

# Über den Einfluss des geotropischen und heliotropischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben.

Von **Karl Kerstan.**

## A. Historische und sachliche Einleitung.

Der Einfluß des geotropischen und heliotropischen Reizes wird augenfällig, wenn Pflanzenorgane in ihrem tropistischen Gleichgewichtszustande gestört werden. Bekanntlich führen dann die Pflanzen, solange sie dazu fähig sind, Krümmungsbewegungen aus. In den bisherigen Studien dieser Krümmungen wurde nicht nur deren äußerer Verlauf berücksichtigt, sondern das Augenmerk der Forscher richtete sich auch auf die inneren Vorgänge. Über den Krümmungsmechanismus wurden die verschiedensten Ansichten geäußert<sup>1)</sup>. Im Hinblick auf die Bewegungsmechanik müssen nach Pfeffer (VI. p. 353/54) Nutations- und Variationsbewegungen unterschieden werden. Nachdem seit Frank (I. p. 97) die Nutationsbewegung als Erfolg einer modifizierten Wachstumstätigkeit erkannt worden war, spielten die verschiedenen Anschauungen über den Wachstumsmechanismus auch in der Erklärung der Mechanik bei Krümmungsbewegungen eine Rolle. Sachs und de Vries hatten die Bedeutung des Turgors für das Wachstum hervorgehoben. Für letzteren (II. p. 517) lag es nahe, bei Wachstumskrümmungen mehrzelliger Organe die Differenz im Wachstum der konvexen und konkaven Seite als Folge einer einseitigen Steigerung der Turgorausdehnung zu erklären. Die Veränderung des osmotischen Druckes in den antagonistischen Seiten beruht nach ihm (I. p. 835) auf der verstärkten Produktion osmotisch wirksamer Stoffe in der convex werdenden Seite des Pflanzenorgans. Er folgerte dies daraus, daß eine eben begonnene geotropische oder heliotropische Krümmung durch die plasmolysierende Wirkung einer 20%igen Kochsalzlösung wieder rückgängig gemacht werden konnte. In bezug auf

<sup>1)</sup> Ausführliche Literaturangaben finden sich bei: Cisielski, Untersuchung über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Dissertation 1870, p. I—8. Schober, Anschauungen über den Geotropismus seit Knight. Hamburg 1899. Wissenschaftliche Beilage zum Bericht der Realschule Eilbeck. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche 1878, I. Teil, p. 4 ff.

die heliotropischen Krümmungen mehrzelliger Organe haben auch andere Forscher die Ansicht geäußert, daß sie durch Turgorwechsel veranlaßt werden. So schließt Sachs (I. p. 806) die „Veränderung des Turgors“ als Krümmungsursache nicht aus, und nach Wiesner (I. p. 21) kommt der positive Heliotropismus dadurch zustande, daß außer den Cohäsionsverhältnissen der Zellmembranen auf den antagonistischen Seiten auch der Turgor allseitig oder nur einseitig verändert wird. Allein nähere Untersuchungen über die vermutete Turgoränderung waren von den erwähnten Forschern nicht angestellt worden. Ihre Annahme wurde auch bald durch die Ergebnisse von G. Kraus (II. p. 87 f.) in Frage gestellt. Er fand nämlich, daß während der geotropischen und heliotropischen Krümmung eines Sprosses eine absolute Abnahme des Zuckers, sowie eine Zunahme des Wassergehaltes in der erdwärts gerichteten Stengelhälfte eintritt, woraus eher eine Verminderung als eine Steigerung des osmotischen Druckes auf der Konvexseite gefolgert werden konnte. Dieses der de Vriesschen Annahme direkt widersprechende Resultat veranlaßte denn auch Wortmann (I. p. 961), den Turgordruck in den Zellen der konvexen und konkaven Seite mehrerer geotropisch gekrümmter Stengel nach der plasmolytischen Methode zu untersuchen. Er erhielt immer das übereinstimmende Resultat, daß tatsächlich keine Differenz in der Turgorkraft auf beiden Seiten vorhanden ist. Dasselbe negative Ergebnis in bezug auf einseitige Erhöhung der Turgorenergie fand Noll (I. p. 511) bei einer „ganzen Reihe von Beobachtungen“, ja bei sehr stark und rasch sich krümmenden Organen fand er in den Zellen der Konvexseite eine sichtliche Abnahme des plasmolytischen Wertes, übereinstimmend mit den von Kraus erhaltenen Befunden. Damit kann — so schließt Noll — die Annahme einer Turgorsteigerung auf der Konvexseite von de Vries nicht länger mehr in Betracht gezogen werden. Allein so ausnahmslos zurückzuweisen, daß gesteigerte Turgorenergie bei geotropischen Krümmungen beteiligt sei, wird eingeschränkt durch Beobachtungen Pfeffers (IV. p. 399): bei plasmolytischen Untersuchungen von horizontal gelegten Grasknoten, deren Aufwärtskrümmung durch einen Gipsverband gehemmt war, wurde in einem Falle, nämlich in den Knoten von *Hordeum vulgare*, eine Steigerung des Turgors in den unterseitigen Parenchymzellen um 1—2% Kaliumnitrat gefunden. Ferner wollte Kohl (I. p. 60, 66) an horizontal liegenden Stengeln, sowohl gekrümmten, als auch an ungekrümmten, sowie an krümmungsunfähigen, eine absolute Erhöhung des Turgordruckes in der Konkavseite als Folge des geotropischen Reizes beobachtet haben. In der ausführlichen Entgegnung Nolls (II. p. 36) wurde aber mit Recht darauf hingewiesen, daß Kohls Bestimmungen der absoluten Turgorerhöhung auf der Konkavseite sehr mangelhaft sind. Auf die Beobachtung Pfeffers geht Noll nicht ein, obwohl er seine Theorie gegen dessen Kritik ausführlich verteidigt. — Wenn nun auch der einseitigen Erhöhung der Turgorenergie bei *Hordeum* eine generelle Bedeutung für den Krümmungsmechanismus nicht beigemessen werden darf — dies verbietet

schon der Umstand, daß Pfeffer bei den in derselben Weise am Aufkrümmen verhinderten Knoten von *Triticum vulgare*, *Triticum spelta* und *Glyceria spectabilis* eine Turgorsteigerung nicht beobachten konnte — so wäre sie dennoch beachtenswert, wenn sie sich als eine durch den Schwerkraftsreiz veranlaßte Reaktion erweise. Eine Untersuchung in dieser Richtung liegt aber bis jetzt noch nicht vor. Ferner ist noch nicht festgestellt, ob einseitige Steigerung der Turgorenergie bei gehemmter tropistischer Nutationskrümmung überhaupt allgemeiner verbreitet ist; denn die vorliegenden plasmolytischen Untersuchungen Wortmanns und Nolls erstrecken sich nur auf realisierte Krümmungsbewegungen, und die Versuche Heglers [Hinweis bei Pfeffer (III. p. 227)], die zu dem erwähnten Zwecke an gestellt wurden, liegen nicht im einzelnen vor. Könnte die Änderung des Turgordruckes in manchen Fällen wirklich als das Mittel festgestellt werden, wodurch die Wachstumstätigkeit horizontal gelegter Pflanzenorgane modifiziert wird, so hätte sie für manche Nutationskrümmungen dieselbe Bedeutung, wie für die Variationskrümmungen. Denn Pfeffer (II, p. 140) bewies, daß letztere verursacht werden nur durch die Dehnung der Membranen, welche durch die auf der erdwärts gewandten Hälfte vermehrte Expansionskraft bewirkt wird. Hilburg (I. p. 30/31) konnte auch durch plasmolytische Untersuchung des tropistisch gekrümmten Blattgelenkes von *Phaseolus vulgaris* bestätigen, daß der osmotische Druck auf der konvex werdenden Gelenkhälfte eine Steigerung erfahren hatte, die etwa 1% Kaliumnitrat äquivalent ist. Die Frage, ob dieser Turgorvariation die Bedeutung einer geotropischen oder heliotropischen Reaktion im Gelenkpolster der Bohne beizumessen ist, ist bisher noch nicht experimentell beantwortet, ferner ist auch noch nicht untersucht worden, ob die tropistischen Variationskrümmungen anderer Pflanzen auch durch einen Turgorwechsel bewirkt werden.

Es ergibt sich also für mich die Aufgabe:

1. zu untersuchen, ob Turgorreaktionen als Folge des tropistischen Reizes Ursachen der Krümmung sind, (diese Untersuchung schloß an die bisherigen Beobachtungen und Behauptungen an),
2. zu untersuchen, wie weit verbreitet diese Erscheinungen sind.

Da in bezug auf den Bewegungsmechanismus von vornherein Nutations- und Variationskrümmungen zu unterscheiden sind, so ordnen sich diese Teile den beiden Hauptabschnitten ein: Turgorverhältnisse bei

- a) Nutations- (Abschnitt C) und
- b) Variationskrümmungen (Abschnitt D).

## B. Methodisches.

In der vorliegenden Untersuchung ist der Turgordruck immer nach der plasmolytischen Methode gemessen worden. Als Plasmolysator wurde Kalisalpeterlösung verwendet, und zwar wurden die verschiedenen Konzentrationen hergestellt durch volumetrische Verdünnung einer Normallösung, die 10,1 g

$\text{KNO}_3$  auf 100 ccm Lösung enthielt. Zur Bestimmung des plasmolytischen Grenzwertes wurden meist um 0,5% verschiedene Lösungen für ausreichend genau erachtet und eventuellen Unterschieden von 0,2% im Turgordruck keine prinzipielle Bedeutung für die Krümmungsbewegung beigemessen, weil einem osmotischen Werte von 0,5% Kaliumnitrat ein Energieaufwand von 1—2 Atmosphären entspricht, und dieser mindestens zur Ausführung der tropistischen Krümmung erforderlich ist. Nur in einigen Fällen wurde eine Genauigkeit bis auf 0,2%  $\text{KNO}_3$  angestrebt. Plasmolysiert wurden mediane Längsschnitte in der Richtung der Krümmungsebene oder an deren Stelle Querschnitte (bei kurzen Bewegungsgelenken). Um Verwechslungen der antagonistischen Flanken bei der mikroskopischen Untersuchung vorzubeugen, habe ich die konvexe Seite eines Schnittes durch einen leichten Einschnitt markiert.

Da ich im Laufe meiner Untersuchungen die Turgorhöhe nur nach der gewöhnlichen plasmolytischen Methode bestimmte (und nur selten nach der plasmolytischen Transportmethode, deren Ergebnisse stets durch die erstere kontrolliert wurden), so mußte ich die Mängel jener Methode kennen, um meine Ergebnisse kritisch beurteilen zu können. Auf Unzulänglichkeiten dieser Methode ist wiederholt hingewiesen worden<sup>1)</sup>. Für meine Untersuchung kommen vor allem folgende Punkte in Betracht. Zunächst ist die elastische Kontraktion der Membranen bei der Beurteilung des gefundenen Turgordruckes zu berücksichtigen. Sie konnte auch meine Ergebnisse besonders bei den nicht durch Wachstum fixierten Variationskrümmungen in Frage stellen, wenn etwa die Zellmembranen der allein verlängerten Flanke bei der Plasmolyse eine ansehnliche Kontraktion erfahren, bevor sich der Plasmakörper von der Membran abhebt; doch konnte eine solche nicht beobachtet werden.

Auch in den Objekten liegen manche Fehlerquellen. Es gibt Pflanzenzellen, in denen bei Plasmolyse eine Abhebung des Plasmakörpers auch im lebenden Zustande und zwar aus verschiedenen Gründen nicht stattfindet. So kann einerseits die Beschaffenheit der Membran den Eintritt der Lösung erschweren oder überhaupt verhindern, oder es kann andererseits der Plasmakörper so fest an die ihn umgebende Membran gepreßt sein, daß er sich entweder garnicht oder nur unter Zerreißen abhebt. Derartige Verhältnisse scheinen tatsächlich in vielen Grasknoten (vergl. p. 185) und im Wassergewebe der *Marantaceen* (vergl. p. 206) vorzuliegen. Auf andere anatomische und physiologische Eigenschaften (Kleinheit der Zellen, Verdickung der Membranen, besondere Inhaltstoffe, individuelle Schwankungen der plasmolytischen Grenzwerte), die die Bestimmung der isotomischen Lösung manchmal erschweren, wird bei den einzelnen Versuchsobjekten hingewiesen werden.

---

<sup>1)</sup> Vergl. de Vries (III. p. 544 ff.), Wortmann (II. p. 249), Hilburg (I. p. 25), Pfeffer (III. p. 228 und IV. p. 295, 305f.).

Wie vorher erwähnt, bestimmten auch Wortmann, Noll und Kohl den Turgordruck in gekrümmten Pflanzenorganen nach der plasmolytischen Methode. Die genannten Forscher handhabten diese Methode so, daß sie die Schmitte in eine noch nicht isotonische Lösung offen auf den Objektträger brachten und dann, während sich die plasmolysierende Lösung allmählich durch Verdunstung konzentrierte, mikroskopisch den Eintritt der Plasmolyse in den antagonistischen Seiten erwarteten. Weil auf diese Weise sowohl die sich ändernde Konzentration der Lösung als auch die Zeit der beginnenden Plasmolyse als Maß des Turgordruckes benutzt wird, ist es möglich, auch sehr kleine Turgorunterschiede zwischen den beiden Gegenseiten zu bestimmen. Trotzdem wandte ich diese Art der Messung nicht an, sondern gab der von Pfeffer (V. p. 127) erwähnten und oben beschriebenen Manier den Vorzug; denn einmal brauchte ich, wie schon dargetan, auf geringere Differenzen kein Gewicht zu legen, und in den Fällen, wo dies geschehen mußte, ist sie nicht zu empfehlen, weil sie infolge fortwährend stattfindender Verdunstung der Lösung den genauen prozentualen Wert der Konzentration und damit die Größe der Differenz in den antagonistischen Seiten unbestimmt läßt. Ferner können die Resultate der Verdunstungsmethode durch mancherlei Nebenumstände unsicher werden, z. B. die Dicke des Schnittes oder die räumliche Beschränktheit des mikroskopischen Gesichtsfeldes. Durch letztere kann nämlich die Zahl der gleichzeitig Plasmolyse zeigenden Zellen auf jeder Seite nur allgemein bestimmt werden. Da aus zahlreichen früheren Untersuchungen [z. B. de Vries (IV. p. 561), Pfeffer (IV. p. 304), Copeland (I. p. 39), E. Pringsheim (I. p. 112, 121)] bekannt ist, daß auch äußere Einflüsse — besonders kommen Beleuchtung, Temperatur und Wassermangel in Betracht — für die normalen Turgorverhältnisse sehr wesentlich sind, so mußten dieselben bei den Versuchen sorgfältig berücksichtigt werden, um dadurch eine Fehlerquelle auszuschalten.

## C. Turgorverhältnisse bei den tropistischen Nutationskrümmungen.

### I. Die Krümmung ist realisiert.

#### a) Keimstengel, Sprosse und Wurzeln.

Die tropistischen Nutationskrümmungen der Wurzeln und meisten Sprosse kommen dadurch zustande, daß die konvex werdende Flanke in der Zone der normalen Wachstumstätigkeit eine Wachstumsbeschleunigung erfährt. Diese Veränderung könnte durch eine Turgorsteigerung bzw. Turgordifferenz in den Geweben verursacht werden. Doch ist dies nicht unbedingt erforderlich; denn die normale Turgorkraft ist groß genug, um mit Hilfe gesteigerter Dehnbarkeit der Zellmembranen (Noll I und II) oder sogleich beschleunigten Membranwachstums (Pfeffer IV. p. 416) eine Aufkrümmung einzuleiten. Im letzteren Falle hat sie allerdings nur formale Bedeutung. Würde aber

auch in diesen Fällen im Laufe der Krümmung eine Erhöhung des Turgors eintreten (und in manchen Grasknoten scheint dies der Fall zu sein), so wäre die größere Turgorenergie eine Begleiterscheinung, die das Wachstum der Zelle beschleunigen könnte. Solche Erwägungen über eine mögliche Beteiligung des Turgors an der tropistischen Krümmung weisen auf Gesichtspunkte hin, die bei den Untersuchungen und Versuchsanordnungen wohl zu berücksichtigen sind. So müssen, ehe überhaupt irgendwelcher Einfluß des tropistischen Reizes auf den Turgordruck der sich krümmenden Pflanze konstatiert werden kann, zuerst die normalen Turgorverhältnisse bestimmt werden. Wenn ferner die Turgorsteigerung die Ursache der Krümmung ist, so muß sie kurz vor Beginn der Krümmung, und da vielleicht besonders deutlich, zu beobachten sein. Darum untersuchte ich Pflanzen nicht nur, wenn die Krümmung sich vollzog, sondern auch kurz nach dem Horizontallegen oder nach begonnener Einwirkung einseitigen Lichtreizes, also dann, wenn überhaupt noch keine Krümmung zu sehen war. Pflanzen aber, deren Krümmung beendet war, wurden überhaupt nicht mehr als für die Untersuchung geeignet erachtet. Immer wurden gleichaltrige Objekte von möglichst gleichem Äußeren und gleicher Länge ausgewählt. Um bei der normal stehenden Pflanze die Zone zu bestimmen, in der die ansehnlichste Krümmung stattfindet, wenn jene horizontal gelegt würde, habe ich vorher ein anderes Exemplar, das nicht plasmolysiert wurde, die Krümmung ausführen lassen, um daran die Zone der ansehnlichsten Krümmung zu erkennen. Umstehend sind die Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchungen mehrerer tropistisch gekrümmter Pflanzenorgane mitgeteilt. Die plasmolytischen Grenzwerte sind in Salpeterprozenten angegeben. R bedeutet die Zellen des Rinden-, M die des Markparenchyms. Die beigefügten o und u bezeichnen die Ober- und Unterseite des gekrümmten Pflanzenteils. Temp. 16—18° C.

#### Geotropische Krümmung von Keimwurzeln.

Die Turgorverhältnisse der in normaler Stellung befindlichen Wurzeln von *Vicia Faba* und *Zea Mays* sind eingehend und genau von Pfeffer (IV. p. 296 ff.; Turgorkurve für *Vicia*wurzel p. 297, für *Zea* p. 299) beschrieben worden. Die bei der geotropischen Krümmung in der Mitte der Krümmungszone herrschenden Turgorverhältnisse sind im folgenden bestimmt worden. In feuchten Sägespänen gerade gewachsene Wurzeln von 30 bis 40 mm Länge wurden horizontal gelegt in der von Sachs (II. p. 405) als vorteilhaft bezeichneten Weise.

<i>Vicia Faba</i> (4—7 mm von der Spitze)	R	} 3,0	o 2,9 u 3,0 3,0	55°	
	M				
<i>Zea Mays</i> (3—5 mm von der Spitze)	R	} 3,8—4,0 4,8—5,0	3,8 4,8—5,0	40°	16 Std.
	M				

## Stengel von Keimpflanzen.

## α) Negativ geotropische Krümmung:

Die Pflanzen befinden sich in Töpfen, und diese wurden umgelegt. Die in Klammer befindliche Ziffer gibt die Gesamtlänge des Stengels an, die beigefügte Angabe: „Entfernung von der Spitze“ gibt das obere Ende der Zone an, der die Schnitte entnommen wurden.

Pflanze	Gewebe	Normale	Gekrümmte Pflanze	Größe des Krümmungswinkels	Versuchsdauer
		%	%		
Hypokotyl v. <i>Lupinus albus</i> (40 mm lang) 20 mm von der Spitze	R	2,3	do.	35°	1 1/2 Tg.
	M	2,3–2,5		40°	
Hypokotyl von <i>Cucurbita Pepo</i> (90 mm lang) 30 mm von der Spitze	R und M	2,5	do.	45°	1 Tg.
	R	3,0	o 3,0 u 2,5	60°	20 Std.
M	3,0–3,2 <sup>1)</sup>	o 3,0–3,2 u 2,5–2,8			
Hypokotyl v. <i>Ricinus communis</i> (110 mm lang) 45 mm von der Spitze	R	2,8	o 2,8 u 2,5	40°	2 Tg.
	M		2,8		
Epikotyl von <i>Vicia Faba</i> (90 mm lang) 35 mm von der Spitze	R	2,6–2,8 <sup>2)</sup>	o 2,6 u 2,5	50°	1 Tg.
	M		2,6–2,8		

## β) Positiv heliotropische Krümmung:

Etiolierte Pflanzen wurden in einem Dunkelkasten mit wagerechtem Spalt in der Vorderwand an einem Südfenster dem Tageslichte ausgesetzt.

Pflanze	Gewebe	Normale	Gekrümmte Pflanze	Größe des Krümmungswinkels	Versuchsdauer
		%	%		
Epikotyl v. <i>Phaseolus multiflorus</i> (80 mm lang) 20 mm vom Scheitelpunkt	R	3,0	2,8	10°	5 Tg.
	M	3,2			
Hypokotyl v. <i>Helianthus annuus</i> (60 mm lang) 15 mm von der Spitze	R	2,5 <sup>3)</sup>	do.	15–20°	3–5 Tg.
	M	2,8 <sup>3)</sup>			
Hypokotyl v. <i>Ipomoea purpurea</i> (40 mm lang) 10 mm von der Spitze	R u. M	2,5–3,0	do.	90°	4 Std.

## Versuche mit großen Exemplaren:

<i>Coleus hybridus</i> , 25–30 cm hoch	R	2,0–2,5	2,5	—	—
	M	2,5			
<i>Impatiens Sultani</i> , 40 cm hoch	R	1,8	do.	—	—
	M	2,0			
<i>Achyranthes Verschaaffeltii</i> , 30–35 cm hoch	R	4,5–5,0	o 5,0 u 4,5	—	—
	M	6,0–6,5	o 6,5 u 6,0		

<sup>1)</sup> Vgl. Wortmann (I. p. 461), Pfeffer (IV. p. 378).

<sup>2)</sup> Vgl. Pfeffer (IV. p. 378).

<sup>3)</sup> Vgl. Pfeffer (IV. p. 378).

Werden die Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchungen überblickt, so ergibt sich in bezug auf die Beteiligung des Turgors, daß bei den gekrümmten Organen eine Turgorsteigerung gegenüber der normalen Pflanze nirgends gefunden wurde, weder auf der Konkav- noch auf der Konvexseite, weder während der Krümmung noch auch dann, wenn nach  $\frac{1}{2}$ —1 stündigem Horizontallegen der Pflanze die Krümmung noch nicht begonnen hatte. Dieses negative Resultat stimmt überein mit den Befunden Wortmanns (I. p. 961) und Nolls (I. p. 511). Bei vielen Pflanzen sinkt sogar die Turgorenergie etwas auf der Konvexseite in der Krümmungszone. Mehrfach (*Lupinus*, *Cucurbita*, *Helianthus*, *Ipomoea*, *Coleus*, *Impatiens*, Wurzel von *Zea*) wurde allerdings auch Konstanz des Turgors in dieser Flanke beobachtet. Noll (I. p. 511 und p. 525 Anmerkung) konstatiert dasselbe und zwar bei „sehr stark und rasch gekrümmten Organen“. Auch nach meinen Beobachtungen ist wahrscheinlich, daß der Winkel der Krümmung, deren Schnelligkeit und die Größe der Krümmungszone von wesentlichem Einfluß auf die Turgorniedrigung der Konvexseite sind. Denn die Keimstengel von *Phaseolus*, *Vicia* und die *Fabawurzel* zeichnen sich in der Tat durch rascheren Verlauf der Krümmung gegenüber den *Lupinus*stengeln und der *Zea*wurzel aus. Freilich ist der Rückgang des Turgors auf der Konvexseite nicht immer mit schnellerer Krümmung verbunden; denn im Hypokotyl von *Ricinus*, das sich nicht so rasch wie etwa *Phaseolus* krümmt, wurde ein Rückgang ebenfalls gesehen, während ihn der sich ziemlich schnell krümmende *Impatiens*stengel nicht erkennen ließ. Überdies ist zu bedenken, daß die Turgorverhältnisse überhaupt individuellen Schwankungen unterworfen sind, sodaß es nicht überraschen darf, wenn ein geringerer osmotischer Wert auf der Konvexseite nicht bei allen Individuen einer Gattung und Art zu sehen ist.

Mit zunehmender Größe des Krümmungswinkels wird auch die Differenz des Turgors zwischen Ober- und Unterseite größer. Das geht aus einem Versuche mit Keimstengeln von *Phaseolus* hervor. Als die Turgorverhältnisse solcher Stengel nach 2 Stunden Horizontalallage untersucht wurden, zeigten sie eine Krümmung von ca.  $10^{\circ}$  und eine Turgorabnahme von 0,2 % Salpeter (Mittelwert) im Rindenparenchym der Unterseite. Nach 3 Stunden, als der Krümmungswinkel durchschnittlich  $15^{\circ}$  betrug, war der gleiche Rückgang von 0,2 % auch in den benachbarten Zellen des Markparenchyms der erdwärts gewandten Hälfte zu bemerken. Als die Stengel  $7\frac{1}{2}$  Stunden lang horizontal gelegen und sich ca.  $20^{\circ}$  gekrümmt hatten, betrug der Rückgang sowohl im Rindenparenchym als auch in den angrenzenden Markparenchymzellen 0,5 %. Viel höher wurde der Unterschied im osmotischen Werte der Gegenseiten nicht gefunden, nur einmal betrug er 0,7 %. Nachdem die apikal gelegenen Stengelteile aus der Krümmungszone herausgetreten waren, also sich wieder gestreckt hatten, hatte der Turgor der Unterseite die alte Höhe wieder erreicht, und demzufolge war die Turgordifferenz verschwunden. Doch tritt dies erst nach einer gewissen Zeitdauer ein, die von der Größe der Differenz abhängig zu sein scheint. Als nämlich die Unterseite in der

Krümmungszone einen um 0,2% niedrigeren Turgorwert als die Oberseite zeigte, waren in dem Stengelstücke oberhalb der Zone, welches die Krümmung schon durchlaufen hatte, die Turgorwerte der beiden antagonistischen Flanken gleich; während die Differenz in dem wieder gerade verlaufenden Spitzenteile noch nicht immer aufgehoben war, als sie in der sich krümmenden Zone nach 7 $\frac{1}{2}$ stündiger Horizontallage 0,5% betrug. Die regulatorische Tätigkeit der Pflanze braucht eben zur Herstellung des früheren Turgorwertes eine gewisse Zeit.

Die Tatsache, daß die Turgorabnahme auf der Unterseite sehr bald ausgeglichen wird, läßt sich sehr gut mit den Ansichten Pfeffers (IV. p. 412 und VI. p. 668) und Nolls (I. p. 525 und II. p. 45) in Einklang bringen, nach welchen die Differenz nur dadurch zustande kommt, daß bei dem einseitig beschleunigten Wachstum die Produktion osmotischer Substanz nicht gleichen Schritt hält mit der Volumzunahme und Wasseraufnahme der Zellen.

In allen Fällen lehrt der Vergleich des Turgordruckes in der gekrümmten mit dem in der normalen Pflanze, daß die Turgordifferenz zwischen Ober- und Unterseite durch den Rückgang des plasmolytischen Wertes auf der unteren (konvexen) Seite zustande kommt, nicht, wie Kohl (I. p. 60) lehrt, durch Erhöhung auf der konkaven Seite.<sup>1)</sup>

Dieses negative Resultat braucht jedoch nicht allgemeine Gültigkeit zu haben. Während bei den bisherigen Objekten die Krümmung einen flachen Bogen darstellt, und infolgedessen die Verlängerung auf eine große Zahl von Zellen sich verteilt, woraus wieder folgt, daß jede einzelne nur geringen Anteil hat, ist sie bei andern Pflanzen ein scharfer Knick, indem sich die Wachstumsarbeit auf eine kurze Strecke verteilt, sodaß die einzelne Zelle der Unterseite stark in Anspruch genommen wird. Hier tritt vielleicht eine einseitige Turgorsteigerung ein. Solche kurze Krümmungszonen liegen bei den Gelenkpflanzen vor.

<sup>1)</sup> Kohl folgert dies aus Untersuchungen, die er nur an gekrümmten Organen vorgenommen hatte, ohne ihre Turgorverhältnisse mit denen der normalen Pflanze zu vergleichen. Er fand nämlich z. B. bei einem gekrümmten Stengel von *Pisum sativum* nach der Verdunstungsmethode (s. o. p. 167) zwischen Ober- und Unterseite einen Unterschied von 0,5–1,0% Salpeterwert. Bei meinen Untersuchungen an *Pisum* fand ich einen so wesentlichen Unterschied nicht. Deshalb prüfte ich die Befunde Kohls mittels der von ihm angewandten Methode nach. Weiter wollte ich auch an Stelle der sehr allgemeinen Zeitangaben Kohls „sehr bald“, „sofort“, „nach einiger Zeit“ eine bestimmte Zeitdauer wissen. Nach diesen Untersuchungen muß ich Kohls Ergebnisse als nicht einwandfrei bezeichnen. Denn nicht immer trat die Plasmolyse an der Konvexseite eher ein als an der Konkavseite, sondern in manchen Schnitten begann der Plasmakörper auf beiden Seiten sich abzuheben und zwar nach 45 Sekunden. Aber selbst in den Fällen, wo eine zeitliche Differenz beobachtet wurde, betrug diese höchstens 10 Sekunden. Unter solchen Umständen kann wohl von einem wesentlichen Unterschiede im Turgordruck der antagonistischen Seiten nicht gesprochen werden.

## b) Stengelknoten.

Der äußere Verlauf der geotropischen Krümmung von Stengelknoten ist von Barth (I) und Kohl (II) näher beschrieben worden. Bei den folgenden Versuchen wurden Knoten sowohl horizontal als auch aufrecht in feuchten Sand gesteckt, der sich in einem Zinkkasten befand. Die normal stehenden Knoten wurden während der Krümmungsdauer der andern unter denselben Bedingungen gehalten.

## 1. Knoten, die nur krümmungsfähig sind, solange sie wachsen.

Pflanze	Gewebe	Normale	Gekrümmte	Größe des Krümmungswinkels	Versuchsdauer
		%	Pflanze		
a) Knoten ohne Blattscheiden.					
<i>Crassula spathulata</i>	R u. M	3,0—3,5	do.	30°	2 Tg.
<i>Galeopsis tetrahit</i>	R	3,5—4,0	} do.	20°	2 Tg.
	M	4,5 <sup>1)</sup>			
<i>Mercurialis perennis</i>	R	4,0	o 4,0 u 3,8	40°	1 Tg.
	M	4,5	4,5		
<i>Mimulus luteus</i> (ober- u. unterhalb der Knotenplatte) <sup>2)</sup>	R	2,2	o 2,2 u 2,0	25°	1 Tg.
	M	2,5	o 2,5 u 2,2		
<i>Asperula tinctoria</i>	R u. M	5,5	do.	15°	3 Tg.

## β) Knoten mit Blattscheide, diese ist bei der Krümmung passiv.

<i>Melandryum album</i>	R	2,5—2,8	} do.	25°	2 Tg.
	M	2,8			
<i>Polygonum Bistorta</i>	R	3,2	o 3,2 u 3,0	30°	1 Tg.
	M	3,5	o 3,5 u 3,0		

## 2. Knoten, die im fast ausgewachsenen Zustande noch krümmungsfähig sind. Blattscheide ist bei der Krümmung passiv.

*Tradescantiastengel.*

Der anatomische Bau und die geotropische Aufrichtung der *Tradescantiastengel* ist außer von Barth (I. p. 16, 18 ff.) auch von Mische (I. p. 531) beschrieben worden, ebenso wie dort [Mische (I. p. 535 Skizze)] wurden zu den folgenden Versuchen abgeschnittene Stengel von 3—4 Internodienlängen verwendet.

<i>Trad. fluminensis</i>	R	1,9—2,1	o 2,1 u 2,0	26° bez.	1 bez.
	M	2,0—2,2	2,1	55°	3 Tg.
<i>Trad. virginica</i>	R	2,8	} do.	27°	1 Tg.
	M	3,0			
<i>Callisia repens</i>	R	1,8	o 1,8 u 1,7	25°	2 Tg.
	M	2,0	2,0		

<sup>1)</sup> Vgl. Briquet (I. p. 17), der den normalen Turgorwert auf 10 atm. = ca. 3% KNO<sub>3</sub> feststellte. Der von mir gefundene höhere Wert kann dadurch erklärt werden, daß ich eine eingebrachte, wenig welke Pflanze untersuchte.

<sup>2)</sup> Nach Barth (I. p. 7) werden hier die Bewegungsknoten von beiden Teilen zweier benachbarter Internodien gebildet.

Die Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchung der Stengelknoten stimmen also überein mit denen bei Keimpflanzen; nirgends wurde ein höherer Turgorwert auf der Unterseite gefunden. Hieraus braucht aber noch nicht gefolgert zu werden, daß die Turgorenergie als Betriebskraft der Krümmung außer Frage kommt. Denn es ist sehr wohl möglich, daß eine Turgorsteigerung stattgefunden hat, daß diese aber bei der Krümmung, bez. durch dieselbe aufgehoben ist. Ob dies der Fall ist oder nicht, kann ermittelt werden, wenn die Krümmungsbewegung mechanisch gehemmt wird. Dies kann sowohl durch Eingipsen als auch durch Zug in der Längsrichtung des Objektes geschehen. Während im Gipsverband außer der Krümmung auch das Wachstum verhindert wird, demgemäß eine etwaige Turgorsteigerung auch durch Wachstumshemmung verursacht sein kann, dauert das Längenwachstum bei Zug ziemlich ungestört fort. Der Anteil des Turgors am Krümmungsmechanismus liegt dann klar zutage. Darum werden im folgenden Ergebnisse plasmolytischer Untersuchungen über die Turgorverhältnisse solcher Pflanzen mitgeteilt, deren tropistische Krümmung mechanisch gehemmt worden ist.

## II. Die Krümmung ist mechanisch gehemmt.

### a) Einleitendes.

Zur Beurteilung dieser Ergebnisse war es nötig, frühere bei solcher Versuchsanordnung gewonnene Resultate zu berücksichtigen. Außer einigen früheren Arbeiten liegen Untersuchungen von Wortmann (I), Elfving (II), Hegler (I) und Ball (I) vor. Die anatomischen Veränderungen bei horizontaler Zwangslage und geotropischer Induktion hat neuerdings Bücher (I) eingehend studiert. Schon Wortmann und Elfving stellten an horizontal gehaltenen Objekten bezüglich der Wanddicke von Bast- und Collenchymzellen große Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite fest, die erklärt wurden von Hegler als Reizwirkung einseitiger Zugspannung, von Ball in manchen Fällen als solche der Schwerkraft. Bücher, der die Ansichten beider bestätigen kann, nennt die anatomischen Veränderungen ersterer Art Kampto-, die letzteren Geotrophismus. Über die osmotischen Verhältnisse bei den unter Zugspannung gehaltenen Pflanzen sowohl der aufrecht stehenden als auch der horizontal gelegten, sowie über die eingegipster Pflanzen spricht sich nur Hegler aus [I. p. 407 ff., Hinweis bei Pfeffer (III. p. 227)]. Er bestätigt die Ergebnisse Pfeffers (IV. p. 296, 303, 378, 398), daß eingegipste wachstumstätige Pflanzenorgane einen höheren Turgordruck zeigen als die freiwachsenden. In den Streckungszonen der unter Zugspannung aufrecht stehenden Pflanzen stellte er einen allseitig höheren plasmolytischen Grenzwert fest, und er gibt an, daß er „bei Hemmung geotropischer Wachstumskrümmungen (unter Fortdauer des Längenwachstums)“ in den Zellen der konvex werdenden Seite eine Turgorzunahme beobachtet habe. In bezug auf den letzten Punkt befinde ich mich in Widerspruch

mit Hegler, denn meine plasmolytischen Untersuchungen ergaben, daß bei vielen durch Zug horizontal gehaltenen Keimstengeln niemals eine einseitige Turgorschwellung eintrat, sondern eine allseitige, analog der von Hegler bei vertikaler Stellung beobachteten. Während ich also die oben angeführten Beobachtungen sowohl über die anatomischen Veränderungen als auch über die osmotischen Verhältnisse im allgemeinen bestätigen konnte, gilt dies nicht in diesem einen Falle.

#### b) Ergebnis.

Über die Methode des Eingipsens vgl. Pfeffer (IV. p. 238 ff.). Die Hemmung der Krümmung (durch Zug) erfolgte in der üblichen Weise. Vgl. Wortmann (I. p. 819), Ball (I. p. 323), Bücher (I. p. 308 Abbildung). Von den zu untersuchenden Pflanzen wurden in demselben Topf gezogene Paare von gleicher Länge und Kräftigkeit ausgesucht. Während die eine Pflanze die Krümmungsbewegung ungehindert ausführte, wurde die andere durch Zuggewichte in der Reizlage festgehalten, sodaß nur das Längenwachstum fortauern konnte. Nachdem die eine Pflanze eine ansehnliche Krümmung ausgeführt hatte, wurde in beiden der Turgordruck nach der plasmolytischen Methode bestimmt. Untersucht wurden die gleichen Pflanzen und Pflanzenteile (Keimstengel von *Lupinus*, *Cucurbita*, *Phaseolus*, *Ricinus*, *Vicia*, *Helianthus*, *Ipomoea*, Stengel von *Coleus*, *Impatiens*, *Achyranthes*, Keimwurzeln von *Vicia* und *Zea*, Stengelknoten von *Crassula*, *Galeopsis*, *Mercurialis*, *Mimulus*, *Melandryum*, *Polygonum* und *Tradescantia*), deren osmotische Verhältnisse schon bei ausgeführter geo- oder heliotropischer Krümmung festgestellt worden waren (vgl. plasmolytische Grenzwerte im vorhergehenden Teil I). Die Stengel wurden außer durch Eingipsen besonders durch Zugspannung in der Längsrichtung an der Krümmung verhindert, während bei den untersuchten Wurzeln und Stengelknoten die Hemmung erfolgte einerseits durch Eingipsen in der Pfeffersehen (IV. p. 230, 296 ff.) Weise, andererseits wurden sie, um das Längenwachstum nicht zu hemmen, in enge Glasröhren eingeführt. Bei der Auswahl der Wurzelstrecken, denen Längsschnitte zum Zwecke der Plasmolyse entnommen wurden, war für die entgipsten Wurzeln zu berücksichtigen, daß sich im Gipsverbande die Wachstums- und demgemäß auch die Krümmungszone verkürzt (Pfeffer IV. p. 352) und ferner, daß da, wo Krümmung realisiert wird, die Hauptkrümmung bereits nach einigen Stunden basalwärts gewandert ist (Pfeffer VI. p. 654). Es wurden deshalb Schnitte aus verschiedenen Regionen des 8—10 mm langen Spitzenteiles der Wurzel untersucht. Bei den Hemmungsversuchen, speziell mit *Phaseolus*- und *Vicia*-Keimstengeln, bestätigte sich die Behauptung Balls (I. p. 323, 327), nach der kräftig wachsende Pflanzen selbst bei anschaulichstem Zuge nicht vollständig an der Krümmung verhindert werden können. Durch diesen und den fernerer Umstand, daß bei der Abnahme des spannenden Gewichtes die Pflanze sofort eine Schnellbewegung (Pfeffer VI. p. 537, 667) im Sinne

der geotropischen Krümmung ausführt, wird der beobachtete geringe Rückgang des Turgors (um 0,2 Salpeterprozent) auf der konvex werdenden Seite erklärlich, annähernd derselbe Effekt, der auch bei Realisierung der Krümmung erzielt wird.

Von einer einseitigen Zunahme der osmotisch wirksamen Substanzen kann aber beim Hemmen der durch den tropistischen Reiz angestrebten Nutationskrümmungen keine Rede sein. Denn von den wenigen beobachteten Ausnahmen — im eingepipsten Zustande ließen manche Stengel von *Impatiens Saltani* und *Vicia Faba* auf der Unterseite einen um 0,2—0,5 Salpeterprozent höheren Turgor erkennen — läßt sich die Erhöhung bei *Impatiens* und *Vicia* ebensowohl durch Wachstums- hemmung erklären, da bei Zugspannung die Turgorsteigerung nicht eintritt. Bei *Melandryum album* aber, wo zwei Knoten eine Turgorschwellung unterseits zeigten, und zwar der eine in der Gipshülle um 0,3—0,5, der andere in der Glasröhre um 0,2—0,3 % Salpeter, hat sie keine generelle Bedeutung; denn ich konnte sie in drei weiteren Knoten nicht beobachten. Zudem dürfte die gefundene Differenz auch nicht ansreichen, um die geotropische Bewegung allein zustande zu bringen. Da die durch mechanische Eingriffe veranlaßten allseitigen Turgorerhöhungen, die Pfeffer durch Eingipsen wachsender Organe, Hegler durch Zug in der Längsrichtung manchmal erzielte, bei horizontaler Lage genau so eintreten wie bei normaler Stellung, also mit der gleichen Intensität auf beiden Seiten, so werden sie nicht durch die Schwerkraft beeinflußt, sondern beruhen bloß auf Wachstumsstörung und deren Folgen. Die allseitige Turgorschwellung betrug in der Gipshülle bez. bei Zug oder in der Glasröhre z. B. bei den Keimstengeln von *Lupinus albus* 1,0 bez. 0,5 % Salpeter, und *Vicia Faba* 0,5 bez. 0 %, bei den Keimwurzeln von *Vicia* 1,0 bez. 0 %, und *Zea* stets 0 %. (Vgl. Pfeffer IV. p. 299.)

### III. Verschiedenes.

Eine mehr oder weniger weitgehende Hemmung der geotropischen Krümmung kann speziell beim Gelenkknoten von *Tradescantia fluminensis* nach Mische (I. p. 535/36) dadurch bewirkt werden, daß über dem geotropisch beeinflußten Gelenk das Internodium durchgeschnitten wird. Mehrere Stengel von *Trad. fluminensis* wurden deshalb im zweiten Internodium durchgeschnitten und horizontal in Sand gesteckt. Nach drei Tagen hatten sich die Knoten nur wenig gekrümmt, derjenige Knoten mit dem kleinsten Krümmungswinkel (10°) wurde plasmolytisch untersucht, es zeigte sich kein Unterschied im Turgor gegenüber normal.

Eine Änderung in der Mehrproduktion osmotischer Substanzen findet auch in welkenden Pflanzen nicht statt, wenn sie durch Umlegen dem Einflusse der Schwerkraft ausgesetzt werden. Das bestätigen Versuche, in denen durch Wasserverlust der Turgordruck künstlich erhöht wird. Wie E. Pringsheim (I. p. 125) fand, steigt in dem welkenden Sprosse von *Callisia repens*

der osmotische Druck durch selbstregulatorische Tätigkeit der Pflanze in etwa fünf Wochen um 1,5 Salpeterprozent. Um nun zu untersuchen, ob etwa eine Reizwirkung der Schwerkraft solche Produktion von osmotischen Stoffen insofern beeinflußt, als nach Umlegen des Sprosses in der erdwärts gerichteten Flanke eine regere Tätigkeit entwickelt wird, ließ ich *Callisia*-Sprosse, die einen Normalturgor von 2,0—2,2% aufwiesen, welken, indem ich sie teils aufrecht teils horizontal in den völlig trockenen Sandwall eines Zinkkastens steckte. Einige der horizontal gesteckten konnten sich krümmen, während andere daran verhindert waren, indem bei ihnen der (von der Spitze aus) dritte Knoten entblättert und vorsichtig in eine Glasröhre eingeführt worden war. An den aufrechten Sprossen wurde in der Zeit vom 17. Februar bis 17. März das allmähliche Steigen des Turgors plasmolytisch gemessen. Hierauf wurden in der jeweilig isotonischen Lösung, deren Konzentration sich aus den Messungen am normalen Stengel ergab, Stengelgelenke von umgelegten Sprossen, die also teils geotropisch gekrümmt, teils an der angestrebten Krümmung gehindert worden waren, plasmolysiert, und der Turgordruck in den antagonistischen Seiten verglichen. Dabei konnte nirgends eine Differenz festgestellt werden. Die allgemeine Turgorzunahme verlief z. B. in einem Sproß so:

Tag der Plasmolyse	Salpeterprozent beginnender Plasmolyse im		Turgorzunahme in Salpeter- prozent		
	Rinden- parenchym	Axiles Parenchym	Rinden- parenchym	Axiles Parenchym	nach Tagen
17. Februar	2,0	2,0—2,2			
21. "	2,2	2,2—2,4	0,2	0,0	4
23. "	2,2	2,4	0,0	0,2	2
2. März	2,4	2,6	0,2	0,2	7
10. "	3,5	3,2	1,1	0,6	8
17. "	3,5	3,5	0,0	0,3	7
Insgesamt: 1,5			1,3		28

Auch solche aufrechte Stengelknoten, die einen um 1,5% höheren Turgor aufwiesen und die teilweise nicht mehr krümmungsfähig waren, wurden mehrere Tage lang horizontal gelegt; sie zeigten ebenfalls keine einseitige Turgorschwellung. Denselben negativen Erfolg hatte die plasmolytische Untersuchung solcher Pflanzen, besonders auch der älteren, nicht mehr krümmungsfähigen Stengelteile derselben, bei denen nach Ball [I. p. 330 (*Phaseolus*), p. 331 (auch *Ricinus* und *Vicia*)] und Bücher geotrophistische Veränderungen der Oberseite (s. ob. p. 173) eintreten. Das ist um so auffälliger, als Kraus (I. p. 211/18 und II. p. 89/99) auch in solchen Stengelpartien in bezug auf den Stoffwechsel die gleichen Veränderungen, allerdings oft nicht so ansehnliche wie bei gekrümmten Organen, feststellen konnte. Er fand also eine absolute Abnahme des Zuckers und eine absolute Zunahme des Wassergehaltes auf der erdwärts gewandten Sproßhälfte. *Phaseolus*

*multiflorus* und *Ricinus communis* wurden von mir 7 Tage, *Achyranthes* 17 Tage lang umgelegt und hierauf der Turgordruck in dem ungekrümmten, älteren Stengelteil gemessen: die Turgorverhältnisse waren dieselben wie bei aufrechter Stellung der Pflanze. Ebenso hatte gewaltsame Einkrümmung eines *Phaseolus*- und *Vicia*stengels, die in der Weise bewirkt wurde, daß jene mittels angehängter Gewichte über einen Glasstab 5 Tage lang scharf nach unten gebogen wurden, eine Versuchsanordnung, bei der Kampto- und Geotropismus kombiniert werden (vgl. Bücher (I. p. 291)), entweder überhaupt keine verändernde Wirkung auf den Turgor oder, bei *Vicia*, eine allgemeine Turgorsteigerung zur Folge. Solche Erfahrungen sowohl bei realisierten, als auch bei gehemmten geotropischen Nutationskrümmungen erübrigten natürlich, die Pflanzen am Klimostaten rotieren zu lassen, wie sich dies bei den Gelenken und Grasknoten nötig machen wird, und berechtigten zu der Vermutung, daß zwischen den Turgorverhältnissen einer aufrecht stehenden und einer am Klimostat befindlichen Keimpflanze sowohl in den wachstumstätigen, als auch nicht mehr in die Länge wachsenden Partien kein Unterschied sei, was auch durch die plasmolytische Untersuchung von *Lupinus albus* bestätigt wurde.

#### IV. Turgorverhältnisse in den Grasknoten.

##### a) Die normalen Turgorverhältnisse.

Bis jetzt wurden die Turgorverhältnisse der Grasknoten übergangen, da sie besonderer Art zu sein scheinen, wie die Erfahrungen Pfeffers (IV. p. 399) vermuten lassen. Die Grasknoten wurden deshalb zum Gegenstand näherer Untersuchungen gemacht. Einen Überblick über die Ergebnisse der bisherigen, vor allem anatomischen Studien gibt die Arbeit von Lehmann (I. p. 9 ff.). Die Turgorverhältnisse von Grasgelenken sind auf Grund plasmolytischer Untersuchungen von Pfeffer (IV. p. 398) eingehend beschrieben worden. Die Richtigkeit dieser Angaben konnte ich allenthalben bestätigen. Die von Pfeffer gefundenen und in ihren allgemeinen Zügen von ihm skizzierten (IV. p. 399) normalen Turgorverhältnisse bei *Triticum vulgare* zeigten sich auch mit nur geringen, unwesentlichen Verschiebungen in den Knoten von *Hordeum sativum* und *Secale cereale*. Erwähnt sei noch, daß die Stärkescheide, die das Gefäßbündel sichelförmig umgibt und in vielen Knoten bis an die Innenepidermis der Blattseide sich erstreckt, etwas geringeren Turgordruck zeigt als die sie umgebenden Parenchymzellen. Deshalb wurden die Turgorverhältnisse nur nach solchen medianen Längsschnitten beurteilt, die die Stärkescheide nicht getroffen hatten. Die Bestimmung des mittleren plasmolytischen Grenzwertes der verschiedenen Gelenke von ein und derselben oder den unter gleichen Kulturbedingungen gewachsenen nachbarlichen Pflanzen wurde durch erhebliche Schwankungen in dem höchsten Turgordruck erschwert (vgl. Pfeffer IV. p. 398). In allen den zahlreichen Fällen, wo Knoten von *Secale cereale* plasmolysiert

wurden, (sie wurden während eines ganzen Sommers demselben Kulturbeete entnommen), lassen die annähernden Mittelwerte mit zunehmendem Alter der Knoten eine allmähliche Turgorsteigerung besonders im interfascicularen Parenchym erkennen. Während beim eben ausgewachsenen, etwa  $\frac{1}{2}$  Monate alten Gelenke die in der Mitte der Blattscheide liegenden Zellen des Parenchyms bei 8 % eben beginnende Plasmolyse zeigten, geschah dies in etwa vier Wochen älteren Objekten erst bei 10 %, welcher Wert sich späterhin (Juli) sogar auf 11 % steigerte. Ob diese Turgorzunahme verursacht wird allein durch innere Vorgänge, die auf veränderter Lebenstätigkeit der Zelle im Alter beruhen, ob sie also ein Symptom des Alters ist, oder ob die Turgorhöhe beeinflusst wird durch den infolge der trockenen Jahreszeit eintretenden Wassermangel und die sommerliche Temperaturzunahme, vermag ich nicht zu entscheiden. Obwohl die analoge Erscheinung der Zunahme des Turgors um 0,5 % auch in älteren Gelenken von *Phaseolus*-pflanzen beobachtet wurde, die im Gewächshause unter gleichmäßiger Wasserversorgung gezogen worden waren, so ist doch wahrscheinlicher, daß bei den älteren Grasknoten die höhere osmotische Konzentration des Zellsaftes wesentlich durch äußere Einflüsse bedingt ist, weil sie sich im Freien befanden. Verschiebung des Turgorwertes durch äußere Anstöße sucht Copeland (l. p. 22, 25) aus deren Wirkung auf das Wachstum zu erklären, indem Turgorsteigerung erst als Folge der durch äußere Anstöße veranlaßten Wachstumshemmung eintritt. Wenn dies auch meist der Fall ist, so bestätigt doch die Zunahme des Turgors in den älteren, längst ausgewachsenen Grasknoten die Ansicht Pfeffers (IV. p. 303), daß auch bestimmte Turgorveränderungen ebenso wenig wie Turgorschwankungen notwendig an Wachstumstätigkeit gebunden sind, sondern vielfach durch äußere Reize direkt bewirkt werden können. Auf diese Beobachtungen führte die Untersuchung der normalen Turgorverhältnisse von Grasknoten. Sie mußte zur Beurteilung derjenigen bei gekrümmten bzw. an der Krümmung verhinderten Grasknoten vorher ausgeführt werden. Die Plasmolyse der normalen und gekrümmten Knoten ergab folgende Werte für das Blattscheidenparenchym (vom Rande nach innen zunehmend):

Pflanze	Normaler	Gekrümmter	Krümmungs- winkel	Versuchsdauer
	Knoten	Knoten		
	%	%		
<i>Secale cereale</i>	6—10	o 6—10 u 6—9	47°	2 $\frac{1}{2}$ Tg.
<i>Hordeum sativum</i>				
a) Jüngere Knoten	6—8	o 6—8 u 6—7,5	40°	1 Tg.
b) Ältere Knoten	6—10	o 6—10 u 6—9	54°	2 Tg.

Ergänzend sei bemerkt, daß in den unmittelbar unter der Außenepidermis der Konvexseite gelegenen Zellen die Turgorkraft gegenüber dem normalen Wert noch erheblicher (1,5 %) zurückgegangen ist.

Bei den gekrümmten Grasknoten steigt also die Differenz zwischen Ober- und Unterseite, hervorgerufen durch den Rückgang des Turgors auf der letzteren, bis 1% Salpeterwert. Um einen so großen Unterschied auszugleichen, muß die regulatorische Tätigkeit in der Pflanze ansehnlich gesteigert werden. Es scheint sogar, als ob bei den Grasknoten der gleiche Turgordruck beiderseits überhaupt nicht völlig wiederhergestellt wird: Knoten von *Hordeum*, die in vier Tagen bis 85° gekrümmt waren und in dieser ausgekrümmten Lage noch acht Tage gelassen wurden, zeigten nach dieser Zeit immer noch die Differenz von nahezu 1%. Vielleicht kann aus den noch folgenden Erörterungen das Ausbleiben der ausgleichenden Turgorregulation speziell bei *Hordeum* erklärt werden.

b) Turgorverhältnisse bei in horizontaler Lage gehaltenen Knoten von *Hordeum* und *Secale*.

1. Bei einseitiger Schwerkraftsreizung.

Bei der Aufkrümmung der Grasknoten wurde ein höherer Turgor auf der Unterseite nicht beobachtet. Pfeffer fand nun beim eingegipsten und horizontal gelegten *Hordeum*-Knoten auf der erdwärts gewandten Hälfte eine Turgorsteigerung um 1—2 Salpeterprozent. Der Versuch wurde zunächst wiederholt und bei *Secale cereale* erstmalig ausgeführt. Außerdem wurde ein sich krümmender Knoten in veränderter Lage eingegipst und untersucht (Versuch I und II).

Versuch I.

Nachdem die Grasknoten allseitig mit einem Gipsverbande versehen worden waren, wurden sie im feuchten Sande horizontal gelegt. Ferner wurden stets noch zwei andere Knoten ausgewählt, die dem eingegipsten im Alter und Aussehen möglichst gleich waren. Der eine wurde aufrecht in den Sand gesteckt (an ihm sollten die jeweiligen normalen plasmolytischen Grenzwerte [vgl. ob. p. 178] bestimmt werden), der andere dagegen horizontal. Nach drei bis fünf Tagen wurde der Krümmungswinkel (ca. 40°) des letzteren gemessen, die beiden anderen Stengelgelenke plasmolytisch untersucht. Aus den Grenzwerten ergibt sich, daß auch beim Stengelknoten von *Secale* eine Turgorsteigerung wie bei *Hordeum* unterseits eintritt. Die Zunahme der osmotischen Energie der Unterseite beträgt ca. 2% Salpeterwert. Bemerkenswert ist, daß oft die Steigerung des Turgordruckes von der erdwärts gewandten Blattscheidenhälfte aus auch auf einige unter der Immenepidermis gelegene Zellen der oberen Hälfte sich erstreckt. In älteren gehemmen Knoten, die, wie erwähnt, normal einen etwas höheren Turgordruck aufweisen, ist die Differenz zwischen Ober- und Unterseite geringer, bis sie zuletzt überhaupt nicht mehr beobachtet werden kann, trotzdem die Stengelgelenke noch krümmungsfähig sind. Obwohl ältere Stengel sich wesentlich langsamer krümmen, so wurden nach zwei bis drei Tagen immerhin noch Krümmungswinkel von 20—30° gemessen. Wenn in älteren Knoten kein Unterschied im Turgordruck zwischen Ober- und Unterseite beobachtet

werden kann, so kann dies entweder die Folge allseitiger Turgorzunahme oder des Ausbleibens der einseitigen Turgorreaktion sein. Dies zu entscheiden, ist durch die normalerweise schon bestehenden individuellen Differenzen im plasmolytischen Grenzwert und der mit zunehmendem Alter eintretenden allgemeinen Turgorerhöhung sehr erschwert. Nach meinen Erfahrungen, die aus zahlreichen vergleichenden Untersuchungen von normal gestellten und horizontal eingegipsten Knoten gewonnen wurden, tritt bei den älteren, aber noch krümmungsfähigen Stengelknoten von *Hordeum* und *Secale* die unterseitige Turgorsteigerung nicht mehr ein, sondern die höhere osmotische Altersenergie des Knotens scheint für das Zustandekommen einer Krümmung auszureichen. Ebenso wie bei voller mechanischer Hemmung der älteren, jedoch noch aktiven Knoten, ist auch in solchen Knoten die Turgorschwellung nicht zu beobachten, in denen die Aktionsfähigkeit nicht mehr vorhanden ist, so daß sie selbst nach achttägiger Horizontallage keine Krümmung ausführen können. Sie ist also bei den Grasknoten nicht nur auf bestimmte Gattungen beschränkt, sondern auch abhängig von der durch das Alter modifizierten Aktionsfähigkeit des Knotens. Ein weiterer einschränkender Gesichtspunkt für die Beurteilung der Turgorreaktion wird sich noch fernerhin ergeben.

#### Versuch II.

Ich ließ zwei Knoten von *Hordeum* eine Krümmung von  $40^\circ$  ausführen, gipste dann den einen in der Weise ein, daß er auf seinem Scheitel (Knoten) stand, und die Krümmungsebene die Horizontalebene senkrecht schneidet. Dieselbe Stellung wurde dem andern auch gegeben, ohne ihn einzugipsen. Er lag beiderseitig auf ausgekehlten Wachsblöcken, die den Seitenwänden eines Gestells aufgeklebt worden waren und eine Lageänderung des Stengelstückes verhinderten. Nach acht Tagen hatte sich der Krümmungswinkel durch geringes Aufkrümmen der Halmenden nach der Vertikalen zu sehr wenig, um ca.  $8^\circ$ , vergrößert. Das Resultat war folgendes: An dem letzten Knoten besteht dieselbe Turgordifferenz von 1% fort, die bei der ersten Krümmung durch Rückgang des Turgors auf der Konvexseite hervorgerufen worden war. Konvex- und Konkavseite des anderen (eingegipsten) Knotens zeigten dieselben osmotischen Werte. Da vor dem Eingipsen des gekrümmten Knotens ebenfalls der Turgordruck auf der Konvexseite um ca. 1% Salpeter geringer war, so ist demnach der Unterschied nach acht Tagen durch eine Erhöhung des Turgordruckes auf der erdwärts gerichteten Flanke um 1% wieder ausgeglichen worden. Nach 48stündigem Eingipsen ist dagegen die unterseitige Turgorschwellung noch nicht beendet, denn bei einem *Hordeum*-knoten, der solange in der angegebenen Weise eingegipst lag, wurde auf der Konvexseite ein um 0,5% geringerer plasmolytischer Wert als auf der Konkavseite ermittelt. Bei dem Ausgleich im Gipsverband handelt es sich um eine Erhöhung der osmotischen Energie, die durch einen besonderen Reizanstoß in den Zellen der Unterseite veranlaßt sein muß, und nicht um die gewöhnliche regulatorische Tätigkeit der Pflanze. Dies geht daraus

hervor, daß der in gleicher Lage gehaltene, nicht eingegipste Knoten die Differenz noch unverändert zeigt.

Beide Versuche lehren, daß auf der Unterseite eines eingegipsten Knotens eine Turgorschwellung stattfindet. Die Ursache dieser Reaktion könnte die durch die Gipshülle bewirkte volle Hemmung des Wachstums sein (vgl. Pfeffer IV. p. 292 und Hegler I. p. 411), weil in der Gipshülle besonders die konvex werdende Hälfte des Scheidengelenkes, die bekanntlich die größte Aktivität im Wachstum entwickelt, gehemmt wird. Bis zu einem gewissen Grade ist dies wohl sicher der Fall, allein die Erfahrungen Pfeffers an *Triticum*-Gelenken (s. ob. p. 165), die doch im Bau, in den normalen Turgorverhältnissen und in der geotropischen Reaktionsfähigkeit mit denen von *Hordeum* und *Secale* durchaus übereinstimmen, lassen vermuten, daß bei *Hordeum* und *Secale* neben der Wirkung der Wachstumshemmung noch ein besonderer Einfluß auf den Turgor vorliegt. Darum gilt es zunächst jene auszuschließen und zu sehen, ob eine Turgorschwellung auf der Konvexseite dann noch eintritt, wenn der Knoten nur an der Aufkrümmung verhindert wird.

### Versuch III.

Zu diesem Zwecke wurde der Halm von zwei Seiten mit Gipsgüssen versehen, so daß der Knoten allein zwischen ihnen ausgespart blieb. Nach acht Tagen Horizontallage war eine ansehnliche Hervorwulstung auf der unteren Seite eingetreten [vgl. Pfeffer (IV. p. 396)]. Bei den plasmolytischen Untersuchungen konnte keine Differenz zwischen Ober- und Unterseite konstatiert werden. Die in Versuch I und II gefundene unterseitige Turgorzunahme von 1—2% tritt bei solcher Versuchsanordnung nicht ein. Die Vermutung, daß beim eingegipsten Knoten die einseitige Turgorschwellung allein durch die Wachstumshemmung bedingt ist, bestätigt sich also. Übrigens spricht für dieses Ergebnis auch eine Beobachtung Pfeffers, nach der bei *Hordeum* die Turgorschwellung um so ansehnlicher wird, je höher der zu überwindende Widerstand, das ist eben der das Wachstum hemmende Faktor, ist.

Die zuletzt ermittelten plasmolytischen Werte können nur dann richtig beurteilt werden, wenn sie mit den früheren verglichen werden, und zwar sowohl mit denen, die beim Eingipsen des Knotens in horizontaler Lage, als auch mit denen, die bei realisierter Krümmung gefunden wurden.

1. Wachstum + Krümmung realisiert: unterseits — 1% des normalen Wertes.
2. Wachstum + Krümmung gehemmt: unterseits + 1—2% des normalen Wertes.
3. Krümmung gehemmt: unterseits kein Unterschied gegenüber normal.

Da bei den Grasknoten, wenn Wachstum und Krümmung erfolgen können, auf der Unterseite immer ein Rückgang des Turgors von 1% eintritt, so

hat die auf beiden Seiten gleiche und normale Höhe des Turgors, die bei Krümmungshemmung beobachtet wurde (Fall 3), für die Unterseite die Bedeutung einer Turgorsteigerung.

Diese Turgorsteigerung muß irgend eine Ursache haben. Sie kann zunächst immer noch auf Wachstumshemmung beruhen; denn ganz ist jedenfalls das Wachstum nicht gestattet bei partieller, den Knoten freilassender Eingipsung. Es läßt sich aber auch in der Erhöhung des Turgors sehr wohl eine direktere geotropische Reizwirkung vermuten. Was die erstere Ursache betrifft, das nicht ganz gestattete Wachstum, so kann einmal die partielle Gipshülle an sich und zum andern die inaktive Oberseite des Knotens wachstumshemmend wirken. Da nämlich diese Flanke für ihre ansehnlich wachsende Gegenseite die Bedeutung einer Widerlage hat, so hat deswegen die Unterseite eine Außenleistung zu übernehmen, nämlich die Zugspannung der Oberseite, diese könnte sehr wohl mit einer Turgorschwellung verbunden sein (vgl. Pfeffer, IV. p. 401). Aber bloß durch die minimale Wachstumshemmung kann jene Erhöhung (cf. Fall 3) nicht hervorgerufen sein; denn sie ist faktisch viel größer, wie im folgenden dargelegt werden soll, so groß nämlich, daß jene minimale Wachstumshemmung als alleinige Ursache nicht in Frage kommt.

Um einen richtigen Begriff über die wahre Höhe derselben zu gewinnen, muß die Erniedrigung des Turgors, die bei der ausgeführten Krümmung auf der konvexen Flanke eingetreten ist, in Beziehung zur Volumvergrößerung der Zellen gesetzt werden.

Wenn der Turgorrückgang in einer auf der Konvexseite gelegenen Zelle ihrer Volumzunahme nicht entspricht, sondern etwa geringer ist, so ist trotz des niedrigeren normalen Turgorwertes eine Zunahme des Turgors wohl eingetreten, aber sie ist faktisch nicht sichtbar geworden, da die Volumvergrößerung überwiegt. Das Verhältnis zwischen Rückgang des Turgordruckes und Volumzunahme wurde bei einem  $54^\circ$  gekrümmten *Hordeum*-gelenk festgestellt. Die unmittelbar unter der äußeren Epidermis der Blattscheide gelegenen Zellschichten der Ober- und Unterseite eines medianen Längsschnittes wurden mit der gleichen Längeneinheit gemessen. Die ungefähre Bestimmung ergab, daß den 16 Längen der Oberseite 40 Längen der Unterseite gegenüberstanden. Da sich die Konkavflanke bei der Krümmung meist etwas verkürzt hat, so sei das Verhältnis von Konkav- und Konvexkante nicht  $16 : 40 = 2 : 5$ , sondern  $1 : 2$  [vgl. auch die genaueren Messungen Pfeffers (IV. p. 393), dann auch Barth (I. p. 31)]. Dieses Verhältnis zwischen der Längsausdehnung von Ober- und Unterseite besteht ohne weiteres auch für die Volumina der dort gelegenen Zellen, da in den Grasknoten das wiedererweckte Wachstum nicht durch Zellteilung erfolgt, sondern durch Streckung der schon vorhandenen Konvexzellen, und zwar nur durch Längsstreckung. Da im vorliegenden Falle die konvex gewordene Seite um ihre normale Länge zugenommen hat, so muß sich das Volumen einer einzelnen Zelle verdoppelt haben. Unterbliebe nun jede Mehrproduktion osmo-

tisch wirkender Substanzen, die entweder durch Selbstregulation oder andere Reize eingeleitet wird, so würde, die Wasseraufnahme vorausgesetzt, die Konzentration des Zellsaftes um die Hälfte sinken. Die Zellen unter der Epidermis zeigen vor der Krümmung etwa 7 % Salpeterwert, nach der Krümmung müßten sie also 3,5 % aufweisen. Die Plasmolyse ergab aber mindestens 6 %, darum sind 2,5 % durch Mehrproduktion osmotischer Stoffe gebildet worden. Für diese Leistung kann die gewöhnliche Turgorregulation der Zelle nicht in Betracht kommen, sondern sie ist auf einen besonderen Reizanstoß zurückzuführen. Dieser könnte sehr wohl die Schwerkraft sein.

Die eben erörterte Turgorschwellung um etwa 2,5 % auf der Unterseite ist, wie überhaupt, so auch beim Ergebnis des Aussparungsversuches (3. Fall) zu berücksichtigen. Demgemäß beträgt die Gesamtsteigerung des Turgors der Unterseite etwa 3 %, erreicht also eine Höhe, die nur als Kombinationserfolg aufgefaßt werden kann, resultierend möglicherweise aus dem Einfluß der vielleicht vorhandenen, aber sicher minimalen Wachstumshemmung einerseits und des geotropischen Reizes auf den Turgor anderseits. Wenn diese Schwellung tatsächlich durch den einseitigen Schwerkraftsreiz hervorgerufen ist, so muß dies die Turgorverteilung bei Klinostatendrehung verglichen mit der in den vorhergehenden Versuchen beobachteten erkennen lassen; für die Beurteilung der Turgorverhältnisse am Klinostat ist nur beachtenswert, daß durch die Rotation bei den Grasknoten allseitiges Wachstum erweckt wird, wie Elfving (1) fand. Um dieses auszuschalten, wurden in einem Versuche die Knoten auch im eingepigsten Zustande rotiert.

## 2. Die Grasknoten von *Hordeum* und *Secale* am Klinostaten.

### Versuch IV.

Grashalme wurden in einen angefeuchteten Torfmullwürfel gesteckt, nachdem er auf einer Korkplatte befestigt worden war. Gleichzeitig diente diese Platte als Verschluss eines innen mit feuchtem Fließpapier ausgelegten Glaszylinders, der über die Knoten gestülpt wurde. Damit heliotropische Einflüsse ausgeschaltet würden, wurde der Zylinder mit schwarzem Kartonpapier umhüllt. Nach sechstägiger Rotation bei halbstündiger Umdrehungszeit waren die meisten Knoten ca. 1—2 mm gewachsen.

Pflanze	Normaler Knoten % Salp.	Knoten am Klinostaten			
		mm	% Salp. gewachsen	% Salp. eingepigst	
<i>Secale cereale</i>	6—11	1	8—12	8—13	} Turgor auf beiden Seiten gleich.
<i>Hordeum sativum</i>	6—10	0	9—11	9—13	
		1	8—12		
		2	8—12		

Diese Werte zeigen zunächst die gleiche Höhe des Turgors auf beiden Seiten an, sodann die allseitige Zunahme desselben. Der osmotische Wert

des gleichsitierten Parenchyms in den eingegipsten Knoten übertrifft nämlich denjenigen in den normalen um 2—3 %. Da nur eine geringe Wachstumshemmung vorliegt (Zuwachs beträgt höchstens 2 mm), so ist ein solcher Unterschied auffallend und läßt, außer der Wachstumshemmung noch eine andere Ursache der Turgorschwellung vermuten, die durch die Klinostaten-drehung erst wirksam wird. Diese Vermutung wird bestätigt durch die am Klinostat wachsenden Knoten. Denn sie zeigen immerhin noch eine allseitige und ansehnliche Anschwellung des normalen Turgors.<sup>1)</sup>

Da die osmotischen Werte von Ober- und Unterseite im Stengelgelenk von *Hordeum* und *Secale* am Klinostaten gleiche Höhe haben, während beim Horizontallegen derselben eine einseitige Erhöhung stattfindet, so muß am Klinostaten ein ausgleichender Einfluß sich geltend machen. Da dieser am Klinostaten statthat, wo doch der einseitige Schwerkraftsreiz eliminiert ist, der im anderen Falle einseitig wirken konnte, so scheint jener ausgleichende Einfluß geotropischen Ursprungs zu sein.

Freilich ist an obigem Ergebnis bemerkenswert, daß auf beiden Seiten eine Erhöhung des Turgors eingetreten ist. Eine den Turgordruck erhöhende Wirkung der Klinostatedrehung ist nicht ausgeschlossen, da sie auch, wie weiter unten mitgeteilt wird, an anderen Objekten beobachtet werden konnte, wo einfachere Verhältnisse vorliegen als bei den Grasknoten; denn eindeutig sind die Klinostatenversuche bei den Grasknoten nicht, da am Klinostaten Wachstum erweckt wird. Es muß demnach in der allgemeinen Erhöhung durchaus nicht eine unmittelbare Wirkung der Schwerkraft vorliegen, sondern es könnten auch mit dem allseitigen Wachstum verbundene korrelative Einflüsse eine Turgorschwellung verursachen. Doch der Umstand, daß auch in dem am Klinostaten zufällig nicht gewachsenen Knoten von *Hordeum*, wo also korrelativer Einfluß eines wieder aufgenommenen Wachsens nicht in Frage kommt, ebenfalls eine allseitige Turgorzunahme beobachtet wurde, berechtigt immerhin zu der Annahme, daß in jener eine unmittelbare, infolge der Drehung allseitige Schwerkraftwirkung vorliegt.

Was nun die Turgorzunahme in den am Klinostaten wachsenden Knoten selbst betrifft, so hängt ihre Höhe von der Größe des wiedererweckten Wachstums ab. In dem am meisten gewachsenen Knoten ist jene in allen Zellen nicht mehr so ansehnlich, aber doch noch deutlich genug vorhanden. So würden Skizzen, welche die im Längsschnitt herrschende Turgorverteilung z. B. von 10% veranschaulichen, zeigen, wie bei einem Wachstum von 0 mm, 1 und 2 mm die Insel der höheren osmotischen Konzentrationen

---

<sup>1)</sup> Meine Beobachtung widerspricht deshalb der von Hegler (l. p. 410), nach der keine Steigerung des Turgors durch Vergleich des plasmolytischen Turgorwertes am Klinostat mit dem normalen nachzuweisen war. Im übrigen muß den Ausführungen Heglers an dieser Stelle trotz der widersprechenden Beobachtung zugestimmt werden.

(10—12 %) allseitig immer mehr nach der Mitte der Blattscheide zu an Fläche verliert.

Die unterseitige Anschwellung des Turgors im *Hordeum*gelenk könnte bei der geotropischen Nutationskrümmung eine doppelte Aufgabe haben. Entweder liefert sie die Betriebskraft, oder sie stellt einen mitwirkenden, den Verlauf der Krümmung beschleunigenden Faktor dar. Ersteres ist nach Pfeffers Untersuchungen (IV. p. 405, 416) für die Grasknoten ausgeschlossen. Außerdem müßte die geotropische Turgorreaktion, wenn sie wirklich die auslösende Ursache wäre, stets vor dem ersten sichtbaren Erfolg des Umlegens als wirkliche Steigerung des Normalturgors in der erdwärts gerichteten Flanke erscheinen. Sie tritt aber immer erst im Verlauf der Krümmung ein. Beim eingegipsten *Hordeum*gelenk begann der osmotische Wert der Unterseite erst nach 15 Stunden Horizontallage zu steigen, während der freie Knoten in derselben Zeit bereits 20° gekrümmt war. Die Plasmolyse von Knoten, die 6, 12, 13 und 14 Stunden im Gips horizontal gelegen hatten, ließ auf beiden Seiten noch gleiche Turgorverteilung erkennen, obwohl die geotropische Krümmung am freien Knoten schon nach 2½ Stunden in die Erscheinung trat.

Wenn die geotropische Turgorreaktion auch nicht die Ursache ist, so ist sie doch nicht ohne Bedeutung. Gerade in jüngeren und mittelalten Knoten, wo sie nur nachgewiesen werden konnte, beschleunigt sie die Krümmungsbewegung, bei der übrigens ansehnliche statische Momente zu bewältigen sind (vgl. Pfeffer IV. p. 410). In älteren Knoten, deren Aktivität mit zunehmendem Alter überhaupt abnimmt, wird der osmotische Druck nicht mehr erhöht.

#### c) Turgorverhältnisse in anderen eingegipsten Grasknoten.

Nach diesen Darlegungen erhebt sich die Frage, ob die durch Schwerkraft hervorgerufene einseitige Turgorerhöhung in den Gelenken von *Hordeum* und *Secale* auch bei andern Grasknoten eintritt. Schon Pfeffer verneint sie bei *Triticum vulgare*, *Tr. spelta* und *Tr. polonicum*, sowie bei *Glyceria spectabilis*. Sehr viele Grasknoten, so z. B. diejenigen von *Agropyrum*, *Bromus*, *Festuca*, *Poa*, *Melica*, *Holcus* u. a. erwiesen sich für die Plasmolyse insofern als ungeeignet, als die minimale Abhebung, wenn sie überhaupt beobachtet werden kann, entweder nur in wenigen zerstreut liegenden Zellen eintritt, meist nur in dem am oberen Ende des Knotens gelegenen Übergangsgewebe, oder erst bei sehr hohen Konzentrationen (über 20 Salpeterprozent). Da ferner in einigen Zellen bei Behandlung mit Anilinblau ein Eindringen des Farbstoffes in den Zellsaft beobachtet werden konnte, so war der lebende Zustand des Plasmas solcher Zellen in Frage gestellt, und deshalb waren die Knoten für die Beurteilung des osmotischen Druckes und etwaiger Veränderung desselben nach horizontaler Fixierung wenig brauchbar. Nicht unerwähnt sei, daß in den Gelenken, wo die Zellen des Parenchyms wenig zuverlässige Ergebnisse in bezug auf den

plasmolytischen Grenzwert lieferten, dennoch meist die Stärkescheide, die nach den Untersuchungen von Němec (I. p. 168) u. a. für die Perzeption des geotropischen Reizes von Bedeutung ist, die Plasmolyse schon bei etwas niedriger Konzentration deutlich erkennen ließ (vgl. auch ob. p. 177). Meine plasmolytischen Bestimmungen muß ich auf 8 Grasknoten beschränken, von denen die eine Hälfte die einseitige Turgorzunahme in annähernd derselben Höhe zeigt, wie der *Hordeum*-knoten, der andere Teil aber eine Differenz zwischen Ober- und Unterseite nicht aufwies. Es gehören in die erste Gruppe: *Corynephorus canescens*, *Trisetum distichophyllum*, *Phalaris arundinacea*, *Hordeum distichum*, in die zweite Gruppe: *Alopecurus pratensis*, *Brachypodium pinnatum*, *Arrhenaturum elatius* und *Avena brevis*. Als einwandfrei und unwiderleglich sind solche Befunde, obwohl sie aus mehreren gleichaltrigen Objekten gewonnen wurden, jedoch nicht zu bezeichnen. Das verbieten die Erfahrungen an *Alopecurus* und *Trisetum*. Während ein Knoten der ersten Gattung (Gruppe II) eine kleine Differenz (auf der Unterseite waren weniger Zellen plasmolysiert als oben) erkennen ließ, blieben bei einem der letzteren (Gruppe I) die normalen Turgorverhältnisse unverändert, als derselbe eingegipst horizontal gelegt wurde. Aus solchen individuellen oder Rasse-Eigentümlichkeiten, möglicherweise auch aus dem Alter der untersuchten Knoten erklärt sich der Umstand, daß ich bei *Triticum vulgare* nach 3, 3 $\frac{1}{2}$ , 4, 5 und 9 tägigem Eingipsen einen Turgorunterschied fand.

## D. Turgorverhältnisse bei den tropistischen Variationskrümmungen.

### I. Das Gelenk von *Phaseolus*.

a) Einseitige Schwerkraftswirkung infolge Inversstellung.

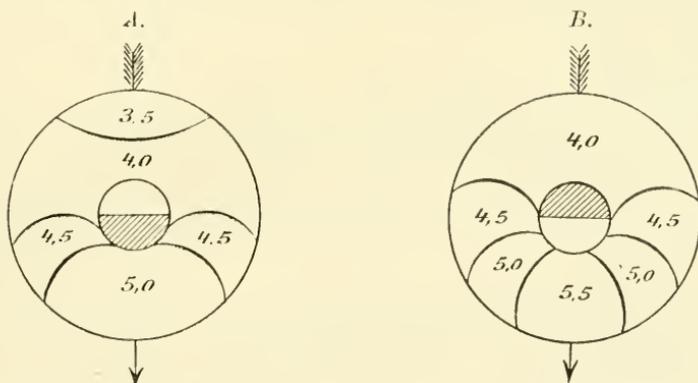
1. Wiederholung der Versuche Hilburgs.

Versuch I.

#### Geotropische Krümmung eines Blattgelenkes von *Phaseolus multiflorus*.

Ehe die während der Krümmung eingetretene Veränderung in den Turgorverhältnissen eines Gelenkes von *Phaseolus* festgestellt werden konnte, mußte die Verteilung des Turgors eines in Tagstellung befindlichen Gelenkes untersucht werden. Als besonders günstige Objekte erwiesen sich die Gelenke der beiden ersten Laubblätter (Primärblätter) von *Phaseolus*, d. h. die Gelenke zwischen Blattstiel und Lamina. Denn hierbei kann das Ergebnis eines Versuches mit den vorher obwaltenden Verhältnissen an ein und derselben Pflanze verglichen werden. Das ist möglich, weil die beiden Blattgelenke eines Blattpaares annähernd den gleichen Turgor besitzen. Die anatomischen Verhältnisse eines solchen Gelenkes sind eingehend von Pfeffer beschrieben worden (II. p. 157, Abbildung p. 3). Übereinstimmend mit Hilburg fand auch ich einen mittleren plasmolytischen Grenzwert von

4,0—4,5 Salpeterprozent für ein Gelenk. Doch bestehen stets schon im normalen Gelenk<sup>1)</sup> Turgordifferenzen zwischen der oberen und unteren Hälfte. Ich möchte dies gegenüber den Befunden Hilburgs betonen, der nur zweimal in seinen zahlreichen Angaben einen Unterschied zwischen Ober- und Unterseite konstatiert. Skizze A veranschaulicht die Verteilung des Turgors im schematisierten Querschnitte eines Gelenkes. Nachdem das eine Blatt zum Zwecke der Untersuchung von der normal stehenden Pflanze abgenommen worden war, wurde der Stiel des anderen Blattes durch einen an der Stengelstütze befestigten Draht unverrückbar fixiert, damit die geotropische Krümmung des Blattstielgelenkes verhindert und die des Blattgelenkes um so ansehnlicher würde, wenn hierauf die ganze Pflanze umgekehrt wird. [Abbildung bei Pfeffer (VI. p. 509) und Sachs (I. p. 105)]. Um dabei ein Herausfallen von Erde zu vermeiden, wurden die Töpfe mit Gaze überspannt. Wie sich während dieser Zeit die Turgorverhältnisse im Gelenk verschoben haben, zeigt Skizze B:



Schematisierter Querschnitt durch das Blattgelenk von *Phaseolus multiflorus* in normaler Stellung, um die Turgorverteilung zu zeigen. Der Pfeil gibt die Richtung der Schwerkraft an. Die Zahlen geben den plasmolytischen Grenzwert an. Der innere Kreis stellt den Querschnitt des Gefäßbündels dar. In ihm ist immer die morphologisch untere Gelenkhälfte schraffiert.

Desgl., nachdem die Pflanze drei Tage lang umgekehrt worden war. Auf der morphologischen Unterseite (schraffiert im Gefäßbündel) ist eine Senkung, auf der Gegenseite eine Erhöhung des Turgors erfolgt.

In der oberen Gelenkhälfte ist die Turgorkraft nach dem Umkehren um 0,5—2% gestiegen, in der antagonistischen Seite dagegen von der Mitte nach dem Rande zu gesunken, und zwar in den links und rechts von der Vertikalen liegenden Randzellen bis zu 1%. Die mittleren osmotischen

<sup>1)</sup> Unter „normalem Gelenk“ ist immer das Gelenk in Tagstellung zu verstehen.

Werte<sup>1)</sup> betragen im einzelnen: Beim normalen Gelenk 4% in der oberen, 4,5% in der unteren Hälfte; nach Inversstellung 5,0% oben, 4,5% unten; die Turgorsteigerung beträgt im Mittel 1% Salpeter, die Erniedrigung 0,5%. Die Zunahme der Turgorkraft um 1% Salpeter, die nach dem Umkehren auf der Unterseite eintritt, ist nach Pfeffer (VI. p. 660) zur Realisierung der Krümmung vollkommen ausreichend.

## Versuch II.

### Heliotropische Krümmung eines Blattgelenkes von *Phaseolus multiflorus*.

Der analoge Erfolg für die Turgorverhältnisse wird bekanntlich erzielt, wenn ein einseitig verstärkter Lichtreiz das Gelenk trifft. In den von mir angestellten Versuchen vollzog sich aber die heliotropische Reaktion viel langsamer als die geotropische, möglicherweise auch deshalb, weil bei meiner Versuchsanordnung der allseitige Lichtreiz nicht ausgeschaltet wurde. Nachdem nämlich das eine Blatt zur Plasmolyse abgenommen worden war, wurde das Gelenk des gegenüberstehenden durch einen Spiegel von unten stärker beleuchtet, über seine obere Seite wurde schwarzes Papier durch eine Klammer gehalten.

Die Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchung erweisen, daß die Turgorenergie, wie bei den Variationsbewegungen überhaupt, so auch bei den tropistischen Variationskrümmungen wesentlich beteiligt ist, ihre Veränderung scheint sogar — die konstante Elastizität der Wandungen vorausgesetzt — die Ursache der tropistischen Reaktionen zu sein. Diese Bedeutung kann ihr nur dann zukommen, wenn jene in dem Maße eintritt, wie die Krümmung beginnt und fortschreitet. Zahlreiche Untersuchungen von *Phaseolus*gelenken bestätigen dies auch. Stets findet die Krümmungsbewegung erst dann statt, wenn der Turgorwechsel eingeleitet ist, niemals wurden gekrümmte Gelenke gefunden, die die gekennzeichnete Turgorverschiebung nicht gezeigt hätten, und in den Fällen, wo letztere durch Temperaturerniedrigung sistiert wurde, trat auch keine Krümmung ein. Bemerkenswert ist, daß die Turgorreaktion selbst dann nicht unterbleibt, wenn ältere Pflanzen umgekehrt werden, sie tritt noch ein, wenn die Blätter schon Absterbungsercheinungen erkennen lassen. Demnach unterscheidet sie sich wesentlich von der bei einigen Grasknoten beobachteten Turgorschwellung, die weder Ursache der Krümmung war, noch bei älteren Objekten sich einstellte.

Ein näheres Studium des zeitlichen Eintritts des Turgorwechsels war nicht nur wegen der Frage nach seiner Bedeutung erwünscht, sondern konnte möglicherweise von Belang sein für die andere Frage, in welcher Weise die Turgorveränderung zustande kommt. Diese stellt sich dar als

<sup>1)</sup> Bei der Berechnung der mittleren Werte ist die Anzahl der Zellen berücksichtigt, die auf dem Querschnitte bei der betreffenden Konzentration die beginnende Plasmolyse zeigten.

Senkung in der einen, Erhöhung des Turgors in der antagonistischen Gelenkhälfte. In beiden Fällen können verschiedene Ursachen zugrunde liegen (vgl. Pfeffer III. p. 221). Sie lassen sich zusammenfassen, zunächst in solche Vorgänge, die nur innerhalb der Zelle zwecks Veränderung der darin gelösten Stoffe sich abspielen, und weiterhin in solche, die sich auch auf die Umgebung der Zelle erstrecken, insofern, als es sich um Ausgabe oder Aufnahme von löslichen Stoffen handelt, die eine Senkung bzw. Erhöhung des Turgors veranlassen. Durch solche Wanderung der osmotischen Substanzen ist auch ein gegenseitiger Turgorwechsel zwischen benachbarten Geweben ermöglicht, da von den einen Zellen aufgenommen werden kann, was die andern abgegeben haben. Unter solcher Voraussetzung geht dann stets der Zunahme auf einer Seite eine Abnahme auf der andern voraus. Eine gegenseitige Abhängigkeit könnte nun auch bei der Turgorvariation zwischen der oberen und unteren Gelenkhälfte von *Phaseolus* bestehen. Darum wurde in den Versuchen das Augenmerk darauf gerichtet, ob die beiden Reaktionen gleichzeitig nebeneinander herlaufen, oder ob sie zeitlich aufeinander folgen.

## 2. Näheres über Eintritt, Verlauf und Bedingungen der Turgorreaktion.

### Versuch III.

#### Eintritt des Turgorwechsels in den Gelenken von *Phaseolus multiflorus*.

Die folgenden Werte wurden übereinstimmend in drei Gelenken gefunden. <sup>1)</sup>

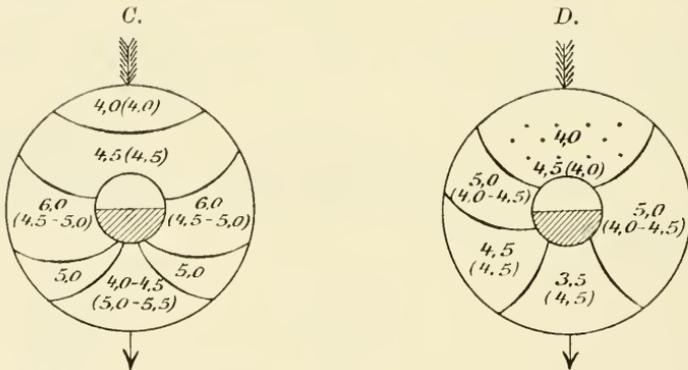
Dauer der Umkehrung:	Erniedrigung auf der morph. Unter- (konkav werdenden) Seite in ‰ Salpeterwert:	Erhöhung auf der morph. Ober- (konvex werdenden) Seite in ‰ Salpeterwert:
$\frac{1}{2}$ Stunde	0	0
1 „	0	0
$1\frac{1}{2}$ „	beginnend	0
2 „	0,5	0
$2\frac{1}{2}$ „	über 0,5	beginnend
4 „	1,0	0,5
6 „	1,0	1,0—1,5

Die Abnahme der Turgorkraft tritt demnach auf der geotropischen Oberseite stets eher ein als die Zunahme in der antagonistischen Hälfte <sup>2)</sup>.

<sup>1)</sup> Die Gelenke wurden untersucht, nachdem sie  $\frac{1}{2}$ , 1,  $1\frac{1}{2}$  u. s. f. Stunde lang umgekehrt worden waren. Je nach den individuellen Differenzen ist eher oder später ein geotropischer Einfluß auf die Turgorkraft zu bemerken.

<sup>2)</sup> Übrigens sei bemerkt, daß das einseitige Fallen der Turgorspannung durch die Kontrolle der Biegungsfestigkeit nicht nachzuweisen war, die Biegungsfestigkeit des Gelenkes blieb vor und nach der Umkehrung ziemlich konstant (vgl. Pfeffer II. p. 140).

Hiernach kann die Variation der osmotischen Energie zum Teil auf Exosmose osmotischer Substanzen oberseits und deren Aufnahme in die Zellen der erdwärts gewandten Hälfte beruhen. Da jedoch die Erhöhung sehr bald einen größeren Wert erreicht als die entgegengesetzte Reaktion, so scheint in den Zellen der Konvexeite fernerhin eine Neu- und Umbildung osmotisch wirkender Stoffe zu erfolgen. Der Annahme, daß die Konvexeite im ersten Stadium der Reaktion von der konkaven abhängig ist, widerspricht der Umstand nicht, daß der Eintritt der beiden Erscheinungen nicht kurz hintereinander erfolgt. Die dazwischen liegende Zeit ( $1/2$  Stunde) ist wahrscheinlich nötig zur Wanderung der Stoffe. Auch Schwendener (I. p. 204) schließt eine Wanderung osmotischer Stoffe in Gelenken nicht aus. Diese dürfte über die Flanken des Gelenkes erfolgen. Bei geotropischer Reaktion der Gelenke konnte aber niemals in den Turgorverhältnissen der seitlichen Flanken eine Veränderung beobachtet werden, die zwischen dem Eintritt der Senkung und dem Beginn der Zunahme lag. Die durch den Schwerkraftsreiz ausgelöste Reaktion ist wahrscheinlich zu beschleunigt, sodaß es zu keiner Ansammlung der wandernden Stoffe in den flankenseits gelegenen Zellen kommt. Wesentlich langsamer vollzieht sich dagegen die heliotropische Krümmung, und in der Tat konnte ich hier eine Stauung beobachten (Skizze C und D). Ob diese wirklich in dem sich



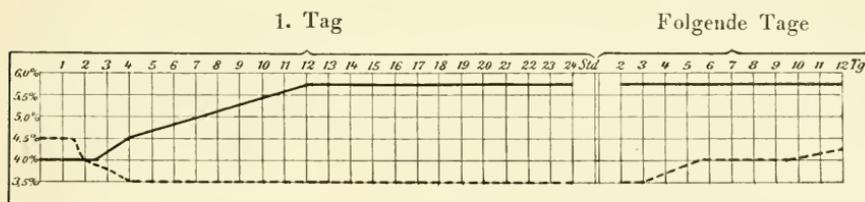
Schematisierter Querschnitt durch das Primärblattgelenk von *Phas. multiflorus*, heliotropisch gereizt zwei Tage lang. Der Pfeil gibt hier die Richtung der Krümmung an. Aus den eingeklammerten Zahlen, den normalen Turgorwerten, geht hervor, daß die Senkung auf der morph. Unterseite (Gefäßbündel schraffiert) eingetreten, an den Flanken eine Stauung erfolgt ist.

Desgl. von derselben Pflanze, drei Tage lang heliotropisch gereizt. Die Senkung auf der Unterseite (Gefäßbündel schraffiert) ist eingetreten, an Flanken Stauung erfolgt, die Steigerung des Turgors beginnt in der konvex werdenden (oberen) Hälfte.

langsamer abwickelnden Verlaufe der Krümmungsvorgänge begründet war, oder ob der Übergang der Stoffe bei der ob. p. 188 beschriebenen Versuchsanordnung sich deshalb langsamer vollzog, weil die Wanderung aus physi-

kalischen Gründen, nämlich durch die ihr entgegenwirkende Schwerkraft, erschwert war, habe ich experimentell nicht weiter verfolgt.

Im weiteren Verlaufe der geotropischen Krümmung übersteigt die Abnahme der Turgorenergie nicht den Wert von 1 % Salpeter, dagegen findet weiterhin eine Turgorsteigerung statt, die im Mittel 1,5 % Kaliumnitrat äquivalent ist. Nach 10—12stündiger Umkehrung ist die ansehnlichste Turgorhöhe im Gelenk erreicht: um 1,5—2,0 % Salpeterwert ist die osmotische Kraft in der Konvexseite gestiegen. Diese Turgordifferenz zwischen normaler und gekrümmter Gelenkhälfte erhält sich weiterhin in dieser Höhe. Wenigstens konnte sie auch dann noch beobachtet werden, wenn die Pflanze 12—15 Tage lang umgekehrt worden war. Anders bei der Turgorsenkung in der antagonistischen Hälfte: nach 5 Tagen betrug die frühere Erniedrigung von 1,0 % nur noch 0,5 %. Wahrscheinlich wird in einem gekrümmten Gelenke der anfängliche Rückgang der osmotischen Energie auf der Konkavseite bei andauernder Reizlage durch die Turgorregulation allmählich wieder ausgeglichen. Im folgenden ist der Verlauf der geotropischen Reizwirkung auf den Turgordruck graphisch dargestellt. Die Abscissen geben die Umkehrungsdauer, die Ordinaten die Salpeterwerte in Volumprozenten an.



Graphische Darstellung des Verlaufes der geotropischen Turgorvariation von *Phaseolus multiflorus*. ————— = Turgorkurve in der morph. Oberseite. - - - - - = Turgorkurve in der morph. Unter- (konkav werdenden) Seite.

Um nun festzustellen, ob eine Verschiebung und Vermehrung der osmotischen Kraft allein durch die Schwerkraft verursacht wird, wurde experimentell bei *Phaseolus* die Beeinflussung der Turgorreaktion durch verschiedene Außenbedingungen untersucht.

#### Versuch IV.

##### Einfluß niederer Temperatur auf die geotropische Krümmung eines Phaseolusgelenkes.

Während die Versuche im allgemeinen bei einer Temperatur von 24 bis 26° C. im Gewächshause ausgeführt worden waren, wurde bei diesem Versuche *Phaseolus vulgaris* zunächst in aufrechter Stellung in den Eisschrank gebracht, wo die Temperatur auf 5,4—6,5° C. (im Sommer) erniedrigt worden war. Nach 5—6 Stunden wurde jedesmal das eine Blatt abgenommen und die plasmolytischen Grenzwerte bestimmt. Hierauf wurden die Pflanzen 6 bzw. 24 bzw. 66 Stunden lang invers gestellt. In keinem

Falle trat eine sichtbare geotropische Krümmung ein. Leider konnte die Versuchsdauer nicht verlängert werden, da die Pflanze nach dieser Zeit zugrunde ging. Aus der plasmolytischen Untersuchung ergab sich, daß infolge der Temperaturerniedrigung die durch Inversstellung herbeigeführte Turgorvariation im Gelenk größtenteils unterbleibt; denn niemals tritt in der erdwärts gewandten Hälfte eine Zuuahme der osmotischen Energie ein. Dagegen scheinen diejenigen osmotischen Prozesse, durch welche die oberseitige Abnahme zustande kommt, bis zu einem gewissen Grade eingeleitet zu werden. Besonders deutlich, wie etwa bei den heliotropischen Krümmungen (s. ob. p. 190), ist die Erniedrigung jedoch hier nicht zu sehen. Darum nur beiläufig erwähnt, daß in einem Schmitte bei 66stündiger Umkehrung mehrere an der einen Flanke gelegene Zellen bei 4,0 % keine Plasmolyse zeigten, ohne daß entschieden werden soll, ob diese Erscheinung die Folge einer Staunng der wandernden Stoffe ist. Das Ausbleiben der Turgorreaktion, besonders der Erhöhung trotz des geotropischen Reizes ist im übrigen verständlich, da durch die niedere Temperatur der Stoffwechsel herabgesetzt ist. Die Turgorverhältnisse der normal stehenden Pflanze bleiben im Eisschrank unverändert, ein Verhalten, das auch der Turgor der Cynareenstaubfäden und die Gelenke von *Mimosa* nach Pfeffer (V. p. 75, Anmerk. 2) zeigen. Daß die Temperaturerniedrigung allein und nicht der Lichtmangel im dunklen Eisschrank von hemmendem Einfluß auf die Reaktion ist, erhellt daraus, daß eine Erhöhung des osmotischen Druckes eintritt, wenn die Pflanze bei normaler Temperatur im Dunklen umgekehrt wird (vgl. ob. p. 194).

#### Versuch V.

##### **Einfluß des Blattgewichtes auf die Turgorverteilung im geotropisch gekrümmten Phaseolusgelenk.**

Durch die im Gelenk ausgeführte Krümmungsbewegung wird das Blatt gehoben. Die Bewegungsenergie hat demnach ein statisches Moment zu überwinden. Dieses wurde für ein kräftiges Blatt<sup>1)</sup> von *Phaseolus multiflorus* auf 101,5 g berechnet. Um zu untersuchen, ob diese mechanische Inanspruchnahme wesentlich für die Größe der Erhöhung der Turgorkraft ist, wurden Pflanzen ungefähr 1½ Tage lang umgekehrt.

Bei der einen Pflanze wurde das einfache Blatt über dem Gelenk bis auf einen kleinen Stumpf der Mittelrippe abgeschnitten, während bei zwei anderen Pflanzen das Blattgewicht aufgehoben wurde, um einen etwaigen Einfluß des Wundreizes auszuschließen. Aus den plasmolytischen Werten ergibt sich, daß Pfeffers (VI. p. 506) Ansicht in bezug auf die photonastischen Bewegungen, nämlich daß „in der Regel die Bewegungsenergie so ansehnlich ist, daß die aus dem Gewicht des Blattes entspringende, mechanische Inanspruchnahme nicht oder doch nicht wesentlich in Betracht kommt“, auch für die negativ geotropische Krümmung des Gelenkes zu Recht besteht.

<sup>1)</sup> Das Blatt wog 1,822 g, sein Schwerpunkt war 55 mm vom Gelenk entfernt.

## Versuch VI.

**Turgorverteilung bei Hemmung der negativ geotropischen Krümmung vom Phaseolusgelenk.**

Der Versuch wurde an den Gelenken der Blattstiele der einfachen (Primär-) Blätter von *Phaseolus multiflorus* angestellt. Jene Gelenke zeigen nach der Umkehrung die Turgorvariation ebenso wie die Blattgelenke. Während der eine Blattstiel in drei Tagen sich ungehindert ca.  $50^{\circ}$  aufwärts bog, wurde der gegenüberstehende durch einen unverrückbar fixierten Draht verhindert, sich zu krümmen.

Die Plasmolyse ergab, daß die Außenleistung für die Zunahme der osmotischen Energie im geotropisch gereizten Gelenk nicht in Frage kommt. Damit unterscheidet sich diese Turgorreaktion wesentlich von derjenigen im *Hordeum*knoten. Weil nämlich bei ihm die Turgorschwellung außer durch den mit konstanter Intensität wirkenden geotropischen Reiz auch durch Wachstumshemmung verursacht wird, so wächst sie mit der Größe des zu überwindenden Widerstandes, eben des wachstumshemmenden Faktors; und sie erreicht den größten Wert, wenn die Hemmung total und allseitig erfolgt. Bei den tropistischen Variationskrümmungen wird Turgorsteigerung allein durch den betreffenden Reiz ausgelöst, und ihre Intensität ist im allgemeinen nur von der des Reizes abhängig. Sobald sich das Gelenk in der tropistischen Reizlage befindet, wird, die zur Lebenstätigkeit nötigen, formalen Bedingungen vorausgesetzt, die Turgorreaktion eingeleitet. Dann erst erfolgt die Krümmung, und sie beruht zunächst nicht auf Wachstum, sondern allein auf einseitig vermehrter Zellhautspannung. Wird sie deshalb durch einen unverrückbaren mechanischen Widerstand gehemmt, so kommt Wachstumshemmung für die Turgorerhöhung nicht in Frage. Die Hemmung der Krümmung ist aber von Einfluß auf die Turgorverteilung insofern, als durch sie eine größere Anzahl Zellen des Gelenkes länger in der günstigsten Reizlage gehalten wird, als sonst, wenn bei Ausführung der Krümmung sie allmählich derselben entzogen werden; denn die Wirkung z. B. der Gravitation ist von der Lage des Gelenkes gegen die Vertikale abhängig und ändert sich darum mit der Einkrümmung und zwar für verschiedene Querschnitte in ungleichem Maße. Und so erklärt es sich, daß in den Querschnitten eines an der geotropischen Krümmung verhinderten Gelenkes die höchste Turgorschwellung auf eine größere Anzahl von Zellen der erdwärts gewandten Hälfte sich erstreckte.

Weil der Turgorwechsel im Gelenk stets dann eintritt, wenn die Pflanze umgekehrt, d. h. zur Richtung der Schwerkraft in eine andere Lage gebracht wird, so wurde in den vorstehenden Beobachtungen schlechthin angenommen, daß er durch die Reizwirkung der Gravitation verursacht sei. Da die Turgorsteigerung in sämtlichen der in beträchtlicher Anzahl untersuchten Gelenke sich nicht wesentlich entfernt von dem Mittelwerte  $1,5\%$  Kalisalpeter (=  $5,25$  Atmosphären), so folgt, daß die Turgorzunahme — zwischen der Größe des Reizanstosses und der Größe der Reaktion ein direktes Verhältnis vorausgesetzt — die Wirkung eines in seiner Intensität ziemlich konstant

bleibenden Reizes ist. Da nun in der Gravitation wirklich ein Reiz von solcher Beschaffenheit vorliegt, und die Turgorkraft dann eine Erhöhung erfährt, wenn die Pflanze invers gestellt wird, so wird die Schwerkraft als Ursache im höchsten Grade wahrscheinlich. Weitere Belege dafür, daß die Reizreaktion der osmotischen Energie tatsächlich eine geotropische ist, sollen im folgenden beigebracht werden.

Zunächst sei erwähnt, daß der Wechsel der Turgorkraft nach einer Lageveränderung des Gelenkes stets zwischen der zenith- und erdwärts gewandten Hälfte eintritt, und zwar erfolgt die Zunahme des Turgors immer in dem erdwärts gewandten Teile. Auch in solchen Gelenken, die bei ihrer negativ geotropischen Krümmung tordiert waren (vgl. Pfeffer II. p. 150), wurde der höchste osmotische Wert immer an der geotropischen Unterseite gemessen. Je näher nun der zu betrachtende Querschnitt an der Blattlamina liegt, um so weiter entfernt von der morphologischen Unterseite war die Erhöhung eingetreten. Dies konnte beobachtet werden, weil das Gelenk von *Phaseolus* ausgesprochen dorsiventral gebaut ist, so daß auf dem Querschnitte die morphologische Ober- und Unterseite deutlich hervortritt. Es sind demnach bei *Phaseolus* nicht bloß die dorsiventral gelegenen Zellkomplexe befähigt, ihren Turgordruck zu variieren. Das folgt auch aus der plasmolytischen Untersuchung eines solchen Gelenkes, das nicht durch Umkehren, sondern durch Horizontallegen der Pflanze in seiner tropistischen Gleichgewichtslage verändert wird. Denn die Erhöhung bzw. Senkung des Turgors tritt dann in der bei normaler Stellung vorderen bzw. hinteren Flanke ein, die bei Horizontallage die geotropische Unter- bzw. Oberseite abgibt. Damit keine Torsion des Gelenkes eintrat, wurde die Blattlamina in ihrer aufgerichteten Lage festgehalten, indem sie zwischen eine senkrecht gestellte Korkplatte und einen darauf gesteckten Papierstreifen eingeführt wurde. Dieser war so befestigt worden, daß die Lamina sich ungehindert nach oben bewegen konnte. Nach 20 Stunden ist die Krümmung ausgeführt.

Wenn der Turgorwechsel im Gelenk wirklich die Folge des geotropischen Reizes ist, so muß er auch eintreten, wenn die Pflanze in der Dunkelheit umgekehrt wird. Wie schon oben erwähnt, ist dies auch der Fall. Es wurde folgender Versuch angestellt:

#### Versuch VII.

##### **Einfluß des Lichtes auf die geotropische Krümmung eines Phaseolusgelenkes.**

Das Blattgelenk einer in deutlicher Nachtstellung befindlichen Pflanze von *Phaseolus vulgaris* wurde abends 8 h plasmolysiert, hierauf die Pflanze umgekehrt und ein Pappzylinder darüber gestülpt. Nach 11 Stunden, 7 h morgens, wurde der Turgordruck des anderen gekrümmten Gelenkes plasmolytisch gemessen.

Es ergibt sich, daß bei Verdunkelung in der erdwärts gewandten Hälfte wohl eine Erhöhung von 1—1,5% Salpeter eingetreten ist, die sich auch

auf die angrenzenden Zellen der anderen Hälfte erstreckt, daß aber in dieser selbst die Turgorkraft nicht abgenommen hat. Der erste Prozeß der geotropischen Turgorreaktion, nämlich die Exosmose osmotischer Substanz, scheint demnach auch von dem Einflusse des Lichtes abhängig zu sein. — Obwohl die osmotische Energie des in Nachtstellung befindlichen Gelenkes an sich um 1% Kalisalpeterwert höher ist, (vgl. u. p. 200), so fand immer noch nach der Umkehrung in der erdwärts gerichteten Hälfte, also in der Hälfte, die schon in der aufrecht stehenden Pflanze die größte osmotische Expansionskraft zeigte, eine Steigerung des osmotischen Druckes statt.

### Versuch VIII.

#### Die umgekehrte Pflanze wieder aufrecht gestellt.

Schon Pfeffer (II. p. 138) weist darauf hin, daß die während 12 bis 16 Stunden Umkehrung ausgeführte geotropische Krümmung eines Bewegungsgelenkes rückgängig wird, wenn die Pflanze wieder aufrecht gestellt wird. Dies geschieht, weil die Ursache der einseitig vermehrten Zellhautspannung, nämlich die auf der erdwärts gewandten Hälfte eingetretene Erhöhung der osmotischen Kraft aufgehoben ist. Das ergibt auch die plasmolytische Untersuchung. Das Gelenk weist sehr bald wieder die normale Turgorverteilung auf, d. h. nunmehr herrscht in der morphologisch unteren Seite ein etwas höherer Turgor als oben. Möglicherweise ist derselbe auch geotropisch induziert. Freilich ist die Differenz zwischen Ober- und Unterseite im normalen Gelenk niemals so groß, wie im umgekehrten. Es scheint die geotropische Sensibilität des Protoplasmas infolge der konstanten einseitigen Reizwirkung der Schwerkraft im Laufe der Entwicklung abgestumpft zu sein. Die Rückregulation des Turgors ist selbst bei längerer Dauer der Umkehrung in 24 Stunden, vielleicht aber auch in kürzerer Zeit, vollendet; nur in einem Falle waren die normalen Turgorverhältnisse in einem 72 Stunden lang umgekehrt gewesenen Gelenk nach 12 Stunden aufrechter Stellung noch nicht völlig wiederhergestellt. Weil die Turgorreaktion auf allen Seiten des Bewegungsgelenkes von *Phaseolus* eintreten kann, so folgt für letzteres, daß es in bezug auf diese Turgordruck-Variation physiologisch radiär ist, was in bezug auf die photonastische Reaktion schon Pfeffer durch die Beobachtung umgekehrter Schlafbewegung bei Inversstellung und A. Fischer (I. p. 672) durch seine Klinostatenversuche fanden. Wenn aber unter dem Einflusse der Schwerkraft der Turgorwechsel im Gelenk vollzogen worden ist, dann ist eine labile Dorsiventralität für andere Reaktionen induziert.

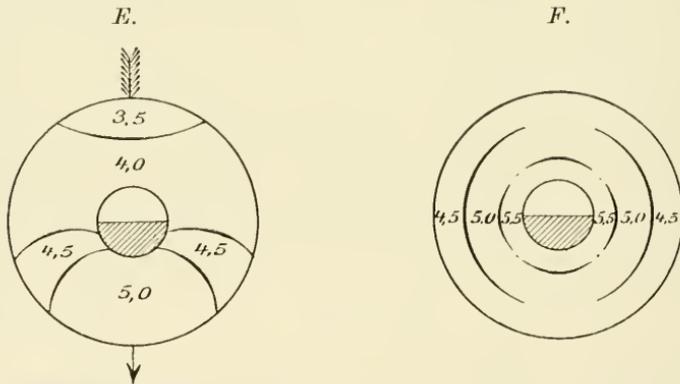
Während bisher die osmotischen Prozesse im *Phaseolus*gelenk unter dem Einflusse einseitiger Wirkung der Schwerkraft betrachtet wurden, sollen sie im folgenden aus bekannten Gründen (vgl. ob. p. 183) am Klinostaten mit horizontaler Achse untersucht werden.

## b) Diffuse Schwerkräftsreizung infolge Klinostatendrehung.

## Versuch IX.

## 1. Plasmolytische Untersuchungen.

Um die geotropischen Wirkungen auf den Turgor möglichst unbeeinflusst von photonastischen Reaktionen betrachten zu können, wählte ich zunächst solche Pflanzen von *Phaseolus multiflorus* aus, die keine oder nur sehr geringe Schlafbewegungen zeigten. Wenn bei denselben auch Veränderungen im Turgordruck infolge des Belenchtungswechsels nicht ausgeschlossen waren, so konnten sie doch nicht so ansehnlich sein, daß die Sichtbarkeit der geotropischen Vorgänge unendlich geworden wäre. Beruht die Turgorverteilung im Gelenke wirklich auf Geotropismus, so muß das normale Gelenk nach der Klinostatendrehung bei Konstanz der Außenbedingungen die gleichen Turgorverhältnisse wie vorher zeigen, oder, falls die Annahme richtig ist, daß auch in anfrechter Stellung die Differenz zwischen Ober- und Unterseite eine Folge der einseitig wirkenden Schwerkraft ist, so muß dieser Unterschied ausgeglichen werden. Im umgekehrten Gelenke aber muß am Klinostaten die einseitige, mit einer Senkung in der antagonistischen Seite verbundene Turgorschwellung rückgängig gemacht werden. Umdrehungzeit des Klinostaten: 30 Minuten, Achse parallel zum Fenster. Temperatur: 18 bis 19° C.



*Phaseolus multiflorus* in normaler Stellung: schematisierter Querschnitt durch das Primär-Blattgelenk, um die Turgorverteilung zu zeigen. Morph. untere Gelenkhälfte ist schraffiert (im Gefäßbündeldurchschnitt).

Turgorverteilung im anderen Blattgelenk derselben Pflanze nach zweitägiger Klinostatendrehung, konzentrische Verteilung und allgemeine Zunahme des Turgors sichtbar. Morph. untere Gelenkhälfte ist schraffiert (im Gefäßbündeldurchschnitt).

Aus den obenstehenden Skizzen geht hervor, daß die Differenz zwischen Ober- und Unterseite durch die Eliminierung des einseitigen Schwerkräftsreizes tatsächlich ausgeglichen ist. Besonders bemerkenswert ist, daß eine allgemeine Zunahme der osmotischen Energie um etwa 0,5 bis 1,0% Salpeter am Klinostaten stattfindet. Während die Querschnitte des normalen Gelenkes in der Richtung der Vertikalen eine allmähliche Abnahme des Turgors von unten nach oben erkennen lassen, ist nach der

Rotation die Anordnung in der Weise verschoben, daß der erhöhte osmotische Wert von den das Gefäßbündel umgebenden Zellschichten aus gegen die Epidermis nach allen Seiten hin abnimmt. Eine derartige Wirkung hatte auch eine kürzere Rotationsdauer von einem Tag. Den Versuchen mit *Phaseolus multiflorus* folgten solche mit *Phaseolus vulgaris*, deren Blätter eine ansehnliche Amplitude der täglichen periodischen Bewegung aufwiesen. Auch diese Gelenke zeigten am Klinostaten eine allgemeine Zunahme der Turgorkraft um 0,5 %. Die Areale ein und derselben Salpeterprocente eines Querschnittes ordnen sich hier nicht konzentrisch um das Gefäßbündel an, sondern kreuzweise. Der Turgordruck ist in den zu beiden Seiten der Vertikale gelegenen Zellen der oberen und unteren Hälfte am ansehnlichsten.

Eine Pflanze von *Phaseolus multiflorus* wurde zwei Tage lang invers gestellt und hierauf am Klinostaten zwei Tage lang rotiert. Die durch die Umkehrung eingetretene Veränderung in den osmotischen Verhältnissen, nämlich der Turgorwechsel und die unterseitige Erhöhung werden durch die Klinostatendrehung in der Weise ausgeglichen, daß auf der morphologischen Oberseite, die vor der Rotation die höheren osmotischen Werte zeigte, in den meisten Zellen eine Turgorsenkung stattfindet, daß in der entgegengesetzten Gelenkhälfte dagegen eine ansehnliche und allgemeine Turgorschwellung erfolgt, sodaß nunmehr im Gelenk ein Mittelwert von 4,5—5,0 % Salpeter herrscht, was aber trotz des Rückganges der Turgorsteigerung gegenüber dem normalen Gelenk (mit seinem 4 % betragenden Mittel) eine allgemeine Zunahme des Turgors von mindestens 0,5 % bedeutet. Hiernach scheint durch die Klinostatendrehung neben der auf alle (*Phas. multiflorus*) oder wenigstens auf die gegenüberliegenden (*Phas. vulgaris*) Seiten des Gelenkes sich erstreckende Verteilung auch eine Neubildung von osmotischen Substanzen in allen Zellen veranlaßt zu werden, die die Konzentration des Zellsaftes um ein Äquivalent von 0,5 Salpeterprozent erhöht. Die in der fixen Lage geotropisch induzierte Dorsiventralität des Gelenkes ist damit aufgehoben. Möglicherweise besteht in bezug auf die Verschiebung der Turgorverhältnisse bei Rotation ein Unterschied zwischen den antonyktinastischen und geonyktinastischen Pflanzen [Fischer (I. p. 711) und Bemerkung Pfeffers (VI. p. 510)], wie die weiter unten mitzuteilenden Erfahrungen an *Amicia* vermuten lassen.

## 2. Kontrolle der Biegungsfestigkeit.

Da bei den Variationsgelenken durch die Kontrolle der Biegungsfestigkeit die Expansionsänderungen in den antagonistischen Geweben einigermaßen erkannt werden können, so mußten die bei der Klinostatendrehung beobachteten Veränderungen der osmotischen Energie und damit die der Zellhautspannung sich auch zeigen, wenn die Biegungsfestigkeit der Ober- und Unterseite des Gelenkes untersucht wurde. Wenn die obigen plasmolytischen Ergebnisse richtig sind, so muß die Biegungsfestigkeit der Pflanzen bei der Rotation größer sein, als vorher bei aufrechter Stellung zu der gleichen Tagesstunde, und demzufolge die Winkeldifferenz sich vermindern. Es wurde deshalb

die Biegungsfestigkeit des Gelenkes vor, während und nach der Klinostaten-drehung nach der Brückeschen (I. p. 452) Methode ermittelt. Die Zahlen bedeuten die gemessene Winkeldifferenz. Die Temperatur im Versuchsraume betrug durchschnittlich 23—26° C. Die Versuche wurden nur an sonnenhellen Tagen angestellt. Umdrehungsgeschwindigkeit: 30 Minuten. Zur richtigen Beurteilung der bei der Rotation eintretenden Zunahme der Expansionskraft wurde gleichzeitig die Biegungsfestigkeit einer aufrecht stehenden Pflanze ermittelt.

*Phaseolus multiflorus.*

a) Pflanze drei Stunden lang rotiert:

Zeit	Aufrechte Stellung	Am Klinostaten	In die aufrecht. Stellung zurück	Aufrechte Kontrollpflanze
8 h vormittags	9	↘		9
10 h vormittags		6		14
11 h vormittags		7	↘	14
3 h nachmittags			10	14

Zunahme der Biegungsfestigkeit: um 27,7 %.

b) Pflanze einen Tag lang rotiert, jedesmal 1 h mittags untersucht:

	Versuchspflanze A:	Aufrechte Kontrollpflanze	Versuchspflanze B:
1. Tag: aufrechte Stellung . . .	14	14	15
2. Tag: am Klinostaten . . .	10	14	7
3. Tag: wieder aufrechte Stellg.	16	15	10
Zunahme der Biegungsfestigkeit: um 28,5 %.			4. Tag aufrecht: 12 Zunahme der Biegungsfestigkeit: um 53 %.

Bemerkung: Übrigens macht schon A. Fischer (I. p. 695) zu einem anderen Zwecke Angaben über die Biegungsfestigkeit von *Phaseolus multiflorus* vor und während der Rotation. Nach ihm betrug die Differenz:

Zeit	Aufrechte Stellung	Am Klinostaten: Differenz			
		1.	2.	3.	4. Tg.
8—9 h vormittags	34			30	
11 h vormittags		20			
12—1 h mittags			22,5	22	22
4,30 h nachmittags	34				
8—9 h abends	13	13 <sup>1)</sup>	12,5	20	17,5

Zunahme der Biegungsfestigkeit: um 12—35%, bereits nach 2<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Std. anscheinlich (um 41%), s. auch oben bei a).

<sup>1)</sup> Die in den Abendstunden gemessene Winkeldifferenz ist also nur am zweiten Tage der Rotation etwas geringer. In den von mir angestellten Versuchen konnte

*Phaseolus vulgaris.*

a) Die Biegungsfestigkeit derselben Pflanze in aufrechter Stellung und dann am Klinostaten im Laufe eines Tages:

Zeit:	Aufrechte Stellung:	Am Klinostaten:
2 h nachmittags:	11	7
5 h =	8	7
6 h =	8	5
7 h =	7	4
$\frac{1}{2}$ 8 h =	6	4
10 h vormittags:	11	7
12 h mittags:	10	7

Zunahme der Biegungsfestigkeit: im Mittel um 34,4%.

b) Pflanze einen Tag lang rotiert:

Versuchspflanze A ( $\frac{1}{2}$ 8 h morgens untersucht):	Aufrechte Kontrollpflanze ( $\frac{1}{2}$ 8 h morgens):	Versuchspflanze B (1 h mittags):
1. Tag: aufrecht:	11	18
2. = : am Klinostaten:	6	sehr klein <sup>1)</sup>
3. = : wieder aufrecht:	8	16
4. = : = =	10	10

Zunahme der Biegungsfestigkeit: um 45,4%.

*Trifolium pratense.*

Einen Tag lang rotiert, vom 2.—4. Tage erhebliche Temperaturschwankungen.

Versuchspflanze A (11 h untersucht):	Aufrechte Kontrollpflanze (11 h untersucht):	Versuchspflanze B ( $\frac{1}{2}$ 5 h untersucht):
1. Tag: aufrechte Stellung:	18	20
2. = : am Klinostaten:	5	13
3. = : wieder aufrecht:	15	18
4. = : = =	12	15

Zunahme der Biegungsfestigkeit: bei A um 72%; bei B um 35%.

Sowohl beim *Phaseolus*- als auch beim *Trifolium*-Gelenk nimmt also die Biegungsfestigkeit am Klinostaten stets deutlich zu. Diese Zunahme zeigt für *Phaseolus* einen Mittelwert von über 30% der normalen Biegungsfestigkeit. Sie ist demnach so ansehnlich, daß sie selbst bei Berücksichtigung aller Ungenauigkeiten, die in der angewandten Methode der Messung liegen, immerhin noch eine erhebliche ist. Es muß also die Expansionskraft allgemein gestiegen sein. Da dies auch auf plasmolytischem Wege nachgewiesen werden konnte (bei *Phaseolus*: Erhöhung der osmotischen Energie bis zu 25% des bisherigen Wertes), so kann man annehmen, daß die Zu-

ich derartige Schwankungen in der Biegungsfestigkeit an verschiedenen Abenden niemals beobachten, sondern sie war beim rotierten Gelenk stets größer als bei der aufrechten in Nachtstellung befindlichen Pflanze.

<sup>1)</sup> Die Differenz konnte nicht in Graden ermittelt werden, da sich das Blatt am Klinostaten so zurückgeschlagen hatte, daß bei horizontaler Lage die Spitze durch den primären Stengel gehemmt wurde.

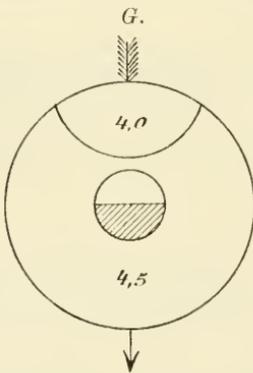
nahme der osmotischen Energie und, ihr entsprechend, die der Biegefestigkeit im ursächlichen Zusammenhange stehen. Aus deren Coincidenz folgt jedenfalls, daß der Turgor eines Bewegungsgelenkes am Klinostaten erhöht wird.

### e) Anderweitige Beobachtungen.

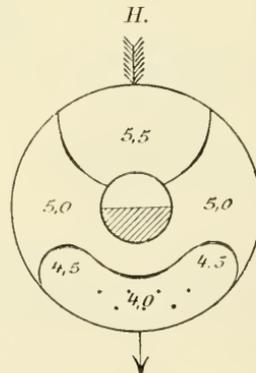
#### Versuch X.

#### Turgorverhältnisse des Bewegungsgelenkes von *Phaseolus vulgaris* bei Tag- und Nachtstellung des Blattes.

Schon früher (ob. p. 195) wurde hervorgehoben, daß im Gelenke einer aufrechten, in Nachtstellung befindlichen Pflanze von *Phaseolus vulgaris* eine allgemeine Vermehrung der osmotischen Energie um 1 % Kalisalpeter auf plasmolytischem Wege nachgewiesen werden konnte. Dies widerspricht den Erfahrungen Hilburgs (l. p. 23), der bei den photonastischen Variationskrümmungen keine Turgorveränderung im aktiven Schwellgewebe der Gelenke konstatierte. Zur Wiederholung seiner Versuche wurden solche Pflanzen von *Phaseolus vulgaris* ausgewählt, deren Blätter durch eine ansehnliche, nicht selten 100° betragende Bewegungsamplitude ausgezeichnet waren. Die Turgorverteilung eines solchen Gelenkes bei Tag- und Nachtstellung veranschaulichen die Skizzen G und H.



Schematisierter Querschnitt durch das Primär-Blattgelenk von *Phaseolus vulgaris* in normaler Tagstellung, um die Turgorverteilung zu zeigen.



Desgl. durch das andere Blatt in normaler Nachtstellung. In der unteren Hälfte (im Gefäßbündel schraffiert) ist teils eine Zunahme (0,5% Salpeter), teils eine Senkung (0,5%) des Turgors eingetreten (um 0,5—1,5%).

Wenn die Verteilung des Turgordruckes, die in einem Gelenke bei Tagstellung herrscht, mit der in einer schlafenden Pflanze verglichen wird, so ergibt sich, daß die Turgorenergie am Abend im allgemeinen um 1% Salpeterwert höher ist. Nur der Turgor einiger Zellen der unteren Hälfte nimmt an der Steigerung nicht teil, in wenigen von ihnen tritt sogar eine Senkung um 0,5% ein, so daß der geringste osmotische Druck, welcher am Tage in den am oberen Rande gelegenen Zellen gefunden wurde, bei

verminderter Beleuchtung oder im Dunkeln in einigen Zellen der komprimierten Hälfte herrscht. Inwieweit solche Befunde für die Beantwortung der auf die Mechanik der photonastischen Variationskrümmungen bezüglichen Fragen wesentlich sein können, sei dahingestellt.

### Versuch XI.

#### Turgorverhältnisse im freien und abgeblendeten Gelenke von *Phaseolus vulgaris*.

Die Untersuchungen der Turgorverhältnisse bei den tropistischen Krümmungsbewegungen der Gelenke haben gezeigt, daß der Turgor im Schwellparenchym gegen induzierte Reizungen ziemlich reaktionsfähig ist. Für die Beurteilung der Turgorverteilung in einem jeden in fixer Lage und im gewöhnlichen Tageslichte (Oberlicht des Gewächshauses) befindlichen Gelenke konnte der Umstand wesentlich sein, daß die eine Gelenkhälfte, nämlich die der Lichtquelle zugekehrte, mehr beleuchtet wird, als die antagonistische, ständig schwach beschattete Seite. Es ist deshalb ein gewisser heliotropischer Reiz auf das Gelenk nicht ausgeschlossen. Um diesen auszuschalten, wurde die Lichtseite abgeblendet durch einen schmalen Streifen leichten und für Licht wenig durchlässigen Zeuges. Er wurde in seiner Länge auf den Blattstiel aufgelegt und daran festgebunden. Sein oberes, freies Ende wurde über das Blattgelenk gedeckt und mit einer quer durch die Blattlamina gesteckten Glasnadel in dieser Lage festgehalten. Da nach Beobachtungen im Leipziger Institut eine solche Abblendung tatsächlich von Einfluß für die Pflanze ist, indem die Schlafstellung des Blattes eher eintritt, so konnte auch in bezug auf die Turgorverteilung ein Unterschied zwischen dem umhüllten und freien Gelenke vermutet werden. Nachdem das eine Gelenk einen Abblendungsstreifen mehrere Tage lang getragen hatte, wurden beide plasmolytisch untersucht. Danach hat die gewöhnliche Beleuchtung der jeweiligen Oberseite auf die Gesamthöhe des Turgordruckes im Gelenk keinen Einfluß, ebenso zeigen die am oberen Rande gelegenen Zellen der zenitwärts gewandten Hälfte in beiden Gelenken keine Differenz in ihrer osmotischen Energie.

## II. Andere Gelenkpolster.

Das Ergebnis der plasmolytischen Untersuchungen Hilburgs, daß nämlich die tropistischen Variationskrümmungen des Bewegungsgelenkes von *Phaseolus vulgaris* durch den Turgorwechsel bewirkt werden, konnte, wie wir oben gesehen haben, bestätigt werden. Im Anschluß daran erhebt sich die Frage, ob die Steigerung bzw. Senkung des Turgors auch bei den tropistischen Krümmungsbewegungen anderer Variationsgelenke eintritt. Hilburg hat diese Erscheinung nur für die zwischen Blattstiel und Lamina befindlichen Gelenke des Primärblattes von *Phaseolus vulgaris* nachgewiesen. In den folgenden Versuchen sollen deshalb die geotropischen Krümmungen von einigen anderen zu Variationsbewegungen befähigten Gelenken in bezug

auf die Turgorverteilung untersucht werden; und dabei soll die von Pfeffer (VI. p. 650) ausgesprochene Vermutung, daß „die Gelenke, welche Schlafbewegungen vollbringen, auch geotropisch und heliotropisch zu reagieren scheinen“, durch einige weitere Beobachtungen begründet werden. Zu diesem Zwecke wurden die zu untersuchenden Pflanzen mit fixiertem Blattstiele invers gestellt und die Gelenke plasmolysiert, nachdem sie eine sichtbare geotropische Krümmung ausgeführt hatten, was in den meisten Fällen nach 1 bis 3 Tagen geschehen war. Daneben war an einem normal gestellten Gelenk der plasmolytische Grenzwert ermittelt worden. Eine genaue Bestimmung des Turgordruckes in den Zellen des Schwellparenchyms ist in den meisten Fällen ziemlich schwierig, da die Feststellung eben beginnender Plasmolyse erschwert wird durch die Kleinheit der Zelle, durch Verdickungen der Membran oder gewisse Inhaltsstoffe, wie z. B. bei *Mimosa* durch die meist kugelförmigen Gerbstofftropfen. Deshalb kann ich über die Zunahme des osmotischen Druckes und besonders über die Senkung in der antagonistischen Hälfte für manche Objekte nicht so sichere zahlenmäßige Angaben machen wie etwa für das *Phaseolus*- und *Amiciagelenk*. Das Vorhandensein einer Differenz im Turgordruck wird trotzdem nicht in Frage gestellt; denn diese zeigte sich in den verschiedenen Lösungen nicht bloß dadurch an, daß für Ober- und Unterseite verschieden hohe Konzentrationen isotonisch waren, sondern sie war auch deutlich zu erkennen, wenn die Lösung den plasmolytischen Grenzwert um ein wenig übersehritt, da dann die Abhebung des Plasmakörpers in der zenitwärts gewandten Hälfte weiter als in den antagonistischen vorgeschritten war. Eigene und fremde Kontrolle unterstützten außerdem die Sicherheit der Ergebnisse. Im übrigen wurde von einer Gattung immer diejenige Art gewählt, welche die größten Gelenke aufweist.

#### *Papilionaceae.*

Schon bei den obigen Umkehrversuchen wurde dargetan, daß außer in dem Primärblattgelenk (zwischen Lamina und Blattstiel) von *Phaseolus vulgaris* und *multiflorus* auch in den Blattstielgelenken die geotropische Krümmung durch Turgorvariation bewerkstelligt wird. In beiden Fällen betrug die Erhöhung des Turgors 1,5% Salpeter, also etwa 40% des normalen Turgorwertes. Ein solcher geotropischer Einfluß auf die osmotische Energie kann aber nicht in den Parenchymzellen des zwischen den Gelenken liegenden Blattstieles (plasmolytischer Grenzwert im Rinden- und Markparenchym: 2,5—3,0%) nachgewiesen werden.

Außerdem wurden plasmolytisch untersucht, und zwar konnte in sämtlichen Gelenken der Turgorwechsel bei der geotropischen Krümmung nachgewiesen werden:

- a) *Phaseolus*-Gruppe: 1) Blattgelenk eines dreigeteilten Fiederblattes von  
*Phaseolus multiflorus*.  
2) = von *Erythrina bogotensis*.  
b) *Astragalus*- = 3) = = *Robinia Pseudacacia*.

- c) *Trifolium*-Gruppe: 4) Blattgelenk von *Trifolium ochroleucum*.  
 d) *Genista*- = 5) = von *Laburnum alpinum*.  
 e) *Hedysarum*- = 6) = u. Blattstielgelenk v. *Amicia Zygomeris*.

Während die übrigen Pflanzen sich in Töpfen befanden, wurde bei *Robinia*, *Trifolium* und *Laburnum* der Versuch im Freien angestellt. Durch Bandagen wurde ein seitlicher Sproß eines *Robinia*- und *Laburnum*-strauches, durch Aufbinden mit Bast auf einem abwärts gebogenen Draht der obere Teil des *Trifolium*-Blattstieles in umgekehrter Lage gehalten. Bemerkungen über die Anatomie des *Robinia*- und Blattstiel- (Haupt-) Gelenkes von *Amicia* befinden sich bei Möbius (I. p. 43, 48 f.). Bei der Inversstellung von *Amicia* findet neben der geotropischen Krümmung gleichzeitig im Gelenk eine Drehung statt, die bei *Phaseolus* so rasch verlaufend und allgemein wie hier nicht beobachtet wurde und wodurch die *Amicia*-blätter schon nach einigen Stunden in die Lage zurückgeführt werden, welche sie dem Lichte gegenüber normalerweise einnehmen. Um diese Drehung zu verhindern, wurde das ganze Blatt vorsichtig zwischen zwei Glasplatten so eingeführt, daß die jeweilige Lage der Blattflächenebene nicht gestört wurde. Der Zwischenraum war so groß, daß sich nur die geotropische Krümmung ungehindert vollziehen konnte, dagegen die Torsion gehemmt war. Dabei war nicht zu umgehen, daß die wie normal gerichteten Schlafbewegungen der Blätter (Fischer I. p. 709/10) verhindert wurden. Die Umkehrung geschah mit möglichster Vorsicht und unter peinlicher Vermeidung jeglicher Erschütterungen, da sonst die Blätter sofort eine Reizbewegung ausführen. In jedem einzelnen Gelenke der vier Fiederblättchen herrschen bei normaler Tagstellung die gleichen Turgorverhältnisse.

Da das ziemlich ansehnliche *Amicia*-Gelenk ein günstiges Versuchsobjekt ist, wurden mehrere der an *Phaseolus* angestellten Beobachtungen an dieser Pflanze wiederholt. Wenn das Blattstielpolster durch einen Draht an der Aufwärtskrümmung verhindert wurde, so konnte auch hier wie bei *Phaseolus* (s. ob. p. 193) beobachtet werden, daß ebenfalls keine erneute Turgorschwellung infolge der mechanischen Widerlage eintritt, sondern daß die höchste Turgorsteigerung auf eine größere Anzahl von Zellen der erdwärts gewandten Hälfte sich erstreckt. Ebenso konnte in diesem Gelenke die allgemeine Zunahme des Turgors infolge der Klinostatendrehung (ob. p. 196) beobachtet werden. Während aber bei *Phaseolus* die Klinostatendrehung eine mehr ausgleichende Wirkung auf die Turgorverteilung im Gelenk ausübt, indem auf dem Querschnitt entweder eine konzentrische Anordnung der Areale gleichen Turgordruckes im gesamten Gelenk (*Phaseolus multiflorus*) oder wenigstens eine gleiche Verteilung in den antagonistischen Flanken (*Phaseolus vulgaris*) herrscht, so bleibt im *Amicia*-gelenk auch nach der Rotation der Gegensatz zwischen einer Hälfte mit höherer und niedrigerer osmotischer Energie bestehen, nur mit dem Unterschiede, daß die Turgorwerte allgemein gestiegen sind, wenn auch in der oberen (2,0—2,5% Salpeter) und unteren (0,5—1,0%) Hälfte nicht in gleicher Höhe. Nach Pfeffer (VI. p. 509) erklärt sich der

Unterschied zwischen geo- und autonyktinastischen Pflanzen so, daß die physiologische Dorsiventralität in bezug auf die photonastische Wirkung bei *Phaseolus* durch die einseitig wirkende Schwerkraft induziert ist, so daß sie durch den Klinostaten aufgehoben wird, bei *Amicia* dagegen inhärent ist, so daß die Schlafbewegungen auch am Klinostaten fortbestehen. Daß dieses entgegengesetzte Verhalten der beiden Pflanzen nicht nur in den ohne weiteres sichtbaren Schlafbewegungen, sondern auch in deren inneren Ursachen, nämlich in den Expansionsverhältnissen, zum Ausdruck kommt, ist eine Folgerung, die durch die erwähnten Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchung bestätigt zu werden scheint. Freilich standen mir weitere Gelenke, die sich durch ihre Größe und anatomischen Verhältnisse als Versuchsobjekte so geeignet hätten wie *Phaseolus* und *Amicia*, nicht zur Verfügung, so daß meine Vermutung noch anderweiter Bestätigung bedarf.

Nachstehende Tabelle gibt die gemessenen plasmolytischen Grenzwerte (Salpeterprozent) in jeder Gelenkhälfte vor und nach der Umkehrung an, und zwar die vor und nach der Umkehrung einander entsprechenden Werte in derselben Reihenfolge. Beim normalen Blattgelenk bezeichnet die erste Zahl den bei einem Gelenkquerschnitt in den oberen bzw. unteren Randzellen gemessenen Turgordruck, der gegen die Mitte hin entweder steigt oder fällt (2. Zahl). o = obere, bei der Umkehrung konvex werdende, u = untere, bei der Umkehrung konkav werdende Gelenkhälfte. e = Erhöhung in Salpeterprozenten, s = Senkung des Turgorwertes.

Pflanze	Gelenkhälfte	Normales % Salpeter	Ge- krümmtes Gelenk % Salpeter	Turgor- wechsel	Erhöhung in % des normalen Turgors	Versuchs- dauer in Tagen
<i>Phaseolus</i> , dreigeteiltes Blatt	o	5,0—5,5	6,5—4,5	e 1,0	20	2
	u	5,0—5,5	4,0—4,5	s 1,0		
<i>Erythrina bogotensis</i>	o	3,0—3,5	6,5—5,0	e 3,5	80	1
	u	4,0—3,5	3,0—4,5	s 1,0		
<i>Robinia Pseudacacia</i>	o	ca. 5,0	8,0—5,0	e ca. 3,0	ca. 60	2
	u	5,5—5,0	3,5—5,0	s ca. 2,0		
<i>Trifolium ochroleucum</i>	o	6,0	8,0—6,0	e 2,0	33 $\frac{1}{3}$	1
	u	6,0	5,0—6,0	s 1,0		
<i>Laburnum alpinum</i>	o	4,0—4,5	7,0—5,0	e — 3,0	60	1
	u	5,0—4,5	2,5—4,0	s — 2,5		
<i>Amicia</i> { Blattstiel	o	3,5—4,0	6,5—5,0	e 2,5	60	2
	u	4,5—4,0	3,5—5,0	s 1,0		
<i>Zygoteris</i> { Blattgelenk	o	5,5	7,0—5,5	e 1,5	30	2
	u		4,5—5,5	s 1,0		

Außer den oben erwähnten Papilionaceen wurden Pflanzen anderer Familien mit zu Schlafbewegungen befähigten Blattgelenken umgekehrt und plasmolytisch untersucht. Aus der umstehenden Tabelle geht hervor, daß im *Mimosa*- und *Oxalis*-Gelenk ebenfalls ein Turgorwechsel stattfindet. Angaben über die Anatomie der Gelenke finden sich für *Mimosa* bei Unger

(I. p. 420, ebenda p. 421 für *Oxalis*), Pfeffer (I. p. 9 ff.), Haberlandt (I. p. 29 ff., 49 u. II. p. 500 ff.) und Schwendener (I. p. 211 ff., ebenda p. 251 ff. und Abbildg. für *Oxalis*). Die osmotischen Verhältnisse im normalen Gelenk erwähnt Hilburg (I. p. 48).

Pflanze	Gelenkhälfte	Normales	Ge- krümmtes	Turgor- wechsel	Erhöhung in % des normalen Turgors	Versuchs- dauer in Tagen
		% Salpeter	Gelenk % Salpeter			
7) <i>Mimosa pudica</i>	o	3,0—3,5	6,0—5,0	e 2,5	70	2
	u	3,5—4,0	3,5—4,5	s 0,5		
8) <i>Oxalis esculenta</i>	o	3,0—4,0	5,5	e 1,5	40	2
	u	4,0	3,5	s 0,5		

### 9) *Malvaceae*.

Daß Blattorgane dieser Familie periodische Bewegungen ausführen, darauf hat Vöchting (I. p. 501) hingewiesen. Nach ihm werden diese Bewegungen bewerkstelligt teils durch den Stiel in seiner gesamten Länge, teils durch ein an der Spitze desselben unterhalb der Lamina befindliches, allerdings äußerlich nicht deutlich abgesetztes Gelenk. An dem mir zur Verfügung stehenden beschränkten Versuchsmaterial, nämlich älteren Topfpflanzen von *Abutilon Darwini*, waren keine periodischen Bewegungen zu beobachten. Ebenso waren sie bei einem jüngeren Exemplar von *Malva verticillata* (im Sommer) nicht besonders auffällig, während zu gleicher Zeit eine danebenstehende *Phaseolus*pflanze eine ansehnliche Bewegungsamplitude aufwies. Eine besondere Bewegungsfähigkeit des oberen Gelenkes, dessen Turgorwerte übrigens nicht von dem übrigen Blattstiel verschieden waren, konnte ich überhaupt nicht konstatieren. Allerdings habe ich nur die Pflanze in bezug auf den Einfluß des geotropischen Reizes untersucht, der für das obere „Variationsgelenk“ allein, wie auch Vöchting erwähnt, nicht in Betracht kommt. Denn beim Umkehren der jüngeren Pflanzen wurde eine ansehnliche geotropische Krümmung von der gesamten wachstumsfähigen Zone im mittleren Teile des Blattstieles ausgeführt. Dabei erweiterte sich der Winkel zwischen Stengel und Blattstielbasis nur wenig (10—15°). Diese Krümmung im unteren (Basis-) Gelenk, das ja an der Schlafbewegung auch beteiligt sein soll, war ansehnlicher bei einem älteren Blattstiele von *Abutilon*, der infolge der Ausbildung verholzender Elemente nicht mehr beweglich war. Während in diesem Entwicklungsstadium das obere Gelenk die Blattfläche nur durch eine geringe und langsam vor sich gehende Torsion in die geeignete Lichtlage bringt, wird die Krümmung im Gelenk an der Basis allein, und zwar durch Wachstum, ausgeführt. Ich habe deshalb nur mediane Längsschnitte dieses Gelenkes plasmolytisch untersucht. Der ziemlich konstante Turgorwert von vier

solchen Gelenken, die während drei Tage langer Umkehrung eine Winkeländerung erkennen ließen, und zwar für das

1. Blatt von 40 bis 85°,
2.   "   "   45   " 105°,
3.   "   "   65   " 85°,
4.   "   "   60   " 95°,

betrug 6,5—7,0% Salpeter, und zwar war bei der Aufkrümmung keine Turgorzunahme gegenüber normal erfolgt. Erwähnt sei noch, daß in manchen Längsschnitten eine schon bei den Nutationskrümmungen beobachtete geringe Senkung des osmotischen Druckes auf der konvex werdenden Seite beobachtet wurde, ferner, daß bei aufrechter Stellung im oberen Rindenparenchym meist eine etwas höhere Konzentration als im antagonistischen Gewebe herrscht, die möglicherweise in Beziehung steht zur Epinastie der basalen Teile des Stieles, die die große Bewegungskurve des Blattes durch den oberen und unteren Quadranten bewirkt.

#### *Marantaceen.*

Die Blätter der Marantaceen sind bekanntlich am oberen Ende des Stieles mit einem heliotropisch empfindlichen, zu Schlafbewegungen befähigten Gelenkpolster ausgestattet, das bei Umkehrung der Pflanze und Festlegung des Blattstieles auch eine ansehnliche geotropische Krümmung ausführt. Allerdings erfolgt die Reaktion auf den geotropischen und heliotropischen Reiz hin ziemlich langsam. Die Anatomie dieser Polster ist neuerdings eingehend von Debski (I. p. 244 ff.), Schwendener (I. p. 197) und Möbius (I. p. 58 ff.) beschrieben worden. Dabei wird die Mechanik der heliotropischen Krümmung im allgemeinen und die Bedeutung des eigentümlichen „Wassergewebes“ für dieselbe erwähnt. Die Ansichten über das Zustandekommen der tropistischen Krümmung widersprechen sich ziemlich. Nach Debski handelt es sich dabei nur um Turgorschwankungen und nicht um Wachstum, während Möbius, was auch Pfeffer (VI. p. 670) für möglich hält, eine Kombination von Variations- und Nutationsbewegung annimmt, indem die anfangs nur durch den Turgor bewirkte Krümmung ziemlich schnell durch Wachstum fixiert wird. Beide Autoren begründen ihre Ansichten durch Beobachtungen, die einander gerade entgegengesetzt sind: Debski stellte fest, daß durch Plasmolyse die Krümmung im Gelenk wieder rückgängig gemacht werden konnte, und daß durch Messungen nur eine geringe Längenveränderung der Konkavseite, dagegen eine starke Verkürzung der Konkavseite nachzuweisen war. Möbius sah, daß die heliotropische Krümmung sich in den meisten Fällen erhielt, wenn die Pflanze längere Zeit im Dunkelraum sich befand oder einem Lichtreize ausgesetzt war, der von der gegenüberliegenden Seite her kam. Ohne die Frage zu entscheiden, welche Ansicht richtig ist, möchte ich doch für die geotropische Krümmung der Ansicht von Möbius beipflichten. Denn einmal bleibt der äußere Erfolg der Inversstellung, nämlich die Verlängerung der konvexen

Oberseite des Gelenkes, auch nach Wiederaufrichtung der Pflanze während einer 14 tägigen Beobachtungszeit unverändert bestehen, anderseits bestätigten meine plasmolytischen Untersuchungen die Befunde Debskis niemals. Dieser fand im Rindenparenchym der Konkavseite eine absolute Steigerung des Turgors und meint, daß durch eine solche Zunahme des Turgors eine Verkürzung der Zellen der Konkavseite bewirkt werde, eine Ansicht, die durch Pfeffer (VI. p. 668 Anmerkung) und Noll (II. p. 48) als irrig bezeichnet wird. Mit dieser Erhöhung des Turgors auf der Konkavseite soll gleichzeitig eine Senkung in den benachbarten Zellen des Wassergewebes derselben Flanke eintreten. Wenn ich auch die Turgorverhältnisse bei einer geotropischen Krümmung feststellte, und wenn es mir dabei niemals gelang, eine Zunahme der osmotischen Energie im Rindenparenchym auf der konkaven Seite nachzuweisen, vielmehr auf der Konvexseite eine solche von 0,5—1,0% Salpeter, allerdings nur in einigen Zellen, so möchte ich doch auf Grund meiner obigen Ergebnisse (p. 188) an der Richtigkeit der plasmolytischen Befunde Debskis zweifeln. Denn ich fand bei der heliotropischen Krümmung anderer Variationsgelenke eine Turgorschwellung nur auf der konvex werdenden Seite. Was die Zellen des Wassergewebes betrifft, so ist es mir trotz zahlreicher Versuche nicht möglich gewesen, den plasmolytischen Grenzwert zu bestimmen, da der sehr dünne Primordialschlauch bei der Einwirkung der Lösung in einzelne Teile zerfällt. Deshalb kann ich die Annahme Debskis, daß in diesem Gewebe auf der Konkavseite eine Turgorsenkung eintritt, auf plasmolytischem Wege nicht begründen. Als Untersuchungsobjekt wurde verwendet:

10) *Calathea Lietzei*.

*Marsiliaceen.*

Bei sämtlichen geotropisch gekrümmten *Marsilia*-Gelenken wurde eine Differenz im Turgordruck, der übrigens normalerweise ziemlich hoch (6,0 bis 7,0%) ist, festgestellt, und zwar ist sie durch eine Turgorsteigerung in der erdwärts gewandten Hälfte bewirkt worden. Die Pflanzen befanden sich in Töpfen. Es wurden untersucht:

11) *Marsilia quadrifoliata* und

12) *Marsilia hirsuta*.

Die Untersuchungen der genannten Bewegungsgelenke haben gezeigt, daß die zu Schlafbewegungen befähigten auch geotropische und heliotropische Variationskrümmungen ausführen, nur bei den *Marantaceen* tritt alsbald Wachstum ein. Solche tropistische Reaktionen werden durch einen Turgorwechsel bewirkt, indem in der konvex werdenden Gelenkhälfte eine Zunahme, in dem antagonistischen Gewebe eine Senkung der osmotischen Energie eintritt, und zwar beträgt die Steigerung im Mittel 50% des normalen osmotischen Wertes. Die bei den einzelnen Pflanzen notierten Werte

sind natürlich nicht als konstante Größen zu betrachten, sondern individuelle Differenzen in den osmotischen Verhältnissen und Unzulänglichkeiten der Methode schließen nicht aus, daß Abweichungen von den Mittelwerten zuweilen erheblich sind. An der auch schon von Hilburg ermittelten Tatsache aber, daß die tropistische Krümmung im Variationsgelenk wesentlich durch die vermehrte Turgorkraft ausgeführt wird, ist nicht zu zweifeln.

Da die osmotischen Prozesse, die auf den tropistischen Reiz hin zu einer einseitigen Turgorzunahme führen, nur bei den Bewegungsgelenken und einigen Stengelknoten nachgewiesen werden konnten, so ergibt sich, daß dem Protoplasten in ihren Zellen eine besondere Reaktionsfähigkeit eigentümlich ist. Gerade für jene Pflanzenteile erweist sich diese als zweckentsprechend; denn da sie nicht befähigt sind, die Reizkrümmungen durch Wachstum auszuführen, oder wenigstens, wie die Grasknoten, erst durch wiedererwecktes Wachstum, so entsteht ihnen in der Turgorkraft ein anderes wirksames Energiemittel als Ersatz. In der Kette des tropistisch induzierten Reizvorganges ist der Turgorwechsel die motorische Aktion. Den gesamten Reizprozeß im Gelenk, insbesondere die Perzeption, weiterhin zu verfolgen, habe ich nicht unternommen. So vermag ich nicht zu entscheiden, ob der Wechsel in der osmotischen Energie dadurch hervorgerufen wird, daß der tropistische Reiz direkt vom Protoplasma jeder einzelnen Zelle perzipiert wird, oder ob gewisse Perzeptionsorgane im Gelenk vorhanden sind. Némec (l. p. 123 f., 133) hält in bezug auf den Geotropismus speziell auch für den der Bewegungsgelenke für wesentlich das Vorkommen von Stärkekörnern in der Stärkescheide, und zwar nach seinen Beobachtungen immer im physikalisch unteren Teile der Zelle. Wenigstens betont er, daß die Schlafbewegung der geonyktinastischen Pflanzen an das Vorkommen der spezifisch schwereren Körperchen in der Stärkescheide gebunden ist. Für die Beurteilung dieser Frage, wie überhaupt des Unterschiedes zwischen Geo- und Autonyktinastie ist von Belang, daß am Klinostaten tatsächlich nur die einseitige, nicht aber die allseitige Schwerkraftswirkung eliminiert ist, daß demnach geonyktinastische Pflanzen ihre Schlafbewegung auch einstellen, wenn die Schwerkraft allseitig wirkt. Wird die Umlagerung der Stärkekörner als Reizursache auch für die geotropische Krümmung der Gelenkpolster angenommen, was bedeuten würde, daß der einseitige Druck der Stärkekörner die einseitige Turgorschwellung verursacht, so bliebe immer noch die Frage offen, wie dann der allseitige Druck der Stärkekörner am Klinostaten zustande kommt, welcher doch der allseitigen Turgorschwellung zugrunde liegen müßte. Wie dem auch sei, so ist man doch im Hinblick auf die Variationsgelenke berechtigt, von der Möglichkeit eines geotropischen und heliotropischen Einflusses auf den Turgordruck in den Geweben zu reden.

## E. Zusammenstellung der Ergebnisse.

1. Wie schon bekannt, wird bei den meisten geotropischen bzw. heliotropischen Nutationskrümmungen die Beschleunigung der Zuwachsbewegung nicht durch eine Erhöhung der Turgorenergie bewirkt. Vielfach tritt in den Zellen der konvex werdenden Flanke eine geringe Abnahme des osmotischen Druckes ein.

2. Bei mechanischer Hemmung der tropistischen Krümmung und Verweilen des Organs in der tropistischen Reizlage erfolgt zumeist weder eine einseitige, noch eine für die beiden antagonistischen Flanken in entgegengesetztem Sinne gerichtete Turgorveränderung.

3. Nur bei einigen Stengelknoten in der horizontalen Zwangslage (*Hordeum*, *Secale*, *Triticum* (?), *Corynephorus*, *Trisetum*, *Phalaris* und zuweilen *Melandryum*) erfährt der Turgor eine Steigerung in den Parenchymzellen der konvex werdenden Seite, die 0,5—2,0 Prozent Salpeter äquivalent ist. Hierbei ist das Alter des Knotens von Belang, denn einseitige Erhöhung des Turgors findet im Alter nicht statt.

4. Diese Turgorreaktion beruht teils auf Wachstumshemmung, teils ist sie, wie Klinostatenversuche beweisen, geotropisch induziert. Für eine rasche und mit ansehnlicher mechanischer Leistung verknüpfte Aufwärtskrümmung vorteilhaft, ist sie jedoch nicht die primäre Ursache der geotropischen Wachstumsbewegung, wie auch aus der Reaktionszeit des Wachstums (2½ Stunden) und des Turgors (15 Stunden) hervorgeht.

5. Die bei Zugspannung oder Eingipsen beobachtete allseitige Turgorsteigerung wird nicht von der Schwerkraft beeinflusst.

6. Die kampto- und geotrophischen Veränderungen finden ohne Variation des Turgors statt.

7. Die Turgorverhältnisse der normal stehenden Pflanze verändern sich meist nicht bei Klinostatendrehung.

8. Die tropistischen Variationskrümmungen werden durch Turgorwechsel bewirkt, wobei der Senkung der osmotischen Energie auf der geotropischen Oberseite eine etwas höhere Steigerung auf der Gegenseite entspricht.

9. Die unterseitige Turgorzunahme scheint bewirkt zu werden durch die Aufnahme von löslichen Stoffen, die von der Oberseite zugewandert sind, ferner durch Neubildung solcher in den eigenen Zellen; denn die Reaktionszeit von Turgorsenkung, bzw. -steigerung beträgt etwa 1½ bzw. 2½ Stunden. Außerdem sprechen einige Fälle für eine Stauung der wandernden Stoffe in den Flanken.

10. Bei niedriger Temperatur (6° C.) findet der Turgorwechsel nicht statt und demzufolge keine geotropische Einkrümmung des Gelenkes; dagegen vollzieht er sich bei konstanter Dunkelheit.

11. Aus den Klinostatenversuchen geht hervor, daß der durch die Umkehrung hervorgerufene Turgorwechsel geotropisch induziert ist.

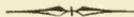
12. Die obige Variation des Turgors (Punkt 9) konnte bei den geotropischen Krümmungen der Bewegungsgelenke von *Phaseolus*, *Erythrina*, *Robinia*, *Trifolium*, *Laburnum*, *Amicia*, *Mimosa*, *Oxalis*, *Marsilia* beobachtet werden, bei den *Marantaceen* wurde nur eine geringe Zunahme des osmotischen Druckes auf der Unterseite gemessen, im gekrümmten Blattstielgelenk der *Malvaceen* war keine Veränderung zu konstatieren.

13. Am Klinostaten tritt in den Variationsgelenken eine deutliche allseitige Turgorzunahme ein, die durch die Kontrolle der Biegungsfestigkeit bestätigt wird.

14. In den Gelenken von *Phaseolus vulgaris* konnte ein Unterschied der Turgorverhältnisse bei Tag- und Nachtstellung festgestellt werden.

---

Am Schlusse dieser Arbeit ist es dem Verfasser eine angenehme Pflicht, seinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rat Professor Dr. Pfeffer, für die zahlreichen Anregungen und die wohlwollende Unterstützung erneut zu danken. Ebenso gebührt Herrn Privatdozent Dr. Mische für die freundlichen Ratschläge und die schätzenswerte Anleitung aufrichtiger Dank.



## Literaturverzeichnis.

- Ball (I). Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. 1904, Bd. 39, p. 305.
- Barth (I). Die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten. Leipzig, Dissertation 1894.
- Briquet (I). Resumé d'une Monographie du Genre *Galeopsis*. Dissertation. Genf 1891.
- Brücke (I). Über die Bewegungen der *Mimosa pudica*. Müllers Archiv für Physiologie 1848, p. 434.
- Bücher (I). Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrbüch. f. wissenschaftliche Botanik 1906, Bd. 43, p. 271.
- Copeland (I). Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. Halle. Dissertation 1896.
- Debski (I). Über den Bau und den Bewegungsmechanismus der Blätter der Marantaceen. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau. Juli 1895, p. 244.
- Elfving, Fr. (I). Über das Verhalten der Grasknoten am Klinostat. 1884 (Sep. a. Öfversigt af finska vetenskaps societetens förhandligar).
- (II). Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen. 1888 (Sep. a. Öfversigt etc. Bd. XXX).
- Fischer, A. (I). Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Botanische Zeitung 1890, p. 673.
- Frank (I). Beiträge zur Pflanzenphysiologie. 1868.
- Haberlandt (I). Das reizleitende Gewebesystem der Sinaupflanze. 1890.
- (II). Physiologische Pflanzenanatomie. 3. neubearbeitete Auflage. 1904.
- Hegler (I). Über den Einfluß des mechanischen Zuges auf das Wachstum der Pflanzen. Colms Beiträge zur Biologie, 1893, Bd. VI, pag. 333.
- Hilburg (I). Über Turgescenz-Änderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke. Untersuchungen a. d. botanischen Institut Tübingen 1881, Bd. I, p. 23.
- Kohl (I). Mechanik der Reizkrümmungen. 1894.
- (II). Die paratonischen Wachstumskrümmungen der Gelenkpflanzen. Botanische Zeitung 1900, p. 1.
- Kraus, G. (I). Wasserverteilung in der Pflanze I. Festschrift d. Naturforscher-Gesellschaft Halle 1879, p. 187.
- (II). Wasserverteilung in der Pflanze II. Abhandlung d. Naturforscher-Gesellschaft, 15. Bd., 1882, p. 49.

- Lehmann (I). Über den Bau und die Anordnung der Gelenke der Gramineen. Dissertation, Straßburg 1906.
- Miehe (I). Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrbüch. für wissenschaftl. Botanik 1902, Bd. 37, p. 527.
- Möbius (I). Über Bewegungsorgane an Blattstielen. Festschrift f. Schwendener, 1899, p. 37.
- Němec (I). Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrbüch. f. wissenschaftl. Botanik 1901, Bd. 36, p. 80.
- Noll (I). Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zugrunde liegen. Arbeiten des botanischen Instituts Würzburg 1888, 3. Bd., p. 496.
- (II). Über die Mechanik der Krümmungsbewegungen bei Pflanzen. Flora, Ergänzungsband 1895, p. 36.
- Pfeffer, W. (I). Physiologische Untersuchungen. 1873.
- (II). Periodische Bewegungen. 1875.
- (III). Studien zur Energetik der Pflanze. 1892.
- (IV). Druck- und Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen. 1893.
- (V). Pflanzenphysiologie 1897, I. Bd.
- (VI). Pflanzenphysiologie 1904, II. Bd.
- Pringsheim, E. (I). Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrbüch. f. wissenschaftl. Botanik 1906, Bd. 43, p. 89.
- Sachs (I). Handbuch der Experimental-Physiologie der Pflanzen. 1865.
- (II). Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten des botanischen Instituts Würzburg 1874, Bd. 1, p. 385.
- Schwendener (I). Gesammelte botanische Mitteilungen. 1898, 2. Bd.
- Unger (I). Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1855.
- Vöchting (I). Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeitung 1888, p. 501.
- de Vries (I). Über die innern Vorgänge bei den Wachstumskrümmungen mehrzelliger Organe. Botanische Zeitung 1879, p. 830.
- (II). Über die Aufrichtung des gelagerten Getreides. Landwirtschaftl. Jahrbuch von Thiel 1880, p. 473.
- (III). Analyse der Turgorkraft. Jahrbüch. für wissenschaftliche Botanik 1884, Bd. 14, p. 427.
- Wiesner (I). Heliotropische Erscheinungen. 1880, II. Teil.
- Wortmann (I). Einige weitere Versuche über die Reizbewegungen vielzelliger Organe. Bericht der botanischen Gesellschaft, 1887, p. 459.
- (II). Beiträge zur Physiologie des Wachstums. Botanische Zeitung 1889, p. 229

## Einteilung.

	Seite
A. Historische und sachliche Einleitung . . . . .	163
B. Methodisches. . . . .	165
C. Turgorverhältnisse bei tropistischen Nutationskrümmungen . . . . .	167
I. Die Krümmung ist realisiert . . . . .	167
a) Keimstengel, Sprosse und Wurzeln . . . . .	167
b) Stengelknoten . . . . .	172
II. Die Krümmung ist mechanisch gehemmt . . . . .	173
a) Einleitendes . . . . .	173
b) Ergebnis . . . . .	174
III. Verschiedenes. (Künstliche Erhöhung des Turgors durch Welken. Turgor einer Keimpflanze am Klinostaten. Kampto- und Geotrophismus und Turgordruck) . . . . .	175
IV. Turgorverhältnisse in den Grasknoten . . . . .	177
a) Die normalen Turgorverhältnisse . . . . .	177
b) Turgorverhältnisse bei in horizontaler Lage gehaltenen Stengel- gelenken von <i>Hordeum</i> und <i>Secale</i>	
1. bei einseitiger Schwerkraftsreizung . . . . .	179
2. bei diffuser Schwerkraftsreizung am Klinostaten . . . . .	183
c) Turgorverhältnisse in anderen eingegipsten Grasknoten . . . . .	185
D. Turgorverhältnisse bei den tropistischen Variations- krümmungen . . . . .	186
I. Das <i>Phaseolus</i> gelenk . . . . .	186
a) Einseitige Schwerkraftsreizung infolge Inversstellung . . . . .	186
1. Wiederholung der Versuche Hilburgs . . . . .	186
2. Näheres über Eintritt, Verlauf und Bedingungen der Turgor- reaktion . . . . .	189
b) Diffuse Schwerkraftsreizung am Klinostaten . . . . .	196
1. Plasmolytische Untersuchungen . . . . .	196
2. Kontrolle der Biegefestigkeit . . . . .	197
c) Anderweitige Beobachtungen. (Unterschiede des plasmolytischen Wertes im Gelenk bei Tag- und Nachtstellung des Blattes. Kein heliotropischer Einfluß auf den Turgor der Oberseite in aufrechter Stellung) . . . . .	200
II. Andere Gelenkpolster . . . . .	201
E. Zusammenstellung der Ergebnisse . . . . .	209
Literaturverzeichnis . . . . .	211

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Biologie der Pflanzen](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [9\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Kerstan Karl

Artikel/Article: [Über den Einfluss des geotropischen und heliotropischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben 163-213](#)