man es in der Hand hat, bei ihnen den Turgor künstlich nicht nur herabzusetzen, sondern auch bedeutend zu steigern. Durch Zufügen von Seesalz oder konzentriertem Seewasser läßt sich der Saftdruck leicht vermindern, andererseits läßt er sich durch Zusatz von süßem Wasser oft in so erheblichem Grade steigern, daß der Membranschlauch gesprengt wird. Derbesien und *Bryopsis* platzen dabei sehr leicht und zwar immer oben an der Spitze. Ein momentanes Zurückschnurren und Auspritzen von Zellinhalt folgt dem Zerplatzen.

Verdünnt man nun Seewasser, in dem sich *Derbesien* und *Bryopsis* zur Beobachtung befinden, die gerade in heliotropischer Krümmung begriffen sind, mit etwas Regenwasser, so sieht man die Krümmung, bei Verlängerung des Schlauches, zunehmen. Diese Zunahme erklärt sich leicht dadurch, daß die dehnbarere konvexe Wand durch den erhöhten Saftdruck relativ noch mehr gedehnt wird, als die konkave.

Giebt man aber dem umgebenden Seewasser ein höheres spezifisches

Gewicht und setzt so den Turgor herab, so verkürzt sich der Schlauch und die Krümmung verstärkt sich ebenfalls, aber nun aus dem Grunde, weil sich die konkave Wand mit größerer Kraft elastisch zusammenzieht als die konvexe. Nur so kann die scheinbar paradoxe Erscheinung, daß sowohl Herabsetzung wie Erhöhung des Turgors die Krümmung verstärkt, erklärt werden.

Hört die physiologische Krümmungsbewegung auf, so tritt auch die Erscheinung der Plusbewegung nicht mehr ein, wohl aber ist noch eine Zeitlang darauf die Minusbewegung beim Plasmolysiren zu bemerken.

Bei den untersuchten vielzelligen Organen, besonders aber bei den auf Längenunterschiede so stark reagirenden dünnen Ranken traten dieselben Erscheinungen auf, wie bei den erwähnten einfachen Schläuchen. Besonders schöne Ausschläge lieferte auch die Plusbewegung bei den hypokotylen Gliedern von *Helianthus annuus* und den Ranken, bei *Gras-* und *Tradescantia-Knoten*. Wegen der Unbenetzbarkeit der Cuticula thut man gut, wenn möglich die Epidermis kurz vor der Plasmolyse abzuziehen, was bei den Sonnenblumenkeimpflänzchen mit rother Epidermis besonders leicht gelingt. Bei Wurzeln, die ein ganz vorzügliches Beobachtungsmaterial abgeben, ist das natürlich nicht nöthig.

*Helianthus*pflänzchen ergaben im Mittel

Plusbewegung 12 Skalentheile

Minusbewegung 60 Skalentheile.

Bei manchen derselben, auch bei gereizten Ranken ist die Plusbewegung so stark, daß sie mit bloßem Auge wahrnehmbar ist. Auch bei anderen Objekten findet man schon mit unbewaffnetem Auge auffallende Krümmungszunahmen. In der Literatur, welche plasmolytische Untersuchungen behandelt, finden sich derartige Fälle auch mehrfach aufgezeichnet; die allgemeine theoretische Verwerthung unterblieb jedoch, weil man die große Verbreitung dieser Thatsache übersah, die hier aus theoretischen Überlegungen erschlossen und dann erst allgemein aufgefunden wurde.

Unter den cellulären Objekten, welche der Plasmolyse unterworfen wurden, fanden sich, wie erwähnt werden muß, auch solche, die ähnliche Unregelmäßigkeiten in der Bewegung, auch das völlige Ausbleiben der einen oder der anderen aufwiesen, wie bei den einzelligen Schläuchen. Diese negativen Resultate, die sich öfters auf störende Einflüsse zurückführen lassen und um so seltener auftreten, je besser das Untersuchungsmaterial behandelt worden ist, vermögen meines Dafürhaltens die Resultate nicht umzustoßen, welche in Übereinstimmung mit theoretischen Erwägungen in Hunderten von beobachteten Fällen eintraten. Doch müssen dieselben immerhin zur genaueren Kenntniß der Erscheinung erwähnt werden. Da in den abweichenden Resultaten sich weiter gar keine bestimmte Regel erkennen ließ, so verzichtete ich darauf, die etwaigen störenden Einflüsse, die demnach ziemlich mannigfaltig auftreten, ausfindig zu machen.

Unterwirft man Ranken, die auf einen Berührungszreiz hin ihre Krüm-

mung begonnen haben, der Plasmolyse, so verstärken sie ihre Krümmung zusehends (besonders auch die dicken Ranken von *Vitis*), bleiben dann still stehen und rollen sich dann mehr oder weniger zurück. Dabei scheint es, als verlängere sich die Ranke bei der Zunahme der Krümmung, indem die Spitze unter dem Mikroskop vorwärts schreitet. Läge eine wirkliche Verlängerung vor, so würde diese Zunahme der Krümmung nichts für den vorausgesetzten Elastizitätsunterschied der antagonistischen Wände beweisen. Die Verlängerung ist aber nur eine scheinbare, durch Zunahme der Krümmung vorgespiegelte, da die Bogenbewegung der Spitze größer ist, als das Zurückgehen derselben durch Verkürzung. Daß aber bei den Ranken vom ersten Moment ab bei der Plasmolyse auch Verkürzung eintritt, das erfährt man leicht, wenn man gerade gestreckte Ranken in Glasröhrchen eingeschlossen plasmolysirt. Es beginnt dann sofort die Verkürzung.

Bei Ranken wurde entweder die Spitze befestigt, die gestreckte Basis als beweglicher Zeiger benutzt oder umgekehrt.

Auch bei den Ranken traten zuweilen andere als die erwarteten Bewegungen auf. Gerade ausgestreckte Ranken, die ungestört sich kräftig entwickelt hatten und sehr reizbar waren, zeigten jedoch bei erfolglicher Reizkrümmung die beiden entgegengesetzten Bewegungen in klarer Folge.

In der anfänglichen Zunahme der Krümmung bei der Plasmolyse tritt demnach sehr allgemein ein Moment auf, das nicht wohl anders als durch veränderte Elastizitätsspannungen in der Membran erklärt werden kann, und im Hinblick auf die übereinstimmenden Resultate der früheren Untersuchungsmethode so erklärt werden muß.

Es wurde auch bei dieser Untersuchungsmethode wieder streng darauf gesehen, daß nur Pflanzentheile zur Untersuchung gelangten, die eben ihre Krümmung begonnen hatten oder auf dem Höhepunkt ihrer Ausführung standen. Nur so läßt sich die wahre mechanische Ursache derselben experimentell ausfindig machen. Der Umstand, daß nach vollendeter Krümmung sich gerade die während derselben beobachteten Spannungsverhältnisse ändern, macht es um so wahrscheinlicher, daß in diesen die wesentlichen Momente für die Krümmungsbewegung liegen.

Mikroskopische Untersuchung.

Wie bereits auseinandergesetzt, wurde die mikroskopische Untersuchung und Messung herangezogen, einerseits um die allgemeine Grundlage der hier angenommenen Streckungsmechanik überhaupt, andererseits um die daraus folgenden Veränderungen in der Membrandicke, der Zelllänge u. s. w., in ihrer thatsächlichen Erscheinung festzustellen.

Längst bekannt ist es durch SACUS, daß das beförderte Wachsthum auf der Konvexseite vielzelliger Organe auf einer bloßen Streckung der Zellen; nicht auf Zelltheilungen beruht. Die Streckung der Zellen ist daher

proportional der Streckung der Konvexseite. Von der in besonders prägnanten Fällen passiven Zusammenpressung der Konkavseite abgesehen, verhalten sich die mittleren Längen der Zellen von Konkav- und Konvexseite also wie diese selbst. Messungen, welche diesen Punkt bestätigen, sind jederzeit leicht auszuführen.

Durch SACHS und später auch durch CIESIELSKI wurde darauf hingewiesen, daß in geotropisch scharf gekrümmten Organen der Protoplasma-gehalt der antagonistischen Zellen ein relativ verschiedener sei. An Grasknoten (SACHS) und an Wurzeln (CIESIELSKI) ist das leicht zu sehen. Man könnte nun zunächst daran denken, daß dieser Plasmagehalt nur ein relativ oder scheinbar verschiedener sei, denn auf einen kleinen Raum zusammengeballt sieht eine bestimmte Plasmamenge dichter aus, als in einer größeren Zelle vertheilt; die kleine Zelle scheint bei demselben Gehalt doch plasmareicher zu sein. Der absolute Gehalt an Protoplasma ist schwer zu bestimmen und es begegnet großen Schwierigkeiten, sich darüber exakte Zahlenwerthe zu verschaffen, die denn auch noch nicht vorliegen. Theoretisch muß man sich aber sagen, daß der Plasmagehalt auf der konvexen Seite wohl auch absolut genommen abnehmen muß, da Plasmabestandtheile wohl zum Theil bei der Streckung verbraucht werden. Nimmt man nämlich an, daß eine Zelle der Konvexseite sich auf das Doppelte der Länge einer Zelle der Konkavseite streckt, so wird der Zellsaft erheblich mit Wasser verdünnt. Der Turgor derselben müßte damit rasch sinken. Daß dies in der That nicht geschieht, daß der Turgor auf Konkav- wie auf Konvexseite gleich bleibt¹⁾, beweist, daß in der Vakuole ständig neue feste Bestandtheile zur Auflösung gelangen, Bestandtheile, die vorher unzweifelhaft im Plasma enthalten waren. Bedenkt man, daß z. B. bei Grasknoten sich die Vakuole auf der Konvexseite an Volum vervierfachen oder versechsfachen kann, so begreift man die relativ erhebliche Menge, welche dem Zellsaft an festen Substanzen aus dem Plasma zugeführt werden muß, um den Turgor auf normaler Höhe zu erhalten.

Eine weitere Verbrauchsquelle für Plasmabestandtheile ist durch die Bildung neuer Membranschichten gegeben. Durch die Streckung der Membran wird dieselbe naturgemäß dünner, und wenn sie nach vollendeter Krümmung wieder annähernd auf die normale Dicke gebracht werden soll (was thatsächlich der Fall ist), so müssen auf der relativ großen Fläche neue Celluloseschichten aufgelagert werden.

Gegen diesen starken Substanzverbrauch ist derjenige jedenfalls verschwindend klein, welcher die erhöhte Thätigkeit der Zelle begleitet. Wie jede physiologische Thätigkeit und Arbeitsleistung mit dem Zerfall organischer Substanz verknüpft ist, so muß auch in diesem Falle der Stoffverbrauch in der konvexen Zelle ein höherer sein, als in der ruhenden der

1) Nur bei sehr raschen und kurzen Krümmungen ist, wie oben bemerkt, ein kleiner Ausfall in der Turgorspannung der Konvexseite manchmal bemerkbar.

Konkavseite. Bei der geradezu räthselhaften Ökonomie der Organismen in dieser Beziehung wird dieser letztgenannte Substanzverlust freilich schwerlich in den Bereich unserer direkten Wahrnehmung gelangen.

Wie eine genauere mikroskopische Untersuchung, oft aber auch schon der erste flüchtige Anblick lehrt, werden die Zellen der Konvexseite bei der Krümmung nicht nur länger, sondern auch breiter und höher. Wenn auch die Zunahme in der einen Dimension bedeutend überwiegt, so kann diejenige in den beiden anderen Dimensionen doch zuweilen das Doppelte erreichen und übertreffen, wie es besonders bei Grasknoten oft wahrzunehmen ist. Der Stoffverbrauch für den Turgor und für neue Membranschichten steigert sich dadurch noch mehr. Eine absolute Abnahme der unter den jetzigen Sammelbegriff »Plasma« fallenden Stoffe ist also bei der raschen Streckung wohl unvermeidlich.

Was die schon erwähnte Verdünnung der Membranen auf der Konvexseite betrifft, so ergibt sich dieselbe aus rein physikalischen Gründen bei der Dehnung eines jeden Körpers. Sie war also auch bei den Membranen vorauszusetzen und, wie wir gesehen haben, eine nothwendige Voraussetzung zur Erklärung der rückgängigen Krümmung bei der Plasmolyse (vergleiche Seite 518). Um dieselbe mikroskopisch zu sehen, muß auch hier wieder das Organ während der Krümmung, am besten auf der letzten Hälfte des Weges untersucht werden. Bei der Feinheit der Wände überhaupt sind die Unterschiede nun nicht gerade in die Augen fallend, sie sind aber da, wie man sofort bei exakten Messungen findet. Mißt man die Dicke der gegenüberliegenden Zellwände bei starker Vergrößerung mittels des Okularmikrometers oder noch besser mittels des Zeichenapparates, wobei man das Mittel aus den Messungen mehrerer Zellen zu berücksichtigen hat, so findet sich immer ein merklicher relativer Dickenunterschied der Membranen

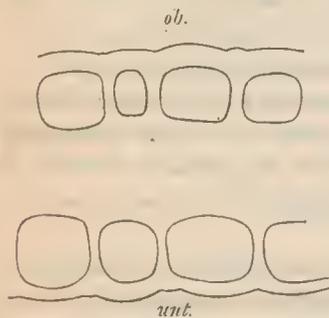


Fig. 3.

Epidermiszellen aus einem gekrümmten Grasknoten, ob. Zellen der Konkav-, unt. Zellen der Konvexseite.

vor. Figur 4, die genau mit dem Zeichenprisma aufgenommen ist, zeigt derartige Unterschiede zwischen der Dicke der Zellmembranen auf der Konkav- und Konvexseite. Das den Zeichnungen zu Grunde liegende Präparat ist ein Querschnitt aus dem ersten Internodium einer *Vicia Faba*, das sich so stark geotropisch gekrümmt hatte, daß die Konvexseite die doppelte Länge der Konkavseite erreicht hatte.

In Figur 3 sind Epidermiszellen eines geotropisch gekrümmten Grasknotens genau wiedergegeben, an denen der Dickenunterschied zwischen Konkav- und Konvexseite auch deutlich hervortritt. Die Konvexseite dieses Knotens war $3\frac{1}{2}$ mal so lang geworden als die Konkavseite.

Es ist natürlich nicht nothwendig, daß die Verdünnung der Membran mit der Größenzunahme der Zelle proportional ist, denn erstens ist das Verhältniß der Längendilatation zur Querkontraktion fester Körper kleiner als $\frac{1}{2}$, und zweitens sind geringe Membranverdickungen schon während der Krümmung nicht ausgeschlossen.

Nach der Krümmung finden dieselben nachweislich meistens statt, so daß man bei gekrümmten jungen Organen späterhin keine wesentliche Differenz in der Membrandicke vorfindet.

Die hier geschilderten Dickenunterschiede der Membranen haben natürlich mit den groben kollenchymatischen Verdickungen nichts gemein, die WORTMANN unter abnorm gestalteten Verhältnissen erzielte. Der hier hervorgehobene Unterschied kommt ja gerade umgekehrt durch Verdünnung der Konvexseite, nicht aber durch absolute Verdickung der Konkavseite zu stande.

Vergleichende Messungen, zumal solche an Grasknoten lehren nämlich, daß die Membrandicke auf der Konkavseite während der Krümmung annähernd so bleibt, wie sie bei normaler Stellung des Organes war, daß dagegen die der Konvexseite, absolut genommen, abnimmt.

Die Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung stehen also in vollem Einklang mit denen der anderen Untersuchungen und den theoretischen Folgerungen aus denselben.

Eine Erscheinung, die vorläufig mehr nebensächlich erwähnt wurde, ist die Verlangsamung des Wachstums auf der konkaven Seite. Dieselbe tritt aber nicht so sehr in den Vordergrund der Krümmungsercheinung als die Förderung der Streckung auf der konvexen. Sie wird aber in manchen Fällen dadurch besonders auffällig, daß sie geradezu in eine Verkürzung der Konkavseite umschlägt.

Ist die Förderung der Streckung eine Folge der Erhöhung der Dehnungsfähigkeit der Membranen, so ist die Retardation wohl die Folge einer relativen Verminderung oder eines Stehenbleibens derselben, da sie sich ja, wie gezeigt wurde, nicht auf eine aktive Verdickung zurückführen läßt.

Bezüglich der Verkürzungen hat SACUS schon genaue Zahlenangaben gemacht. Besonders scharf sind dieselben bei Grasknoten und bei Wurzeln, also bei Organen ausgesprochen, welche kurze starke Krümmungen aus-

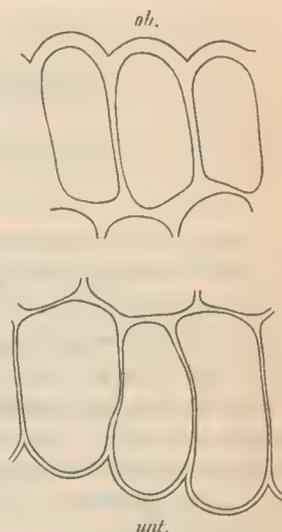


Fig. 4.

Epidermiszellen von *Vicia faba*. *ob.* die der Konkavseite, im Holzschnitt ein wenig zu dick ausgefallen, *unt.* die der Konvexseite.

führen. Einige der von SACHS bei Maisknoten gefundenen Zahlen¹⁾ mögen die erheblichen Größen, um welche Verkürzungen eintreten, näher illustriren.

Die Zahlen geben die Länge der Oberseite in mm an; die erste vor der Krümmung, die zweite nach derselben, die dritte hier zugefügte, die Prozente der Verkürzung.

	vor	nach	%
Cinquantino-Mais	4,0 mm	3,0 mm	25 %
	5,0 mm	4,5 mm	10 %
Pferdezahn-Mais	3,6 mm	3,0 mm	16,6 %
	4,0 mm	3,5 mm	12,5 %

Ähnliche Verkürzungen, nur nicht in dieser hohen Prozentzahl, erhielt ich, als 6—8 cm lange Gipfeltheile von *Hippuris* wagrecht in eine trockene Porzellanschale gelegt wurden, deren Öffnung mit einer Glasscheibe nicht ganz verdeckt war. Es fand hier also keine Wasserzufuhr von außen statt, die Pflanzentheile verloren im Gegentheil solches durch Verdunstung. Trotzdem trat die scharfe geotropische Krümmung bei den Sprossen in kurzer Zeit auf²⁾. Während aber die Internodien auf der Unterseite in wenigen Stunden auf die doppelte Länge sich streckten, verkürzten sich die Oberseiten derselben, wenn auch nur um 6—10 %, so doch sehr deutlich und regelmäßig.

Die Oberfläche der jungen Internodien, an sich noch runzlig und matt, wurde dabei noch runzlicher und faltiger.

Die Oberseite der Grasknoten, die sich verkürzte, beschreibt SACHS »dunkel, opak, rau von kleinen Quersfältchen, welche Epidermis und Parenchym dieser Seite bilden; oft erkennt man außerdem eine tiefe Einknickung, es sieht so aus, als ob man den Knoten künstlich bis zur Knickung gebogen hätte«.

Diese sowohl äußerlich als auf mikroskopischen Schnitten wahrzunehmenden Verhältnisse auf der Konkavseite deuten darauf hin, daß dieselbe, die im Wachsthum zurückgeblieben, durch die Knickung mechanisch wie in einer Presse zusammengedrückt wird.

Eine weitere Veranlassung zu der Verkürzung, die sich besonders bei den Versuchen mit *Hippuris* geltend gemacht haben wird, ist die Wasser-
vertheilung. Wenn die Konvexzellen sich strecken, nehmen sie eine relativ große Menge Wasser in sich auf. Wenn dies nun auch nicht der Oberseite entzogen wird, so wird doch das zuströmende Wasser besonders

1) Lehrbuch, IV. Aufl. p. 824.

2) Beobachtungen, daß horizontal frei aufgehängte abgeschnittene Stengel, die kein Wasser aufnehmen können, geotropische Bewegungen ausführen, liegen schon von SACHS vor.

von der Konkavseite verbraucht, und wenn die Konkavseite durch Verdunstung solehes verliert, so kann sich bei ihr ein Wassermangel und eine damit Hand in Hand gehende Verkürzung einstellen.

Als das wichtigste Ergebnis der vorliegenden Untersuchung betrachte ich den Nachweis, daß bei der Reizkrümmung die Membran oder die Membranen der konvex werdenden Seite dehnungsfähiger werden und aus diesem Grunde rascher in die Länge wachsen, als die der konkaven Seite, deren Membranen umgekehrt, weniger in ihrer Dehnbarkeit gefördert als es bei normalem Wachstum geschieht, eine geringere als die normale Streckung erfahren.

Nur wachsende Pflanzentheile¹⁾ sind zu Reizkrümmungen befähigt. In den wachsenden Zellen, deren Saftkonzentration sich, wie nachgewiesen, mit dem Alter verringert, ist ein (chemischer?) Einfluß des Protoplasmas auf die Zellwand vorhanden, der diese gegenüber dem Turgor nachgiebiger, d. h. dehnbarer macht²⁾. Die Streckung ist erst ermöglicht durch diese Veränderung der Membran, in letzter Linie also durch die betreffende Thätigkeit des Plasmas. Wird ein wachsendes Organ aus der normalen Stellung in abnorme Lage gebracht, so ändert sich die vorher gleichmäßige Wachstumsthätigkeit des Plasmas, indem dieselbe auf der konvex werdenden Seite erheblich gesteigert, auf der konkav werdenden Seite herabgesetzt wird³⁾.

Warum diese Einwirkung auf die Membran bei abnormer Lage des wachsenden Theiles in verschiedener Weise modifizirt wird, darüber weiß man heute noch nichts. Nur soviel steht fest, daß es von der Reizbarkeit des betreffenden Organes abhängt, ob auf den einseitigen Reiz überhaupt eine Bewegung, ob eine solche in positivem oder eine in negativem Sinne erfolgen soll. Bekannte physikalisch-mechanische Verhältnisse reichen zur Erklärung solcher Erscheinungen nicht mehr aus und wir sind hier an einem Punkte angekommen, wo uns vorläufig jede Aussicht fehlt, auf exaktem

1) Mit Ausnahme der periodischen Bewegungen der Blattpolster.

2) Wie etwa Wärme den Kautschuk.

3) Hofmeister beschrieb (Ber. math.-phys. Klasse kgl. sächs. Akad. d. Wiss. 4860) einen Versuch, aus dem er schloß, daß die Dehnbarkeit der Epidermis auf der Unterseite bei einem Zwiebelhafte erhöht wird, nicht aber die des Parenchyms. Er glaubte den negativen Geotropismus daher aus einer Veränderung der Epidermisspannung gegenüber der Mark-Rindenspannung, also der Spannung der Gewebe unter sich erklären zu können, und kam so auf den falschen Gedanken, daß nur Gewebe mit jener Spannung negativen Geotropismus zeigen könnten. Die fundamentale Thatsache, daß bei den Krümmungen eine Wachstumsercheinung vorliegt, war H. ganz unbekannt, und wie wenig seine ganze Vorstellungsweise überhaupt mit der heute gültigen zu thun hat, geht allein schon daraus hervor, daß er den positiven Geotropismus der Wurzeln u. a. durch das Abwärtssinken ihrer weichen Gewebemasse erklärte.

Wege der Erklärung des Vorganges näher zu kommen. Das eigenartige Verhalten dorsiventral gebauter Organe gegenüber dem der radiär gebauten, Orthotropismus und Plagiotropismus, — das alles sind Erscheinungen, die das Problem noch räthselhafter, aber um so interessanter erscheinen lassen. Auch die Umwandlung der Reizbarkeit in verschiedenen Altersstadien, wie sie für so viele Pflanzenorgane, besonders für Blüten und Früchte, nachgewiesen ist, trägt dazu bei, auf alle sichtbaren Anhaltspunkte uns vorläufig verzichten zu lassen und auf die Reizbarkeit, die innere Disposition des Protoplasmas als das allein maßgebende Moment zurückzugehen.

Auch die Art und Weise, wie diese innere Disposition schließlich beim Protoplasma selbst zum Ausdruck gelangt, ist noch ganz dunkel. WORTMANN glaubte diese in einer Bewegung desselben innerhalb der Organe gefunden zu haben. Positiv geotropisches Plasma soll sich nach ihm auf der Oberseite ansammeln, negativ geotropisches Plasma unten. Die Wände sollen dort, wo Plasmaanhäufungen sich bilden, stärker verdickt und die Krümmung durch daraus folgende Retardation des Wachstums auf der konkaven Seite entstehen.

Es ist nun schon darauf hingewiesen, daß eine Verdickung der Membran nicht als Krümmungsursache vorliegt, daß ferner die einseitige Plasmaansammlung bei einzelligen Organen als Folge der Krümmung künstlich hervorgerufen werden kann. Es sieht aber auch mit der behaupteten Reizbewegung des Körnerplasmas innerhalb des Organs an und für sich sehr zweifelhaft aus.

Es wurde oben schon betont, daß die Internodialzellen von *Nitella*, in denen das Körnerplasma in rascher rotirender Bewegung begriffen ist, stark negativ geotropisch sich krümmen. Es kann dabei weder von einer einseitigen Ansammlung, noch überhaupt davon die Rede sein, daß dieses Plasma auf einen einseitigen Reiz reagirt. Dasselbe befindet sich, wie gesagt, durch seine Rotation in derselben Lage, wie eine Pflanze am Klinostat¹⁾.

Weiterhin führen Wurzelhaare von *Nitellen* und *Charen*, auch Pilzhypphen scharfe Reizkrümmungen dicht hinter der Spitze, also an Stellen aus, wo sie noch ganz mit Protoplasma vollgepfropft sind, wo also eine ungleiche Vertheilung desselben gar nicht auftreten kann. Gerade bei *Phycomyces* kann man fernerhin leicht den Nachweis liefern, daß die Plasmaansammlung an der Krümmungsstelle nur eine Folge der Krümmung selbst, nicht aber die Reaktion auf einen äußeren Reiz ist. Hat man nämlich einen *Phycomyces*fruchtträger horizontal gelegt, so krümmt er sich aufwärts und zeigt darauf an der konkaven Biegungsstelle meist Plasmaansammlung. Läßt

1) Vergleiche darüber meinen ausführlichen Aufsatz in der Naturwissenschaftl. Rundschau. 1888. No. 4 u. No. 5. „Die Wirkungsweise von Schwerkraft und Licht auf die Gestaltung der Pflanze“.

man ihn dann weiter wachsen und dreht ihn später so um, daß die konkave Seite nach unten kommt, so krümmt er sich eine Strecke weiter oben aufwärts, die Plasmaansammlung an der ersten, nun nach unten gekehrten Biegung bleibt aber unten. Somit kann diese Ansammlung keine geotropische sein, sondern ist von der Krümmung an sich abhängig.

Noch weniger haltbar scheint mir die Annahme der direkten Plasmawanderung in cellulären Organen. Zwar sind zwischen den einzelnen Zellen meist enorm feine Kanälchen vorhanden, und in gewaltsam horizontal gehaltenen Organen scheint auf der Konkavseite eine relative Plasmavermehrung vorzuliegen. Die letztere kann aber ebensowohl durch erhöhte Ernährung dort, wie durch erhöhten Verbrauch auf der Konvexseite zu stande kommen. Die TANGL'schen Poren sind zudem so enorm eng (selbst bei den stärksten Vergrößerungen meist nur nach Färbung und Quellung sichtbar), daß, wenn auch physikalisch, trotz der enormen Molekularkräfte solcher Kapillaren, eine Bewegung der kolloidalen Substanz durch sie möglich wäre¹⁾, die Ausgiebigkeit des Stofftransportes durch ganze Zellreihen hindurch eine verschwindend kleine sein müßte.

Ohne auf eine Erklärung für die Veränderungen an gewaltsam gestreckt gehaltenen Organen mich hier einlassen zu wollen, — denn diese bilden eine besondere Erscheinung für sich, — möchte ich aber darauf noch einmal hinweisen, daß die anscheinende Vermehrung des Plasmas auf einer Seite schon deshalb nicht die Folge einer direkten Wanderung sein kann, weil sich sonst die geotropische oder heliotropische Bewegung und Verteilung des Plasmas in den einzelnen Zellen zeigen müßte. Davon ist aber keine Spur zu sehen, auch keine Stauung des Plasmas vor den engen TANGL'schen Kanälchen der einen Seite ist sichtbar. Wie ist aber eine geotropische Wanderung des Plasmas in einem vielzelligen Organ denkbar, wenn sie sich nicht in den einzelnen Zellen geltend macht?

In dem unten zitierten Aufsatz ist auch darauf aufmerksam gemacht, daß das Körnerplasma der Parenchymzellen meist in beständiger Bewegung begriffen ist und auch deshalb einseitig wirkenden Schwerkraftsreizen unzugänglich bleibt, wenigstens bei der Reaktion gegen den Reiz nicht in Betracht kommt.

Bei genauer Erwägung aller einschlägigen Verhältnisse kann deshalb eine durch den Reiz veranlaßte direkte Wanderung des Plasmas in den reizbaren Organen nicht ohne weiteres angenommen werden.

In meinem zitierten Aufsatz ist weiterhin gezeigt worden, wie alles

1) Vergl. Rundschau l. c. Ich fasse die TANGL'schen »Linien« als Verbindungen der Hautschicht auf, wodurch die Kontinuität der reizbaren Substanz erreicht wird, vielzellige Organe als Einheiten reagieren können. Eine Fortbewegung von Stoff ist dabei nicht notwendig, sondern nur eine Leitung molekularer Bewegungen, für die solche Kanälchen natürlich weit genug sind.

darauf hindeutet, daß die Hautschicht des Protoplasmas als derjenige Theil desselben anzunehmen ist, welcher den Reizerscheinungen vorsteht, auch die Gestaltung der Pflanzen in direkter Weise beeinflußt.

Die relativ ruhende Hautschicht ist allein im stande, wie das besonders bei *Nitella* einleuchtet, einen Reiz als einseitigen aufzunehmen und in bestimmter Richtung darauf zu reagiren. — Bei der Bildung und der Veränderung der Membran ist nun aber nothwendig die ihr direkt anliegende Hautschicht in hervorragender Weise betheiligt.

Es ist nur hier u. a. zu erinnern an die lokalen Verdickungen und Resorptionen von Membranthteilen. Nur die der Membran dicht anliegende ruhende Schicht kann so scharf begrenzte Skulpturen oder Löcher ganz lokal entstehen lassen. Wenn bei niederen Pflanzen, z. B. bei Algen, Seitenäste sich bilden sollen, so wird an diesen Stellen erst die Membran dehnbarer gemacht, sie stülpt sich aus, aber nicht dauernd kuglig, sondern sie wird so von dem Plasma in der Dehnbarkeit lokal beeinflußt, daß sie sich zu einem Cylinder ausdehnt, der schließlich nur noch an der Spitze sich vorstülpend wächst. Das Körnerplasma mit den Inhaltskörpern ist bei vielen Pflanzen dabei in Bewegung. Es bleibt als Regulator für die Dehnbarkeitsverhältnisse auch hier nur die direkt und unbeweglich aufliegende Hautschicht übrig. Während bei einem *Derbesiaschlauch* die heliotropische Krümmung auftritt, bewegt sich das Körnerplasma langsam gleitend über die Stellen der Wand, die gedehnt, und solche, die nicht gedehnt werden, gleichmäßig fort. Der lokalisirte Einfluß auf die Veränderung wird daher hier von der lokal festgebannten Hautschicht ausgehen müssen.

Aber abgesehen von allen anderen Verhältnissen, auf die in meinem früheren Aufsatz hingewiesen ist, wird es also hier wieder durch die theils bekannten, theils nothwendig anzunehmenden engen Beziehungen zwischen Hautschicht und Membran wahrscheinlich, daß erstere auch bei den Reizkrümmungen die entscheidende Rolle spielt. Man wird sich vorstellen müssen, daß durch den Reiz die Hautschicht zu einer veränderten Thätigkeit gegenüber der Membran, zu einer einseitig gesteigerten resp. verminderten Beeinflussung ihrer Elastizität und Dehnbarkeit, angeregt wird.

Mit jener Annahme sind denn auch alle anderen Reizbewegungen im Pflanzenreich gut in Einklang zu bringen:

Die Reizbewegungen der nicht mehr wachsenden Blattpolster sind ziemlich sicher auf Wasserbewegungen zurückzuführen, wie das für *Mimosa pudica* erwiesen ist. Hier muß also der Filtrationswiderstand des Plasmas auf den antagonistischen Seiten verändert werden. PFEFFER wurde nun bei seinen »Osmotischen Untersuchungen« zu dem Schluß geführt¹⁾, daß die

1) Vergl. auch, Über Aufnahme von Anilinfarben etc. Untersuch. des Tübing. Instituts. Bd. II. Heft 2. pag. 316 ff.

Hautschicht des Plasmas über Aufnahme und Abgabe von Substanztheilchen, also auch von Wasser, entscheidet. Wir hätten dann also auch hier dieselbe als reizauslösenden Faktor thätig.

Bei den Reizbewegungen nackter Plasmamassen ist es ebenso wieder die Hautschicht, welche sichtlich die aktive Rolle spielt. Sie ist es, welche die Cilien bildet, sie, die bei der Bewegung der Amöben und Plasmodien die Führung übernimmt, die Bewegung einleitet. Sie ist außerdem allein der Träger der Oberflächenspannung, deren Bedeutung für die Bewegung und Gestalt nackter Protoplasten neuerdings erst gewürdigt wurde¹⁾; das Körnerplasma im Inuern hat daran keinen Theil.

So weisen uns denn alle pflanzlichen Reizerscheinungen auf die Hautschicht als den dabei maßgebenden organisirten Plasmatheil. Durch Veränderung ihrer Oberflächenspannung bewirkt sie die Reizbewegungen der nackten Protoplasten, durch Veränderung des Wassergehalts der Zellen steht sie den Bewegungen der Blattpolster vor, durch Einwirkung auf die Dehnbarkeit der von ihr beeinflussten Membran setzt sie mit Hilfe des Turgors die Krümmungsbewegungen behüteter Zellen ins Werk.

1) BERTHOLD: Studien über Protoplasmamechanik. 1886.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg](#)

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Noll Fritz

Artikel/Article: [Beitrag zur Kenntniß der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen 496-533](#)