

# Beiträge zur Kenntnis der Wachstumskrümmungen von Blattpolstern und Stengelknoten.

VON HELMUT RENTSCHLER

Mit 9 Figuren

## Einleitung

Über die Anatomie und Physiologie der Variationsgelenke gibt es in der botanischen Literatur eine Fülle von Untersuchungen, während die Knoten und Polster, die Wachstumskrümmungen ausführen, fast nur hinsichtlich ihrer Festigungsgewebe studiert wurden. Ausgehend von den Untersuchungen SCHWENDENERS, der zuerst Art und Verteilung der mechanischen Elemente in den Knoten insbesondere der Gramineen studiert hatte, haben PREUSS (1885) und MÖBIUS (1891) den anatomischen Bau der Gelenkpolster im Hinblick auf ihre Doppelfunktion als biegungsfeste und trotzdem biegungsfähige Organe untersucht. Während sich MÖBIUS mehr mit der Verteilung der Gefäßbündel in den Gelenken befaßte, studierte PREUSS die Anordnung der Festigungsgewebe und ihre verschieden starke Ausbildung bei verschiedener Größe und Schwere der Blätter.

Eine bevorzugte Stellung in den Untersuchungen über die Bewegungsmechanik von Knotenpflanzen nahmen von je die Gramineen ein. Über ihre geotropischen Krümmungen liegen verschiedene Arbeiten vor. H. DE VRIES (1880) war der erste, der die „Aufrichtung des gelagerten Getreides“ durch osmotische Faktoren bedingt sah, und der die Wachstumskrümmungen vielzelliger Organe auf einseitig gesteigerten Zellturgor, bewirkt durch einseitig verstärkte Produktion osmotisch wirksamer Stoffe, zurückführte. Auch WIESNER (1880) sieht die Krümmungsursache in einer einseitigen Turgorveränderung neben einer Veränderung der Kohäsionsverhältnisse der Zellmembranen. Die erwähnten Forscher hatten ihre Vermutungen nicht durch nähere Untersuchungen bestätigt. G. KRAUS (1882), der gekrümmte Organe untersuchte, stellte fest, daß sich bei diesen auf der Konvexseite weniger osmotisch wirkender Zucker befindet als auf der Gegenseite und stellte damit die DE VRIESsche Ansicht in Frage. Auch die Untersuchungen von WORTMANN (1887) und NOLL (1888) wenden sich gegen die Ver-

mutung einer einseitigen Erhöhung der Turgorenergie. PFEFFER (1893) wies bei plasmolytischen Untersuchungen an horizontal gelegten Knoten von *Hordeum vulgare*, die an der Aufwärtskrümmung gehindert wurden, nach, daß die Parenchymzellen der Konvexseite eine Steigerung des osmotischen Wertes, entsprechend einer 1—2prozentigen  $\text{KNO}_3$ -Lösung, erfahren. Da dies aber bei anderen Grasknoten nicht zutrifft, hält er die Turgorsteigerung nicht für die „primäre Ursache“ der Krümmungsbewegung, sondern nur für einen „begleitenden und mitwirkenden Faktor“.

KERSTAN (1909) prüfte das Ergebnis, das PFEFFER für *Hordeum* gefunden hatte, nach und bestätigte es. Ferner fand er bei den Knoten von *Secale*, *Triticum*, *Corynephorus*, *Trisetum*, *Phalaris* und zuweilen *Melandrium* in der horizontalen Zwangslage eine Steigerung des Turgors in den Parenchymzellen der konvex werdenden Flanke, die 0,5% bis 2%  $\text{KNO}_3$  entspricht. Er betrachtete dieses Verhalten aber als eine Ausnahme und maß ihm keine für die Bewegung ursächliche Bedeutung bei. URSPRUNG und BLUM (1924) wiesen an verschiedenen gekrümmten Objekten, so auch bei den Knoten von *Tradescantia*, überall gleichbleibende grenzplasmolytische Werte nach und machten eingehende Untersuchungen über Saugkraft und Turgorwerte beider Seiten. Sie fanden auf der Konvexseite keine Turgorerhöhung, vielmehr eine Turgorabnahme. Es sei somit nicht wahrscheinlich, „daß der Turgordruck die zum Längenwachstum nötige Energie liefert“. Das Wachstum schein durch Intussusception zu erfolgen.

SACHS (1874) hatte schon vor den DE VRIESSchen Versuchen die Bedeutung der Kohäsionsveränderung der Zellwände dargelegt. Diese hat DE VRIES bei seiner Theorie nicht beachtet, wohl aber WIESNER in seinen „heliotropischen Erscheinungen“ (1879 und 1882) mit zur Erklärung der Reizkrümmungen verwandt. SACHS faßte die Krümmung als ein eigenartig beeinflusstes Wachstum auf; dieses werde einseitig gefördert bzw. verlangsamt und so komme es zu Längendifferenzen, die zu einer Krümmung Anlaß geben. SACHS ging davon aus, daß auch einzellige Organe zu geotropischen Krümmungen befähigt sind und führte diese Erkenntnis gegen die DE VRIESSche Theorie der Abhängigkeit der Krümmung vom Turgor ins Feld. Da in einzelligen Organen Turgordifferenzen unmöglich seien, erklärte er, daß jede Theorie, die sich nur auf den Bau mehrzelliger Organe gründe, als nicht einwandfrei anzusehen sei. NOLL (1888) studierte die Krümmungs-

mechanik während der Bewegung selbst. Das wichtigste Ergebnis seiner Untersuchungen (Beugungsversuche) ist der Nachweis, daß bei Reizkrümmungen die Membranen der konvex werdenden Seite unter dem Einfluß des Protoplasmas dehnungsfähiger werden, während das Wachstum auf der konkav werdenden Seite herabgesetzt wird.

KOHL (1894) wendete sich gegen diese Anschauung und versuchte klarzulegen, daß die Krümmung eine Folge aktiver Verkürzung der Konkavseite und dadurch bedingter passiver Dehnung der Konvexseite sei. Durch den Turgordruck soll auf der Konkavseite eine vorwiegende Dehnung in der Querrichtung die Verkürzung der Zellen bewirken. NOLL (1895) wies aber durch weitere Versuche im Sinne seiner früheren Arbeiten die Unhaltbarkeit dieser Behauptungen nach.

Die Arbeit von BARTH (1894) bringt im wesentlichen Messungen der antagonistischen Seiten bei sich krümmenden Knoten. Er stellt den Einfluß der Blattscheiden bei den Krümmungen fest und legt die Beziehungen zwischen Alter und Krümmungsfähigkeit der Knoten klar. Wesentlich für die vorliegende Arbeit ist die Feststellung von BARTH, daß auch ein isolierter Zentralzylinder von *Tradescantia* zu geotroper Krümmung fähig ist; dies wurde auch von KOHL (1900) und HABERLANDT (1900) bestätigt.

Es stehen sich also zwei Ansichten gegenüber. Die eine nimmt an, daß eine einseitige Steigerung des osmotischen Wertes und die dadurch bedingte Turgorerhöhung Ursache der Krümmung ist, daß die Zellen erst durch steigenden Turgor gedehnt würden, und schließlich diese Dehnung durch Wachstum fixiert würde. Die andere Ansicht lehnt den osmotischen Druck als Krümmungsursache ab. Sie nimmt an, daß sich die Zellmembran aktiv verändert; dabei gibt es wieder zwei Möglichkeiten: entweder wird die Wand elastisch dehnsamer und daher auch bei gleichbleibendem Innendruck verlängert, oder sie wird durch Intussusception verlängert. Im letzten Falle wäre die Veränderung von vorneherein irreversibel, im ersten zunächst reversibel. Sie könnte durch später nachfolgende Intussusception auch hier schließlich fixiert werden.

Durch die Untersuchungen von URSPRUNG und BLUM hat die Auffassung, daß der Turgor nicht die Krümmungsursache sei, eine wichtige Stütze gefunden, besonders deshalb, weil sie als erste klar zwischen grenzplasmolytischem Wert und Turgordruck unterscheidet. Da aber bisher nur wenige Objekte, von Knoten nur die

von *Tradescantia*, studiert wurden, schienen weitere Untersuchungen erwünscht.

Ferner wurden in den anatomischen Untersuchungen, die über Wachstumsgelenke vorliegen, deren Anatomie nur ungenügend, nämlich ohne Rücksicht auf die Bewegungsgewebe studiert. Nur in vereinzeltten Fällen wurde auf die Entfaltungsmöglichkeit der Zellen aufmerksam gemacht.

DALITZSCH (1886) und MÖBIUS (1901) untersuchten die polsterartigen Wachstumsgelenke der Aroideenblätter, jedoch fehlen Angaben über die Anatomie des Bewegungsgewebes. v. GUTTENBERG (1926) erkennt dies in dem die Hauptmasse des Polsters bildenden, mit Entfaltungszellen ausgestatteten Parenchym.

Über die Menispermaceen liegen verschiedene Arbeiten vor. Diese wurden von RUDOLPH (1909), CZAPEK (1909) und SPERLICH (1910) untersucht. Im Polster finden sich z. B. bei *Anamirta Cocculus* Längsreihen aufeinandergeschichteter tafelförmiger Zellen, die parallel zur Längsachse des Organes verlaufen. Im Längsschnitt zeigen die Zellen dachartig zugeschärfte, verzahnte Tangentialwände, wie sie auch von SCHWENDENER in den *Oxalispolstern*, von HABERLANDT bei *Biophytum* und in den Gramineenknoten und von PANTANELLI in den Gelenken der Leguminosen vorgefunden wurden. Derartige Bewegungsgewebe, die durch die radiale Streckung und den Zickzackverlauf der Tangentialwände Entfaltungsmöglichkeiten besitzen, wurden auch von OVERBECK (1924) im Schleuderapparat der *Impatiens*früchte und im Schwellgewebe der Quetschschleuder von *Dorstenia Contrayerva* festgestellt. SPERLICH glaubt aber, da er gerade im Entfaltungsgewebe den geringsten  $\text{KNO}_3$ -Wert fand, das Mark nicht als Bewegungsgewebe ansehen zu dürfen. Da aber einerseits bei der Bewegung die Quertafelform der Zellen auf der Konvexflanke kubische Form annimmt, andererseits die Stärke in diesen Zellen verschwindet, vermutet v. GUTTENBERG (1926), daß nach der phototropen Reizung durch die Verzuckerung der Stärke ein einseitiger Überdruck geschaffen wird, der durch Dehnung und Wachstum der Zellen in der Organlängsrichtung die endgültige Krümmung veranlaßt.

In der umfassenden Zusammenstellung über „Die Bewegungsgewebe“ weist v. GUTTENBERG (1926) wiederholt in dem Abschnitt über Wachstumsmechanismen auf die Lücken hin, die die Literatur einerseits hinsichtlich der Anatomie, andererseits hinsichtlich der Kenntnis der Mechanik von Wachstumsgelenken aufweist. Die vor-

liegende Arbeit versucht Ansichten und Vermutungen, die in der erwähnten Arbeit ausgesprochen sind, auszuführen und weiter zu diskutieren.

Bevor ich zu dem speziellen Teil der Arbeit übergehe, möchte ich Herrn Prof. Dr. H. v. GUTTENBERG, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit angefertigt wurde, für seine vielfache Unterstützung und Anregung meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

### **Anatomie der Bewegungsgewebe in Knoten und Blattpolstern**

Bei den von mir untersuchten Pflanzen mit Gelenkpolstern oder -Knoten begegnete ich in diesen vielfach einem gleichartig gebauten Entfaltungsgewebe, dessen Typus aus lückenlos miteinander verbundenen radial verlängerten Zellen, deren Tangentialwände zickzackförmig ineinandergreifen, besteht. Räumlich stellen sie vierkantige Prismen dar, die langgestreckte Form haben und denen an beiden Enden vierseitige Pyramiden aufsitzen. Sie sind in Längsreihen aufeinandergeschichtet, und diese verlaufen im Längsschnitt parallel zur Organlängsachse. Derartig ausgebildete Zellen wurden, wie ich erwähnt habe, auch schon von SCHWENDENER, HABERLANDT, PANTANELLI und besonders von OVERBECK häufig bei Variationsgelenken, Explosionsmechanismen usw. vorgefunden. Ihre weitere Verbreitung geht aus der Zusammenstellung von GUTTENBERG (1927) hervor. Da mir auch für die Wachstumsgelenke die Möglichkeit einer Entfaltung im Falle der Krümmung sehr wichtig erschien, untersuchte ich eine Reihe von Pflanzen, teils mit Stengelknoten, teils mit Blattpolstern im Hinblick auf die Ausbildung dieses Entfaltungsgewebes. Ich vermutete in ihm ein Bewegungsgewebe, was meine später folgenden Versuche auch tatsächlich bestätigten.

Vermöge ihres „ziehharmonikaartigen“ Baues können diese Zellen durch einfache Vergrößerung der spitzen Winkel an ihren Schmalkanten ein Breiterwerden jeder einzelnen Zelle erreichen, das in einem Zellverband zu ganz bedeutender Verlängerung führen kann, da jeder Zelle die Möglichkeit gegeben ist, die spitzen Winkel beiderseits bis zu  $180^\circ$  zu entfalten, so daß am Querschnitt die ursprünglich sechseckige Zelle nach der Entfaltung Rechteck- bis Quadratform zeigt und räumlich ein Prisma oder einen Kubus darstellt. Wie häufig die Bewegungsgewebe von dieser gänzlichen Entfaltung Gebrauch machen müssen, zeigten die mikroskopischen Bilder oft genug. Selbstverständlich bedeutet diese Entfaltung allein

für die Zelle keinerlei Volumvergrößerung, sondern lediglich eine Ausdehnung in bestimmter Richtung. Da diese Zellen fast ausnahmslos horizontal im Bewegungsgewebe liegen, sind sie bei einer Krümmung des Knotens außerordentlich geeignet, zur Verlängerung der konvexwerdenden Flanke entsprechend beizutragen. In den meisten Fällen liegen die Verhältnisse so, daß an der Krümmung lange Zellreihen beteiligt sind, so daß bei mäßiger Krümmung von der einzelnen Zelle keine bedeutende Formveränderung verlangt werden muß. Je kleiner die Zellen in der Krümmungszone sind bzw. je größer die Zone ist, in der die Krümmung stattfindet, desto weniger braucht bei der Krümmung die einzelne Zelle in Mitleidenschaft gezogen zu werden. Häufig reicht aber die Entfaltung des Bewegungsgewebes zur Krümmung des Knotens nicht aus. Schon eine oberflächliche mikroskopische Untersuchung läßt erkennen, daß die Zellen, die auf der Konvexseite eines gekrümmten Knotens liegen, meist größere Dimensionen aufweisen als die der Konkavseite. Messungen ergeben, daß die Konvexzellen nicht nur durch die Entfaltung größer erscheinen, sondern daß ihr Umfang bzw. ihr Volumen wesentlich größer ist, als das der Zellen der Gegenseite.

Diesem sehr weit verbreiteten Typus, den ich der Einfachheit halber als Typus I bezeichnen will, steht ein Typus II gegenüber, den ich auch bei einer größeren Anzahl von Objekten feststellen konnte und der, soweit ich die Literatur übersehen kann, bisher noch nicht bekannt ist; auch sonst ist eine ähnliche Einrichtung bisher nur von GUTTENBERG beim Stipes von *Catasetum* und *Cynoches* sowie im Blatt von *Dionaea muscipula* gefunden und als Bewegungsgewebe gedeutet worden.

Prinzipiell beruht auch das hier gefundene System auf einer Zellanordnung, die eine Entfaltung ermöglicht. Die Zellen des Bewegungsgewebes sind hier nicht wie bei Typus I quer, sondern längs im Organ orientiert. Statt der im Typus I festgestellten spitzen Winkel der Kurzwände treten Wellungen der Längswände auf, die im Effekt ebenso wie jene arbeiten. Die Wellungen sind hier wesentlich größer dimensioniert als die spitzen Winkel der Sechseckzellen. Da bei den hier in Frage stehenden Objekten, die im wesentlichen den Labiaten und Caryophyllaceen angehören, meist das Mark das hauptsächlichste Bewegungsgewebe darstellt, finden wir diese wellenförmige Anordnung, die längs der Organachse verläuft auch nur im Mark. Die gewellten Zellen sind stets auf den antagonistischen Seiten gleichmäßig geschwungen. Erfährt nun

der Stengel im Knoten eine Krümmung, so werden die Ketten der Wellenzellen auf den gegenüberliegenden Seiten je nach Stärke des Krümmungswinkels zusammengeschoben bzw. auseinandergezogen. Die Zellen der Konkavseite werden zusammengedrückt, und weichen diesem Drucke dadurch aus, daß sie die Wellenamplitude vergrößern bzw. die Ketten zusammenziehen. Die Konvexeite, die eine dem Zusammenziehen der Gegenseite entsprechende Dehnung und Vergrößerung erfahren muß, ist durch Auseinanderziehen der Wellen in den Stand gesetzt, dieser Dehnung weitgehend nachzugeben, ohne daß eine Volumvergrößerung der Zellen nötig würde. Erst wenn die gewellten Zellketten zu einem einheitlich gebogenen Strang parallel zur Achse des gekrümmten Knotens ausgezogen sind, sind die einzelnen Zellen auf Volumvergrößerung angewiesen.

Stets wurde auf die Anordnung der Tüpfel geachtet, da aus deren Stellung der Verlauf der Micellarreihen erschlossen werden kann und damit die Hauptquellungs- und Dehnungsrichtung der Zellen bekannt wird. Sowohl bei Typus I als auch bei den Objekten des Typus II war, soweit Tüpfel zu sehen waren, Horizontalstellung dieser im Organ zu beobachten. Die Zellen besitzen also ihre größte Dehnbarkeit in der Bewegungsrichtung.

Häufig ist eine Kombination der beiden Typen im selben Knoten zu finden. Hier sind dann die horizontalliegenden Zickzackentfaltungszellen in mehr oder weniger stark wellenförmig angeordneten Reihen zu finden. Diejenigen Objekte, deren Wellenentfaltungsmöglichkeit gegenüber der Entfaltung der Zickzackzellen nur wenig in Frage kommt, reihte ich dem Typus I ein.

Ich lasse nun eine Aufzählung von Objekten folgen, die bei der anatomischen Untersuchung mehr oder weniger deutlich Entfaltungsgewebe zeigten, also von Knoten oder Polstern, die infolge ihrer ziehharmonikaartig ausgebildeten Zellreihen befähigt sind, ausgiebige Krümmungen durch Entfaltung bzw. Ausziehen der Zellwand auf der Konvexflanke zu bewerkstelligen.

Da nur die radialen Längsschnitte einen Einblick in die Ausbildung dieser Gewebe geben, beschränke ich mich im wesentlichen auf die Beschreibung des dann zu beobachtenden Bildes.

### ***I. Typus***

*Dioscorea macroura* (Abb. 1—2) besitzt ein sehr gut ausgebildetes Entfaltungsgewebe im Mark des basalen Blattgelenkes.

Die Zellen sind hier horizontal (radial) gestellt, nur in der Mitte des Markes werden sie etwa so hoch wie breit. Ihre seitliche Verteilung ist so stark, daß die Knickstellen Winkel bis zu  $90^\circ$  und darunter bilden. Die Rinde besteht aus zwei Schichten. Die äußere ist aus langgestreckten Zellen mit etwas verdickten Wänden aufgebaut, die innere aus isodiametrischen Zellen mit dünnen Wänden. In beiden Rindenschichten sind querspaltenförmige Tüpfel festzustellen. Die Gefäßbündel trennen Rinde und Mark. Gekrümmte

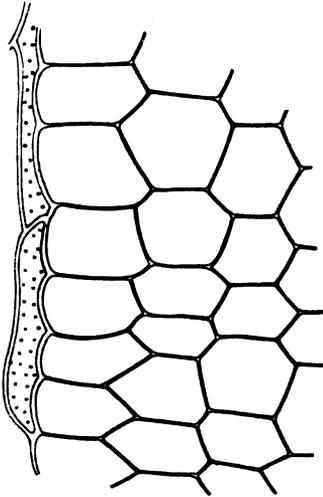


Fig. 1. *Dioscorea macroura*.  
Radialer Längsschnitt durch das  
gekrümmte basale Blattgelenk.  
Konkavseite des Markes.

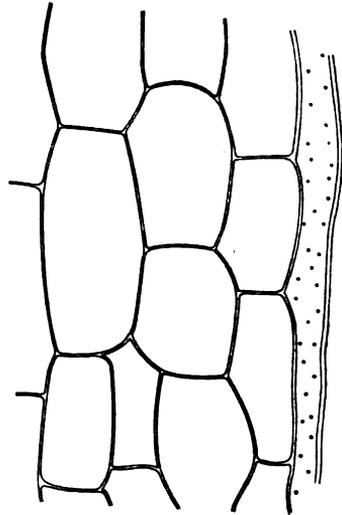


Fig. 2. *Dioscorea macroura*.  
Radialer Längsschnitt durch das  
gekrümmte basale Blattgelenk.  
Konvexseite des Markes.

Objekte zeigen Verlängerung der Rindenzellen und Entfaltung der Markzellen auf der konvexen Flanke. Bei alten Objekten ist das Markgewebe locker und blasig angeordnet, also ohne Entfaltungsmöglichkeit. Außer diesem basalen Blattgelenk besitzt *Dioscorea* noch ein apikales, das gleichen Bau zeigt, dessen Bewegungsgewebe jedoch schwächer entwickelt ist.

Die Gelenkanatomie anderer *Dioscorea*arten, wie *Dioscorea sinuata*, *D. sativa*, *D. globosa*, *D. alata*, *D. cayennensis* und *D. bonariensis*, stimmt mit der von *D. macroura* überein.

Die basalen Blattknoten von *Ampelopsis quinquefolia* besitzen ebenfalls ein Entfaltungsgewebe kleiner horizontal gestellter Zellen im Mark. Die äußere Schicht des Rindengewebes besteht aus verti-

kal gestellten prosenchymatischen Elementen, während die innere Schicht rechteckige bis quadratische Zellform aufweist. Mikrometrische Messungen an einem gekrümmten Exemplar ergaben, daß die Längen der Zellen auf der konvexen Rindenseite 21 Einheiten entsprachen, während die der Konkavseite durchschnittlich 16 Einheiten lang waren. Die Verlängerung betrug also ca. 30%. Die Zellbreiten zeigten nur einen geringeren Unterschied (konvex 8 und konkav 8.5 Einheiten).

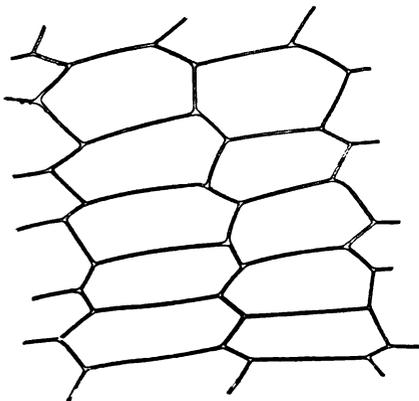


Fig. 3. *Cissus discolor*.

Radialer Längsschnitt durch das basale Blattgelenk. Markzellen der Konkavseite.

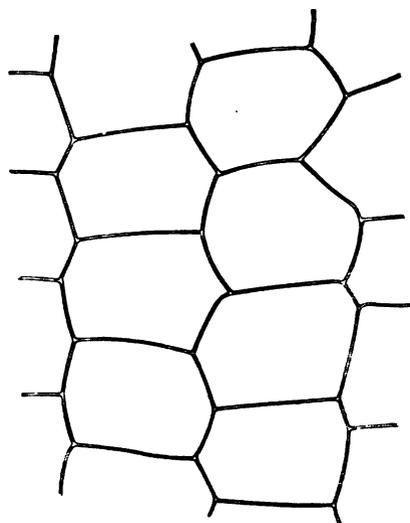


Fig. 4. *Cissus discolor*.

Radialer Längsschnitt durch das basale Blattgelenk. Markzellen der Konvexseite.

Beim basalen Blattgelenk von *Cissus discolor* (Abb. 3—4) weist die äußere Rinde langgestreckte, vertikal orientierte Zellen auf, die innere besitzt große, horizontale, für Entfaltung geeignete Zellen. Auch die horizontal liegenden Markzellen sind mit guter Entfaltungsmöglichkeit ausgestattet. Sobald eine Krümmung des Knotens stattfindet, werden diese gestaffelt übereinanderliegenden Zellen auf der Konvexseite so weit auseinandergezogen, daß ihre einfache Zickzackentfaltung nicht mehr ausreicht. Man findet dann auf der Konkavseite horizontal gestellte Zellen mit zickzackförmig ineinandergreifenden Tangentialwänden und auf der Konvexseite vertikal gestellte entfaltete Zellen, die gewöhnlich auch dem Volumen nach größer sind als die der gegenüberliegenden Seite.

Ähnliche Verhältnisse der Entfaltung wie bei *Cissus discolor* fand ich in der Rinde der Blattpolster von *Chloranthus inconspicuus*. Auf der Konkavseite liegen die Zellen auch hier horizontal, auf der Konvexseite werden sie vertikal gestreckt. Diese Art der Seitenverlängerung scheint hier, da die Krümmungen häufig überaus stark werden, nicht immer auszureichen. Die Pflanze hilft sich dadurch, daß sie an der Konvexseite ein neues Gewebe bildet, und zwar ein Periderm, das von der Epidermis geliefert wird. Außerdem besitzen die Blattknoten auf der Oberseite Falten, die freilich nicht sehr stark ausgebildet sind. Diese erleichtern die konkave Einkrümmung, können aber auch der Streckung dienen. Es kommt nämlich bei diesem Objekt häufig vor, daß die dem Stengel zugekehrte Seite des Blattstieles, die bei der Einstellung der Blätter gewöhnlich zur Konkavseite wird, deshalb auf die Konvexseite zu liegen kommt, weil der Blattstiel eine vollständige Rückwärtskrümmung ausführt, wobei er einen Kreis beschreibt. In diesem Falle ermöglichen diese „Fingerfalten“ die weitgehende Verlängerung dadurch, daß sie geradegestreckt werden. Eine Korkbildung tritt auf der Oberseite nicht ein.

Bei *Aralia quinquefolia* und *A. Sieboldii* besteht die Rinde der Blattpolster aus einem äußeren Festigungsgewebe, das aus vertikalen länglichen Zellen besteht, und einem inneren lockeren, im Alter oft blasig ausgebildeten Gewebe horizontal gestellter Zellen, die Entfaltungsmöglichkeit haben und durch die Stellung der Tüpfel typische Querstruktur erkennen lassen.

Der Stengelknoten von *Vitis inconstans* führt im allgemeinen nur geringe Krümmungen aus. Das Mark hat ein gut ausgebildetes Entfaltungsgewebe. Auch der Knoten von

*Scrophularia nodosa* wird nur zur Ausführung geringer Krümmungen beansprucht. Deshalb genügt ein verhältnismäßig schwach ausgebildetes Entfaltungsgewebe im Mark.

Die Stengel von *Ruellia striata* führen im basalen Knoten häufig sehr starke Krümmungen aus und zeigen entsprechend im Mark ein recht gut ausgebildetes Entfaltungsgewebe in Form von kleinen horizontal gestellten, zugespitzten Zellen. Auch die innere Schicht der Rinde zeigt diese Zellen in gleicher Lage mit etwas größeren Winkeln.

*Coleus hispidus*, bei dem am Stengel der Knoten nur wenig hervortritt, hat ein typisches Entfaltungsgewebe im Mark. Außerdem tritt hier im Knoten, obwohl die Markzellen horizontal gelagert

sind, eine ähnliche Wellenanordnung der Zellen auf, wie sie auch sonst bei Labiaten häufig ist. Die Wellung ist aber nur ganz schwach. Die Rinde ist schmal und besitzt längliche, vertikal orientierte Zellen.

Sehr gut ausgebildetes Entfaltungsgewebe im Mark zeigt auch der Stengelknoten von *Scutellaria splendens*. Die Markzellen sind horizontal gelagert. Außerdem besitzt der basale Knotenteil, in dem die Krümmung ausgeführt wird, auch noch typisch gewellte Zellenanordnung. Die Rinde ist ähnlich der von *Coleus*; ihre Zellen sind stark kollenchymatisch verdickt.

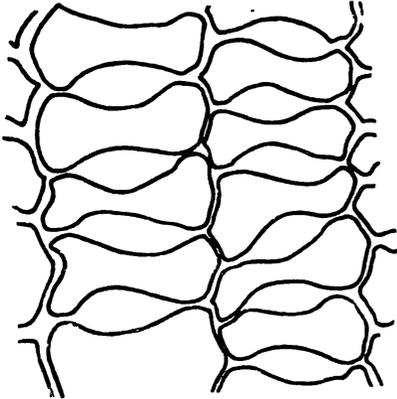


Fig. 5. *Polygonum persicaria*.  
Radialer Längsschnitt durch den Stengelknoten. Markzellen des ungekrümmten Knotens nach Gilsonfixierung.

Ähnliche Bewegungsgewebe wie das vorhergehende Objekt zeigt der Stengelknoten von *Pogostemon Patchouli*.

*Justicia magnifica* besitzt im Mark, das etwa dreiviertel des ganzen Querschnittes einnimmt, sehr schön ausgebildete tafelförmige Entfaltungszellen, die horizontal gestellt sind. Die Rinde besteht wieder aus zwei Schichten, wovon die innere Rinde quadratische Zellen aufweist, die äußere aus langgestreckten Zellen besteht.

Fast dasselbe anatomische Bild bietet der Längsschnitt von *Eranthemum nervosum*, das die Krümmung ebenfalls im basalen Internodienteil zeigt.

*Libonia floribunda* hat im basalen Internodienteil wiederum die gleiche Zellenanordnung und Ausbildung wie die oben beschriebenen. Als Bewegungsgewebe kommt also auch das Mark in Frage.

Eine eigenartige Membranbeschaffenheit des Bewegungsgewebes wurde an *Polygonum persicaria* (Fig. 5) festgestellt. Das mit Gilsonlösung fixierte Material ließ an den horizontal liegenden, seitlich verkeilten Zellen des Markes mächtige Zellwandverdickungen erkennen, die hin und wieder Einschnürungen zeigten. Bei erwachsenen Exemplaren waren die Anschwellungen auf allen Zellwänden des Markes im Knoten festzustellen, während sie bei den noch nicht vollkommen entwickelten nur auf den Längswänden zu sehen waren, also auf den radialen Wänden. Bei den gekrümm-

ten Knoten waren die Verdickungen auf der Konkavseite stark ausgebildet, während sie auf der Konvexseite eine wesentliche Verdünnung zeigten. Je stärker die Krümmung des Knotens war, desto weniger waren die Konvexzellen mit Verdickungen versehen. Wurden Schnitte des mit GILSONLÖSUNG fixierten Alkoholmaterials in Wasser gelegt, so erfuhren die Verdickungen eine wesentliche Vergrößerung, wurden sie in absoluten Alkohol gebracht, so schrumpften sie wieder fast auf die Hälfte zusammen. Mikrotomschnitte, in denen das Objekt fast gänzlich entwässert ist, ließen Verdickungen nur noch andeutungsweise erkennen. Wurden Mikrotomschnitte in verdünntem Glycerin untersucht, so kam die Anschwellung wieder deutlich zum Vorschein. Die eigentliche, beiderseits von abgrenzenden Lamellen umgebene Verdickungsschicht färbte sich mit Rutheniumrot (ammoniakalisch) intensiv rot, besteht also wohl aus Pektinstoffen.

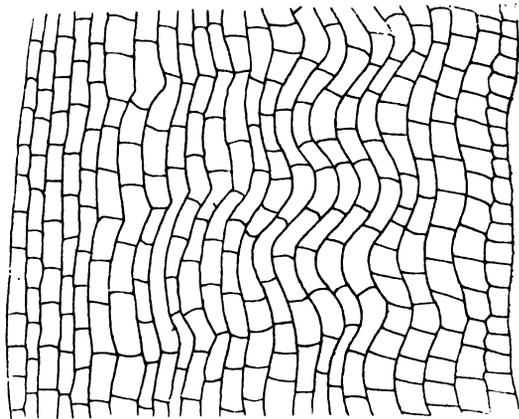


Fig. 6. *Physostegia virginiana*.

Mark eines gekrümmten Stengelknotens im radialen Längsschnitt. Links die Konvex-, rechts die Konkavseite.

Überraschenderweise waren an unfixierten Pflanzen die Anschwellungen nicht festzustellen. Auch bei Plasmolyse oder Abtöten der Zellen mit siedendem Wasser kamen sie nicht zum Vorschein. Die Verdickungen fehlen nicht nur im jugendlichen Zustand, sie verschwinden auch wieder im Herbst, wenn die Pflanze keine Krümmungen mehr ausführt. Ist also auch die Anschwellung der mittleren Membranlamelle ein durch die Fixierung in GILSONSCHE Lösung erhaltenes Kunstprodukt, so beweist sie doch, daß diese Lamelle zur Zeit der Krümmungsfähigkeit des Knotens ihre Kohäsion stark herabsetzt, was für die Bewegungsfunktion von großer Bedeutung ist.

## II. Typus

*Physostegia virginiana* (Fig. 6) führt die Krümmungen im apikalen Stengelknoten aus. Die jungen Objekte krümmen sich im allgemeinen im Internodium selbst. An den vertikal gestellten

Markzellen des Knotens ist die Querstruktur aus der Anordnung der Tüpfel sehr deutlich zu erkennen.

Sehr ausgeprägte Wellenanordnung der Zellen zeigt auch *Rosmarinus communis*. Sie ist hier nicht nur im basalen Teil des Knotens, sondern auch in dem darüber liegenden Markgewebe, allerdings mit weniger starker Wellung, feststellbar. Die Markzellen sind hier horizontal gelagert. Die Wellenreihen bestehen aus sechseckigen Zickzackentfaltungszellen mit geringer Entfaltungsmöglichkeit. Die Rinde ist schmal und setzt sich aus länglichen vertikalen Zellen zusammen.

Die Stengelknoten von *Rumex crispus* haben im Mark große längliche Zellen, die vertikal gestellt sind und selbst keinerlei Entfaltungsmöglichkeit besitzen. Die meist nur schwache Bewegung wird wohl durch die wellenförmige Zellanordnung, die im Knotengebiet besonders deutlich hervortritt, bewirkt.

Im Stengelknoten von *Clematis vitalba* ist das Mark mit leichten Wellungen versehen. Die Zellen sind länglich und vertikal verlaufend. Die Rinde besteht aus zwei Schichten. Die äußere Schicht zeigt lange Zellen mit verdickten Wänden und quergestellten Tüpfeln. Die innere Rindenschicht besteht aus parenchymatischen länglichen Zellen, die viel Stärke führen.

Auch *Asperula galioides* hat stark gewellt angeordnete Zellen im Mark, die vertikal verlaufen. Hier zeigen auch die Gefäßbündel leichte Wellenanordnung. Die Rinde besteht aus länglichen vertikalen Zellen, die quergetüpfelt sind und in gebogenen Objekten auf der konvexen Seite schief gestellte Querwände haben und stark auseinander gezogen sind. Die Ausbildung der Rinde erinnert an die der Caryophyllaceen.

*Dianthus banaticus* hat im Knotenmark kurze, ebenfalls vertikal angeordnete Zellen mit horizontalen Tüpfeln. Die Wellung der Markzellen ist hier nicht so ausgeprägt wie bei den vorhergehenden Objekten. Die Rinde besteht aus zwei Schichten verschieden langgestreckter Zellen.

*Dianthus monspessulanus* bietet anatomisch ein ganz ähnliches Bild. Das Mark stellt nach meinen Versuchen ein Bewegungsgewebe dar.

### III. Typus

Überraschenderweise fand ich in den Knoten von *Tradescantia*-arten, obwohl sie sehr gute Krümmungen ausführen, kein typisches Entfaltungsgewebe. Die Zellen des nicht gekrümmten *Tradescantia*-

knotens stellen am Längsschnitt horizontal übereinandergestaffelte Rechtecke dar, unter denen nur äußerst wenige Sechseckzellen mit großen spitzen Winkeln zu sehen sind. Hier ist also die Pflanze bei der Krümmung so gut wie ganz auf Vergrößerung der Zellen durch Wachstum bzw. durch Dehnung angewiesen. Eine ganze Reihe von Pflanzen, die ich untersucht habe, krümmen sich lediglich durch derartige Vergrößerung der Zellen.

Ich lasse eine Aufzählung der zu diesem Typus III gehörigen Objekte folgen, bei deren Beschreibung ich wiederum vor allem die Gewebe beachte, die hauptsächlich an der Krümmung beteiligt sind.

*Tradescantia viridis fol. var.* hat im Stengelknoten, der hier äußerlich kaum hervortritt, rechteckige, langgestreckte Rindenzellen. Sie verlaufen alle vertikal, während die Markzellen horizontale Lage einnehmen. Diese Zellen sind mit großen Stärkemengen gefüllt, besonders reichlich im basalen Internodiumteil. Ebenso verhalten sich *Tradescantia geniculata*, *T. virginica*, *T. excelsa*, *T. zebrina*. Genau denselben anatomischen Bau zeigen *Callisia repens* und *C. insignis*. Auch der Stengelknoten von *Cyanotis somaliensis* und *Commelina virginica* zeigt dieselben anatomischen Verhältnisse.

Die stärkereichen Markzellen des Stengelknotens von *Begonia semperflorens*, die als Bewegungsgewebe dienen, haben quadratische Form. Die schmale Rinde besteht aus vertikal gestellten länglichen Zellen.

Bei *Geranium sibiricum* sind die länglichen Markzellen vertikal gestellt. Die Rinde erfährt im Knotengebiet eine wesentliche Verbreiterung durch elliptisch geformte Zellen. Die anatomischen Verhältnisse von *Geranium subcaulescens* sind im wesentlichen die gleichen.

Die Stengelknoten von *Polygonum Posumbu*, deren schmale Rinde aus langen vertikalen Zellen besteht, haben im Mark quadratische Zellen.

Die Anatomie des Stengelknotens von *Polygonum minus* ist ähnlich der von *P. Posumbu* mit dem Unterschiede, daß hier die stärkereichen Markzellen an Entfaltungsgewebe erinnernde Form haben. Der Stengelknoten von *Polygonum Hydropiper* zeigt im Mark denselben Bau wie *Tradescantia*. Stärke tritt in ebenso großen Mengen wie dort auf.

Bei *Pilea nummularifolia* findet die Krümmung im apikalen und im basalen Internodiumende zugleich statt. Der Längsschnitt zeigt überall längliche, rechteckige, vertikal gelagerte Zellen.

Im Knoten von *Ficus draconis* stehen sämtliche Zellen vertikal. Das Mark nimmt den größten Teil des Gewebes ein und bedingt vermutlich die Krümmung.

Das Mark des Stengelknotens von *Viola bosniaca* ist schmal und besteht aus länglichen, vertikal angeordneten Zellen, die viel Stärke enthalten. Die Rinde ist breit und zeigt unter der äußeren Rindenschicht, die zur Festigung dient und aus sehr langen,

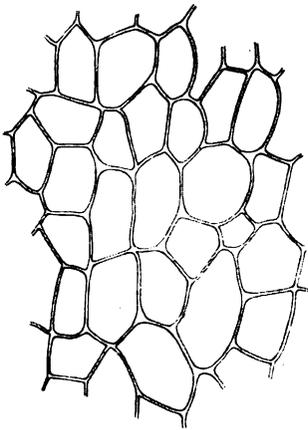


Fig. 7. *Lychnis flos Cucculi*. Radialer Längsschnitt durch den gekrümmt. Stengelknoten. Rindenzellen der Konkavseite.

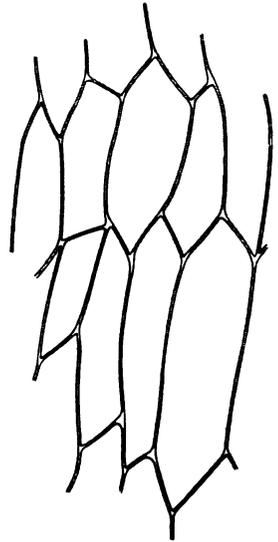


Fig. 8. *Lychnis flos Cucculi*. Radialer Längsschnitt durch den Stengelknoten. Rindenzellen der Konvexseite.

schmalen Zellen besteht, längliche Zellen von großer Ausdehnung, parallel zu den äußeren Rindenzellen laufend.

Ganz anders ist das anatomische Bild der Stengelknoten von *Viola tricolor*, da hier das Mark den größten Teil einnimmt. Die Markzellen sind länglich, dabei horizontal gelagert. Die großen, länglichen Rindenzellen besitzen horizontal gestellte Tüpfel.

Bei den Caryophyllaceen wird bei der Krümmungsbewegung auch das Rindengewebe stark in Mitleidenschaft gezogen. Seine Zellen besitzen am Längsschnitt oft rhombische Form, wobei die spitzen Winkel bzw. die Längsachsen parallel zur Organachse liegen. Durch Verkleinerung der spitzen Rhombuswinkel sind die Zellen zu einer Verlängerung befähigt. An den häufig weit in die Länge gezogenen Zellen der Konvexseite ist nach der Krümmung

deutlich ihre Dünnwandigkeit zu sehen, die im Vergleich zu den oft verdickten Zellwänden der Konkavseite sehr auffällt (Fig. 7, 8). Charakteristisch für sämtliche gekrümmten Caryophyllaceenknoten ist eine Versteifungseinrichtung, die die basalen Zellen der Konvexseite zu ihrer Unterstützung erfahren. Es lassen sich nämlich auf der Konvexseite zwei verschiedene Arten von Zellen unterscheiden: einerseits die durch die Krümmung auseinandergezogenen, dünnwandigen Zellen und andererseits ein Zellkomplex, der unterhalb dieser dünnwandigen Zellen liegt, und dessen Zellwände mit einer bedeutenden Wandverstärkung ausgestattet sind. Der Gesamtkomplex dieser versteiften Zellen ist etwa einer aufrecht gehaltenen, stützenden Hand vergleichbar, in deren Fläche, auf der Handwurzel ruhend, die dünnwandigen ausgestreckten Konvexzellen sich befinden (Figur 9). Je stärker die Krümmung des Knotens ist, desto besser wird er mit diesem Unterstützungsgewebe ausgerüstet, von dem am nicht gekrümmten Objekt nichts zu sehen ist. Die Konkavseite erfährt bei der Krümmung keine bemerkenswerte Veränderung. Das Mark besteht meist aus länglichen vertikal gestellten Zellen ohne besondere Entfaltungsmöglichkeit. Von Caryophyllaceen wurden untersucht: *Lychnis chalconica*, *L. flos cuculi*, *Dianthus petraeus*, *Saponaria ocymoides*, *Cuccubalus baccifer* und andere.

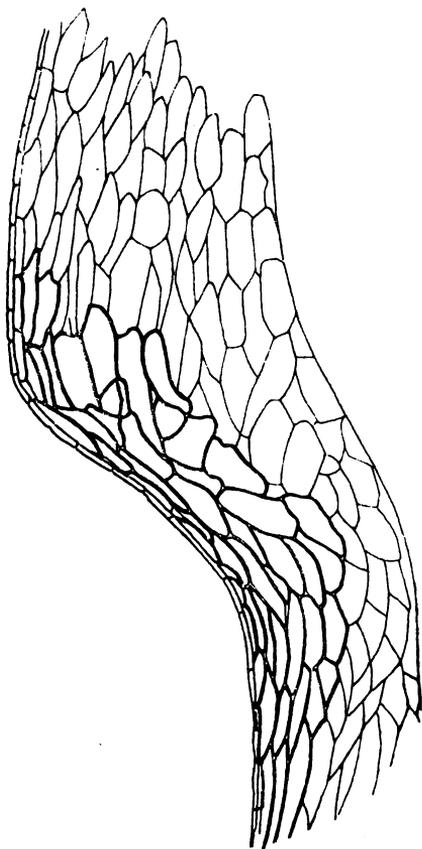


Fig. 9. *Dianthus monspessulanus*.  
Konvexseite eines radial durchschnittenen  
Stengelknotens.

Ganz ähnliche anatomische Verhältnisse wie bei den Caryophyllaceen findet man bei *Houtuynia cordata*. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber diesen besteht nur insofern, als hier das

für Caryophyllaceen charakteristische Unterstützungsgewebe fehlt, und die Markzellen, die rechteckig bis quadratisch sind, horizontal liegen.

### Versuche zur Feststellung des Bewegungsgewebes

Die anatomische Untersuchung ermöglicht es, zu erkennen, welche Zellen und Gewebe sich zur Ausführung des Bewegungsvorganges besonders eignen. Wir fanden, daß bei sehr vielen Gelenken Entfaltungsgewebe im Mark auftreten, die sicher irgendeine Bedeutung für die Krümmungsbewegung haben. Worin diese Bedeutung aber liegt, läßt sich nur experimentell entscheiden, insbesondere ob das Mark das aktive Bewegungsgewebe darstellt, d. h. durch Eigenvergrößerung die Bewegung herbeiführt und die Rinde dehnt, oder ob es eine mehr oder weniger passive Rolle spielt, nämlich sich lediglich bei aktiver Verlängerung der Rinde entfaltet.

An einer *Tradescantia* hatte BARTH (1894) festgestellt, daß diese, auch nachdem die Rinde entfernt war, geotropisch reagierte. Dagegen war die Rinde allein nicht fähig, eine geotrope Krümmung auszuführen. Somit war zu vermuten, daß der Zentralzylinder allein als Bewegungsgewebe in Betracht käme. Die Angaben BARTHS erfuhren durch Untersuchungen von KOHL und HABERLANDT (1900) eine Bestätigung. Ich machte entsprechende Versuche an verschiedenen Objekten, bei welchen sich automatisch das Mark als mächtiges und typisches Entfaltungsgewebe zu erkennen gibt. Es mußte an ihnen untersucht werden, ob das Mark auch allein befähigt sei, Krümmungen auszuführen. Für diese Untersuchung wurde die Rinde sorgfältig abgeschält. Andererseits wurde mit Hilfe von Kanülen das Mark ausgebohrt und die Rinde allein horizontal exponiert.

Versuch 1. Ein Blattpaar von *Dioscorea macroura* orientierte ich durch entsprechende Krümmung der Achse so, daß es mit den Spitzen senkrecht nach unten zeigte. An einem Blattstiele entfernte ich vom basalen Polster das Rindenparenchym, um festzustellen, ob das Blatt auch ohne dieses eine Bewegung zu machen imstande ist. Die mikroskopische Untersuchung hatte, wie früher ausgeführt wurde, ergeben, daß das Markgewebe ein typisches Entfaltungsgewebe darstelle. Um ein Austrocknen zu vermeiden, bestrich ich hier und später die verwundete Stelle mit flüssig gemachter Kakao-butter, ebenso das untere Gelenk des intakten Blattstieles, um die Bedingungen gleich zu gestalten. Nach zwei Tagen beobachtete ich

an dem intakten Blattstiel eine starke Krümmung nach oben, während der geschälte eine deutlich erkennbare, aber nur geringe Bewegung im basalen Gelenke gemacht hatte. Jedoch trat hier zum Ausgleich das apikale Gelenk sehr stark in Aktion. Meine Beobachtungen ergaben auch sonst, daß das apikale Gelenk, das äußerlich kaum in Erscheinung tritt, aber mikroskopisch ein gut ausgebildetes Bewegungsgewebe erkennen läßt, nur sehr selten, eigentlich nur in Notfällen, in Tätigkeit tritt. Weitere Versuche mußten demnach unter Ausschaltung des oberen Gelenkes vorgenommen werden.

Versuch 2. Ein Blatt von *Dioscorea macroura* schnitt ich etwas oberhalb des basalen Gelenkes ab und exponierte das restliche Polster an der Pflanze horizontal. Nach zwei Tagen war eine deutliche geotrope Bewegung an dem Blattstielstummel festzustellen.

Versuch 3. Ich stellte denselben Versuch wie Nr. 2 nochmals an, entfernte aber mittels einer Kanüle das Markgewebe aus dem Blattstielstummel. Nach 2, 3, 4 Tagen war keinerlei Bewegung zu sehen. Wird aber umgekehrt das Mark belassen und die Rinde abgeschält, so resultieren schwache, aber deutliche geotrope Krümmungen.

Versuch 4. In ein langes, schmales Tongefäß, das mit feuchter Erde gefüllt war, steckte ich Stengelstücke von einigen Knotenpflanzen, und zwar so, daß nur je ein Knoten des Stengels in Aktion treten konnte. Ich exponierte die Stengel horizontal, bedeckte das Ganze mit einem Glaskasten, der mit feuchtem Filtrierpapier ausgeschlagen und außen mit schwarzem Papier verklebt war. Außerdem stellte ich noch unter den Glaskasten mehrere mit Wasser gefüllte Petrischalen, in die ich Wattebäusche legte, um einen möglichst wassergesättigten Raum zu schaffen. Nach 24 Stunden zeigten sich folgende Krümmungen:

<i>Dianthus liburnicus</i>	=	8°	<i>Cuccubalus baccifer</i>	=	40°
<i>Dianthus pungens</i>	=	16°	<i>Lychnis chalcedonica</i>	=	71°

Versuch 5. Entrindete, ausgebohrte und intakte Stengel von *Dianthus pungens*, *Cuccubalus baccifer*, legte ich horizontal wie in Versuch 4. Nach 24 Stunden stellte ich folgende geotropische Krümmungen fest:

<i>Dianthus pungens</i>	entrindet	45°	47°	40°
	ausgebohrt	0°	0°	0°
	intakt	47°	52°	34°

Cuccubalus baccifer entrindet	65°	61°
ausgebohrt	0°	0°
intakt	68°	67°

Versuch 6. Von zwei an Dicke und Alter gleichen Stengeln von *Dianthus pungens* wurden einander entsprechende Stücke so herausgeschnitten, daß ein Knoten isoliert wurde, an dem sich ein kurzes basales und längeres apikales Internodialstück befand. Das letztere war frei, das erstere wurde horizontal fixiert. An einem Exemplar wurde der Knoten entrindet, der des anderen blieb intakt. Nach 24 Stunden horizontaler Exposition betrug der Krümmungswinkel des entrindeten Knotens 40°, der des intakten 47°. Infolge des Abschneidens hatten die Knoten keine nennenswerte Last zu heben. Nun legte ich in einem anderen Versuch ganze Stengel horizontal, wobei wieder an einem die Knoten entrindet wurden. Dieser krümmte sich nur um 2—3° auf und blieb auch nach drei Tagen unverändert. Der intakte Stengel erfuhr eine starke geotrope Krümmung. Wenn also auch das Mark sich allein bewegen kann, so bedarf es doch zur Hebung einer Last der Mitwirkung der Rinde. Daß bei den Caryophyllaceen dafür noch eine besondere Stützeinrichtung geschaffen wird, wurde im anatomischen Teil besprochen.

Aus den Versuchen dieses Abschnittes geht folgendes hervor: Bei einer Anzahl von Gelenken ist das isolierte Mark zu selbständiger geotroper Bewegung befähigt. Als Ursachen der Verlängerung der Konvexseite kommen wieder in Frage: Plastische Dehnung durch Steigerung des osmotischen Druckes (= Saugkraft des Zellinhaltes), Erhöhung der elastischen Dehnsamkeit und Intussusceptionswachstum. Aus diesen drei Möglichkeiten die zutreffende ausfindig zu machen, war der Zweck der nunmehr folgenden Versuche. Der negative Ausfall der Versuche mit vom Mark befreiten Rindenzylinder läßt sich nach zwei Richtungen deuten: entweder ist die Rinde allein nicht krümmungsfähig in dem Sinne, daß ihr alle drei oben genannten Möglichkeiten der Zellverlängerung fehlen. Dann müßte sie im Verband mit dem Mark durch dieses passiv gedehnt werden; oder die Rinde kann sich isoliert nur deshalb nicht krümmen, weil sie durch das Ausbohren des Markes geschädigt ist. Diese Schädigung könnte eine allgemeine sein. Viel mehr aber ist daran zu denken, daß bei der Ausbohrung die Stärkescheide zerstört wurde, also der Rinde das Perzeptionsorgan fehlt. Bei der Isolierung des Markes ist dies weniger zu befürchten.

Sie kann in einer viel schonenderen Form vorgenommen werden als die Ausbohrung, man kann sich bemühen, die Stärkescheide am Markzylinder zu belassen und überdies besitzt dieser, wie HABERLANDT (1900) wenigstens für *Tradescantia* nachgewiesen hat, noch einen besonderen Statolithenapparat.

## **Plasmolytische und Resektionsversuche an ganzen Gelenken zur Feststellung der Krümmungsmechanik**

### **a) Versuche an ungekrümmten Gelenken**

Versuch 7. Werden ungekrümmte Gelenke von *Tradescantia* oder *Dioscorea* längs gespalten, so krümmen sich die Hälften schwach auseinander; in Wasser gebracht, wird die Krümmung sehr stark. Das Mark befindet sich also in Druck-, die Rinde in Zugspannung. Daß bei der Aufhebung des Gewebeverbandes keine stärkere Krümmung eintritt, hat seine Ursache im Wassermangel des Markes. Wird dieser behoben, so dehnen sich die Markzellen außerordentlich aus. Sie haben also eine hohe Saugkraft, d. h. sie haben die Fähigkeit, unter Entfaltung und elastischer Dehnung ihrer Wände sehr viel mehr Wasser aufzunehmen, als sie in dem Zustande besitzen, in welchem sie sich im intakten Gelenk befinden. Hier steht ihnen zwar auch Wasser zur Verfügung, sie können sich aber nicht ausdehnen, weil die Rinde dies verhindert: sie haben in diesem Zustand auf Grund ihres osmotisch wirksamen Inhalts zwar die Tendenz, Wasser aufzunehmen, können dieser aber nicht folgen. Ihre eigenen Wände sind somit kaum gespannt, der Eigenturgor muß gering sein, die Verhältnisse liegen ähnlich wie bei Grenzplasmolyse, wo der Turgor gleich 0 wird und die Saugkraft der Zelle der vollen Saugkraft des Inhalts entspricht. Ihr osmotischer Druck lastet somit nicht auf den eigenen Wänden, sondern auf der Rinde, die gespannt wird.

Versuch 8. Dies wird auch durch folgenden Versuch bewiesen: Schneidet man aus Blattgelenken, die im Mark die Entfaltungsgewebe besitzen, Längsschnitte des Markes heraus, die weder Rinde noch Gefäßbündel besitzen, also ungehemmt sind, und legt man solche Schnitte in Paraffinöl, so entfalten sich die Markzellen *nicht*. Die von OVERBECK für seine Objekte (Explosionsmechanismen) beschriebene Abrundung der Zellen ohne Wasserzufuhr findet nicht statt, ein Beweis, daß diese Zellen nur schwach turgescens sind. Setzt man aber Wasser zu, so erfolgt sofort Entfaltung und elastische Dehnung der Zellen.

Versuch 9. Isoliert man das Mark eines geraden Gelenkes durch Entrinden, so vergrößert es sich kaum. Bringt man es aber in Wasser, so findet eine ausgiebige Streckung statt.

Versuch 10. Werden an ungekrümmten Gelenken von *Tradescantia virginica*, *Tr. viridis* oder *Dioscorea macroura* Rindenstreifen abgeschält und mit dem einen Ende am Stengel belassen, darauf das Mark längs in gleiche Hälften gespalten, so krümmen sich die Rindenstreifen im Wasser stark zurück, und das Mark krümmt sich leicht auseinander. Die im Wasser sich stark krümmenden Rindenstreifen erfahren bei der Plasmolyse keinen vollständigen Rückgang der Krümmung, sie sind also überdehnt worden. Die zentralen Markzellen sind stärker expansionsfähig als die peripheren.

Aus den Versuchen mit geraden Gelenken folgt also, daß die Entfaltung der Markzellen im Gewebeverband lediglich deshalb unterbleibt, weil eine Expansion durch den Widerstand der Rinde unmöglich gemacht wird. Wenn nun im Falle einer Krümmung die Konvexmarkzellen sich vergrößern, so wird man die einfachste Erklärung darin suchen, daß auf dieser Seite das Entfaltungshindernis wegfällt, daß die Rinde sich *aktiv* verlängert und jetzt für die Entfaltung der Innenzellen Raum schafft. Es wäre aber auch möglich, daß sich auf Grund der geo- oder phototropischen Reizung die Gewebespannung auf der Konvexseite erhöht, daß das Konvexmark durch Erhöhung der Saugkraft seines Zellinhaltes einen erhöhten Druck ausübt, den Rindenwiderstand überwindet und die Rinde *passiv* verlängert, also überdehnt wird. Die Erhöhung der Gewebespannung könnte noch eine andere Ursache haben. Auch bei gleichbleibender Saugkraft des Zellinhaltes im Konvexmark kann nämlich die Saugkraft der Zelle erhöht werden, wenn der Wanddruck abnimmt, d. h. wenn auf Grund der tropistischen Reizung die Zellwände des Konvexmarkes sich *aktiv* vergrößern, sei es dadurch, daß sie wachsen, oder dadurch, daß sie dehnsamer werden. Ursprung hat dies durch die Formel  $S_z = S_i - W$ , Saugkraft der Zelle gleich Saugkraft des Zellinhaltes weniger Wanddruck ausgedrückt. Der osmotische Druck des Inhaltes der Markzellen drückt zunächst auf ihre eigenen Wände, die freilich hier, wie wir oben hörten, nur schwach gespannt sind, weil der Druck hauptsächlich auf der Rinde lastet. Immerhin wird die Spannung der Rinde noch vergrößert werden müssen, wenn die Markzellwände selbst ganz entspannt werden, was durch Eigen-

wachstum gänzlich oder durch erhöhte Dehnbarkeit weitgehend erreichbar ist.

Diese Frage zu klären, war der Zweck weiterer Versuche, die nunmehr geschildert werden sollen. Voraus sei aber noch bemerkt, daß bereits die Versuche, in welchen isolierte Gelenkmarkzylinder sich geotropisch krümmten, einige Hinweise geben. Sie lehren, daß für die Verlängerung des Konvexmarkes die Rinde nicht notwendig ist, daß sich das Mark bei der Bewegung völlig passiv verhält, daß es nicht einfach deshalb vergrößert wird, weil durch aktive Verlängerung der Rinde mehr Platz für Expansion unter Wasseraufnahme geschaffen wird. Von den oben besprochenen Möglichkeiten kann also die erste, daß die Herabsetzung der Rindenzugspannung die *alleinige* Ursache der Krümmung ist, nicht zutreffen; es kann zwar darin eine wichtige, vielleicht die Hauptursache der Bewegung liegen, aber nicht die einzige. Für die Krümmung der isolierten Markzylinder haben wir früher drei mögliche Ursachen (Wachstum, Erhöhung der Dehnbarkeit, Erhöhung des osmotischen Druckes) angeführt. Wir wissen jetzt, daß es noch eine vierte Ursache gäbe. Es würde wegen der Entfaltungsmöglichkeit und Elastizität der Markzellwände genügen, wenn die eine (im geotropen Versuch untere) Längshälfte mehr Wasser bekäme. Daß dies richtig ist, beweisen Versuche. Werden Markzylinder von Gelenken der genannten Pflanzen in eine Glasschale gelegt, auf deren Boden sich so viel Wasser befindet, daß die unteren Längshälften der Markzylinder benetzt werden, so kommt es sehr rasch zu starken Krümmungen, die Geotropismus vortäuschen; sie beruhen lediglich darauf, daß die Zellen der Unterseite sich mit Wasser vollsaugen und sich dabei stark elastisch verlängern. Bei Plasmolyse gehen die Krümmungen sehr stark, aber nicht vollständig zurück. Die Zellen sind also etwas überdehnt worden. Wenn sich aber Markzylinder, die frei in den feuchten Raum ragen, krümmen, so muß das Geotropismus sein, und es wird wohl niemand annehmen wollen, daß dessen Effekt einfach in einer stärkeren Wasserzufuhr der Unterseite beruhe.

### **b) Versuche an gekrümmten Gelenken**

Um festzustellen, ob und wie stark bereits gekrümmte Gelenke bei völliger Entspannung ihren Biegungswinkel ändern, plasmolysierte ich verschiedene Gelenkpflanzen, die schon lange bestehende Gelenkskrümmungen zeigten. Zur Untersuchung gelangten *Dioscorea macroura*, *Cissus discolor*, *Tradescantia viridis* fol. var.

Versuch 11. Ich legte die abgeschnittenen Gelenke 24 Stunden lang in 2 Mol  $\text{KNO}_3$ -Lösung. An den Objekten, bei denen sich die Winkel schlecht ablesen ließen, brachte ich dünne Glaszeiger an, durch die ich auch bei kurzen Gelenken die geringste Änderung des Krümmungswinkels leicht feststellen konnte.

Es ergaben sich:

	vor	nach der Plasmolyse.
<i>Dioscorea macroura</i>	88°	88°
<i>Cissus discolor</i>	87°	87°
<i>Tradescantia viridis</i>	47°	47°

Versuch 12. Da sich am intakten Gelenk durch die Plasmolyse keinerlei Veränderung der Krümmungswinkel zeigte, machte ich den gleichen Versuch mit Objekten, die ich, bevor ich sie in die plasmolyisierende Lösung brachte, an den Gelenken entrindete. Dabei bekam ich folgende Resultate:

	Krümmungs- winkel	24 St. plasmolys.
<i>Dioscorea macroura</i>	80°	87°
<i>Dioscorea macroura</i>	107°	118°
<i>Tradescantia viridis</i>	107°	107°
<i>Cissus discolor</i>	110°	110°

Daß bei den beiden ersten Objekten durch die Plasmolyse eine weitere Krümmung eintrat, ist wohl so zu erklären, daß bei ihnen die Konkavseite durch ihren Turgor die völlige Krümmung der Gegenseite verhindert hatte. Bei Objekten, die schon seit längerer Zeit gekrümmt sind, ist also die Krümmung sowohl in der Rinde als auch im Mark durch Wachstum fixiert.

Versuch 13. Nun wurden Versuche mit Gelenken ausgeführt, die sich eben erst gekrümmt hatten.

Polster von *Dioscorea macroura* und Knoten von *Tradescantia viridis* fol. var. legte ich 24 Stunden horizontal. Darauf brachte ich sie in 2 Mol  $\text{KNO}_3$ -Lösung und plasmolysierte sie 24 Stunden lang. Die Krümmungen betragen für *Dioscorea* 33° und 35°, bei *Tradescantia* 42°. Der Rückgang der Krümmung betrug 0,5° bis 2,0°, war also sehr gering. Nach 48stündiger Exposition ging bei *Dioscorea macroura* die Krümmung um 0,5° zurück.

Versuch 14. Sieben Stunden horizontal exponierte *Tradescantia* knoten zeigten eine Krümmung von 5°. Nach der Plasmolyse betrug die Krümmung noch 2°. Somit war die Krümmung um 3°

zurückgegangen, d. i. um mehr als die Hälfte; die erste Krümmung ist also reversibler als die spätere.

Versuch 15. Gelenke von *Dioscorea macroura* und *Tradescantia vir. fol. var.* wurden *entrindet* und 24 Stunden horizontal exponiert, dann plasmolysiert. Es ergaben sich folgende Resultate:

	Krümmung plasmolysiert Rückgang nach 24 St.		
<i>Tradescantia vir. fol. var.</i>	67°	40°	27°
	70°	37°	33°
	56°	25°	31°
	45°	30°	15°
<i>Dioscorea macroura</i>	72°	25°	47°
	76°	22°	54°
	30°	15°	15°
<i>Cucubalus baccifer</i>	115°	64°	51°
	65°	37°	28°

Daraus ergibt sich, daß die Fixierung durch Wachstum im Mark langsamer vonstatten geht als in der Rinde.

Fassen wir zusammen, so läßt Versuch 11 und 12 erkennen, daß an ausgewachsenen alten Krümmungen weder Mark noch Rinde durch Plasmolyse einen Rückgang der Krümmung mehr erfahren. Versuch 13 zeigt, daß ganze Gelenke auch nach eben erfolgter Krümmung sich bei Plasmolyse kaum mehr strecken, Versuch 15 lehrt, daß Objekte, bei denen das befreite Mark allein eine geotropische Bewegung ausführte, noch zu einer weitgehenden Streckung befähigt sind. Die Tatsache, daß die Streckung keine vollkommene ist, beweist, daß die Konvexmarkzellen, sei es durch Wachstum, sei es durch Veränderung ihrer Elastizität, sich dauernd vergrößert haben. Überdies sind sie aber weitgehend elastisch gespannt; es handelt sich also wohl zunächst um elastische Verlängerung, die ganz allmählich durch Wachstum fixiert wird, wobei es zur Entspannung kommt. Die Rindenzellen sind entweder aktiv gewachsen oder durch das Konvexmark überdehnt worden, jedenfalls geht ihre Fixierung mit der Volumenvergrößerung Hand in Hand.

Versuch 16. An einem geraden *Dioscorea macroura* Gelenkpolster brachte ich auf der konkav und auf der konvex werdenden Seite Tuschemarken im Abstand von 5 mm an. Nach 48 Stunden horizontaler Exponierung stellte ich folgende Veränderungen fest: Die Konvexseite hatte durch die Krümmung eine Verlängerung von 6,5 mm erfahren. Auf der Konkavseite ist eine Verkürzung von 0,2 mm eingetreten. Nun machte ich Längsschnitte parallel zur

Krümmungsachse und teilte so das Gelenk in die vier Schichten: Konkav- und Konvexrinde, Konkav- und Konvexmark. Die Rinden ziehen sich nicht zusammen, auch das Mark erfährt keine nennenswerte Veränderung. Für die Rinde folgt daraus, daß ihre Zellen nicht bedeutend durch das Expansionsbestreben des Markes elastisch gedehnt sind; in diesem Falle müßte sich die Konvexrinde bei der Befreiung verkürzen. Das Mark kann sich nicht stärker vergrößern, weil dazu Wasser fehlt.

Versuch 17. Ein junges gekrümmtes *Dioscorea*-Gelenk wird in die oben erwähnten vier Schichten geteilt und in 2 Mol  $\text{KNO}_3$ -Lösung plasmolysiert. Nach der Plasmolyse hat sich das Mark auf der Konkavseite verlängert, auf der Konvexseite verkürzt, die Rinden haben sich kaum verändert. Es tritt bei allen Schichten eine zur Geradestreckung neigende Bewegung ein. Das Mark war also auf der Konvexseite elastisch gespannt, auf der Konkavseite komprimiert gewesen. Die Konkavrinde ist überhaupt kaum elastisch gespannt, ihre Zellwände müssen sich also im Verlauf der Krümmung irreversibel vergrößert haben.

Versuch 18. Ich machte denselben Versuch wie in Nr. 17, brachte aber das geviertelte Objekt (*Dioscorea*), anstatt es zu plasmolysieren, in Wasser. Der Erfolg war, daß sich Konvexrinde und Konvexmark geradestreckten, ohne sich zu verlängern, während das Konkavmark sich weiter krümmt und verlängert. Die Konkavrinde krümmt sich auch weiter, aber ohne Verlängerung. Das erklärt sich daraus, daß das Konkavmark noch stark entfaltungsfähig und dehnsam ist, das verlängerte Konvexmark aber nicht mehr. Die Rindenzellen können kein Wasser mehr einsaugen.

Versuch 19. Wenn ein eben gekrümmter Gelenkknoten von *Tradescantia viridis* fol. var. oder von *Tr. virginica* in die vier Schichten geteilt wird, so verhalten sich diese folgendermaßen:

	Längenveränderung	Krümmungsveränderung
Konvexrinde	unverändert	schwacher Krümmungsrückgang
Konvexmark	etwas verkleinert	schwacher Krümmungsrückgang
Konkavrinde	unverändert	unverändert
Konkavmark	unverändert	weitere Krümmung
<i>Das Objekt in Wasser gebracht:</i>		
Konvexrinde	unverändert	gerade oder überkrümmt
Konvexmark	vergrößert	gerade
Konkavrinde	vergrößert	stärker gekrümmt
Konkavmark	vergrößert	stärker gekrümmt

*Bei Plasmolyse:*

Konvexrinde	unverändert	schwacher Krümmungs- rückgang
Konvexmark	verkleinert	gerade
Konkavrinde	unverändert <sup>1)</sup>	schwacher Krümmungs- rückgang
Konkavmark	etwas vergrößert	gerade

<sup>1)</sup> Bei mikroskopischer Beobachtung: manchmal vergrößert.

Der Versuch beweist, daß auch bei *Tradescantia* die Konvexrinde in einen stationären Zustand übergegangen ist, die Konkavrinde sich nicht verändert hat. Das Konvexmark ist dadurch gekrümmt, daß seine peripheren Zellen stärker gedehnt sind als die zentralen, denn bei Plasmolyse erfolgt Geradestreckung. Auch in Wasser kommt es zu einer solchen, weil die zentralen Zellen entfaltungsfähiger sind als die peripheren. Deshalb krümmt sich auch das Konkavmark in Wasser stärker. Daß letzteres bei Plasmolyse sich verlängert, beweist, daß es vorher komprimiert war.

Versuch 20. Werden Knoten längs halbiert und die Hälften so horizontal exponiert, daß die obere die Schnittfläche nach unten, die untere ihre nach oben kehrt, dann finden an den beiden Hälften Aufwärtskrümmungen statt, jedoch ist die Krümmung der oberen Hälfte größer. Nach 48 Stunden zeigte die obere Hälfte eine Krümmung von 65°, während die untere nur eine Krümmung von 52° aufwies.

Die Krümmung der unteren Hälfte ist sicher eine geotrope, denn das Expansionsbestreben des Markes wirkt hier gegensinnig. Die Krümmung der oberen Hälfte ist kräftiger, da hier die Ausdehnung des Zentralmarkes mitarbeitet.

Versuch 21. Um festzustellen, ob auch *Tradescantiagelenk-*knoten zu Schnellkrümmungen befähigt sind, wenn sie bei horizontaler Expansion daran verhindert werden, eine geotrope Bewegung auszuführen, und wie sie sich dann bei Plasmolyse verhalten, brachte ich Stengel mit Knoten in möglichst enge Glasröhrchen und füllte die an den Wänden entstehenden Zwischenräume mit Filtrierpapier aus. Sodann legte ich diese Röhrchen horizontal und bedeckte die aus dem Glasröhrchen herausragenden Unterteile der Stengel mit feuchtem Sand. Zum Vergleich legte ich daneben unter denselben Bedingungen Stengelstücke, ohne sie an der Krümmung zu verhindern. Die nach 24 Stunden auftretenden

**Schnellkrümmungen der gehemmtten Exemplare plasmolysierte ich mit 2 Mol  $\text{KNO}_3$ -Lösung und kam zu folgenden Ergebnissen:**

Normale Krümmung von <i>Tradescantia virginica</i> nach 24 St.	= 12°
Krümmung eines 24 St. festgehaltenen Objektes nach 15 m	= 5°
diese plasmolysiert	2°
Rückgang durch Plasmolyse	= 3°
Normale Krümmung nach 48 St.	= 23°
48 St. festgehaltenes Objekt nach 15 m	= 11°
dieses plasmolysiert	= 7°
Rückgang durch Plasmolyse	= 4°
Normale Krümmung nach 72 St.	= 27°
72 St. festgehaltenes Objekt nach 15 m	= 47°
plasmolysiert	= 18°
Rückgang durch Plasmolyse	= 9°
Normale Krümmung nach 4 Tagen	= 65°
4 Tage festgehaltenes Objekt	= 29°
plasmolysiert	= 20°
Rückgang durch Plasmolyse	= 9°

Bei Objekten, die ich in Wasser legte, konnte ich eine weitere Krümmung von 2—3° feststellen.

Versuch 22. Ein Blatt von *Dioscorea macroura* wird an der Pflanze selbst horizontal exponiert und in dieser Lage festgebunden. Nach zwei Tagen entfernte ich die Festlage. Das Blatt bewegte sich schnellend in die Höhe, und zwar in der ersten Minute um 35°. In den nächsten 15 Minuten bewegte es sich um weitere 13°, so daß es eine Gesamtkrümmung von 48° aufwies. Bei der darauf folgenden Plasmolyse konstatierte ich einen Krümmungsrückgang von 5°. Ein normal sich krümmendes Blatt zeigte in derselben Zeit eine Krümmung von 82° und bei Plasmolyse keinen Rückgang.

Sowohl *Tradescantia*- als auch *Dioscorea*gelenke sind also zu Schnellkrümmungen befähigt. Die Krümmungswinkel sind dabei etwa halb so groß als bei normaler Aufkrümmung, während der gleichen Zeit. Wassermangel dürfte daran nicht schuld sein, da auch bei Übertragung in Wasser die Krümmung kaum stärker wird. Auffallend ist, daß die Schnellkrümmungen bei Plasmolyse ziemlich stark zurückgehen, was bei den freien Krümmungen nicht der Fall ist. Das erlaubt einen gewissen Einblick in die Krümmungsmechanik. Die Schnellkrümmung ist an sich nur daraus erklärlich, daß auch in der horizontalen Zwangslage die Veränderungen vor sich gehen, die sonst zur Krümmung führen, sei es Wachstum oder Elastizitätsveränderung mit oder ohne Erhöhung der Saugkraft des Inhaltes. Läge ausschließlich Intussusceptions-

wachstum vor, so dürfte die Krümmung bei Plasmolyse nicht oder nicht nennenswert zurückgehen. Da dies aber der Fall ist, muß die Verlängerung der Konvexseite noch andere Ursachen haben, es muß noch einer der beiden anderen oben genannten Faktoren mitwirken.

Aus allen bisher geschilderten Versuchen ergibt sich für die Krümmungsmechanik übereinstimmend folgendes: Die Konvexrinde verlängert sich bei der Bewegung in irreversibler Form. Ihre Zellen müssen durch Intussusception gewachsen oder überdehnt worden sein. Die Überdehnung könnte stattgefunden haben durch eine erhebliche Steigerung des eigenen Innendruckes (Saugkraft des Inhalts) oder durch die Expansion des Konvexmarkes. Auch das Wachstum könnte durch beides angeregt sein oder aber auf einem direkteren Weg durch den Reiz ausgelöst sein. Das muß demnach der Fall sein, wenn weder der eigene Innendruck steigt, noch der Druck des Konvexmarkes. Das Konvexmark erfährt eine elastische Verlängerung, die langsam fixiert wird. Die elastische Verlängerung kann zur Ursache haben: Erhöhung der Saugkraft des Inhaltes (des osmotischen Druckes) oder Erhöhung der Dehnbarkeit der Membranen (Herabsetzung der Membrankohäsion = des Wanddrucks). Die Fixierung erfolgt durch Intussusception oder Überdehnung. Konkavmark und Rinde verändern sich wenig, werden höchstens etwas komprimiert.

Um zu weiterer Klarheit zu kommen, war es also nötig, die Saugkraft des Inhaltes und den Turgordruck der Zellen in Rinde und Mark kennenzulernen und zu untersuchen, ob sich diese Faktoren vor oder während der geotropen Krümmung verändern. Dazu wurden folgende Versuche angestellt.

### **Bestimmung der osmotischen Verhältnisse in den Zellen gerader und gekrümmter Gelenke**

Zur Bestimmung des osmotischen Druckes in den von mir untersuchten Knoten- und Polsterpflanzen benutzte ich die plasmolytische Methode, wobei ich Kalisalpeter und Rohrzucker als Plasmolysator verwendete. Durch volumetrische Verdünnung einer Normalkalisalpeterlösung (10,1 g  $\text{KNO}_3$  in 1000,0 g  $\text{H}_2\text{O}$ ) bereitete ich mir Lösungen, die Unterschiede von 0,05 Mol  $\text{KNO}_3$  aufwiesen. Außerdem stellte ich mir noch einige Zwischenlösungen her, die Messungen bis zu Differenzen von 0,025 Mol  $\text{KNO}_3$  gestatteten. Zur Plasmolyse benutzte ich im allgemeinen horizontale Querschnitte

neben medianen Längsschnitten, die ich in der Richtung der Krümmungsebene ausführte. Die horizontalen Querschnitte führten meist schneller zum Ziel, da an ihnen die Abhebung der Plasmahaut deutlicher zu erkennen war. Um bei der mikroskopischen Untersuchung Irrtümer über die antagonistischen Flanken auszuschalten, bezeichnete ich die Konvexseiten mit Tuschemarken.

Versuch 23. Ich hatte mir die Aufgabe gestellt, zunächst die grenzplasmolytischen Werte von *Tradescantia virginica*, *Tr. viridis fol. var.*, *Dioscorea macroura* und *Polygonum persicaria* in jedem einzelnen Stadium der Bewegung zu bestimmen. Zu diesem Zweck bestimmte ich zunächst die Verhältnisse jedes Objektes an einem normalen, geraden Exemplar, das ich eben von der Pflanze abgeschnitten hatte. Ferner machte ich plasmolytische Bestimmungen an Objekten, die 1, 2, 3, 4, 5, 10, 15, 20, 25 Stunden horizontal gelegt waren, auch wenn an ihnen noch keine Krümmung konstatiert werden konnte. Die Objekte waren während der Exposition in feuchten Sand gesteckt und wiesen schließlich im allgemeinen deutliche Krümmungen auf. Zum Vergleich prüfte ich die grenzplasmolytischen Werte ebenso behandelter, aufrecht in den Sand gesteckter Exemplare. Meine Untersuchungen ergaben, daß der grenzplasmolytische Wert vor, während und nach vollendeter Krümmung der gleiche bleibt. Differenzen auf den antagonistischen Flanken waren nicht festzustellen. Rinde und Mark wiesen bei den untersuchten Objekten ganz geringe, unwesentliche grenzplasmolytische Unterschiede auf, die 0,025 Mol  $\text{KNO}_3$  nicht überschritten und die deshalb für die ganze Betrachtung unberücksichtigt bleiben können.

Die grenzplasmolytischen Werte entsprechen bei:

<i>Tradescantia virginica</i>	0,275 Mol $\text{KNO}_3$	= 9,53 Atm.
<i>Tradescantia viridis fol. var.</i>	0,20 „ „	= 7,0 „
<i>Dioscorea macroura</i>	0,25 „ „	= 8,75 „
<i>Polygonum persicaria</i>	0,35 „ „	= 12,25 „

Der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse ( $0_g$ ) bleibt also gleich, obwohl die Zellen auf der Konvexseite größer und auf der Konkavseite etwas komprimiert und damit kleiner werden.

Auch URSPRUNG und BLUM (1924) haben durch ausgedehnte Untersuchungen (auch an Gelenken von *Tradescantia fluminensis*) festgestellt, daß sich bei der geotropen Krümmung die grenzplasmolytischen Werte auf den antagonistischen Seiten nicht ändern bzw. nur ganz unbedeutende Unterschiede aufweisen. So konnten sie bei *Tradescantia* das eine Mal auf der Konvexseite ein geringes

Plus, ein anderes Mal ein solches auf der Konkavseite feststellen, so daß sie zu dem Schluß kamen, daß die Differenzen nur recht gering sind und schon deshalb, besonders aber, weil sie nicht immer im gleichen Sinne verlaufen, für die Bewegung kaum von Bedeutung sein können.

URSPRUNG und BLUM fanden aber, daß beim sich krümmenden Objekt die Saugkraftgrößen beider Seiten Unterschiede aufweisen. URSPRUNG hat die Saugkraft der Zelle folgendermaßen definiert: Saugkraft der Zelle ( $S_z$ ) = Saugkraft des Inhaltes ( $S_i$ ) — Wanddruck ( $W$ ). Wenn also in einem Gewebe die Saugkraft größer wird, so kann dies zwei Ursachen haben: Entweder wird die osmotische Substanz vermehrt oder die Wände vergrößern sich aktiv, indem sie wachsen oder (elastisch) dehnsamer werden. Nach URSPRUNG wird die Saugkraft der Markzellen auf der Konvexseite größer, die Saugkraft des Inhaltes nimmt dabei kaum zu, somit muß der Wanddruck sinken, die Wände müssen gewachsen oder dehnsamer geworden sein. Der Turgor der Zelle ist zahlenmäßig gleich dem Wanddruck, da sie Druck und Gegendruck darstellen. Somit ist nach URSPRUNG der Turgordruck auf der Konvexseite kleiner.

Versuch 24. Eigene Versuche ergaben zunächst für *Tradescantia viridis fol. var.*, daß während der Krümmung die normale Saugkraft ( $S_{zn}$ ) der Markzellen auf der Konvexseite etwas kleiner war als auf der Konkavseite. Es wurden Schnitte in Paraffinöl gelegt und dann jener Salpeterwert bestimmt, in dem die Zellen sich weder vergrößerten noch verkleinerten. Der Wert  $S_{zn}$  war für die Konvexseite  $0,125 \text{ Mol KNO}_3 = 4,375 \text{ Atm.}$ , für die Konkavseite  $0,15 \text{ Mol KNO}_3 = 5,25 \text{ Atm.}$  Knoten, die sich schon vor langer Zeit gekrümmt haben, zeigen auf beiden Seiten gleiche Zellsaugkraft. Um den Turgorwert (Wanddruck) der Zellen im Normalzustand, d. h. im Zellverband zu erfahren, muß noch die normale Saugkraft des Inhaltes der Zellen bestimmt werden; denn  $S_{zn} = S_{in} - W_n$ . Die Saugkraft des Inhaltes erfahren wir, wenn wir 1. den grenzplasmolytischen Wert feststellen und 2. das Volumen bei Grenzplasmolyse und das im Normalzustand bestimmen. Denn  $\frac{S_{in}}{S_{ig}} = \frac{V_g}{V_n}$

d. h. die Saugkräfte im normalen und grenzplasmolytischen Zustand sind umgekehrt proportional den dabei auftretenden Volumgrößen. Werden z. B. die Zellen der Konvexseite bei Plasmolyse gegenüber dem Normalzustand auf die Hälfte verkleinert, so ist die normale Saugkraft des Inhaltes halb so groß wie die bei Grenzplasmolyse.

Die Untersuchung ergab für die *Konvexseite*:  $S_{ig} = 0,2 \text{ Mol KNO}_3 = 7 \text{ Atm.}$  Normalfläche dreier Zellen in Paraffinöl betrachtet und mit dem Zeichenapparat gezeichnet  $= 18 \text{ cm}^2$ ; Fläche derselben Zellen nach Plasmolyse  $= 15 \text{ cm}^2$ . Die Fläche wurde am Längsschnitt gezeichnet und das Verhältnis der Flächen dem Verhältnis  $\frac{V_g}{V_n}$  gleichgesetzt, was tatsächlich annähernd stimmt. Dann berechnet sich

$$S_{in} = \frac{V_g \cdot S_{ig}}{V_n} = 15 \times 7 = 5,8 \text{ Atm.}$$

Setzen wir diesen Wert in die Formel  $W_n = S_{in} - S_{zn}$  ein, so erhalten wir  $W_n = 5,8 - 4,375 = 1,425 \text{ Atm.}$  Für die *Konkavseite* ergab sich  $S_{zn} = 0,15 \text{ Mol KNO}_3 = 5,25 \text{ Atm.}$  Das Flächenverhältnis und damit das Volumenverhältnis wurde nach obiger Methode mit  $\frac{V_g}{V_n} = \frac{11,9}{11}$  festgestellt. Daraus berechnet sich  $S_{in}$  als  $7,5 \text{ Atm.}$  und  $W_n$  mit  $2,25 \text{ Atm.}$  Wanddruck und Turgor waren also beiderseits gering, dabei aber auf der sich ausdehnenden Konvexseite *kleiner* als auf der Konkavseite. Daraus folgt mit Sicherheit, daß der Turgor nicht die Ursache der Krümmung ist. Wiederholungen des Versuches führten zu dem gleichen Ergebnis.

Am gekrümmten Gelenk werden also die Markzellen der Konvexseite bei Plasmolyse kleiner, die der Konkavseite größer; erstere waren gedehnt, letztere komprimiert. Wird ein medianer Längsschnitt aus einem ungekrümmten Gelenk plasmolysiert, so ändern sich die Dimensionen der Markzellen nicht, ebensowenig besteht ein Größenunterschied bei Betrachtung in Paraffinöl und bei Betrachtung in Wasser. Das Verhältnis  $\frac{V_g}{V_n}$  ist also stets  $= 1$ .

Dies erklärt sich daraus, daß, wie schon früher betont wurde, das Mark durch die Rinde an jeder Volumveränderung verhindert wird. Daraus folgt, daß hier  $S_{in} = S_{ig}$  ist, die Saugkraft des Inhaltes gleich dem grenzplasmolytischen Wert, aber auch  $S_{zn} = S_{in}$ , da die Zellen im Verband sich weder durch Wasseraufnahme vergrößern noch durch Wasserabgabe verkleinern können. Da nun  $W_n = S_{in} - S_{zn}$  ist, ist hier Wanddruck und Turgor gleich Null, der Druck lastet ja nicht auf den Markzellwänden, sondern auf der Rinde.

Dies ergibt sich auch aus folgenden Versuchen. Werden an einem medianen Längsschnitt die Markschichten von Rinde und Gefäßbündeln befreit, so verkleinern sich die Markzellen bei der Plasmolyse gegenüber ihrem Ausmaß in Paraffinöl, während sie sich in Wasser vergrößern. So betrug z. B. in einem Fall die abgezeichnete Fläche eines Zellkomplexes in Paraffinöl 27,1 cm<sup>2</sup>, dieselbe Zellgruppe muß nach Übertragung in Wasser 38,7 cm<sup>2</sup>. Ein anderer Zellkomplex hatte in Öl den Wert 23,3 cm<sup>2</sup> nach der Plasmolyse den Wert 16,2 cm<sup>2</sup>. Die freien Zellen sind also elastischer Dehnung und Kontraktion befähigt.

Entsprechende Versuche wurden auch an *Dioscorea macroura* angestellt. Durch Horizontallegen der Sprosse wurden die Blätter zu geotropen Bewegungen veranlaßt, die im Warmhaus rasch fortschritten. Nach 24 Stunden wurden die Krümmungswinkel bestimmt, darauf Längsschnitte durch die basalen Gelenke angefertigt. Je ein dickerer Längsschnitt wurde plasmolysiert und der Krümmungsrückgang beobachtet. Einstechen der Glasnadeln an den Schnittenden läßt eine ziemlich genaue Winkelmessung zu. Die Werte waren in einigen Versuchen:

Krümmungswinkel nach 24 St.	
a) vor der Plasmolyse	b) nach der Plasmolyse
40°	27°
28°	23°
68°	42°

Andere Längsschnitte wurden in Paraffinöl gebracht und hier auf jeder Seite der Wert  $V_n$  durch genaues Abzeichnen der Fläche eines Zellkomplexes annähernd bestimmt. Da die dritte Dimension (der Querdurchmesser) der Zellen nur wenig differiert, war es an-  
gänglich, für das Verhältnis  $\frac{V_g}{V_n}$  das Verhältnis der Flächen ein-  
zusetzen. Die Schnitte wurden dann plasmolysiert und die Zell-  
komplexe nochmals gezeichnet.

Es wurden folgende Werte ermittelt:

Fläche normal in cm <sup>2</sup> (in Paraffinöl)		Fläche bei Grenzplasmolyse in cm <sup>2</sup> (in KNO <sub>3</sub> )	
Konkavseite	Konvexeite	Konkavseite	Konvexeite
20.10	14.90	22.20	9.90
16.96	6.30	20.60	5.40
5.30	8.70	6.30	7.80
6.00		7.50	
48.36	29.90	56.60	23.10

Für die Konkavseite betrug also das Verhältnis

$$\frac{V_g}{V_n} = \frac{56,60}{48,36} = 1,17.$$

Die Zellen der Konkavseite wurden nach der Plasmolyse *größer*, weil sie vorher durch das Verlängerungsbestreben der Konvexseite komprimiert waren. Da wir den grenzplasmolytischen Wert kennen (er beträgt 0,25 Mol  $\text{KNO}_3 = 8,75$  Atm.), können wir die normale Saugkraft des Inhalts ( $S_{in}$ ) berechnen. Sie beträgt nach der Formel  $\frac{V_g}{V_n} = \frac{S_{in}}{S_{ig}}$  in unserem Fall  $1,17 \cdot 8,75$  Atm. = 10,43 Atm. Nun war noch der Wert  $S_{zn}$  zu bestimmen, der jenem Salpeterwert entspricht, in dem die Zellvolumina dasselbe Ausmaß haben wie in Paraffinöl. Der Wert war 0,2 Mol  $\text{KNO}_3 = 7$  Atm. Daraus läßt sich der Wanddruck berechnen ( $W_n = S_{in} - S_{zn}$ ). Man erhält  $W_n = 10,43 - 7 = 3,93$  Atm.

Für die Konvexseite ist das Verhältnis der Flächen bzw. Volumina  $\frac{V_g}{V_n} = \frac{23,1}{29,9} = 0,77$ , die Zellen werden bei der Plasmolyse erheblich kleiner. Daraus berechnet sich  $S_{in}$  mit 6,73 Atm. ( $0,77 \cdot 8,75$ ). Der Wert  $S_{zn}$  wurde mit 0,15 Mol  $\text{KNO}_3 = 5,25$  Atm. festgestellt, somit war der Wanddruck  $W_n = 6,73 - 5,25 = 1,48$  Atm. Der Wanddruck der Konvexseite ist also erheblich kleiner als der der Konkavseite.

Versuch 31. Es wurde auch versucht, die Verhältnisse in ungekrümmten Gelenken zu klären. Die Dinge liegen hier ähnlich wie bei *Tradescantia*, d. h. die Markzellen des ungekrümmten Gelenkes verkürzen sich bei Plasmolyse nicht nennenswert. Das Verhältnis  $\frac{V_g}{V_n}$  beträgt also etwa = 1, somit ist  $S_{in} = S_{ig} = 8,75$  Atm.  $S_{zn}$  wurde im Mark mit 0,2 Mol  $\text{KNO}_3 = 7,0$  Atm. bestimmt. Der Wanddruck  $W_n$  ist danach =  $8,75 - 7,0 = 1,75$  Atm., etwas größer also als auf der Konvexseite des gekrümmten Gelenks. Die Saugkraft der Zelle ist auf der Konkavseite der Zelle so groß wie im geraden Gelenk. Dasselbe fanden URSPRUNG und ich auch bei *Tradescantiagelenken*. Im Gegensatz zu URSPRUNG fanden wir aber auf der Konvexseite in beiden Fällen eine Verminderung des Wertes  $S_{zn}$ .

Versuch 32. Bevor wir weitere Schlüsse ziehen, sei noch das Ergebnis entsprechender Versuche an Rindenzellen beschrieben.

Der grenzplasmolytische Wert beträgt im gekrümmten Objekt beiderseits 0,25 Mol  $\text{KNO}_3$ . Dimensionsveränderung bei Plasmolyse ist kaum zu beobachten, doch kann die Konvexeite dabei etwas verkleinert, die Konkavseite etwas vergrößert werden. Auch zeigen die Zellen in Wasser gebracht keine stärkere Vergrößerung. Das Ver-

hältnis  $\frac{V}{V_n}$  beträgt somit etwa 1, infolgedessen ist  $S_{in} = S_{ig} = 0,25$

Mol  $\text{KNO}_3 = 8,75$  Atm.  $S_{zn}$  wurde im ungekrümmten Gelenk mit 0,2 Mol  $\text{KNO}_3$  in gekrümmtem auf der Konkavseite mit 0,15 Mol, auf der Konvexeite mit 0,2 Mol bestimmt. Daraus ergibt sich für das gerade Gelenk ein Wanddruck  $W_n = 8,75 - 7 = 1,75$  Atm., für das gekrümmte Gelenk auf der Konvexeite  $W_n = 8,75 - 6,66 = 2,09$  Atm. auf der Konkavseite  $W_n = 8,75 - 7 = 1,75$  Atm.

Wichtig für uns ist zunächst, daß die normale Saugkraft des Inhaltes in der Rinde immer gleichbleibt, obwohl sich die Zellen auf der Konvexeite erheblich vergrößert haben. Es wurde also um so viel mehr osmotische Substanz gebildet, als der Zellvergrößerung entspricht; eine Erhöhung der osmotischen Wirkung tritt also in den Zellen nicht ein, auch nicht während der Krümmung. Somit fällt diese mögliche Ursache einer Rindendehnung fort. Der Wanddruck wird trotzdem etwas größer, weil der Wert  $S_{zn}$  etwas sinkt; groß ist der Unterschied freilich nicht, man wird in ihm keinesfalls die Krümmungsursache suchen wollen. Dazu kommt, daß hier der Wert  $S_{zn}$  schwer genau zu bestimmen ist, da, wie erwähnt, die Rindenzellen keine nennenswerten Dimensionsveränderungen mehr zulassen. Konkavseite und gekrümmtes Gelenk verhalten sich gleich.

Da, wie wir im vorhergehenden sahen, Turgorveränderungen der Rindenzellen nicht die Krümmungsursache sein können, bleiben nur noch die Möglichkeiten des durch das Plasma eingeleiteten Intussusceptionswachstums und der plastischen Dehnung durch das Mark.

Um zu einer Entscheidung zu kommen, wollen wir nun nochmals die Markzellen betrachten. Wir sahen, daß auf der Konvexeite der Turgordruck nur 1,48 Atm. beträgt, etwas weniger also als im ungekrümmten Gelenk. Es ist somit ausgeschlossen, daß die Vergrößerung der Zellen des Konvexmarkes durch den Innendruck erfolgt; das geht auch daraus hervor, daß trotz der Vergrößerung der Zellen der grenzplasmolytische Wert unverändert bleibt. Die normale Saugkraft des Inhaltes nimmt im Gegensatz zur Rinde ab,

die Neubildung osmotisch wirksamer Substanz hält also mit der Zellvergrößerung nicht gleichen Schritt. Auf der Konkavseite werden die Zellen des Markes komprimiert, sie werden passiv verkleinert. Daraus muß die Saugkraft des Inhaltes steigen, ebenso der Wanddruck. Für die Rinde folgt aus obigem, daß sie keinesfalls durch ein Expansionsbestreben des Markes gedehnt wird, es bleibt als Ursache ihrer Verlängerung auf der Konvexseite also nur das Intussusceptionswachstum übrig, das vom tropistisch gereizten Plasma eingeleitet wird. Die Vergrößerung der Rindenzellen ist schon während der Krümmung eine so gut wie irreversible, sie kontrahierten sich isoliert weder bei Plasmolyse noch bei den Resektionsversuchen nennenswert. Im Verband mit dem Mark können sie bis zu einem gewissen Grad gedehnt und komprimiert werden. so bei den Schnellkrümmungen, bei gewissen Resektions- und plasmolytischen Versuchen.

Wenn bei der Krümmung die Rinde auf der Konvexseite wächst, so können die darunter liegenden Markzellen sich zunächst entfalten, sich also ohne Wachstum oder Dehnung in der Organlängsrichtung strecken. Darin liegt die Bedeutung der verschiedenen präformierten Entfaltungsmöglichkeiten des Markgewebes und der inneren Rinde. Für schwächere Krümmungen reicht die Entfaltung aus. Bei stärkeren Krümmungen können sich die Zellen des Konvexmarkes leicht noch weiter vergrößern. Ihre Wände sind ja elastisch dehnbar, sie nehmen daher, sobald es die Raumvergrößerung zuläßt, Wasser auf. Infolgedessen sinkt die Saugkraft des *Inhaltes*. Man könnte nun erwarten, daß der Wanddruck infolge der Expansion des Zellinhaltes größer wird. Das ist aber nicht der Fall, daher muß die Wand nicht nur elastisch, sondern auch plastisch gedehnt worden sein. Das würde an sich die Saugkraft der *Zelle* erhöhen, da aber gleichzeitig die Saugkraft des *Inhaltes* etwas abnimmt, wird der Wert  $S_{zn}$  etwas kleiner als im ungekrümmten Gelenk. Die plastische Dehnung der Zellen erkennen wir auch daraus, daß, wie verschiedene frühere Versuche zeigten, die Markzellen bei der Plasmolyse sich zwar verkürzen, aber nicht bis zu ihrem Ausmaß in dem ungekrümmten Gelenk. Wir wissen ferner, daß die Kontraktilität der Markzellen bald abnimmt und sie schließlich so weit sinkt, daß diese Zellen sich bei Plasmolyse nicht mehr verkürzen. Es findet also auch hier Intussusceptionswachstum statt, nur tritt dieses viel später auf als in den Rindenzellen.

Zusammenfassend läßt sich also sagen: Die Krümmung kommt dadurch zustande, daß die Rinde der Unterseite aktives, vom Plasma und nicht vom Innendruck eingeleitetes Intussusceptions-wachstum zeigt. Derselbe Vorgang spielt sich in dem Konvexmark ab. Wenn hier Entfaltungsgewebe vorliegen, wird allerdings zuerst einfach dadurch, daß die Rinde sich verlängert und so Platz geschaffen wird, die Entfaltung unter Wasseraufnahme vorgenommen. Wird die Krümmung aber sehr stark, so verlängern sich auch die Zellen des Konvexmarkes, zunächst zweifellos elastisch, da sie dehsam sind. Bleibt die Krümmung bestehen, so wird die elastische Verlängerung allmählich durch Intussusception in eine bleibende, irreversible, verwandelt.

### Zusammenfassung

Die zu geotroper Wachstumskrümmung befähigten Stengelknoten und Blattpolster besitzen teils in der Rinde, häufiger noch im Mark Entfaltungsgewebe.

Dieses zeigt drei Haupttypen:

Typus I. Bewegungsgewebe mit Entfaltungsmöglichkeit durch Zellen, die in langen Reihen übereinanderliegen und radial gestreckt sind. Ihre Tangentialwände sind dachartig zugespitzt und zickzackförmig mit daneben liegenden Zellen verkeilt. Räumlich stellen sie vierkantige Prismen mit an beiden Seiten aufgesetzten viereckigen Pyramiden dar. Ohne Volumenvergrößerung, lediglich durch Entfaltung bzw. durch Vergrößerung ihrer spitzen Winkel, sind sie in der Lage, sich in der Organlängsrichtung auszudehnen.

Typus II. Bewegungsgewebe mit Entfaltungsmöglichkeit durch wellenförmige Anordnung der vertikal im Organ verlaufenden Zellketten. Durch Vergrößerung oder Verkleinerung der Wellenamplitude ist eine Verlängerung oder Verkürzung ohne Volumenänderung der Wellreihen möglich.

Typus III. Bewegungsgewebe ohne Entfaltungsmöglichkeit, das sich von den anderen Gewebeschichten des betreffenden Organes durch höhere senkrechte Dehsamkeit der Zellwände unterscheidet.

Die Krümmung der untersuchten Knoten und Polster kommt durch einseitiges Wachstum der Rinde zustande, sowie durch Entfaltung, elastische Dehnung und nachfolgendes Wachstum des Konvexmarkes. Die Entfaltungsmöglichkeit des Markes ist für die Bewegung von größter Bedeutung. Sie ermöglicht eine rasche Streckung dieses meist mächtigen Gewebes ohne Wasserzufuhr und

ohne Substanzverbrauch. Erst wenn die Entfaltungsmöglichkeit erschöpft ist, wird zur nunmehr eintretenden elastischen Dehnung Wasser benötigt und zu dem schließlich eintretenden Intussusceptionswachstum Substanz zur Wandbildung.

Die Entfaltungsgewebe dienen also in äußerst ökonomischer Weise der Krümmungsfunktion.

Das einseitige Wachstum ist nicht durch Turgorerhöhung auf der Konvexseite bedingt.

### Abstract

The stem nodes and pulvini which are capable of geotrophous growth, possess expansion-tissues in the cortex and still more frequently in the pith. This show three principal types.

Type 1. — Motor system with a possibility of expansion by cells which are arranged one above the other in long rows and are stretched radially. Its tangential walls are pointed gable — like and zigzag — shaped, wedged with the adjacent cells. Relating to space they present four-edged prism with one quadrangular pyramid put on to both sides. Without an enlargement, simple by expansion or increase of their pointed angles they are able to expand in longitudinal direction.

Type 2. — A motor system with a possibility to expansion by an ondulatory arrangement of vertically extending chains of cells in the organ. By decrease or increase of the wave-amplitude a lengthening or shortening of the ondulatory rows is possible without change of the volume.

Type 3. — A motor system without possibility of expansion which differs from the other tissue-layers of the organ in question by a higher vertical elasticity of the cell walls.

The curvature of the investigated nodes and pulvini comes about through an one-sided growth of the cortex and through expansion, elastic extension, and following growth of the convex pith. The possibility of expansion of the pith is of the greatest importance to the movement. It makes possible a quick stretching of this mostly considerable tissue, without supply of water and without consumption of substance. Not before the possibility of expansion is exhausted, is water needed for the now beginning elastic extension, and for the finally happening intussusception-growth substance to the formation of the wall.

The expansion-tissues therefore in an exceedingly economical way serve to the function of curvature.

The one-sided growth is not dependent on turgor-increase on the convex side.

### Literatur

BARTH, A.: Die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten. Leipziger Diss. 1894. — CZAPEK, K.: Die Bewegungsmechanik der Blattgelenke der Menispermaceen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 37, 1909. — DALITZSCH: Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen. Bot. Zentralbl. Bd. 25, 1886. —

GUTTENBERG, H. v.: Die Bewegungsgewebe. Handbuch der Pflanzenanatomic, Bd. 5, Berlin 1926. — HABERLANDT, G.: Über die Perzeption des geotropischen Reizes. Ber. d. D. B. G. Bd. 18, 1900. — KERSTAN, K.: Über den Einfluß des geotropischen und heliotropischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben. — KOHL, F. G.: Die Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg 1894. — KOHL, F. G.: Die paratonischen Wachstumskrümmungen der Gelenkpflanzen. Bot. Zeitung, 58. 1900. — KRAUS, G.: Wasserverteilung in der Pflanze. I. Festschr. d. Naturf. Ges. Halle, 1879. — KRAUS, G.: Wasserverteilung in der Pflanze, II. Abhandl. d. Natur. Ges. Bd. 15. 1882. — MÖBIUS, M.: Über Bewegungsorgane der Blattstiele, Schwendener-Festschr., Berlin 1899. — NOLL, F.: Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg, Bd. 3, 1888. — NOLL, F.: Über die Mechanik der Krümmungsbewegungen der Gelenkpflanzen. Bot. Zeitung, 58. 1900. — OVERBECK, Fr.: Zur Kenntnis des Mechanismus der Samenschleuderung von Oxalis. Pringsh. Jahrb. Bd. 62, 1923. — OVERBECK, Fr.: Studien an den Turgescenzschleudermechanismen von *Dorstenia Contrayerra* L. und *Impatiens parviflora*, D. C. Pringsh. Jahrb. Bd. 63. 1924. — OVERBECK, Fr.: Mechanisch an der geotropischen Reaktion verhinderte Wurzeln und ihre Krümmung nach dem Befreien aus der Zwangslage. Ztschr. f. Bot. 18. 1925/26. — PFEFFER, W.: Physiologische Untersuchungen 1873. — PFEFFER, W.: Periodische Bewegungen der Blattorgane. 1875. — PFEFFER, W.: Studien zur Energetik der Pflanze. 1892. — PFEFFER, W.: Druck und Arbeitsleistung der wachsenden Pflanzen. 1893. — PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie. Bd. I. 1897. Bd. II. 1904. — PREUSS, P.: Die Beziehungen zwischen anatomischem Bau und physik. Funktion der Blattstiele und Gelenkpolster. Berliner Diss. 1885. — RUDOLPH, PH. K.: Zur Kenntnis des anatomischen Baues der Blattgelenke bei den Menispermaceen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 37. 1909. — SACHS, J.: Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg. Bd. I. 1874. — SACHS, J.: Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Lpzg. 1874. — SPERLICH, A.: Untersuchungen an Blattgelenken. Jena 1910. — URSPRUNG und BLUM: Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordrucks der Zelle nebst Anwendungen. Pringsh. Jahrb. H. 1. 1924. — URSPRUNG und BLUM: Bericht d. Bot. Ges. 1916. 1918. 1921. — URSPRUNG und BLUM: Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Wert usw. synonym gebrauchen? Biol. Zentralbl. 1924. — VRIES, H. DE: Über die inneren Vorgänge bei den Wachstumskrümmungen mehrzelliger Organe. Bot. Ztg. 1879. — VRIES, H. DE: Über die Aufrichtung des gelagerten Getreides. Landw. Jahrb. von Thiel, 1880. — VRIES, H. DE: Analyse der Turgorkraft. Pringsh. Jahrb. Bd. 14. 1884. — WENT, F. W.: Wuchsstoff und Wachstum. Amsterdam 1927. — WIESNER: Heliotropische Erscheinungen. II. Teil. 1880. — WORTMANN: Einige weitere Versuche über die Reizbewegungen vielzelliger Organe. Ber. d. Bot. Ges. 1887. — WORTMANN: Beiträge zur Physiologie des Wachstums. Bot. Ztg. 1889.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Rentschler Helmut

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Wachstumskrümmungen von Blattpolstern und Stengelknoten 472-509](#)