

## Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran.

Von

W. W. Lepeschkin,

Botanisches Laboratorium des Technologischen Instituts zu St. Petersburg.

Seit dem Erscheinen der Abhandlung Pfeffers<sup>1)</sup> unterliegt es keinem Zweifel mehr, daß die bekannten Schlafbewegungen der Blätter durch den täglichen Beleuchtungswechsel hervorgerufen werden und nicht etwa eine erbliche periodische und autonome Bewegungserscheinung darstellen. Es wurde auch von Pfeffer mit Sicherheit festgestellt, daß die täglichen Bewegungen der gelenktragenden Blätter von drei Bewegungsarten (1. den photonastischen, d. h. durch direkten Beleuchtungswechsel hervorgerufenen Bewegungen; 2. deren Nachwirkungen und 3. den autonomen Bewegungen) zusammengesetzt sind. Die photonastischen Variationsbewegungen spielen dabei, wie Pfeffer betont, bei den meisten Pflanzen die Hauptrolle und müssen daher bei der Erforschung des Mechanismus der täglichen Blattbewegungen in erster Linie untersucht werden. Die vorliegende Arbeit bietet nun einen Versuch dar, diese Bewegungen vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus zu betrachten und zu erklären.

Bei der Erforschung des Mechanismus der Schlafbewegungen beschränkte man sich bis jetzt auf die Beantwortung der Frage, ob der Beleuchtungswechsel eine Expansionskraftänderung der Gelenkgewebe herbeiführt, und ob diese Änderung in verschiedenen Gelenkteilen „gleichsinnig“ und mit gleicher Geschwindigkeit stattfindet. Obgleich diese Frage schon längst von Pfeffer beantwortet ist, wurde dieselbe jedoch in den letzten zehn Jahren von Seiten mancher Forscher, welche Bedenken über die Befunde Pfeffers trugen, von neuem aufgerollt. Diese Frage wollen auch wir in erster Linie betrachten und zu beantworten versuchen.

---

<sup>1)</sup> Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XXX 1907. No. III.

## I. Expansionsänderung des Blattgelenkgewebes beim Beleuchtungswechsel.

In Übereinstimmung mit den Angaben von Bert<sup>1)</sup> und Millardet<sup>2)</sup> zeigten bekanntlich die früheren Untersuchungen Pfeffers<sup>3)</sup>, daß Verdunklung eine Steigerung der Expansionskraft in den beiden Gelenkhälften der sich bewegenden Blätter hervorruft. Dieses Versuchsergebnis Pfeffers wurde aber von Schwendener<sup>4)</sup> und Jost<sup>5)</sup> bestritten, indem die letzteren eine verschiedenartige Reaktion der oberen und unteren Gelenkhälften beobachtet zu haben behaupteten.

Da, wie Pfeffer feststellte, die Nachwirkungen der täglichen Schlafbewegungen von einer verschiedenartigen Expansionsänderung in den Gelenkhälften begleitet werden, meinte Schwendener, daß auch die Schlafbewegungen selbst durch gleiche Expansionsänderungen zustande gebracht werden müßten. Doch widersprach diese Meinung der Tatsache, daß die Biegungsfestigkeit der Gelenke bei Nachwirkungen beständig bleibt, während sie sich beim Übergehen der Pflanze in die Schlafstellung infolge des Beleuchtungswechsels bedeutend vergrößert.<sup>6)</sup> Daher sah sich Schwendener veranlaßt, zu beweisen, daß die Biegungsfestigkeit auch bei den eigentlichen Schlafbewegungen unverändert bleibt, und stellte Versuche mit *Mimosa pudica* an, um die Beobachtungen von Brücke und Pfeffer hinfällig zu machen. Doch wurden in den Versuchen Schwendeners die Pflanzen vor der Bestimmung der Biegungsfestigkeit chloroformiert (p. 250), und dürften sich daher die Schlüsse des Verfassers nicht auf die normale Pflanze beziehen. Was nun seine Versuche mit den operierten Gelenken von *Mimosa* anbelangt, so könnten sich abends die Blätter auch deshalb senken, weil die sekundären Blattstiele in den Versuchen Schwendeners frei waren, und, indem sie sich abends einander näherten, das statische Moment der Blätter vergrößerten.<sup>7)</sup> Die Expansionserhöhung in der unteren Gelenkhälfte ist am Abend zu gering, um der entstandenen Kraftvergrößerung zu widerstehen.

Die Versuche Josts wurden ausschließlich an den Pflanzen mit operierten Gelenken angestellt. Der Verfasser empfiehlt *Desmodium gyrans* als eine Pflanze, welche sich zum Beweise der Hinfälligkeit der Pfefferschen Ansicht am besten eignet. Zum Schlusse gibt jedoch Jost zu, daß weder seine Versuche noch die Versuche Schwendeners die Beobachtungen Pfeffers hinfällig machen konnten.<sup>8)</sup> An anderer Stelle, nachdem Jost die die Er-

<sup>1)</sup> Recherches s. l. mouvem. d. l. sensitive. 2. mém. d. l. soc. d. sc. Bordeaux. 1870.

<sup>2)</sup> Nouv. rech. s. l. périodicité de la tension. 1869.

<sup>3)</sup> Periodische Bewegungen der Blattorgane. 1875.

<sup>4)</sup> Die Gelenkpolster v. *Mimosa pudica*. (Sitzb. d. Berl. Akad. 1897. p. 228.) Die Gelenkpolster v. *Phaseolus* u. *Oxalis*. (Ibid. 1898. p. 176.)

<sup>5)</sup> Jahrbücher f. wiss. Botan. Bd. 31, S. 369 u. Botan. Ztg. 1897. S. 17.

<sup>6)</sup> Brücke, Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. 1848. p. 434.

<sup>7)</sup> Pfeffer, l. c. p. 73 u. ff.

<sup>8)</sup> Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31. S. 376.

gebnisse Pfeffers bestätigende Arbeit von Pantanelli referierte, äußerte er sich sogar in dem Sinne, daß sich die Operationsversuche überhaupt zur Entscheidung der Frage nicht eignen, weil bei der Operation die spezifische Reizbarkeit der Gelenkhälften aufhören soll und dieselben wie gewöhnliche Gewebe zu reagieren anfangen (?).<sup>1)</sup>

Einige Jahre später erschien die Arbeit von Wiedersheim<sup>2)</sup>, in welcher der Verfasser durch Versuche, die nach der Methode Pfeffers und unter seiner Leitung an *Phaseolus* und *Mimosa* ausgeführt waren, die Angaben von Pfeffer bestätigt und außerdem darauf hinweist, daß die entgegengesetzten Ergebnisse von Schwendener und Jost auf eine nicht genügend vollständige Entfernung der oberen (resp. unteren) Gelenkhälften zurückzuführen sind. In der Tat führten die Versuche Wiedersheims, in denen ein solches Abschneiden der Gelenkhälften vorgenommen wurde, zu den gleichen Ergebnissen, wie sie Schwendener und Jost erhalten hatten. Doch sanken die Blätter von *Phaseolus*, an denen die obere Gelenkhälfte entfernt worden war, auch in den Versuchen Wiedersheims bei einem Drittel der Pflanzenzahl am Abend (l. c. p. 273); mir scheint die vom Verfasser angeführte Erklärung dieser Tatsache (l. c. p. 264) nicht genügend zu sein. Um den Mechanismus der photonastischen Blattbewegungen aufzudecken, würde man also vor allem zu prüfen haben, ob die beiden Gelenkhälften gleichartig auf Verdunkelung reagieren. Leider ist man bei dieser Prüfung fast ausschließlich auf Operationsversuche angewiesen; nur in einem Falle, an *Mimosa*, kann man eine andere Methode verwenden.

Nach Verdunkelung erheben sich bekanntlich die Hauptblattstiele von *Mimosa pudica*, um, wie wir später sehen werden, nach Erreichung der höchsten Lage allmählich auf die Ausgangslage zurückzusinken. Wenn nun die Blattstiele zunächst im Hellen und dann im Dunkeln, nachdem sie in ihre Ausgangslage zurückgekommen sind, gereizt werden, sind die Senkungswinkel im Dunkeln stets größer als im Hellen. Da die untere Gelenkhälfte nach der Reizung ihre Turgeszenz einbüßt, so zeigt der Versuch, daß die obere Gelenkhälfte im Dunkeln an Expansionskraft zunimmt, und, da trotz dieser Expansionszunahme sich die Blattstiele nach Verdunkelung während der ersten 1—2 Stunden erheben, so wird aus demselben Versuch klar, daß sich auch die Expansionskraft der unteren Gelenkhälfte nach Verdunkelung vergrößert. Zur Demonstration des Gesagten mag hier ein Beispiel eines der ausgeführten Versuche, welche gleiche Resultate gaben, angeführt werden.

Die Senkungswinkel wurden in diesem, so wie auch in allen übrigen Versuchen, welche in dieser Arbeit beschrieben werden, an einem Gradbogen, der am Stengel befestigt wurde und dessen Oberfläche mit der Bewegungsebene des Blattstiels zusammenfiel, abgelesen.

<sup>1)</sup> Bot. Ztg. 1901. Abt. II. S. 123.

<sup>2)</sup> Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40. S. 230.

Um 8 Uhr vormittags war der Winkel zwischen dem Stengel und dem Blattstiele  $\alpha = 122^\circ$ . Nach der Reizung  $\alpha = 62^\circ$ . Der Senkungswinkel war also  $60^\circ$ . Die Pflanze wurde alsdann verdunkelt. Um 10 Uhr vormittags  $\alpha = 145^\circ$ . Um 11 Uhr vormittags  $\alpha = 122^\circ$ . Nach der Reizung  $\alpha = 52^\circ$ . Der Senkungswinkel ist jetzt also gleich  $70^\circ$ . Danach wurde die Pflanze ins Helle gebracht. Um 12 Uhr  $\alpha = 120^\circ$ . Nach der Reizung ist wieder  $\alpha = 62^\circ$ . Der Senkungswinkel ist also  $58^\circ$  gleich.

Wenden wir uns jetzt den Operationsversuchen zu. Mit Jost könnte man in Bezug auf die Unbrauchbarkeit derselben kaum einverstanden sein: wenn das Abschneiden einer der Gelenkhälften das Verschwinden der spezifischen Gelenkreizbarkeit verursachen würde, so wäre es ganz unbegreiflich, weshalb nur ein vollständigeres Abschneiden, wie es in den Versuchen Wiedersheims geschah, dieses Verschwinden zur Folge hatte. Die richtig angestellten Operationsversuche haben also, meiner Meinung nach, eine große Bedeutung für die Entscheidung der oben aufgestellten Frage. Daher fand ich mich veranlaßt, eine Reihe von Versuchen, in welchen von den nach der Operation stattfindenden Blattbewegungen auf die Expansionsänderung der operierten Gelenke geschlossen wurde, anzustellen.

Zunächst sei darauf aufmerksam gemacht, daß die Operationsversuche bei *Phaseolus* nur an intakten Pflanzen ausgeführt werden dürfen, weil die abgeschnittenen Blätter zu stark Wasser einsaugen und die Gelenkhälften ihre größte Krümmung schon im Hellen erfahren. In den unteren Hälften kann dabei sogar die Elastizitätsgrenze der Zellwände überschritten werden<sup>1)</sup>. Aus demselben Grunde ist es auch nicht zu empfehlen, die operierten Blätter von *Phaseolus* in einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre zu beobachten. Das Gesagte bezieht sich übrigens nicht auf die anderen von mir untersuchten Pflanzen (*Desmodium gyrans* und *Mimosa pudica*).

Andererseits passen für die Operationsversuche nur die Blätter, deren Wachstum schon aufgehört hat, weil die Gefäßbündelstränge sonst zu elastisch sind. Bei *Phaseolus* sollen außerdem die seitlichen Teile der Blattlamina vorher abgeschnitten werden, weil unter der Last des ganzen Blatts die obere Gelenkhälfte öfters zu weit ausgedehnt wird und man nach Verdunklung, infolge der erhöhten Biegefestigkeit, eine Blatthebung beobachtet.

Weiter ist bei der Ausführung der Operationsversuche daran zu denken, daß die Blattbewegungen durch Accumulation der Nachwirkungsbewegungen und der infolge der paratomischen Wirkung des Beleuchtungswechsels entstehenden Bewegungen zustande kommen. Die ersteren werden aber von einer verschiedenartigen Expansionsänderung in den verschiedenen Gelenkhälften begleitet.

<sup>1)</sup> Man sehe auch meinen Aufsatz in Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXVI a. 1908. H. 3. p. 235. Es handelt sich gewiß nur um die von mir gemachten Versuche, wo die Dimensionsänderung der Gelenkhälften nach dem Bewegungswinkel des Blattes bemessen wurde. Die Dynamometermethode, welche Pfeffer gebrauchte, ist in dieser Beziehung besser.

Diejenigen Versuche also, welche zur Prüfung der Angaben Pfeffers bestimmt sind, müssen daher nur zu einer Zeit vorgenommen werden, in welcher die Nachwirkungsbewegung noch nicht imstande ist, die Expansionszunahme der betreffenden Gelenkhälften zu bewältigen und in Expansionsabnahme zu verwandeln.<sup>1)</sup>

Die beste Zeit zur Ausführung der Versuche sind Vormittagsstunden im Sommer. Meine zu dieser Zeit angestellten Versuche an *Phaseolus*, *Desmodium gyrans* und dem Hauptblattstiele von *Mimosa pudica*, bei welchen die oben erwähnten Maßregeln getroffen waren, zeigten, daß nach einer vollständigen Entfernung der oberen Gelenkhälften bei den zwei ersteren Pflanzen und der unteren Hälfte bei *Mimosa* Verdunkelung eine Blattbewegung, welche stets der normalen Bewegung oder dieser der Blätter, an welchen untere und bei *Mimosa* obere Gelenkhälften entfernt waren, entgegengesetzt ist (d. h. eine Hebung bei den zwei ersteren und Senkung bei der letzteren Pflanze), hervorruft. Die Versuche, welche am Abend ausgeführt wurden, gaben dagegen infolge der oben erwähnten Umstände manchmal unklare Resultate (*Desmodium gyrans*). Doch hoben sich die Blattstiele von *Mimosa pudica* (die sekundären Blattstiele waren bandagiert) und die Blättchen der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus*, an welchen die obere Gelenkhälfte vollständig entfernt war, stets am Abend.<sup>2)</sup> Daher nimmt die Expansionskraft der unteren Gelenkhälfte bei *Mimosa* und *Phaseolus* auch in der Dämmerung zu, wenn auch bei *Mimosa* nicht so stark wie nach Verdunklung am Tage.

Zur Demonstration des Gesagten führe ich meine Versuche mit *Desmodium gyrans* an.

Die Blattgelenke von *Desmodium gyrans* sind bekanntlich stark gebogen, da ihre unteren Hälften in der Richtung zum Erdboden stark konvex und ihre oberen Hälften konkav sind. Es ist daher ziemlich schwierig, die obere Gelenkhälfte vollständig (also auch die seitlichen Teile derselben) zu entfernen, ohne das Gelenk zu durchschneiden.<sup>3)</sup> Wenn aber die Operation gut gelungen ist, bestätigt der Versuch stets die Ergebnisse Pfeffers.

In meinen Versuchen, deren Resultate in der folgenden Tabelle zusammengestellt sind, wurde die Schnittoberfläche mit Vaseline gestrichen (Jost bediente sich des Guttapertschelacks, der möglicherweise giftig ist) und die Pflanze unter eine Glasglocke, die von Innen mit nassem Fließpapier belegt war, gestellt. In der Tabelle sind die Winkel zwischen Blattspreiten und Hauptblatt-

<sup>1)</sup> Durch diese Umwandlung wird wahrscheinlich auch die von Wiedersheim beobachtete Tatsache der Blattsenkung trotz der Entfernung der oberen Hälfte (s. o.) erklärt. Daß die Blattsenkung von 12 Uhr mittags bis zur Dämmerung durch die Nachwirkung verursacht wurde, erhellt sich aus der Tabelle Wiedersheims (p. 274): die Biegungsfestigkeit variierte nach 12 Uhr nur sehr unbedeutend trotz der Blattsenkung. Die Versuche von Wiedersheim (mit Verdunklung) wurden aber gerade nachmittags ausgeführt.

<sup>2)</sup> Selbstverständlich werden hierfür nur die Beobachtungen der zwei ersten Tage nach der Operation berücksichtigt.

<sup>3)</sup> Es ist nun begreiflich, warum sich gerade *Desmodium gyrans* zum Beweise der Angaben Pfeffers am schlechtesten eignet.

stielen angegeben. An fünf Blättern wurden obere Gelenkhälften vollständig entfernt — Operation nach Pfeffer<sup>1)</sup> —; an fünf anderen Blättern wurde die Operation nach Schwendener gemacht (d. h. der Schnitt ging nur bis in die Nähe des Gefäßbündels), und schließlich wurden noch fünf Blätter unversehrt gelassen. Um 8 Uhr morgens wurde die erste Beobachtung gemacht; die Pflanze wurde darnach verdunkelt und um 10 Uhr die zweite Beobachtung gemacht. Darnach wurde die Pflanze wieder beleuchtet und blieb bis 12 Uhr mittags im zerstreuten Sonnenlicht (dritte Beobachtung), um dann wieder verdunkelt zu werden. Im Finstern blieb sie darnach bis 2 Uhr nachmittags (vierte Beobachtung).

Tabelle I.

Änderung des durch die Blattspreite und den Blattstiel gebildeten Winkels von *Desmodium gyrans* beim Beleuchtungswechsel. Temp. = 18—20° C.

Operationsmethode	nach Schwendener in °					nach Pfeffer in °					nicht operiert in °				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
8 U. vorm. Licht	120	130	112	115	132	98	95	125	80	105	140	125	130	132	120
10 U. vorm. Dunkel	110	115	105	108	118	110	110	135	95	118	115	120	110	120	105
12 U. Licht	120	130	113	116	131	99	94	124	80	106	140	125	129	132	121
2 U. nachm. Dunkel	109	113	102	107	116	105	108	131	93	116	116	118	110	120	104

Die nach Schwendener operierten und die nicht operierten Blätter sanken also nach Verdunkelung, während sich die nach Pfeffer operierten dabei erhoben.

Noch überzeugender sind die Operationsversuche, in welchen die Biegefestigkeit der Gelenkhälften im Hellen und Dunkeln bestimmt wurde. Dieselbe war in allen Versuchen im Dunkeln stets größer als im Hellen, unabhängig davon, ob die obere oder untere Gelenkhälfte vorher entfernt war. Ich führe hier einen meiner Versuche mit dreigeteilten Blättern von *Phaseolus vulgaris* (var. tausend für eine), deren Blättchen ausgezeichnete Bewegungen ausführten, an.

Außer den Winkeldifferenzen, welche die Biegefähigkeit (also eine der Biegefestigkeit umgekehrte Größe) ausdrücken, sind in der Tabelle auch die Winkel selbst zwischen den Glasnadeln angegeben, von welchen die eine längs der Blättchenhauptrippe befestigt, und die andere entweder von unten aus zwischen die Gelenke in den Blattstiel gestochen (Fall Seitenblättchen) oder an dessen Stiel befestigt wurde (Fall Mittelblättchen). An die erstere Nadel wurde meistens eine Wachskugel angeklebt, um die Winkeldifferenz bei Bestimmung der Biegefestigkeit größer zu machen. Die Temperatur variierte im Versuchszimmer von 20—22° C.

<sup>1)</sup> In Bezug auf die Ausführung des Abschneidens wird auf den Aufsatz Wiedersheims hingewiesen.

Tabelle II.

Unter  $\alpha$  sind die erwähnten nach unten offenen Winkel, welche die Blattbewegung anzeigen, und unter  $\alpha_1—\alpha_2$  Winkel-differenzen bei aufrechter und umgekehrter Pflanzenstellung und horizontalen Lamina angegeben.

Blättchen No.		I		II		III		IV		V	
Belassen wurden		unt. Gelenkhälften				obere Gelenkhälften				beiden Hälften	
Daten	Uhr, Beleuchtung	$\alpha$	$\alpha_1-\alpha_2$	$\alpha$	$\alpha_1-\alpha_2$	$\alpha$	$\alpha_1-\alpha_2$	$\alpha$	$\alpha_1-\alpha_2$	$\alpha$	$\alpha_1-\alpha_2$
26.VII.	11 U. vorm., hell .	87	34	165	29	30	37	25	30	84	36
	10 U. nachm., dunkel	118	10	200	16	20	23	15	19	36	15
27.VII.	10 U. vorm., hell .	93	29	175	26	28	30	23	28	75	32
	11 U. vorm., hell .	95	28	175	—	27	29	—	—	—	—
	die Pflanzen wurden verdunkelt										
	12 $\frac{1}{2}$ U. mittags, dunkel wieder erhellt	108	18	190	19	22	23	18	20	61	21
28.VII.	2 U. nachm., hell .	100	24	182	24	26	27	22	25	70	28
	10 U. nachm., dunkel	120	7	198	19	18	21	17	20	35	19
	10 U. vorm., hell .	95	30	180	24	30	34	23	28	75	29

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß die Angaben Pfeffers, welche eine gleichsinnige Reaktion der beiden Gelenkhälften auf Beleuchtungswechsel feststellen, gerechtfertigt sind. Verdunkelung ruft eine Expansionszunahme in beiden Gelenkhälften hervor.

## II. Nächste Ursache der Dimensionsänderung der Gelenkhälften nach Verdunklung.

In jedem turgeszenten Gewebe haben wir es vom mechanischen Standpunkte aus betrachtet mit einer Gleichgewichtserscheinung zu tun. Die Kräfte, welche dieses Gleichgewicht bedingen, sind der Turgordruck<sup>1)</sup>, die Spannungskraft der Zellwände und der Außendruck, falls ein solcher überhaupt vorhanden ist. Durch Veränderung einer oder einiger dieser Kräfte wird das Gleichgewicht verschoben und es resultiert eine an der Zellwand haftende Kraft, welche die Zellwand in Bewegung versetzt und Zellen und Gewebe ihre Dimensionen zu ändern treibt, bis ein neues Gleichgewicht erreicht ist. Diese Dimensionsänderung wird selbstverständlich durch eine Aufsaugung resp. Ausstoßung von Wasser begleitet, weil eine der wirkenden Kräfte der osmotische Druck ist, der durch Wasseraufsaugung unterhalten wird.

Wenden wir uns jetzt der Aufdeckung der nächsten Ursache der Dimensionsänderungen, welche Gelenkhälften nach dem Beleuchtungswechsel erfahren, zu.

<sup>1)</sup> In Bezug auf die Nomenklatur verweise ich auf meinen Aufsatz in Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XXVIa. 1908. Heft 3. S. 198.

Im Paragraph I wurde festgestellt, daß Verdunkelung eine Volumvergrößerung der beiden antagonistischen Gelenkhälften hervorruft und daher eine Gleichgewichtsverschiebung, welche von der Entstehung nach außen wirkender Kräfte begleitet wird, verursacht. Um den Mechanismus dieser photonastischen Volumvergrößerung zu erklären, hätten wir also vor allem zu entscheiden, welche von den in den Gelenkhälften wirkenden Kräften dabei geändert wird.

An eine wesentliche durch Verdunkelung verursachte Änderung des Außendruckes, der in separierten Gelenkhälften aus der Spannungskraft der Epidermis und des Gefäßbündelstrangs besteht, ist nicht zu denken, weil die Epidermis zu dünn und elastisch ist, und die Festigkeit des Gefäßbündelstranges nicht durch lebende Elemente, welche eine Änderung unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels erfahren könnten, bedingt wird. Das Gleichgewicht kann also bei Verdunkelung nur durch eine Änderung der Spannungskraft der Zellwände und des Turgordruckes des Gelenkparenchyms verschoben werden.

Pfeffer scheint die Ansicht, daß Verdunkelung eine Turgordruckvergrößerung hervorruft, für die wahrscheinlichste zu halten.<sup>1)</sup> Doch konnte Hilburg keine Änderung der Saftkonzentration der Gelenkzellen beim Beleuchtungswechsel bemerken.<sup>2)</sup> Und wenn auch vor kurzem Kerstan<sup>3)</sup> das Gegenteil behauptete, so wäre hierbei doch nicht zu vergessen, daß derselbe die Kontraktion, welche die Zellen bei der Plasmolyse, bevor sich der Plasmakörper von der Membran abhebt, erfahren, nicht berücksichtigte.<sup>4)</sup> Daß aber diese Kontraktion sehr erheblich ist, wurde vor kurzem von mir gezeigt,<sup>5)</sup> und außerdem ist es durch die Untersuchungen Pfeffers bekannt, daß die oberen Gelenkhälften von *Phaseolus* bei Verdunkelung eine erhebliche Volumvergrößerung erfahren. So würde diese Vergrößerung bei Bewegungswinkeln, wie sie Kerstan beobachtete (100°), wenigstens 40% betragen;<sup>6)</sup> die Salpeterwert-erhöhung überstieg aber in seinen Versuchen niemals 40% der anfänglichen Größe (l. c. S. 200). Die Saftkonzentration der turgeszenten Gelenkzellen war also am Abend auch in den Versuchen Kerstans nicht größer als am Tage.

Die Ergebnisse, welche Kerstan erhielt, widersprechen weiter der seit der ersten Arbeit Pfeffers bekannten Tatsache, daß nach Verdunkelung alle Gelenkteile (also auch die Seitenteile) an Turgorkraft zunehmen, während Kerstan keine Änderung der Saftkonzentration der Seitenteile und eine Verminderung derselben in der unteren Gelenkhälfte beobachtete.

Um die Sache klarzulegen, stellte ich Versuche mit primären Blättern von *Phaseolus vulgaris* var. Tausend für eine an, die be-

1) Pflanzenphysiologie. II. Aufl. 1901—4. S. 116.

2) Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. I. 1881. S. 28.

3) Beiträge zur Biologie d. Pflanzen (hrsg. v. Cohn). Bd. IX. 1907. Heft II. S. 200.

4) l. c. S. 166.

5) Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XXVIa. 1908. Heft 3. S. 235.

6) Pfeffer, Period. Bewegungen. 1875. S. 5 u. Anm.

kanntlich sehr gute Schlafbewegungen aufweisen (Pfeffer). Diese Versuche bestätigten die Angaben Kerstans insofern, daß sich der Salpeterwert (d. h. die Konzentration der Salpeterlösung, welche eine eben beginnende Plasmolyse hervorruft) der oberen Gelenkhälfte abends erhöht, diejenige der unteren Hälfte sich aber vermindert. Diese Änderung des Salpeterwertes wird aber ausschließlich bei langsam verlaufenden Krümmungen, also am Abend, und nicht nach Verdunkelung am Tage beobachtet,<sup>1)</sup> und durch Wanderung der im Zellsaft gelösten Stoffe verursacht. Das letztere wurde auch von Kerstan vermutet und wird dadurch bewiesen, daß die Salpeterveränderung in meinen Versuchen auch abends und trotz der stattgefundenen Krümmungen fehlte, wenn die untere Gelenkhälfte und die beiden seitlichen Teile der oberen Hälfte entweder entfernt oder vom oberen Gelenkviertel durch Wachspapier abgesondert waren. Weiter zeigten die Versuche, daß die abendliche Erhöhung des Salpeterwertes in der oberen Gelenkhälfte und die Erniedrigung desselben in der unteren nicht durch Verdunkelung, sondern durch ein zu langes Verbleiben des Gelenkes in gekrümmter Lage bedingt wird. Verhindert man mit einer passenden Einrichtung das Gelenk an der Krümmung, so läßt sich eine Änderung des Salpeterwertes auch am Abend nicht beobachten.

Bei allen mitgeteilten Versuchen wurde die Methode von Hilburg und Kerstan angewandt, d. h. die Konzentrationen wurden an Gelenken der zwei gegenüberstehenden Blätter verglichen. Diese Methode läßt aber begreiflicherweise nur die Konzentrationsänderungen, welche nicht 0,5 % Salpeter übersteigen, konstatieren. Um auch die kleinsten Salpeterwertänderungen beobachten zu können, wurde von mir die Saftkonzentration im Hellen und Dunkeln an ein und demselben Gelenke anderweitiger Objekte (dreigeteilte Blätter von *Phaseolus multiflorus* und Blattstiele von *Mimosa pudica*) bestimmt. Zu diesem Zwecke wurde das betreffende Gelenk am Tage mittelst eines Mikrotoms<sup>2)</sup> in 0,08 mm dicke Querschnitte aber nur bis zur Mitte seiner Länge zerlegt und wurden die Schnitte sofort plasmolysiert (die plasmolysierenden Lösungen befanden sich in kleinen Zylindergläschen mit Korkverschluß und unterschieden sich voneinander um 0,2 % Kalisalpeter; der mittlere für 10 solcher Schnitte bestimmte Salpeterwert der betreffenden Gelenkviertel konnte also bis zu einer Genauigkeit von 0,1 % Salpeter festgestellt werden). Die vom Mikrotomschneiden zurückgebliebene Gelenkhälfte mit dem Blattstiele wurde in feuchter Atmosphäre gehalten und entweder sofort oder nach einigen Stunden verdunkelt. Die Verdunkelung dauerte gewöhnlich 2 Stunden. Danach wurde auch diese Hälfte (also der Gelenkkrüppel), die ihre Fähigkeit, auf Verdunkelung zu reagieren, nicht verloren hatte, in Querschnitte zerlegt und die letzteren plasmolysiert (das ganze Verfahren wurde im dunklen Zimmer ausgeführt). Die Untersuchung zeigte, daß sich der Salpeterwert der oberen

<sup>1)</sup> Dadurch wird der Widerspruch in den Angaben Hilburgs und Kerstans begreiflich.

<sup>2)</sup> S. meinen Aufsatz in Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXXVIa. 1908. H. 3. S. 234.

Gelenkhälften nach Verdunkelung etwa um  $\frac{1}{50}$ — $\frac{1}{25}$  ihrer Größe vermehrte, und daß sich die Saftkonzentration der turgeszenten Zellen dagegen dabei sogar verminderte, weil die stattgefundene Volumenvergrößerung der oberen Hälften bedeutender war.

Nach all dem Gesagten scheint es mir klar zu sein, daß die Dimensionsänderung der Gelenke sowie auch der einzelnen Gelenkhälften nach Verdunkelung nicht durch eine Konzentrationsänderung des Zellsafts bedingt wird, und daß die langsame Wanderung der gelösten Stoffe von einer Gelenkhälfte zur anderen erst dann anfängt, wenn sich die Saftkonzentration infolge der Dimensionsänderung und der sie begleitenden Wasseraufsaugung (resp. Ausstoßung) geändert hat. Solch eine Wanderung der im Zellsaft gelösten Stoffe nach der Seite der schwächeren Konzentration<sup>1)</sup> erscheint uns ganz begreiflich, wenn wir uns der außerordentlich großen Permeabilität der Plasmamembran der Gelenkzellen für diese Stoffe erinnern<sup>2)</sup>. Dank der großen Permeabilität wird somit in allen Gelenkteilen eine annähernd gleiche Saftkonzentration unterhalten<sup>3)</sup>.

Wenn also die Ursache der Dimensionsänderung der Gelenkzellen beim Beleuchtungswechsel nicht in einer Konzentrationsänderung des Zellsafts liegt, so dürfte sie vielleicht auch überhaupt nicht in einer Turgordruckänderung, sondern in einer Variation der mechanischen Eigenschaften der Zellwände (also der Spannungskraft) bestehen. Daß eine solche unwahrscheinlich ist, wurde von mehreren Forschern ausgesprochen, daß aber diese Variation an den photonastischen Bewegungen auch in Wirklichkeit keinen Anteil nimmt, wurde noch von niemand bewiesen.

Durch Brücke ist bekannt, daß die Biegungsfestigkeit der Blattgelenke nach Verdunkelung zunimmt. Durch die folgenden Versuche, welche nur zwei Beispiele von mehreren von mir angestellten Versuchen, die zum gleichen Schlusse führten, darstellen, soll nun geprüft werden, ob die mechanischen Eigenschaften der Zellwände bei diesem Vorgang unverändert bleiben.

Die Vorversuche zeigten, daß die Blattgelenke von *Phaseolus vulgaris*, welche mit Salpeter plasmolysiert waren, und nach dem Einlegen der Blätter in Wasser den Turgordruck ihrer Zellen wieder herstellten, die Fähigkeit, auf Beleuchtungswechsel zu reagieren, nicht verloren; daher konnte man durch Bestimmung der Biegungsfestigkeit der plasmolysierten Gelenke entscheiden, ob die mechanischen Eigenschaften der Zellwände durch Verdunkelung geändert werden.

<sup>1)</sup> Aus den Untersuchungen Kerstans geht hervor, daß diese Wanderung stets vorkommt, unabhängig von der anfänglichen Ursache.

<sup>2)</sup> S. meine Aufsätze No. 28 u. 85 in Ber. d. D. Bot. Gesellsch. 1908. S. 232, 728 u. 733.

<sup>3)</sup> Wenn der Salpeterwert der unteren Gelenkhälfte manchmal (aber nicht stets, wie Kerstan meint) kleiner als derselbe der oberen gefunden wird, so ist auch die Turgordehnung (Nomenclatur s. in d. Aufsatz: Ber. d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXVI. 1908. S. 200) der unteren Hälfte größer als diejenigen der oberen.

Die Biegungsfestigkeit wurde in der Weise bestimmt, daß man mit einer Glasnadel mehrere Blattrippen dicht in der Nähe der Hauptrippe und dieser parallel durchstach, und eine andere dickere Glasnadel ins Gefäßbündelsylem des Blattstiels seiner Länge nach bis zum Gelenk einführte und mit weichem Zwirn befestigte, um nachher den Winkel zwischen den beiden Nadeln genauer zu bestimmen. Die Differenz zwischen den Winkeln in aufrechter und umgekehrter Blattstellung (siehe Anm. 6, S. 309) war in turgeszentem Zustande zu klein, daher wurde in diesem Falle an die erstere Nadel stets eine Wachskugel befestigt.

I. Versuch. Das betreffende Blatt wurde um 8 Uhr früh in eine 8 $\%$ -Kalisalpetatlösung gebracht und blieb so lange in dieser, bis sich die Biegungsfestigkeit des Gelenkes nicht mehr änderte (ungefähr 2 Stunden). Die Winkel (keine Wachskugel) waren: In aufrechter Stellung  $a_1 = 59^\circ$ , in umgekehrter Stellung  $a_2 = 87^\circ$ ; Differenz  $a_2 - a_1 = 28^\circ$ . Danach wurde das Blatt gewaschen und ins Wasser getaucht; nach 2 Stunden wurde es herausgenommen, mit Fließpapier abgetrocknet und mit dem Blattstiele in ein Fläschchen, das mit Wasser gefüllt war, gestellt, wo es so lange verblieb, bis die Biegungsfestigkeit des Gelenkes beständig wurde (ungefähr 1 $\frac{1}{2}$  Stunde). Die Winkel (die Wachskugel angesetzt) waren: In aufrechter Stellung  $a_1 = 60^\circ$ , in umgekehrter Stellung  $a_2 = 104^\circ$ , die Differenz  $a_2 - a_1 = 44^\circ$ . Das Blatt wurde alsdann ins Dunkle gebracht. Nach  $\frac{1}{2}$  Stunde waren die Winkel  $a_1 = 69^\circ$  und  $a_2 = 106^\circ$ , Differenz  $a_2 - a_1 = 37^\circ$ ; nach 1 Stunde waren  $a_1 = 70^\circ$ ,  $a_2 = 107^\circ$ , Differenz  $a_2 - a_1 = 37^\circ$ ; nach 1 $\frac{1}{2}$  Stunden waren  $a_1 = 67^\circ$ ,  $a_2 = 104^\circ$ , Differenz  $a_2 - a_1 = 37^\circ$ . Alsdann wurde das Blatt wieder ins Helle gebracht. Nach 1 Stunde waren  $a_1 = 58^\circ$ ,  $a_2 = 102^\circ$ , Differenz  $a_2 - a_1 = 44^\circ$ . Das Blatt wurde wieder ins Dunkle gebracht. Nach 1 Stunde waren  $a_1 = 64^\circ$ ,  $a_2 = 100^\circ$ , Differenz  $a_2 - a_1 = 36^\circ$ . Darnach wurde das Blatt im Dunkeln plasmolysiert. Die Winkel (keine Wachskugel angesetzt) waren  $a_1 = 85^\circ$ ,  $a_2 = 114^\circ$ , Differenz  $a_2 - a_1 = 29^\circ$ .

II. Versuch. Das gleiche Verfahren wie in Versuch I. Nach der Plasmolyse im Hellen war die Differenz  $a_2 - a_1 = 69^\circ$ . Nach der Herstellung des turgeszenten Zustandes war die Differenz im Hellen  $a_2 - a_1 = 58^\circ$ , im Dunkeln  $a_2 - a_1 = 40^\circ$ . Nach der Plasmolyse im Dunkeln war die Differenz  $a_2 - a_1 = 70^\circ$ .

Man ersieht also aus den angeführten Versuchsbeispielen, daß die Vergrößerung der Biegungsfestigkeit der Gelenke nach Verdunkelung nicht durch eine Änderung der mechanischen Eigenschaften der Zellwände bedingt wird. Daß aber auch die Dimensionsänderung der Gelenkhälften in Operationsversuchen nicht durch diese verursacht wird, zeigen die folgenden Beispiele der von mir mit dreigeteilten Blättern von *Phaseolus multiflorus* gemachten Versuche.

I. Versuch. Die obere Gelenkhälfte des Blättchens wurde um 8 Uhr morgens entfernt und dieses mit einer 7 $\%$ -Salpetatlösung plasmolysiert. Die Biegungsfestigkeit wurde in der oben angegebenen Weise bestimmt und es ergab sich: die Differenz im

Hellen  $\alpha_2 - \alpha_1 = 147^\circ$ . Darnach wurde das Blättchen in Wasser, und darauf in eine mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre gebracht. Nach der Herstellung des turgeszenten Zustandes bewegte sich das Blättchen wie gewöhnlich (also abends Hebung). Um 10 Uhr abends wurde das Blättchen nochmals plasmolysiert und die Biegungsfestigkeit bestimmt. Es ergab sich, daß die Differenz  $\alpha_2 - \alpha_1 = 151^\circ$  war.

II. Versuch. Die untere Gelenkhälfte des Blättchens wurde morgens entfernt und das Blättchen plasmolysiert. Die Differenz  $\alpha_2 - \alpha_1 = 185^\circ$ . Nach der Herstellung des turgeszenten Zustandes bewegte sich das Blättchen wie gewöhnlich (also abends Senkung). Am Abend wurde es nochmals plasmolysiert. Die Differenz  $\alpha_2 - \alpha_1 = 191^\circ$ .

Innerhalb der Fehlergrenze der Bestimmung der Biegungsfestigkeit bleiben also die mechanischen Eigenschaften der Zellwände der Gelenke im Hellen und im Dunkeln gleich, trotz der photonastischen Blattbewegung.

Wir kommen also zum Schlusse, daß das Gleichgewicht nach Verdunklung nicht durch eine Änderung der Spannungskraft der Zellwände verschoben wird. Die Dimensionsänderung der Gelenkhälften beim Beleuchtungswechsel kann demnach nur durch eine Turgordruckänderung verursacht werden.

### III. Nächste Ursache der Turgordruckänderung in den Gelenkzellen beim Beleuchtungswechsel.

Zur Bestimmung der Turgordruckgröße begnügt man sich gewöhnlich mit der Feststellung der Salpeterkonzentration, welche dem Zellsaft isosmotisch ist. Vor kurzem wurde aber von mir<sup>1)</sup> darauf hingewiesen, daß man die gefundenen Konzentrationen stets auf die Permeabilität der Plasmahaut für den plasmolysierenden Stoff korrigieren sollte, besonders wenn man die Plasmolyse mit Salpeter ausführt, weil die Plasmapermeabilität für letzteren Stoff bekanntlich sehr bedeutend ist. Nachdem festgestellt wurde, daß die Dimensionsänderung der Gelenkhälften durch eine Turgordruckänderung bedingt wird, konnte man denken, daß die Versuche von Hilburg und die meinigen, welche den Zweck hatten, eine Konzentrationsänderung nach Verdunkelung beobachten zu können, deshalb mißlungen waren, weil die Permeabilität der Plasmahaut für Salpeter nicht berücksichtigt war. Doch wurde in meinem zitierten Aufsätze auch darauf hingewiesen, daß die Permeabilität der Plasmamembran der Gelenkzellen für Salpeter, welche uns hier ausschließlich interessiert, derjenigen für die im Zellsaft gelösten Stoffe annähernd gleich ist.<sup>2)</sup> Demnach kann die Permeabilitätsänderung der Plasma-

<sup>1)</sup> Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXVIa. 1908. Heft 3. S. 204 ff. u. 231 ff.

<sup>2)</sup> Die Konzentration des Zellsaftes der Gelenke bleibt in plasmolysierenden Salpeterlösungen unverändert; der mit Salpeter plasmolysierte Protoplast der Gelenkzellen behält sein Volumen bis zum Absterben der letzteren.

haut keinen Einfluß auf die gefundene Konzentration haben, und drückt die letztere die tatsächliche Konzentration des Zellsaftes aus. Die Schlüsse, welche im zweiten Paragraphen gemacht wurden, sind also berechtigt; die Turgordruckänderung wird nicht durch irgend eine Konzentrationsänderung bedingt.

Der Turgordruck wird bekanntlich<sup>1)</sup> außer dem osmotischen Drucke des Zellsafts vom Zentraldruck und osmotischen Druck der umgebenden Lösung zusammengesetzt. Doch kann die Änderung des Zentraldruckes in unserem Falle den Turgordruck nur unwesentlich beeinflussen; auch ist kein Grund vorhanden, an eine Änderung des osmotischen Druckes der umgebenden Lösung (hier die Lösung im Ksylem) zu denken.<sup>2)</sup> Wir müssen also einsehen, daß Verdunkelung den osmotischen Druck des Zellsaftes, aber nicht die Konzentration derselben ändert.

Vor nicht langer Zeit schien solch ein Schluß fast paradoxal zu sein, und war Hilburg<sup>3)</sup> sehr erstaunt, daß er keine Konzentrationsänderung bei der vermuteten Turgordruckänderung der Gelenkzellen beobachtete. Doch wissen wir jetzt,<sup>4)</sup> daß die Permeabilität der Plasmahaut für die im Zellsaft der Blattgelenke gelösten Stoffe sehr groß ist und einen sehr bedeutenden Einfluß auf den Turgordruck der betreffenden Zellen ausübt. Vor allem galt es also zu entscheiden, ob die Turgordruckänderung in den Gelenkzellen durch eine Permeabilitätsänderung der Plasmahaut verursacht wird.

Um diese Frage zu beantworten, gebrauchte ich drei verschiedene Methoden: die analytische, in welcher die aus den Gelenken im Hellen und Dunkeln extrahierten Stoffe einfach abgewogen wurden, die Methode der Konzentrationsverminderung der Gelenkzellen im Wasser<sup>5)</sup> und die der isolierten Koeffizienten von Salpeter,<sup>6)</sup> welche im Hellen, sowie auch im Dunkeln bestimmt wurden.

Die Versuche nach der ersteren Methode wurden in der folgenden Weise angestellt:

Am Abend vor dem Versuchstage wurden ungefähr 400 dreigeteilte Blätter von *Phaseolus multiflorus* von möglichst gleichem Alter abgeschnitten und in mit Wasser gefüllte Fläschchen gesteckt. Die eine Hälfte der Blätter wurde auf das Laboratoriumfenster, die andere ins dunkle Zimmer gestellt. Am nächsten Morgen wurden an allen Blättern die Blättchengelenke abgeschnitten und ins Wasser gebracht, wo sie ungefähr eine Stunde verblieben.<sup>7)</sup> Darnach wurden sie mit Fließpapier abgetrocknet und in vier Kristallisierschalen von geeigneter Größe in einer Schicht ausgebreitet; in die Schalen wurden nachher je 4 cm Newawasser<sup>8)</sup>,

1) Aufs. No. 24. Ber. d. D. Botan. Gesellsch. 1908. S. 200—201.

2) S. auch meinen Aufs. No. 85 in Ber. d. D. Botan. Ges. 1908. S. 728.

3) Untersuch. a. d. bot. Inst. z. Tübingen. Bd. I. 1881. S. 40.

4) Aufs. No. 28. Ber. d. D. Botan. Gesellsch. 1908.

5) Aufs. No. 28. Ber. 1908. S. 235 ff.

6) Aufs. No. 24. S. 207 ff.

7) Dies war nötig, um die nachherige Aufsaugung von Wasser durch Gelenke zu vermeiden.

8) Newa, ein Fluß in Petersburg.

welches sich in Bezug auf die in demselben gelösten Stoffe vom destillierten Wasser in der Grenze der Fehler beim Abwägen nicht unterscheidet, hineingegossen. Die Schalen wurden alsdann mit Glasglocken, deren innere Wände mit nassem Fließpapier belegt waren, bedeckt. Alle diese Manipulationen wurden selbstverständlich entweder im Hellen oder im Dunkeln ausgeführt, je nachdem man die am Laboratoriumfenster oder die im dunklen Zimmer gewesenen Blätter untersuchte. Die Schalen mit den verdunkelten Gelenken wurden in schwarze Schachteln, welche außerdem mit schwarzem Tuch bedeckt wurden, gebracht, und alle vier Schalen auf dem Laboratoriumfenster im diffusen Tageslicht stehen gelassen. Die belichteten Schalen wurden auch von unten mit Hilfe eines Spiegels beleuchtet. Nach Verlauf von 7 Stunden (10 Uhr morgens bis 5 Uhr nachmittags) wurden die Flüssigkeitsproben aus den Schalen genommen, abgewogen, getrocknet (bei 115° C) und die Rückstände abgewogen. Die Gelenke wurden mit Fließpapier sorgfältig abgetrocknet und abgewogen. Die folgende Tabelle enthält die Ergebnisse, welche dabei erhalten wurden.<sup>1)</sup>

Tabelle II.

Die Menge des die Gelenke umgebenden Wassers = 4 cm	Licht		Dunkel	
	I. Schale	II. Schale	III. Schale	IV. Schale
Gelenkgewicht . . . . .	3,5834	3,0642	3,1202	3,8432
Gewicht des zur Analyse genommenen Wassers . . . . .	1,7832	1,3425	1,6241	1,8340
Gewicht des erhaltenen festen Rückstandes . . . . .	0,0094	0,0052	0,0046	0,0055
Gewicht der ins Wasser exosmierten Stoffe . . . . .	0,0211	0,0156	0,0115	0,0119
Gewicht der aus einem Gramm der Gelenke exosmierten Stoffe . . . . .	0,0059	0,0051	0,0037	0,0031

Aus den angeführten Versuchsergebnissen ersieht man, daß die aus einem Gramm der Gelenke exosmierte Stoffmenge im Hellen fast anderthalbmal so groß ist als im Dunkeln.

Wenden wir uns jetzt den zwei anderen Methoden zu.

Die Versuche, in welchen die Methode der Saftkonzentrationsverminderung der Gelenkzellen in Wasser zur Verwendung kam, wurden auf zweierlei Weise angestellt.

In den Versuchen ersterer Art wurden die betreffenden Gelenke der Blättchen der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus multiflorus*

<sup>1)</sup> Die Untersuchung zeigte, daß der Versuch nur bei dem beschriebenen Verfahren gelingt. Man darf z. B. nicht die Gelenke in Gefäße mit geschliffenen Pfropfen zur Vermeidung der Verdunstung bringen, weil der Sauerstoffmangel im Dunkeln (im Hellen wird die ausgeschiedene Kohlensäure wieder assimiliert, und der Sauerstoff daher erneuert) eine Permeabilitätsvergrößerung hervorruft, und der Versuch gerade zum umgekehrten Schlusse führt.

oder Blattstiele von *Mimosa pudica*, welche sich in Tagesstellung befanden, mit Hilfe des Mikrotoms (s. S. 316) bis in die Nähe des Blattstiels in Querschnitte zerlegt und die letzteren in gleicher Anzahl in zwei mit Wasser gefüllte Gläschen auf ein horizontales seidenes Netz gebracht.<sup>1)</sup> Nach Verlauf von 25 Minuten<sup>2)</sup> wurden aus den beiden Gläschen je 6—8 Schnitte zur Salpeterwertbestimmung (erste Konzentration  $C_1$ ) entnommen, und eines der Gläschen mit den übriggebliebenen Schnitten in die schwarze Schachtel, welche nachher mit schwarzem Tuch bedeckt wurde, gebracht. Das andere Gläschen blieb im diffusen Tageslicht. Nach Verlauf von 60—97 Minuten wurden auch die übrigen Schnitte aus den beiden Gläschen der Plasmolyse unterworfen, wobei die verdunkelten und belichteten Schnitte in zwei Reihen mit plasmolysierenden Lösungen gefüllten Zylindergläschen gebracht wurden (s. S. 316). Die mittleren für 6—10 Schnitte bestimmten Salpeterkonzentrationen sind in den folgenden Tabellen unter Litera  $C_2$  angegeben.

In den Versuchen zweiter Art wurde das betreffende Gelenk mit dem Mikrotom nur bis zur Hälfte seiner Länge in Querschnitte zerlegt, welche letztere alsdann in Wasser gebracht wurden, um die Saftkonzentrationen nach Verlauf von 25 Minuten (erste Konzentration) und 60—97 Minuten (zweite Konzentration) zu bestimmen. Die am Blattstiele gebliebene Gelenkhälfte wurde in eine mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre gebracht, um erst abends verdunkelt (die Verdunkelung dauerte 2 Stunden) und im dunklen Zimmer (bei Kerzenbeleuchtung) in Querschnitte zerlegt zu werden. Diese Querschnitte wurden nun darauf aufs Netz im Gläschen (mit Wasser gefüllt), welches in die schwarze Schachtel gestellt wurde, gestellt. Dann folgte, wie vorher, die Konzentrationsbestimmung.

In den angeführten Tabellen bedeutet  $C_1$  die erste nach 25 Minuten bestimmte Salpeterkonzentration,  $C_1'$  dieselbe Konzentration, auf die Volumverminderung der Zellen bei der Plasmolyse korrigiert;<sup>3)</sup>  $C_2$  die zweite nach 60—97 Minuten bestimmte Konzentration,  $C_2'$  dieselbe Konzentration, auf Volumverminderung korrigiert;  $t$  die Dauer der Exosmose, welche die Konzentrationsverminderung von  $C_1'$  bis  $C_2'$  herbeiführte;  $\alpha$  die der Plasma-permeabilität für im Zellsaft gelöste Stoffe proportionale Größe,

welche  $\frac{\lg n \frac{C_1'}{C_2'}}{t}$  gleich ist (siehe meinen Aufsatz in den Berichten

No. 28, S. 234, Anm.). Die Versuche wurden im Juli ausgeführt.

<sup>1)</sup> Siehe meinen Aufsatz in Ber. d. D. Bot. Ges. 1908. No. 28. S. 234 u. 235.

<sup>2)</sup> In dem zitierten Aufsatz wurde darauf hingewiesen, daß sich öfters die Gelenkzellen nach dem Aufsaugen mit Wasser über die Elastizitätsgrenze ihrer Wände dehnen und die durch die Plasmolyse gefundenen Saftkonzentrationen daher nicht den Konzentrationen der Schnitte, welche noch nicht im Wasser waren, entsprechen. 25 Minuten reichen außerdem aus, um die unteren Gelenkhälften von *Mimosa pudica* in den ungereizten Zustand zurückzubringen.

<sup>3)</sup> Die nötigen Korrekturen sind in meinem zitierten Aufsatz zu finden (S. 235).

Tabelle III.

Die Blättchengelenke der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus multiflorus*. Die 0,08 mm dicken Schnitte wurden um 4 Uhr 30 Min. nachm. in Wasser gebracht, ein Teil von ihnen um 4 Uhr 55 Min. in Salpeter. Um 5 Uhr 59 Min. wurden die übrigen Schnitte aus dem belichteten und verdunkelten Gläschen gleichzeitig in Salpeter gebracht. Temperatur 19° C.

	Gelenk- hälfte	C <sub>1</sub> in %	C <sub>1</sub> ' in %	C <sub>2</sub> in %	C <sub>2</sub> ' in %	t in Minut.	lgn $\frac{C_1'}{C_2'}$	$\alpha$ der Permeabilität proportional.
Im Lichte	obere	3,2	2,3	2,4	1,9	64	0,191	0,0029
	untere	3,3	1,9	2,6	1,7	64	0,111	0,0017
Im Dunkeln	obere	3,2	2,3	2,9	2,2	64	0,044	0,0007
	untere	3,3	1,9	2,9	1,8	64	0,053	0,0008

Tabelle IV.

*Phaseolus multiflorus*. Die 0,08 mm dicken Schnitte wurden um 11 Uhr 27 Min. vorm. in Wasser gebracht, ein Teil von ihnen um 11 Uhr 52 Min. in Salpeter. Die übrigen Schnitte aus dem belichteten und verdunkelten Gläschen wurden um 1 Uhr 22 Min. gleichzeitig in Salpeter gebracht. Temperatur 20—21° C.

	Gelenk- hälfte	C <sub>1</sub> in %	C <sub>1</sub> ' in %	C <sub>2</sub> in %	C <sub>2</sub> ' in %	t in Minut.	lgn $\frac{C_1'}{C_2'}$	$\alpha$ der Permeabilität proportional
Im Lichte	obere	2,9	2,1	1,5	1,2	90	0,578	0,0064
	untere	3,0	1,7	2,2	1,5	90	0,125	0,0014
Im Dunkeln	obere	2,9	2,1	1,9	1,5	90	0,336	0,0038
	untere	2,0	1,7	2,7	1,6	90	0,058	0,0006

Tabelle V.

*Phaseolus multiflorus*. Die Schnitte der einen Gelenkhälfte (siehe oben) wurden um 3 Uhr 30 Min. nachm. in Wasser und ein Teil von ihnen um 3 Uhr 55 Min. in Salpeter gebracht. Die übrigen Schnitte wurden um 4 Uhr 55 Min. in Salpeter gebracht. Die andere Gelenkhälfte befand sich bis 5 Uhr nachm. in diffusem Tageslicht; darnach wurde sie verdunkelt. Um 8 Uhr abends wurde diese Hälfte in Querschnitte zerlegt und die letzteren in Wasser gebracht. Um 8 Uhr 25 Min. wurde ein Teil der Schnitte in Salpeter gebracht. Die übriggebliebenen Schnitte kamen um 9 Uhr 25 Min. in Salpeter. Temperatur 18—19° C.

	Gelenk- hälfte	C <sub>1</sub> in %	C <sub>1</sub> ' in %	C <sub>2</sub> in %	C <sub>2</sub> ' in %	t in Minut.	lgn $\frac{C_1'}{C_2'}$	$\alpha$ der Permeabilität proportional
Im Lichte	obere	3,5	2,6	2,6	2,0	60	0,262	0,0044
	untere	3,1	1,8	2,3	1,5	60	0,183	0,0030
Im Dunkeln	obere	3,8	2,8	3,1	2,3	60	0,197	0,0033
	untere	3,3	1,9	2,7	1,7	60	0,111	0,0018

Tabelle VI.

*Mimosa pudica*. Die 0,04 mm dicken Schnitte wurden um 11 Uhr 37 Min. vorm. in Wasser gebracht, ein Teil von ihnen kam um 12 Uhr 9 Min. in Salpeter. Die übriggebliebenen Schnitte wurden aus dem belichteten und verdunkelten Gläschen um 1 Uhr 14 Min. vorm. gleichzeitig in Salpeter gebracht.

	Gelenk- hälfte	C <sub>1</sub> in ‰	C <sub>1</sub> ' in ‰	C <sub>2</sub> in ‰	C <sub>2</sub> ' in ‰	t in Minut.	lg <sup>n</sup> $\frac{C_1'}{C_2'}$	$\alpha$ der Permeabilität proportional
Im Lichte	obere	3,8	3,1	1,8	1,6	65	0,661	0,0102
	untere	4,1	2,5	3,6	2,2	65	0,128	0,0019
Im Dunkeln	obere	3,8	3,1	2,4	2,1	65	0,390	0,0060
	untere	4,1	2,5	3,8	2,4	65	0,041	0,0006

Tabelle VII.

*Mimosa pudica*. Die 0,04 mm dicken Querschnitte der einen Gelenkhälfte wurden um 12 Uhr 25 Min. nachm. in Wasser gebracht, ein Teil von ihnen um 12 Uhr 45 Min. in Salpeter. Die übrigen Schnitte kamen um 2 Uhr 15 Min. nachm. in Salpeter. Die andere Gelenkhälfte verblieb in mit Wasserdampf gesättigter Atmosphäre bis 6 Uhr nachm., um darnach ins Dunkle gebracht zu werden. Um 8 Uhr abends wurde diese Gelenkhälfte in Querschnitte zerlegt und die letzteren ins Wasser gebracht. Um 8 Uhr 30 Min. wurde ein Teil von ihnen in Salpeter gebracht. Die übriggebliebenen Schnitte kamen um 10 Uhr abends in Salpeter. Temperatur 19—18° C.

	Gelenk- hälfte	C <sub>1</sub> in ‰	C <sub>1</sub> ' in ‰	C <sub>2</sub> in ‰	C <sub>2</sub> ' in ‰	t in Minut.	lg <sup>n</sup> $\frac{C_1'}{C_2'}$	$\alpha$ der Permeabilität proportional
Im Lichte	obere	4,8	4,0	1,8	1,6	90	0,916	0,0102
	untere	4,3	2,6	2,1	1,7	90	0,425	0,0046
Im Dunkeln	obere	4,6	3,8	2,5	2,2	90	0,547	0,0067
	untere	4,1	2,5	2,3	1,7	90	0,386	0,0043

Aus den angeführten Versuchsergebnissen ersieht man, daß sich die Größe  $\alpha$ , welche der Permeabilität der Plasmamembran proportional ist, im Dunkeln stets verkleinerte. Somit ist das erhaltene Resultat dem nach der analytischen Methode erhaltenen ganz gleich.

Was aber die Beobachtungen Hilburgs<sup>1)</sup>, welcher keinen Unterschied in der Geschwindigkeit der Konzentrationsverminderung des Gelenkzellsaftes im Hellen und Dunkeln bemerken konnte, anbelangt, so erklären sie sich wohl ganz befriedigend durch die ungenügende Genauigkeit, mit welcher die Konzentrationsbestimmung

<sup>1)</sup> Unters. a. d. Botan. Inst. Tübingen. Bd. I. 1881. S. 33.

in diesen Versuchen ausgeführt wurde (die Salpeterkonzentration wurde von ihm nur bis 0,5 % bestimmt); vielleicht übte auch das Zusetzen eines Anilinfarbstoffes zur plasmolysierenden Lösung (l. c. 26, 27, 31 u. a.) einen schädlichen Einfluß auf die Zellen, die daher anders reagieren konnten, aus.

Wenden wir uns jetzt der dritten Methode zu. Die Versuche wurden folgendermaßen ausgeführt: Das betreffende Gelenk wurde mit dem Mikrotom in Querschnitte (0,08 mm Dicke bei *Phaseolus* und 0,04 mm Dicke bei *Mimosa*), aber nur bis zur Hälfte seiner Länge zerlegt (siehe auch S. 322). Die Schnitte wurden teilweise sofort zur Bestimmung des Salpeterwertes des Zellsaftes, größtenteils aber zur nachfolgenden Bestimmung des isotonischen Koeffizienten von Salpeter im Lichte (diffuses Tageslicht) verwendet. Die andere zurückgebliebene Gelenkhälfte mit dem Blattstiele wurde in mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre gebracht und entweder sogleich verdunkelt oder bis zum Eintritt der Dämmerung in diffusem Tageslicht belassen, um nachher verdunkelt zu werden. Die Verdunklung dauerte 2 Stunden. Danach wurde das Ganze ins dunkle Zimmer gebracht (die Versuche wurden im Juni in St. Petersburg angestellt und es war im Arbeitszimmer nicht genügend dunkel) und die Gelenke bei Kerzenbeleuchtung (eine Kerze im Abstände von 6 Meter) in Querschnitte zerlegt. Die Schnitte wurden teilweise sofort zur Bestimmung des Salpeterwertes des Zellsaftes, größtenteils aber zur nachfolgenden Bestimmung des isotonischen Koeffizienten von Salpeter im Dunkeln verwendet.

Die Zylindergläschen mit plasmolysierenden Lösungen befanden sich in einer schwarzen Schachtel. Das Mikroskopieren fand bei Kerzenbeleuchtung statt und dauerte höchstens 1—1½ Minuten.

In meinem oben zitierten Aufsätze wurde darauf hingewiesen, daß sich die Konzentration des Zellsaftes der Gelenke in plasmolysierenden Zuckerlösungen eben so rasch vermindert wie in reinem Wasser. Bei der Bestimmung des Zuckerwertes der Gelenkzellen muß man daher die erhaltenen Zuckerkonzentrationen stets auf die Exosmose der Zellsaftstoffe korrigieren. Um aber diese Korrektur, welche nur sehr annähernd gemacht werden kann, zu vermeiden, wurden in meinen Versuchen die Salpeterkonzentrationen sofort nach der Feststellung der Zuckerkonzentrationen bestimmt, d. h. die Konzentrationen beider Stoffe, welche dem Zellsaft der Gelenkschnitte nach dem Verbleiben derselben während einer gewissen Zeit in den plasmolysierenden Zuckerlösungen isotonisch waren, festgestellt. Die erhaltenen Salpeterkonzentrationen bedürfen dagegen keiner Korrektur, weil die Saftkonzentration in den plasmolysierenden Salpeterlösungen unverändert bleibt (s. oben).

Nach dem Zerlegen des Gelenkes in Querschnitte wurden die letzteren in Zuckerlösungen, welche sich um 0,6 % unterschieden, gebracht und verblieben dann gewöhnlich 1 Stunde 10 Min. bis 1 Stunde 40 Min. (*Phaseolus*) oder 20—30 Min. (*Mimosa*) in diesen.<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Diese Zeit reichte zum Annehmen einer Kugelform durch den plasmolysierten Protoplasten aus. Die Plasmolyse im Falle von *Mimosa* wurde nur an den Gerbstoffballen enthaltenden Schnittzellen beobachtet. Die Zellen, welche keine Gerbstoffballen mehr enthielten, wurden als absterbend betrachtet.

Da das Zerlegen der Gelenke von *Mimosa pudica* in Schnitte eine Aufreizung der unteren Gelenkhälften herbeiführt, welche in 20—30 Minuten aufhört, wurden die Schnitte vor der Plasmolyse auf 30 Minuten in Wasser gebracht (im Lichte oder im Dunkeln, je nach dem Versuche). Doch ruft schon das Übertragen der Schnitte aus Wasser in Zuckerlösungen eine neue Reizung der unteren Hälften hervor; daher dürften sich die Zahlen, welche bei der plasmolytischen Untersuchung der letzteren erhalten wurden, nicht auf den normalen Zustand der Zellen beziehen.

In den folgenden Tabellen, welche nur einige Beispiele von den gemachten Versuchen darstellen, bedeutet C die dem Zellsaft der intakten Gelenke entsprechenden Salpeterkonzentrationen in ‰; C<sub>1</sub> die Zuckerkonzentrationen und C<sub>2</sub> die Salpeterkonzentrationen, welche dem Zellsaft der Schnitte nach Verbleiben der letzteren in plasmolysierenden Zuckerlösungen isotonisch sind (in ‰); K die isotonischen Koeffizienten von Salpeter, welche aus C<sub>1</sub> und C<sub>2</sub> nach der Formel  $K = \frac{C_1 \cdot 101 \cdot 1,88}{C_2 \cdot 342}$  berechnet wurden;<sup>1)</sup>  $\mu$  den Permeabilitätsfaktor der Plasmamembran, welche nach der Formel, die in meinem früheren Aufsatz<sup>2)</sup> angegeben ist, berechnet wurde (der theoretische isotonische Koeffizient von Salpeter wurde 3,33 bis 3,26 je nach der erhaltenen Salpeterkonzentration<sup>3)</sup> als gleich angenommen); P die osmotischen Drucke (in Atmosphären), welche aus C und  $\mu$  nach der Formel von Arrhenius mit Korrektur auf die Permeabilität (s. meinen oben zitierten Aufsatz, S. 204):  $P = RCT [1 + (n - 1) a] (1 - \mu) = 0,0821 \frac{C \cdot 10}{101} 293 [1 + (n - 1) a] (1 - \mu)^4$  berechnet wurden. Die Temperatur war also annähernd 20° C.

### Tabelle VIII.

Gelenke der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus multiflorus*. Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 10 Uhr vorm. gemacht, die zweite um 8 Uhr abends. Die Verdunklung hat schon um 6 Uhr nachm. angefangen. Die Schnitte befanden sich 1 Stunde 25 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte und 1 Stunde 10 Minuten im Dunkeln.

<sup>1)</sup> Hier sind 101 Molekulargewicht von Salpeter, 342 dasselbe von Zucker, 1,88 der isotonische Koeffizient von Zucker, der als unverändert angenommen wird.

<sup>2)</sup> Berichte d. D. Bot. Gesellsch. Bd. XXVIa. 1908. S. 207.

<sup>3)</sup> Die nach Kohlrausch berechnete elektrolytische Dissotiation von Salpeter für 3‰ Lösung ist  $a = 0,77$ , für 4‰ Lösung  $a = 0,73$ ; der theoretische isotonische Koeffizient von Salpeter  $K = 1,88 [1 + (n - 1) a] = 3,33$  bis 3,26. 1,88 der isotonische Koeffizient von Zucker.

<sup>4)</sup> Die Formel kann vereinfacht werden, indem man statt  $\mu$  seinen Wert  $(1 - \frac{k}{k'})$  setzt, so haben wir  $P = RCT [1 + (n - 1) a] \frac{k}{k'} = \frac{RCT [1 + (n - 1) a] k}{1,88 [1 + (n - 1) a]}$   
 $= \frac{RCT [1 + (n - 1) a] 1,88 C^0}{1,88 [1 + (n - 1) a] C} = RC^0T$ , wo C<sup>0</sup> die molekulare Zuckerkonzentration ist.

	Gelenk- hälfte	C	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	K	" Permeab.- Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	5,1	12	3,5	1,90	0,424	12,1
	untere	5	12,2	3,3	2,05	0,381	12,6
Im Dunkel	obere	5,3	16,5	3,7	2,48	0,244	16,5
	untere	5,1	12,8	3,2	2,22	0,329	14,0

Tabelle IX.

*Phaseolus multiflorus*. Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 10 Uhr vorm. gemacht, die zweite um 8 Uhr abends. (Die Verdunkelung begann um 6 Uhr nachm.) Die Schnitte befanden sich 1 Stunde 10 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte, 1 Stunde 40 Minuten im Dunkel.

	Gelenk- hälfte	C	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	K	" Permeab.- Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	5,2	11,2	3,6	1,73	0,472	11,3
	untere	5,2	12,9	4	1,79	0,453	11,7
Im Dunkel	obere	5,4	13,2	3,2	2,29	0,300	15,5
	untere	5,2	12,6	3,4	2,06	0,371	13,4

Tabelle X.

*Phaseolus multiflorus*. Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 12 Uhr mittags gemacht; danach begann die Verdunkelung. Die zweite Bestimmung wurde um 3 Uhr nachm. ausgeführt. Die Schnitte befanden sich 1 Stunde 15 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte, 1 Stunde 15 Minuten im Dunkel.

	Gelenk- hälfte	C	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	K	" Permeab.- Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	5,2	10,6	3,2	1,84	0,438	12,3
	untere	5	10,8	3	2,00	0,389	12,6
Im Dunkel	obere	5,2	12,4	3,3	2,09	0,363	13,6
	untere	5,1	12,4	3,4	2,02	0,381	13

Tabelle XI.

*Phaseolus multiflorus*. Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 5 Uhr nachm. gemacht; darnach begann die Verdunkelung. Die zweite Bestimmung wurde um 8 Uhr nachm. gemacht. Die Schnitte befanden sich 1 Stunde 10 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte, 1 Stunde 10 Minuten im Dunkel.

	Gelenk- hälfte	C	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	K	$\mu$ Permeab.- Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	6,5	14,7	4,5	1,81	0,442	14,9
	untere	5,1	13,5	4	1,88	0,424	12,1
Im Dunkel	obere	6,7	17,2	4,6	2,07	0,362	17,6
	untere	5,1	16,6	4,4	2,09	0,356	13,8

Tabelle XI.

*Mimosa pudica* (Blattgelenk). Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 11<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr vorm. gemacht, darnach begann die Verdunkelung. Die zweite Bestimmung der Koeffizienten wurde um 1 Uhr nachm. gemacht. Die Schnitte befanden sich 25 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte, 25 Minuten im Dunkel.

	Gelenk- hälfte	C	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	K	$\mu$ Permeab.- Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	8	13,2	3,4	2,15	0,349	21,0
	untere	8,3	10	3	1,85	0,445	18,8
Im Dunkel	obere	8	15,3	3,3	2,57	0,223	25,3
	untere	8,3	10	3	1,85	0,445	18,8

Tabelle XII.

*Mimosa pudica*. Die erste Bestimmung der isotonischen Koeffizienten wurde um 11 Uhr vorm. gemacht. Die zweite Bestimmung um 10<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr nachm. (Verdunkelung begann schon um 9 Uhr nachm. Die Versuche wurden im Juni in St. Petersburg gemacht.) Die Schnitte befanden sich 20 Minuten in Zuckerlösungen im Lichte, 20 Minuten im Dunkel.

	Gelenk- hälfte	C	C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	K	$\mu$ Permeab.- Faktor	P Atmosph.
Im Lichte	obere	7,8	11,2	3,2	1,94	0,406	18,8
	untere	8,2	9,7	3	1,79	0,451	18,3
Im Dunkel	obere	7,8	15,3	3,3	2,57	0,213	24,9
	untere	8,2	12,8	3,2	2,22	0,321	22,7

Aus den angeführten Tabellen ersieht man, daß sich die Permeabilität der Plasmamembran der Gelenkzellen für Salpeter nach Verdunkelung vermindert. Die Ergebnisse der Versuche, in welchen die Methode der isotonischen Koeffizienten verwendet wurde, stimmen also mit den nach den zwei anderen Methoden erhaltenen Resultaten überein. Die Methode der isotonischen Koeffizienten

zeigt außerdem, daß der osmotische Druck des Zellsaftes der Gelenke, trotz der beinahe unveränderten Saftkonzentration, im Dunkeln bedeutend größer ist als im Hellen.

Auf Grund der nach den drei verschiedenen Methoden erhaltenen Versuchsergebnisse kommen wir also zu dem Schluß, daß Verdunkelung in Wirklichkeit eine Permeabilitätsverminderung der Plasmamembran für gelöste Stoffe hervorruft, und daß dieselbe demnach die anfängliche Ursache der beobachteten Turgordruckvergrößerung sein muß. Nachdem die Krümmung des Gelenkes stattgefunden hat, fängt erst die Wanderung der im Zellsaft gelösten, die Plasmamembran der Gelenkzellen leicht passierenden Stoffe von der depremierten nach der ausgedehnten Gelenkhälfte an; diese Wanderung kann nach hinreichend langer Zeit die Zellsaftkonzentration bis zur früheren Größe treiben, und daher die erneuerte Turgordruckerhöhung der ausgedehnten Gelenkhälfte herbeiführen und die Krümmung vergrößern.

#### IV. Über die Permeabilitätsänderung der Plasmamembran unter dem Einfluss des Beleuchtungswechsels.

Im vorigen Paragraph wurde gezeigt, daß die Plasmamembran der Gelenkzellen unter dem Einfluß der Beleuchtung ihre Permeabilität für gelöste Stoffe ändert. Es wäre gewiß sehr interessant, diesen Prozeß näher zu erforschen, und würde man vor allem zu entscheiden haben, ob diese Eigenschaft eine spezifische Eigentümlichkeit der Plasmamembran der Gelenkzellen, welche die spezifische Empfindlichkeit der Gelenke verursacht, ist, oder ob sie allen pflanzlichen Plasmamembranen zukommt.

Am einfachsten erschien es mir, die aufgestellte Frage mit Hilfe der Methode der isotonischen Koeffizienten an üblichen Objekten zu beantworten. Ich habe dazu Epidermiszellen der Hauptrippe von *Tradescantia discolor* und *Spirogyra* ausgewählt.

Die Plasmamembran der erwähnten Zellen von *Tradescantia* ist viel impermeabler für gelöste Stoffe als die Plasmamembran der Gelenkzellen, und verändert sich daher die Zellsaftkonzentration im ersteren Falle unvergleichbar langsamer. Andererseits ertragen die Zellen von *Tradescantia* nicht nur die Plasmolyse, sondern auch die Wiederherstellung der Turgeszenz in Wasser sehr leicht. Daher lassen sich die beiden Konzentrationen der isotonischen Lösungen von Salpeter und Zucker an einem und demselben Epidermisschnitte sehr genau bestimmen. In meinen Versuchen wurde gewöhnlich zunächst die Schwankungsgröße der Saftkonzentration in der Hauptrippe des zu untersuchenden Blattes von *Tradescantia* festgestellt, d. h. es wurden die Konzentrationen der Salpeter- und Zuckerlösungen, welche einerseits nur einige der Zellen und andererseits alle Zellen der Hauptrippe plasmolysierten, bestimmt. Darnach wurden die Lösungen derselben Stoffe, deren Konzentrationen sich zwischen den gefundenen Konzentrationen

befanden und voneinander um 0,01 % im Falle von Salpeter, und um 0,05 % im Falle von Zucker unterschieden, durch Verdünnung einer Ausgangslösung vorbereitet. Dann folgte die Konzentrationsbestimmung, welche gewöhnlich gleichzeitig an 5—8 Epidermisschnitten gemacht werden konnte. Die Konzentrationen der Lösungen von Salpeter und Zucker, in welchen nur die Hälfte der Zellen des zu untersuchenden Epidermisschnittes plasmolysiert war, wurden als die dem Zellsaft des betreffenden Schnittes isotonischen Konzentrationen angenommen. Diese Konzentrationen konnte man sehr leicht bis 0,01 % Salpeter und 0,05 % Zucker bestimmen. So war das Verhältnis der plasmolysierten Zellen zu derjenigen der nicht plasmolysierten in einem der Schnitte in der 1,12 % Salpeterlösung ungefähr gleich 2 : 3, während dieses Verhältnis in der 1,14 % Lösung schon 4 : 1 war. Wenn auch in der 1,13 % Salpeterlösung dieses Verhältnis nicht genau 1 : 1 war, so wurde doch diese Konzentration als die isotonische angenommen, weil die dritte Zahl hinter dem Komma nicht berücksichtigt zu werden brauchte.

Um eine Korrektur der Salpeterendosmose in den Zellsaft während der Plasmolyse zu vermeiden, folgte die Bestimmung der isotonischen Zuckerkonzentration direkt nach der Plasmolyse mit Salpeter. Die Bestimmung der isotonischen Salpeterkonzentration verlangte gewöhnlich 50—60 Minuten, während die Zuckerplasmolyse gewöhnlich nur 30—45 Minuten erforderte. Das Mikroskopieren wurde unter der Vergrößerung 1 : 150 gemacht.

Die Versuche über die Lichteinwirkung auf die Permeabilität der Plasmamembran der *Tradescantia*-Zellen wurden in der folgenden Weise ausgeführt:

Zunächst wurden isotonische Koeffizienten von Salpeter für 5—8 Epidermisschnitte, welche von einer sich in zerstreutem Tageslicht befindenden Pflanze entnommen waren, bestimmt; die Pflanze wurde gleichzeitig ins Dunkle gebracht, wo sie 1½ Stunde verblieb; alsdann wurden 5—8 neue Epidermisschnitte von derselben Blattrippe entnommen, und jetzt die isotonischen Koeffizienten im Dunkeln bestimmt. In anderen Versuchen wurden aber Epidermisschnitte von der belichteten Pflanze entnommen und jeder Schnitt in zwei gleiche Teile geteilt; von den auf solche Weise erhaltenen Schnitthälften wurden die einen 1½ Stunden im zerstreuten Tageslicht belassen, die andern aber ins dunkle Zimmer gebracht, wo sie auch 1½ Stunde verblieben. Darnach wurden die isotonischen Koeffizienten an den Schnitten beider Portionen bestimmt.

In den Versuchen dritter Art, welche besonders überzeugend waren, wurden die Epidermisschnitte, nachdem die isotonischen Koeffizienten an ihnen im Lichte bestimmt waren, in Wasser gebracht (Deplasmolyse), ins dunkle Zimmer übertragen und nach Verlauf von 1½—2 Stunden von neuem untersucht, indem man nun die isotonischen Koeffizienten an denselben Schnitten jedoch im Dunkeln bestimmte. Die gleichen Versuche wurden auch in umgekehrter Richtung gemacht, d. h. zunächst bestimmte man die isotonischen Koeffizienten im Dunkeln und nachher an denselben Schnitten im Lichte. Das Mikroskopieren im Dunkeln fand bei

Kerzenbeleuchtung (Laterne) und mit Hilfe von einer mit Cu O Am gefüllten Kugel statt. Die Temperatur war die ganze Zeit hindurch 18° C.

In den angeführten Tabellen sind die Resultate einiger typischer Versuche zusammengestellt. Die übrigen Versuche führten zum gleichen Schluß und halte ich für überflüssig, sie anzuführen. In den Tabellen sind unter Litera C<sub>1</sub> die Salpeterkonzentrationen, unter C<sub>2</sub> die ihnen isotonischen Zuckerkonzentrationen in ‰ angegeben. Unter K sind die isotonischen Koeffizienten, welche aus C<sub>1</sub> und C<sub>2</sub> nach der Formel  $K = \frac{C_2 \cdot 101 \cdot 1,88}{C_1 \cdot 342}$  (s. S. 326) berechnet waren, unter  $\mu$  die Permeabilitätsfaktoren, die nach der Formel  $\mu = 1 - \frac{k}{3,38}^1$  berechnet waren, und unter P die osmotischen Drucke, welche nach der Formel von Arrhenius (s. S. 326) aus C<sub>1</sub> und  $\mu$  berechnet waren, angeführt. In der Formel von Arrhenius ist T = 291° und  $C = \frac{C_1 \cdot 10}{101}$ .

Tabelle XIII.

Die Epidermisschnitte von *Tradescantia discolor* No. 1—6 wurden von der Pflanze um 10 Uhr morgens entnommen, wonach die letztere ins Dunkle gebracht wurde. Um 11 Uhr 10 Minuten morgens wurden die übrigen Schnitte No. 7—12 entnommen.

Licht						Dunkel					
Schnitte No.	C <sub>1</sub> ‰ Salpeter	C <sub>2</sub> ‰ Zucker	K is. Koeff.	$\mu$ Permeab.-Faktor	P Atmosph.	Schnitte No.	C <sub>1</sub> ‰ Salpeter	C <sub>2</sub> ‰ Zucker	K is. Koeff.	$\mu$ Permeab.-Faktor	P Atmosph.
1	1,23	6,55	2,96	0,126	4,57	7	1,21	6,60	3,03	0,104	4,61
2	1,16	6,25	2,99	0,115	4,37	8	1,22	6,70	3,05	0,098	4,68
3	1,23	6,65	3,00	0,112	4,64	9	1,21	6,60	3,03	0,104	4,61
4	1,18	6,40	3,01	0,109	4,47	10	1,19	6,65	3,10	0,082	4,64
5	1,19	6,45	3,01	0,110	4,51	11	1,16	6,55	3,13	0,073	4,57
6	1,17	6,30	2,99	0,116	4,40	12	1,18	6,55	3,08	0,090	4,57
Mittelzahl:			2,99	0,115	4,49	Mittelzahl:			3,07	0,091	4,61

Tabelle XIV.

Alle Schnitte sind der Pflanze um 10 Uhr morgens entnommen. Die einen von ihnen (No. 6—10) blieben im Dunkel, die andern im zerstreuten Tageslicht. Um 11½ Uhr wurden die isotonischen Koeffizienten bestimmt.

<sup>1)</sup> Der nach Kohlrausch berechnete Grad der elektrolytischen Dissoziation für 1,1—1,3‰ Salpeterlösung  $\alpha = 0,80$ ; der theoretische isotonische Koeffizient von Salpeter ist also  $Ko = 1,88 [1 + (n - 1) \alpha] = 3,38$  (1,88 ist der isot. Koeff. von Zucker).

Licht						Dunkel					
Schnitte No.	C <sub>1</sub> % Salpeter	C <sub>2</sub> % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.- Faktor	P Atmosph.	Schnitte No.	C <sub>1</sub> % Salpeter	C <sub>2</sub> % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.- Faktor	P Atmosph.
1	1,15	6,20	3,00	0,113	4,33	6	1,19	6,60	3,08	0,089	4,61
2	1,18	6,35	2,99	1,116	4,44	7	1,17	6,50	3,09	0,088	4,54
3	1,19	6,50	3,03	0,103	4,54	8	1,22	6,75	3,07	0,091	4,71
4	1,20	6,50	3,01	0,100	4,54	9	1,21	6,65	3,06	0,097	4,64
5	1,17	6,35	3,01	0,109	4,44	10	1,18	6,50	3,05	0,095	4,54
Mittelzahl:			3,00	0,108	4,45	Mittelzahl:			3,07	0,092	4,61

Tabelle XV.

Dieselben Epidermisschnitte, durch Zeichen markiert, wurden zunächst im zerstreuten Tageslicht plasmolysiert, dann ins Wasser gebracht und, nachdem sie 2 Stunden im Dunkel verblieben, der Plasmolyse von neuem, aber im Dunkel, unterworfen.

Licht						Dunkel					
Schnitte No.	C <sub>1</sub> % Salpeter	C <sub>2</sub> % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.- Faktor	P Atmosph.	Schnitte No.	C <sub>1</sub> % Salpeter	C <sub>2</sub> % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.- Faktor	P Atmosph.
1	1,17	6,40	3,03	0,104	4,47	1	1,14	6,45	3,14	0,071	4,51
2	1,16	6,35	3,04	0,101	4,44	2	1,13	6,40	3,12	0,068	4,47
3	1,18	6,30	2,96	0,124	4,40	3	1,14	6,35	3,07	0,084	4,44
4	1,19	6,50	3,03	0,104	4,54	4	1,16	6,55	3,11	0,071	4,57
5	1,19	6,45	3,01	0,109	4,51	5	1,16	6,50	3,09	0,077	4,54
6	1,25	6,70	2,97	0,121	4,68	6	1,21	6,75	3,07	0,083	4,71
Mittelzahl:			3,00	0,110	4,50	Mittelzahl:			3,11	0,077	4,54

Tabelle XVI.

Dieselben Epidermisschnitte, durch Zeichen markiert, wurden zunächst im Dunkeln plasmolysiert, dann in Wasser übertragen und ins zerstreute Tageslicht gebracht. 2 Stunden nachdem wurde die Plasmolyse von neuem, aber im Hellen ausgeführt.

Dunkel						Licht					
Schnitte No.	C <sub>1</sub> % Salpeter	C <sub>2</sub> % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.- Faktor	P Atmosph.	Schnitte No.	C <sub>1</sub> % Salpeter	C <sub>2</sub> % Zucker	K is. Koeff.	μ Permeab.- Faktor	P Atmosph.
1	1,17	6,55	3,11	0,080	4,57	1	1,20	6,50	3,00	0,115	4,54
2	1,16	6,50	3,10	0,083	4,54	2	1,19	6,45	3,01	0,109	4,51
3	1,17	6,55	3,11	0,080	4,57	3	1,20	6,50	3,00	0,113	4,54
4	1,16	6,40	3,06	0,095	4,47	4	1,19	6,35	2,96	0,124	4,44
5	1,20	6,60	3,05	0,098	4,61	5	1,23	6,55	2,95	0,128	4,57
6	1,15	6,45	3,11	0,080	4,51	6	1,18	6,40	3,01	0,109	4,47
Mittelzahl:			3,09	0,086	4,54	Mittelzahl:			2,99	0,116	4,51

Wenden wir uns den Versuchen mit *Spirogyra* zu. In diesem Falle wurden von mir ausschließlich isotonische Koeffizienten von Glycerin im Hellen und Dunkeln bestimmt und zwar in der Weise, wie es in meinem früheren Aufsatz beschrieben wurde<sup>1)</sup> Der Versuch wurde folgendermaßen angestellt:

Ein *Spirogyra*-Faden (Länge ungefähr  $1\frac{1}{2}$  cm) wurde einen Tag vor dem Versuche in zwei gleiche Teile geschnitten. Diese wurden auf zwei großen Deckgläschen mit Hilfe von Glashärchen und einem Gemisch von Wachs und Terpentin befestigt, die Deckgläschen über zwei niedrige auf die Objektträger geklebte Glaszylinder umgekippt und mit Wachs-Terpentin gedichtet. In die Zylinder wurde Wasser gebracht, wonach die beiden Fadenstücke von *Spirogyra* während der Nacht auf dem Laboratoriumfenster belassen wurden. Am nächsten Morgen wurde die eine der Fadenhälften sofort plasmolysiert und die andere vor der Plasmolyse auf  $1\frac{1}{2}$  Stunde ins dunkle Zimmer gebracht. Das Mikroskopieren im letzteren wurde unter Vergrößerung 1:340 bei Beleuchtung einer Auerlampe, die sich in einer Laterne befand, deren Strahlen zuerst eine 20 cm dicke Schicht konzentrierter Bichromatlösung passierten, ausgeführt. Ich führe hier ein Beispiel von den gemachten Versuchen an.

In der folgenden Tabelle sind unter  $V_1$  die Protoplastenvolumina in der plasmolysierenden Zuckerlösung und unter  $V_2$  diese in Glycerin (die Korrektur auf die Glycerinendomose in den Zellsaft wurde in derselben Weise gemacht, wie es im zitierten Aufsatz beschrieben ist) angegeben. Unter  $K'$  sind isotonische Koeffizienten von Glycerin, die nach dem im zitierten Aufsatz beschriebenen Verfahren bestimmt wurden (isot. Koeff. von Zucker = 1,88) und unter  $\mu$  die erhaltenen Permeabilitätsfaktoren angeführt. Die Zahlen unter  $V_1$  und  $V_2$  sind, um die Volumina in ccm zu erhalten, mit  $10^{-9}$  zu multiplizieren.

Tabelle XVII.

Die Konzentrationen der plasmolysierenden Zuckerlösung: 0,7302 gr Mol. in Lit.; die Konzentration der Glycerinlösung: 0,8195 gr Mol. Temperatur  $17,5^\circ$  C.

Zellen No.	Erste Fadenhälfte. Licht.				Zellen No.	Zweite Fadenhälfte. Dunkel.			
	$V_1$	$V_2$	$K'$	$\mu$		$V_1$	$V_2$	$K'$	$\mu$
1	549	587	1,569	0,089	1	669	679	1,649	0,042
2	623	684	1,527	0,114	2	564	584	1,616	0,061
3	613	663	1,548	0,101	3	609	640	1,593	0,075
4	712	784	1,547	0,102	4	599	608	1,650	0,042
5	760	834	1,527	0,114	5	631	640	1,650	0,042
6	754	804	1,570	0,088	6	621	640	1,625	0,056
7	724	784	1,546	0,102	7	621	640	1,625	0,056
8	663	714	1,557	0,096	8	720	746	1,617	0,061
9	621	650	1,579	0,083	9	671	692	1,625	0,057
10	714	774	1,545	0,103	10	665	678	1,643	0,046
	Mittelzahl:		1,551	0,099		Mittelzahl:		1,629	0,054

<sup>1)</sup> Bericht. d. D. Bot. Ges. Bd. XXVIa. 1908. S. 208.

Aus den angeführten Tabellen ersieht man, daß die Plasmamembran der Epidermiszellen von *Tradescantia discolor* und *Spirogyra* nicht minder empfindlich gegen das Licht ist als die Plasmamembran der Gelenkzellen. Im Hellen ist die Plasmapermeabilität bei der ersteren Pflanze 1,2—1,5mal, bei der letzteren sogar 1,8mal so groß als im Dunkeln. Die Empfindlichkeit der Plasmamembran gegen den Beleuchtungswechsel ist also nicht eine spezifische Eigentümlichkeit der Gelenkzellen, sie gehört vielmehr zu den Eigenschaften der Zellen und stellt vielleicht eine allgemeine Erscheinung dar.

Wenn aber in den Gelenkzellen durch den Beleuchtungswechsel ansehnliche Turgordruckänderungen verursacht werden, so liegt dies in einer außerordentlich großen Permeabilität ihrer Plasmamembran für gelöste Stoffe. In den Zellen von *Tradescantia* und *Spirogyra* finden auch, durch den Beleuchtungswechsel veranlaßt, Turgordruckschwankungen statt, sie sind aber infolge der kleinen Permeabilität der Plasmamembran dieser Zellen nur unwesentlich und fallen deshalb nicht in die Augen.

Die Permeabilität einer halbdurchlässigen Membran für einen Stoff hängt bekanntlich von der Fähigkeit dieses Stoffes, sich in der Membran zu lösen, ab;<sup>1)</sup> daher ist es sehr wahrscheinlich, daß die Beleuchtung eine Änderung der chemischen Zusammensetzung der Plasmamembran bewirkt. In dieser finden offenbar unter dem Lichteinfluß chemische Vorgänge statt, welche aus einer Neubildung von Stoffen oder Zersetzung der Verbindungsgruppen, die sich nur bei Abwesenheit des Lichtes bilden, bestehen. Die späteren Untersuchungen würden zu entscheiden haben, ob die tatsächliche Reaktion ersterer oder letzterer Art ist.

## V. Nächste Ursachen der photonastischen Krümmung.

Die Blattbewegung nach Verdunklung wird nach Pfeffer<sup>2)</sup> dadurch bewirkt, daß die Vergrößerung der Expansionskraft „gleichsinnig und gleichzeitig jedoch ungleich schnell in beiden antagonistischen Hälften“ des Gelenkes stattfindet. Diese Meinung wird von Pfeffer durch die Beobachtung argumentiert, daß nach der Blattkrümmung infolge des Beleuchtungswechsels „eine entgegengesetzte Bewegung ausgeführt wird, die das Blatt mehr oder minder in die Ausgangslage zurückführt“ (l. c. p. 11—12).

Wie früher erwähnt, bezweifelte später Schwendener<sup>3)</sup> die angeführte Meinung Pfeffers, indem er seine Versuche an *Mimosa pudica* beschrieb, in welchen keine Senkung der sich nach Verdunkelung erhobenen Blattstiele auch nach einem „längeren“

<sup>1)</sup> Walden, Zeitschr. f. Phys. Chemie. Bd. X. S. 699. — Tammann, Zeitschr. f. Phys. Chemie. Bd. X. S. 255. — Wied, Ann. d. Phys. u. Chemie. Bd. 34. 1888. S. 299.

<sup>2)</sup> Periodische Bewegungen. 1875. S. 171.

<sup>3)</sup> Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1897.

Verbleiben der Pflanze im Dunkeln beobachtet wurde. Der Versuch soll aber nach Schwendener nicht länger als 30—45 Minuten dauern, weil sich inzwischen anderwärtige Bewegungen zugesellen können (l. c. S. 244), in einer halben Stunde soll schon der stationäre Zustand erreicht werden (l. c. S. 243). Die Ursache der Blattbewegung liegt, der Meinung Schwendeners nach, in einer verschiedensinnigen Reaktion der unteren und oberen Gelenkhälften auf Beleuchtungswechsel. Der erwähnte Forscher leugnet auch die Bedeutung der täglichen Bewegung der sekundären Blattstiele für die abendliche Senkung der *Mimosa*-Blätter, weil von ihm die letztere zu einer Zeit beobachtet wurde, als sich die sekundären Blattstiele noch nicht genähert hatten (l. c. S. 251).

Im ersten Paragraph dieses Aufsatzes wurde nachgewiesen, daß die beiden Gelenkhälften der sich bewegenden Blätter auf Verdunkelung durch Turgordruckvergrößerung reagieren. Doch wurde auch die Meinung Pfeffers in Bezug auf die ungleich schneller verlaufende Steigerung des Turgordrucks in verschiedenen Gelenkhälften von Pantanelli für *Robinia Pseudacacia* und *Portiera hygrometrica* wenigstens nicht bestätigt.<sup>1)</sup> Im Gegensatz hierzu kommt Wiedersheim<sup>2)</sup> auf Grund seiner an *Phaseolus* und *Mimosa pudica* gemachten Versuche zum gleichen Schlusse wie Pfeffer.

Bevor ich zur Kritik der angeführten Meinungen über die Ursache der Blattbewegung infolge des Beleuchtungswechsels übergehe, muß ich noch bei einer Bemerkung Pfeffers, die von ihm vor kurzem ausgesprochen wurde, verweilen.

Der genannte Verfasser schreibt nämlich an einer Stelle seiner Arbeit: „Nähere Untersuchungen werden . . . zu entscheiden haben, ob die Zunahme der Expansionsenergie zur Erzielung der Schlafbewegung notwendig ist, oder ob sie nur einer nebenherlaufenden Reaktion entspringt, die durch Verdunklung ausgelöst wird.“<sup>3)</sup> Mir scheint, daß nach all dem, was in dieser Arbeit auseinandergesetzt wurde, kein Zweifel mehr darüber bestehen kann, daß nur eine Turgordruckänderung der Gelenkzellen die photonastische Variationskrümmung verursachen könnte.

Früher wurde gezeigt, daß der Turgordruck der separierten Gelenkhälften infolge der Permeabilitätsänderung der Plasmamembran nach Verdunkelung zunimmt, und daß diese Zunahme auch im intakten Gelenke stattfindet (Methoden der Konzentrationsverminderung des Zellsaftes der Gelenke in Wasser und der isotonischen Koeffizienten). Die Blattbewegung kann aber durch die Turgordruckzunahme in dreierlei Weise ausgeführt werden. Entweder kann sie in beiden antagonistischen Gelenkhälften, wie es Pfeffer meint, ungleich schnell stattfinden, oder bei gleicher Zunahmegeschwindigkeit kann die schließlich sich nach der Herstellung des Gleichgewichts bildende Größe des Turgordruckes in verschiedenen Hälften ungleich sein, oder es nehmen endlich die beiden Prozesse an der Gelenkkrümmung An-

<sup>1)</sup> Studi d'anat. e. fis. etc. Modena 1901. (Ref. Bot. Ztg. 1901. Abt. II. S. 122.)

<sup>2)</sup> Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 40. S. 230.

<sup>3)</sup> Abh. d. K. Sächs. Ges. Bd. XXX. III. S. 409.

teil. Im ersteren Falle muß „auf jede durch Verdunklung oder Erhellung hervorgerufene Bewegung eine entgegengesetzte Bewegung ausgeführt werden, welche das Blatt mehr oder minder in die Ausgangslage zurückführt.“ Im zweiten Falle muß keine rückgängige Bewegung und im dritten Falle schließlich nur ein teilweiser Rückgang der Bewegung beobachtet werden. Außerdem muß die Biegungsfestigkeit in allen drei Fällen während des ganzen Vorganges bis zur Herstellung des Gleichgewichts zunehmen.

Es wurde schon erwähnt, daß Pantanelli keinen Bewegungsrückgang im Dunkeln an *Robinia* und *Porliera* beobachten konnte, und daß Wiedersheim das Gegenteil für *Phaseolus* und *Mimosa pudica* behauptet. Betrachten wir aber die Tabellen, welche Wiedersheim in seinem Aufsätze anführt, so sehen wir, daß eine schwache rückgängige Bewegung bei *Phaseolus* nur in einem der zwei beschriebenen Fälle, und dieser auch erst nach einem  $4\frac{1}{2}$  stündigen Verbleiben der Pflanze im Dunkeln von ihm beobachtet wurde. Noch länger dauerte es in Versuchen Pfeffers an *Acacia lophantha*<sup>1)</sup>, *Mimosa Spegazzinii*, *Phaseolus vulgaris* u. a.<sup>2)</sup>, bis die rückgängige Bewegung anfangt. Es fragt sich nun, ob diese rückgängige Blattbewegung eine paratonische photonastische Bewegung ist, und ob dieselbe die Meinung Pfeffers in Bezug auf die Ursache der Blattbewegung nach Verdunkelung (ungleich schnelle Expansionszunahme in verschiedenen Gelenkhälften) zu beweisen vermag.

Vor allem sei darauf aufmerksam gemacht, daß nach Beobachtungen Pfeffers, die ich aus eigener Erfahrung bestätigen kann, die Biegungsfestigkeit des Gelenkes bald nach Verdunkelung beständig wird, und sich auch bei der nachherigen Rückgangsbewegung nicht ändert.<sup>3)</sup> Die rückgängige Bewegung muß also infolge einer ungleichartigen Turgordruckänderung in beiden Gelenkhälften stattfinden; während in einer Hälfte die Expansion zunimmt, muß sie in der anderen abnehmen. Diese ungleichartige Turgordruckänderung nimmt auch Pfeffer an.<sup>4)</sup>

Wir müssen also einsehen, daß die Meinung Pfeffers in Bezug auf die Ursache der Blattbewegung nach Verdunkelung unbegründet ist, und daß die Turgordruckzunahme auch in beiden Gelenkhälften ungefähr gleich schnell vonstatten gehen kann. Die anfängliche Blattbewegung nach dem Beleuchtungswechsel kann also auch infolge einer ungleichen Zunahme der Turgordruckgröße selbst stattfinden; nach der Ausführung der Bewegung (des Hingangs) würde demnach der Turgordruck der einen Hälfte mehr zugenommen haben als derjenige der andern Hälfte.

In dieser Arbeit möchte ich nur den Mechanismus der paratonischen photonastischen, also durch den direkten Einfluß des Beleuchtungswechsels hervorgerufenen Blattbewegungen in Betracht ziehen.

Bevor ich nun zur Erklärung der photonastischen Krümmung übergehe, möchte ich erst darüber klar sein, daß auch die rück-

1) Period. Beweg. 1875. S. 43.

2) Abh. d. Sächs. Ges. Bd. XXX. III.

3) Period. Beweg. 1875. S. 93. 95. 105.

4) l. c. S. 93 u. 107.

gängige Blattbewegung, welche sich in Bezug auf die Turgordruckänderung in den Gelenkhälften so stark von der anfänglichen Bewegung unterscheidet und den Nachwirkungen ähnlich ist, durch den direkten Einfluß des Beleuchtungswechsels verursacht wird.

Entfernt man die Ursache einer paratonischen photonastischen Krümmung, so fängt diese sofort an, sich auszugleichen, bis schließlich die Ausgangslage erreicht ist. Wird z. B. die Verdunkelung einer die Variationsbewegungen aufweisenden Pflanze, bevor die Rückgangsbewegung begonnen hat, aufgehoben, so fängt das Blatt sofort in die Ausgangslage zurückzukehren an.<sup>1)</sup> Im Gegenteil dazu wird die rückgängige Bewegung, wenn eine solche angefangen hat, auch nach der stattgefundenen Beleuchtung ungehindert fortgesetzt.<sup>2)</sup> Wenn man die Versuchspflanze zunächst schwach und nachher, wenn die Krümmung schon fast aufgehört hat, zuzunehmen, jedoch noch vor dem Anfang des Rückganges, stärker verdunkelt, so bewegt sich das Blatt von neuem in derselben Richtung. Wenn aber die rückgängige Bewegung schon angefangen hat, so übt die verstärkte Verdunkelung keinen Einfluß auf diese Bewegung aus, trotz der neuen Verdunkelung setzt das Blatt fort, sich in die Ausgangslage zurückzukrümmen. Hindert man andererseits das Blattgelenk, nach dem Beleuchtungswechsel sich zu krümmen und befreit man dasselbe nach Verlauf der Zeit, während welcher das freie Blatt gewöhnlich schon die anfängliche Bewegung beendigte und den Rückgang anfangt, so beginnt doch „der Hingang“, nach welchem erst der Rückgang folgt. Der Versuch zeigt also, daß der Rückgang nur nach „dem Hingang“ stattfinden kann, daß die rückgängige Bewegung auch in dieser Beziehung mit den Nachwirkungen ähnlich ist. Daß diese rückgängige Bewegung gleicher Natur wie die der Nachwirkungen ist, wird auch durch die Tatsache bestätigt, daß, je schwächer die Nachwirkungen bei einer Pflanze sind, desto schwächer und der paratonischen Beleuchtungswirkung um so mehr nachgebend sind auch die rückgängigen Bewegungen (z. B. bei Blättchen von *Mimosa*).

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß die rückgängige Bewegung kaum durch direkten Einfluß des Beleuchtungswechsels, vielmehr aber durch die anfängliche Krümmung verursacht wird.

Ich fühle mich also veranlaßt, die rückgängige Bewegung gemeinsam mit den Nachwirkungen und autonomen Bewegungen in einem anderen Aufsatz zu betrachten.

Wenden wir uns jetzt den paratonischen photonastischen Blattbewegungen zu.

<sup>1)</sup> Siehe die Kurven in der letzten Arbeit Pfeffers. S. 319. 338. Dasselbe habe ich mehrmals an *Desmodium gyrans* (siehe S. 313 dieses Aufsatzes), *Mimosa pudica* (Blattstiele), *Phaseolus multiflorus* (dreigeteilte Blätter), *Robinia Pseudacacia* u. a. beobachtet. In den Fällen, wo die Beleuchtung nur langsam wirkt, wie z. B. bei primären Blättern von *Phaseolus vitellinus*, wird die angestrebte Bewegung durch Verdunkelung sofort gehindert (Pfeffer, Curv. S. 354. 360.)

<sup>2)</sup> Vergleiche z. B. Kurven, die auf den Seiten 319 u. 325 in der zitierten Abhandlung Pfeffers angeführt werden.

Vor allem hätten wir zu beantworten, weshalb Verdunkelung eine ungleiche Turgordruckzunahme in den antagonistischen Gelenkhälften hervorruft.

Betrachten wir einen Fall, wo Verdunkelung eine Senkung des Blattes bewirkt. Solch einen Fall stellt die Blättchenbewegung des dreigeteilten *Phaseolus*-Blattes dar. Die Senkung der Blättchen wird hier nach meinen Versuchen auch dann beobachtet, wenn die beiden Gelenkhälften durch eine geeignete Einrichtung (seitliche Beleuchtung, Beleuchtung der unteren Hälfte von unten mittelst eines Spiegels) in gleichem Grade beleuchtet sind. Hier haben wir es also mit einer photonastischen Bewegung zu tun.<sup>1)</sup>

Da Verdunkelung die Turgordruckerhöhung infolge der Permeabilitätsänderung der Plasmamembran für gelöste Stoffe verursacht, so kommt man unwillkürlich auf den Gedanken, daß die Ursache der ungleichen Reaktion der Hälften in der Plasmapermeabilität ihrer Zellen zu suchen ist. In Paragraphen III und IV dieser Arbeit wurde gezeigt, daß Verdunkelung eine relativ ähnliche Permeabilitätsverminderung der Plasmamembran der Gelenkzellen, sowie auch der Epidermiszellen von *Tradescantia discolor* und *Spirogyra* hervorruft (die Permeabilität wird 1,2—1,8 mal so klein als im Hellen). Andererseits sahen wir auch, daß, je größer die Permeabilität ist, einen desto ansehnlicheren Einfluß übt ihre Änderung auf den Turgordruck aus.<sup>2)</sup>

Es wäre also sehr wahrscheinlich, daß die größere Turgordruckzunahme in der oberen Gelenkhälfte infolge der größeren Permeabilität der Plasmamembran ihrer Zellen stattfindet.

In der Tat, vergleichen wir die in Paragraph III angeführten der Permeabilität der Plasmamembran proportionalen Größen  $\alpha$  und  $\mu$  mit den oberen und den unteren Gelenkhälften der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus*, so sehen wir ein, daß die Per-

<sup>1)</sup> Pfeffer, Abh. d. K. Sächs. Ges. Bd. XXX. No. III. S. 363.

<sup>2)</sup> Bezeichnen wir den osmotischen Druck des Zellsaftes in Voraussetzung, daß die Plasmamembran absolut impermeabel für gelöste Stoffe ist, durch  $P$ , den Permeabilitätsfaktor der Membran in einem Falle durch  $\mu_1$  und denjenigen im anderen Falle durch  $\mu_2$ , wobei  $\mu_1 > \mu_2$  ist, so haben wir die folgenden Ausdrücke für die tatsächlichen osmotischen Drucke des Zellsaftes:  $P(1 - \mu_1)$  und  $P(1 - \mu_2)$  (siehe meinen mehrmals zitierten Aufsatz S. 204—205). Setzen wir nun voraus, daß die Permeabilität der Plasmamembran in beiden Fällen unter dem Einfluß von Verdunkelung  $n$ -mal kleiner geworden ist. Wir

haben also jetzt für die osmotischen Drucke:  $P\left(1 - \frac{\mu_1}{n}\right)$  und  $P\left(1 - \frac{\mu_2}{n}\right)$ .

Der osmotische Druck hat sich also jetzt im ersten Falle um  $P\left(1 - \frac{\mu_1}{n}\right)$

—  $P(1 - \mu_1) = \mu_1\left(1 - \frac{1}{n}\right)$  und im zweiten Falle um  $\mu_2\left(1 - \frac{1}{n}\right)$  vergrößert.

Da  $\mu_1 > \mu_2$  so ist auch  $\mu_1\left(1 - \frac{1}{n}\right) > \mu_2\left(1 - \frac{1}{n}\right)$ . Auf demselben Wege könnten wir auch beweisen, daß die Vergrößerung der Permeabilität Verkleinerung des osmotischen Druckes da um eine größere Zahl bewirkt, wo die Permeabilität größer ist. Freilich ist der osmotische Druck nur ein Teil des Turgordruckes, doch kann die Veränderung des anderen Teiles (Zentraldruck) nur unwesentliche Schwankungen des Turgordruckes herbeiführen (siehe meinen zitiert. Aufsatz, S. 203).

meabilität der oberen Gelenkhälften stets größer als diese der unteren ist. Ich führe diese Größen zusammen an:

Größen  $\alpha$ .

Obere Gelenkhälfte:	0,0044	0,0035	0,0029	0,0064	0,0046	0,0044
Untere „	0,0023	0,0014	0,0017	0,0038	0,0039	0,0033

Größen  $\mu$ .

Obere Gelenkhälfte:	0,418	0,438	0,442	0,341
Untere „	0,243	0,363	0,362	0,213

Von mir wurde eine große Anzahl der Gelenke untersucht und immer die gleichen Resultate gefunden.

Im Gegensatz dazu zeigt die Untersuchung, daß in den Blattgelenken von *Lourea sespertilionis*, bei welcher Verdunkelung eine Hebung des Blattstieles veranlaßt,<sup>1)</sup> die Plasmapermeabilität der Zellen der oberen Hälfte kleiner als diese der unteren ist.

In den Fällen, wo die Erhellung sowie auch die Verdunkelung nur eine sehr langsame Bewegung hervorruft, so zum Beispiel bei den primären Blättern von *Phaseolus vulgaris* var. Tausend für eine,<sup>2)</sup> konnte die Methode der isotonischen Koeffizienten keinen Unterschied in der Plasmapermeabilität der oberen und unteren Gelenkhälften aufdecken. Bei einer langen Beleuchtungseinwirkung kann sich aber doch ein Unterschied in der Turgordruckabnahme der beiden Hälften bilden, wenn auch der Unterschied in der Permeabilität so klein ist, daß er übersehen werden kann.

Da der Turgordruck der einen Gelenkhälfte sich nach Verdunkelung stärker vergrößert als derjenige der anderen Hälfte, so ist auch die Kraft, mit welcher die Wasseraufsaugung durch die erstere Hälfte stattfindet, und daher auch die Geschwindigkeit dieser Aufsaugung größer. Demnach wäre auch der Fall nicht ausgeschlossen, wo die rückgängige Bewegung gleichzeitig mit der zunehmenden Biegungsfestigkeit beobachtet würde.

Wir kommen also zu dem Schluß, daß die Bewegung des Blattes nach Verdunkelung infolge einer ungleichen Plasmapermeabilität für gelöste Stoffe in den Zellen der oberen und unteren Gelenkhälften stattfindet. In derjenigen Hälfte, in welcher diese Permeabilität größer ist, wird durch Verdunkelung auch eine größere Turgordrucksteigerung verursacht, welche das Blatt nach der Seite der Hälfte mit kleinerer Permeabilität bewegt.

Wenden wir uns jetzt der Erklärung der Blattbewegung bei *Mimosa* zu.

<sup>1)</sup> Pfeffer, Abh. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd. XXX. 1908. III. p. 375.

<sup>2)</sup> Pfeffer, l. c. p. 340 u. ff.

Nach neueren Untersuchungen Pfeffers<sup>1)</sup> stellt die Bewegung des Blattstieles von *Mimosa* den kompliziertesten Fall der bekannten photonastischen Bewegungen dar. Der genannte Verfasser unterscheidet zwei Arten von Bewegungen bei *Mimosa*: die gewöhnliche photonastische Bewegung, welche durch die Erhellung am Morgen verursacht und abends ausgeführt wird (l. c. p. 306), und die Bewegung, welche „vermutlich auf einer besonderen photonastischen Reaktion beruhen“ soll (l. c. p. 383), und durch eine plötzliche Verdunkelung am Tage bewirkt wird (l. c. p. 415). Die erstere Bewegung soll sich in einer langsamen Senkung äußern, während die letztere bei *Mimosa pudica* in einer Hebung des Blattstieles besteht, wobei „in einem empfindlichen Blattstielgelenk eine ebenso schnelle Bewegungsreaktion ausgelöst wird wie durch eine Erschütterung“ (l. c. p. 415). Bei einer plötzlichen Verdunkelung von *Mimosa Spegazzinii* soll dagegen „nur eine schwache Reaktion und zwar teilweise eine geringe Hebung, teilweise eine geringe Senkung des Blattstieles beobachtet“ werden (l. c. p. 383). Doch scheint Pfeffer auch diese Reaktion für eine besondere Reizauslösung zu halten (l. c. p. 378).

Betrachten wir zunächst die Bewegung des Blattstieles von *Mimosa* bei Verdunkelung am Tage und versuchen wir zu entscheiden, ob sie wirklich eine besondere photonastische Reaktion ist, welche mit der Empfindlichkeit des Gelenks zur Erschütterung verbunden ist.

Vor allem mache ich darauf aufmerksam, daß die Blattstielhebung von *Mimosa pudica* nach einer plötzlichen Verdunkelung durchaus nicht so rasch stattfindet, wie die Senkung nach einer Erschütterung. Während die letztere höchstens einige Sekunden verlangt, dauert die erstere, wenn die Verdunkelung eine vollständige und das Blatt kräftig und groß genug ist, wenigstens  $\frac{1}{2}$  Stunde, gewöhnlich aber 1— $1\frac{1}{2}$  Stunden. Diese Reaktion ist überhaupt nicht mit der Empfindlichkeit des Gelenkes gegen Erschütterung verbunden, weil sie bei Blättchen, sekundären Blattstielen und jungen Blättern von *Mimosa*, welche auf Erschütterung reagieren, fehlt. Im Gegenteil findet sie in normaler Weise statt, wenn die Empfindlichkeit des Gelenkes durch eine sehr lange dauernde Erschütterung (z. B. durch starken Wind während 3 Tagen) oder durch niedrige Temperatur (unter  $15^{\circ}$  C) aufgehoben wird.

Weiter soll nach Pfeffer die Hebung der Blattstiele von *Mimosa pudica* nur bei einer plötzlichen Verdunkelung stattfinden. Diese Ansicht kann ich leider nicht bestätigen; eine, wenn auch etwas kleinere Hebung als bei plötzlicher Verdunkelung konnte ich stets beobachten, wenn ich mittags die Pflanze sogar einer sich während  $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden allmählich verstärkten Verdunkelung unterwarf. Der Blattstiel hob sich aber stets um den gleichen Winkel, wenn das Hebungsmaximum bei plötzlicher Verdunkelung während einer Stunde erreicht war und die allmähliche Verstärkung der Verdunkelung nicht länger als auf diese Zeitdauer ausgedehnt wurde.

<sup>1)</sup> Abh. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. 1907. Bd. XXX. No. III.

Die Blattstielhebung bei *Mimosa pudica* unterscheidet sich in ihrem Aussehen gar nicht von der Senkung des mittleren Blättchens des *Phaseolus*-Blattes nach Verdunkelung. Die Bewegung geht manchmal sogar bei *Phaseolus* etwas schneller vonstatten. Ich führe hier ein Beispiel an. Das Blättchen war seitlicher Beleuchtung ausgesetzt worden, und wurde also daher die heliotropische Krümmung in der Bewegungsrichtung ausgeschlossen. Im Versuche wurden die nach unten offenen Winkel gemessen. Die Temperatur: 18° C.

	<i>Phaseolus multiflorus.</i>	<i>Mimosa pudica.</i>
11 Uhr morgens	174°	110°
nun wurden die Pflanzen verdunkelt.		
11 Uhr 15 Min.	166°	115°
11 „ 30 „	154°	127°
1 „ 45 „	150°	132°

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß sich die Blattstielhebung bei *Mimosa pudica* nach Verdunkelung am Tage von anderen photonastischen Reaktionen durch nichts unterscheidet und es keinen Grund' gibt, diese Bewegung als eine besondere photonastische Reaktion zu betrachten.

Nach der Hebung des Blattstieles von *Mimosa pudica* im Dunkeln beginnt stets sofort die rückgängige Bewegung, welche sowohl von Pfeffer als auch von Wiedershein beobachtet wurde, wobei das Blatt mehr oder minder in die Ausgangslage zurückgeführt wird. Bald geht die Senkung nur bis in die Nähe der früheren Höhe, bald schreitet sie aber noch weiter, so daß der Blattstiel nach der Herstellung des Gleichgewichts eine bedeutend niedrigere Lage im Vergleich zur Ausgangslage einnimmt. Der ganze Vorgang (also Hin- und Rückgang) verlangt bei einer vollständigen Verdunkelung 2—3 Stunden.

Wenn sich also die Blattstielhebung nicht von der gewöhnlichen photonastischen Bewegung unterscheiden läßt, so kann man dasselbe nicht von der rückgängigen Blattstielbewegung sagen. Vor allem fällt in die Augen, daß 1. wie meine Versuche zeigten, sich die Biegefestigkeit des Blattstielgelenkes während des ganzen Vorganges also der Hebung sowie auch der Senkung vergrößert. Das kann man sehr leicht beweisen, wenn man den Versuch bei 13—15° C ausführt und dadurch die Reizbarkeit vermindert. Weiter unterscheidet sich die rückgängige Bewegung bei *Mimosa* von derjenigen anderer Objekte dadurch, daß 2. sie sofort nach der Hebung beginnt, daß sie 3. durch eine Hinderung der Hebung nicht beseitigt wird, und daß sie 4. durch eine verstärkte Verdunkelung sofort in die Hebung verwandelt wird. Das Gesagte ersieht man aus den folgenden Versuchsbeispielen.

Um den erwähnten Unterschied zu veranschaulichen, führe ich zugleich auch meine Versuche mit dem mittleren Blättchen der dreigeteilten Blätter von *Phaseolus multiflorus* an. In den

Tabellen sind die nach unten offenen Winkel ( $\alpha$ ) zwischen dem Stengel (resp. dem Blattstiele) und dem Blattstiele (resp. der Blättchenlamina) angegeben. Die Winkeldifferenz ( $\alpha_2 - \alpha_1$ ) drückt die Biegungsfähigkeit (also eine der Biegungsfestigkeit umgekehrte Größe) aus. Um diese Differenz größer zu machen, wurde bei *Phaseolus* an der Blättchenlamina eine 0,1 g schwere Wachskugel befestigt (mittels einer Glasnadel, die an der Hauptrippe befestigt war).

<i>Mimosa pudica</i> (14° C)			<i>Phaseolus multiflorus</i> (18° C)		
Uhr	Winkel $\alpha$ in °	Winkel- diff. $\alpha_2 - \alpha_1$	Uhr	Winkel $\alpha$ in °	Winkel- diff. $\alpha_2 - \alpha_1$
11 U. vorm.	111	51	10 U. vorm.	150	45
nun wurde die Pflanze verdunkelt			nun wurde die Pflanze verdunkelt		
11 U. 30 M.	118	45	10 U. 40 M.	139	38
12 U.	124	40	11 U. 10 M.	135	33
12 U. 30 M.	130	37	12 U. 30 M.	147	33
1 U. nachm.	125	35	1 U. 30 M.	148	33
1 U. 30 M.	120	33			
2 U. nachm.	115	30			

*Mimosa pudica*

(18° C, kleines Blatt)

	in °
10 U. morgens	105
die Pflanze wurde schwach verdunkelt	
10 U. 10 Min.	108
10 „ 20 „	110
10 „ 25 „	112
10 „ 30 „	114
10 „ 35 „	112
10 „ 40 „	110
nun wurde die Pflanze vollständig verdunkelt	
10 U. 45 Min.	111
10 „ 50 „	112
10 „ 55 „	114
11 „ 10 „	120

*Phaseolus multiflorus*

(19° C)

	in °
12 U. mittags	177
die Pflanze wurde schwach verdunkelt	
12 U. 30 Min.	130
1 „ 30 „	123
1 „ 50 „	131
nun wurde die Pflanze vollständig verdunkelt	
2 U. 30 Min.	151
2 „ 50 „	160

*Mimosa pudica.*

Um 5° über dem Blattstiele wurde in den Gradbogen eine Stecknadel eingestochen und zwar so, daß das Blatt an der Hebung gehindert wurde. Das Blatt machte vorher die Hebung während einer Stunde durch.

	in °
10 U. morgens	89
nun wurde die Pflanze verdunkelt	
10 U. 15 Min.	93
10 „ 30 „	94 (also an der Stecknadel)
11 „ 30 „	94 (noch an der Stecknadel)
Die Stecknadel wurde vorsichtig entfernt.	
11 U. 50 Min.	92
12 „ 15 „	88
1 „ — „	—

*Phaseolus multiflorus.*

Um 5° unter der an der Hauptrippe befestigten Glasnadel, welche die Winkel anzeigte, wurde in den Gradbogen eine Stecknadel eingestochen und zwar so, daß das Blatt an der Senkung gehindert wurde. Das Blatt machte vorher die Senkung während zwei Stunden durch.

	in °
12 U. mittags	165
nun wurde die Pflanze verdunkelt	
12 U. 15 Min.	160 (also an der Stecknadel)
2 „ nachm.	160 (noch immer an der Stecknadel)
2 „ 30 Min.	160 (dasselbst)
3 „ — Min.	160 (dasselbst)
Die Stecknadel wurde entfernt	
3 U. 30 Min.	130
5 „ nachm.	119
5 „ 50 Min.	125
6 „ 30 „	138

Es ist also klar, daß sich die rückgängige Bewegung (Senkung) bei *Mimosa pudica* von der rückgängigen Bewegung bei *Phaseolus* unterscheidet. Wie früher erwähnt, ändern sich die Turgordrucke der beiden Hälften bei der rückgängigen Bewegung von *Phaseolus* in entgegengesetztem Sinne; um den Sachverhalt bei *Mimosa pudica* zu erforschen, stellte ich Versuche mit operierten Gelenken an. Es wurden zwei kräftige Blätter ausgewählt, welche bei Verdunkelung am Tage ihre Hebung während ungefähr einer Stunde beendet und den Hin- und Rückgang in ungefähr 3 Stunden durchgemacht hatten. Bei einem Blatt wurde alsdann die obere, beim anderen die untere Gelenkhälfte vollständig entfernt und die Wunde mit Vaseline bestrichen. Ich führe die nach Verdunkelung abgemessenen Winkel an.

Aus der umseitig angeführten Tabelle ersieht man, daß sich die Blätter mit der entfernten oberen Gelenkhälfte nach Verdunkelung rasch erheben, ihre maximale Höhe schon in einer Stunde erreichen, um später fast unbeweglich zu bleiben. Die Blätter, an welchen die untere Hälfte entfernt wurde, senken sich dagegen nur sehr langsam, indem sie das Minimum ihrer Höhe nicht früher als in 3 Stunden erreichen. Die Erhöhung des Turgordruckes in der unteren Hälfte findet somit dreimal so schnell als

in der oberen statt. Die Bewegung des nicht operierten Blattes sowie auch die während des ganzen Vorganges stattfindende Biegungsfestigkeitszunahme wird also dadurch begreiflich. Nicht minder klar wird es uns auch, weshalb die allmähliche Verdunklung, wenn die Verstärkung der Dunkelheit auf eine zu große Zeitdauer ausgedehnt wird, zur Hebung um kleinere Winkel führt. Wenn diese auf 3 Stunden ausgedehnt würde, könnte man offenbar keine Hebung beobachten.<sup>1)</sup>

*Mimosa pudica* (24, VII).

Obere Hälfte entfernt		Untere Hälfte entfernt		Nicht operiertes Gelenk	
Uhr, Min.	Winkel in °	Uhr, Min.	Winkel in °	Uhr, Min.	Winkel in °
8 U. vorm.	117 verdunk.	8 U. vorm.	48 verdunk.	8 U. vorm.	109 verdunk.
8 „ 5 Min.	119	8 „ 5 Min.	48	8 „ 5 Min.	110
8 „ 10 „	121	8 „ 10 „	48	8 „ 10 „	112
8 „ 15 „	123	8 „ 15 „	48	8 „ 15 „	114
8 „ 20 „	126	8 „ 50 „	47	8 „ 20 „	116
8 „ 30 „	131	9 „ 30 „	46	8 „ 30 „	120
8 „ 40 „	135	10 „ — „	44	8 „ 40 „	125
8 „ 50 „	137	10 „ 40 „	42	8 „ 50 „	135
9 „ — „	138	11 „ 20 „	41	9 „ — „	139
10 „ — „	142	12 „ — „	40	9 „ 10 „	141
12 „ — „	142		wied. erh.	9 „ 20 „	140
12 „ 50 „	142	12 „ 10 „	45	9 „ 30 „	135
	wied. erh.	12 „ 20 „	48	10 „ — „	123
12 „ 55 „	138	1 „ 15 „	48	11 „ — „	115
1 „ 15 „	125			11 „ 20 „	110
2 „ 15 „	116			12 „ 15 „	105
				12 „ 30 „	104

Nach der Herstellung des Gleichgewichtes nimmt das Blatt, wie erwähnt, fast die Ausgangslage, bisweilen aber eine noch niedrigere Lage ein. Die Expansionskraft nimmt also in der oberen Gelenkhälfte etwas schwächer oder stärker als in der unteren Hälfte zu. Bei der Beurteilung dieser Erscheinung muß man aber beachten, daß die untere Gelenkhälfte von *Mimosa pudica* bei älteren Blättern stets stärker als die obere Hälfte entwickelt ist. So ist z. B. nach Dutrochet<sup>2)</sup> das Verhältnis obere Hälfte zu unterer Hälfte 3:5, nach Pfeffer<sup>3)</sup> und Millardet<sup>4)</sup> 6:7 gleich. Somit ist es sehr wahrscheinlich, daß sich der Turgordruck der Zellen in der oberen Hälfte stets stärker vergrößert als derselbe der unteren Hälfte. In der Tat zeigen die Tabellen (S. 324), daß die Plasmapermeabilität in den oberen Gelenkhälften bei *Mimosa pudica* meist größer ist als diejenige in der unteren, und

<sup>1)</sup> Möglicherweise gesellt sich der Blattstielsenkung, welche im Falle des nicht operierten Gelenkes von *Mimosa* infolge der ungleichen Geschwindigkeit der Turgordruckzunahme stattfindet, noch eine Senkung infolge der Gelenkkrümmung zu, welche letztere, wie wir sahen, auch bei *Phaseolus* eine Turgordruckabnahme in der oberen Gelenkhälfte hervorruft.

<sup>2)</sup> Mémoires p. serv. à l'hist. v. vég. Brüssel 1837.

<sup>3)</sup> Physiologische Untersuchungen. 1873.

<sup>4)</sup> Nouv. rech. sur la périodicité d. l. tension. 1869. S. 9.

eine relativ gleiche Permeabilitätsverminderung eine größere Turgordruckzunahme in den Zellen der oberen Hälfte herbeiführen muß.

Versuchen wir nun die Ursache der ungleich schnellen Turgordruckerhöhung in den beiden Gelenkhälften, welche eine raschere Wasseraufsaugung durch die untere Hälfte verursacht, aufzudecken.

Da die Kraftgröße, mit welcher die Wasseraufsaugung stattfindet, in der oberen Hälfte sogar ansehnlicher als in der unteren ist, so kann die Ursache der schnelleren Erhöhung des Turgordruckes in der unteren Hälfte nur in der ungleichen Durchgängigkeit der Wasser leitenden Wege gesucht werden.

Betrachtet man einen Gelenkschnitt von *Mimosa pudica* unter dem Mikroskop, so fällt vor allem in die Augen, daß, wie es schon seit Brücke bekannt war, die Zellwände in der oberen Hälfte stets drei- bis viermal so dick als diese in der unteren sind. Das Wasser, das von den Zellen aufgesogen wird, muß selbstverständlich vorher die Zellwände passieren; es erscheint daher begreiflich, daß die Filtration durch die dickere Membran viel langsamer stattfindet.

Um das Gesagte zu prüfen, wenden wir uns der Beobachtung der Bewegung an den ganz jungen Blättern von *Mimosa pudica*, in deren Gelenken noch kein Unterschied an der Membrandicke der Zellen in den beiden Gelenkhälften zu bemerken ist, zu. Dazu eignen sich am besten die Blätter, welche schon gegen Erschütterung empfindlich sind, aber ihre Fieder noch nicht entfaltet haben. Die Beobachtung zeigt, daß eine Verdunklung solcher Blätter am Tage keine Hebung, sondern entweder eine Senkung der Blattstiele oder keine Bewegung, je nach dem, ob die untere Gelenkhälfte schwach oder stark ausgebildet ist, hervorruft.

Die ausgesprochene Hypothese über die Ursache der ungleich schnellen Turgordruckzunahme in den beiden Gelenkhälften wird auch durch die Tatsache bestätigt, daß die Blattstiele von *Mimosa Spegazzinii* nach Verdunkelung „nur eine schwache Reaktion, und zwar teilweise eine geringe Hebung, teilweise eine geringe Senkung“ aufweisen. In der Tat zeigt die Untersuchung, daß die Zellwanddicke in der unteren und oberen Hälfte des Blattstielgelenkes von *Mimosa Spegazzinii* ungefähr gleich ist. Die Zellen mit verdickten Membranen sind hier und da in den beiden Gelenkhälften zerstreut. Die Ausbildung der unteren Hälfte variiert aber bei *Mimosa Spegazzinii* nicht weniger als bei *Mimosa pudica*. Wenn also die untere Hälfte verhältnismäßig schwach ausgebildet ist, müssen wir eine Senkung erwarten und umgekehrt.

In Übereinstimmung mit der ausgesprochenen Voraussetzung ist auch die Blattstielbewegung nach Erhellung. Setzt man die Pflanze, nachdem sie eine zeitlang im Dunkeln gewesen ist, ins Helle, so beobachtet man, wenn die Verdunkelung nicht lange (weniger als eine Stunde) gedauert hat, daß sich die Blattstiele während einer kurzen Zeit einfach in die Ausgangslage zurücksenken. Waren dagegen die Blattstiele schon im Dunkeln gesunken, so senken sie sich doch von neuem nach Erhellung, um sich aber bald wieder in die Ausgangslage vor der Verdunkelung zurückzuheben.

Nachdem uns also die Ursache der Blattstielhebung am Tage klar geworden ist, wollen wir die andere photonastische Reaktion betrachten, welche bei *Mimosa* beobachtet wird und in der abendlichen Senkung und der Hebung am Morgen besteht.

Pfeffer meint, wie früher erwähnt, daß die abendliche Senkung der Blattstiele bei *Mimosa* durch Erhellung am Morgen verursacht und erst abends ausgeführt wird. Seit Brücke und Pfeffer ist aber bekannt, daß die Biegungsfestigkeit des Gelenkes abends zunimmt. Auch zeigten meine Operationsversuche, daß sich der Turgordruck in den beiden Gelenkhälften, in der oberen Hälfte aber mehr als in der unteren, vergrößert. Es ist also unmöglich, daß die Erhellung am Morgen eine Turgordrucksteigerung verursachen könnte, denn die Erhellung ruft ja doch eine Permeabilitätsvergrößerung und Abnahme des Turgordrucks hervor. Es haftet somit etwas Unbegreifliches an den Voraussetzungen Pfeffers.

Pfeffer zieht den erwähnten Schluß in Bezug auf die Ursache der abendlichen Senkung der Blattstiele bei *Mimosa* nach der Analogie mit den primären Blättern von *Phaseolus vulgaris*. Die Kurven, welche von Pfeffer an *Mimosa* erhalten wurden, sind aber, wie man leicht einsehen kann, von denselben bei *Phaseolus* sehr verschieden. Wenn die abendliche Senkung bei *Mimosa* wie bei *Phaseolus* durch Erhellung am Morgen verursacht würde, so würde man, nachdem die Nachwirkungen durch eine ununterbrochene Beleuchtung beseitigt waren, nach Erhellung am Morgen stets wieder die abendliche Senkung beobachten, wie es bei *Phaseolus* der Fall ist. Von Pfeffer wurde aber dabei eine ganz andere Kurve erhalten: die abendliche Senkung kommt in seinen Versuchen nach der Beseitigung der Nachwirkungen nicht mehr zum Vorschein;<sup>1)</sup> im Gegenteil dazu beginnen jetzt die Blattstiele sich am Abend zu heben, so daß wir nur von einer abendlichen Hebung sprechen durften. Auf Grund dieser Beobachtung könnte man mit Sicherheit schließen, daß die abendliche Blattstielsenkung durch Nachwirkung verursacht wird.

In seiner früheren Arbeit kam bekanntlich Pfeffer zu dem Schlusse, daß die abendliche Senkung der Hauptblattstiele bei *Mimosa pudica* durch eine vermehrte Kompression, welche die untere Hälfte des Gelenkes mit der Bewegung der sekundären Blattstiele erfährt, verursacht wird.<sup>2)</sup> In der letzten Arbeit sagt aber Pfeffer, daß „das Festbinden bzw. Loslassen der sekundären Blattstiele keine auffälligen Änderungen im Gange der Schlafbewegungen des Blattstieles von *Mimosa pudica* veranlaßt.“<sup>3)</sup> Aus meiner Erfahrung kann ich bestätigen, daß das Festbinden der sekundären Blattstiele gegen Abend die abendliche Senkung der Blätter dieser Pflanze nicht verhindert, und daß ein künstliches Zusammenbringen dieser Blattstiele am Tage (im Hellen oder Dunkeln) nur eine Senkung der Blätter um 5—10° herbeiführt.

<sup>1)</sup> Pfeffer, l. c. S. 380. Vergl. mit Kurve S. 346.

<sup>2)</sup> Periodische Bewegungen. S. 171.

<sup>3)</sup> Abhandl. d. K. Sächs. Ges. Bd. XXX. S. 384.

Doch kann ich auch die Beobachtung Pfeffers bestätigen, daß ein dauerndes Festbinden der sekundären Blattstiele öfters das Aufhören der erwähnten abendlichen Senkung zur Folge hat. Und wenn es nicht immer gelingt, so könnte dies, meiner Meinung nach, darauf hinweisen, daß die Nachwirkungen, wenn sie groß genug sind, durch die Beseitigung der anfänglichen Ursache, die sie hervorgerufen, nicht immer zum Stillstand gebracht werden können, andererseits könnte auch ein anderer Faktor diese Nachwirkungen hervorrufen. Dieser Faktor könnte z. B. die durch paratonische Einwirkung der Dämmerung hervorgerufene Senkung der ganz jungen Blätter sein, welche, wie früher erwähnt, auch bei Verdunklung am Tage beobachtet wird.

Daß die abendliche Blattsenkung bei *Mimosa pudica* durch Nachwirkungen verursacht wird, zeigten auch meine Versuche an den Gelenken, an welchen die oberen oder die unteren Hälften entfernt waren. Die Beobachtung über die Blattstielbewegung am nächsten Tage nach der Operation wies nämlich darauf hin, daß die bald nach 12 Uhr beginnende Blattsenkung bis zum Anfang der Beleuchtungsabnahme (gegen 4—5 Uhr) durch eine ungleichsinnige Turgordruckänderung in beiden Gelenkhälften verursacht wird. Die Abnahme der täglichen Beleuchtung ruft aber später eine Turgordruckvergrößerung in beiden Gelenkhälften hervor, welche die bisher infolge der Nachwirkung stattfindende Abnahme des Turgordruckes in der unteren Gelenkhälfte in eine verhältnismäßig schwache Zunahme verwandelt, die alsdann während der ganzen Nacht bis zum Tagesanbruch vorschreitet. Die paratonische Reaktion der oberen Gelenkhälfte am Abend wird aber schon gegen 7—8 Uhr (fast völlige Dunkelheit) von der durch die rückgängige Bewegung (Nachwirkung) verursachte Abnahme des Turgordrucks überwunden. Daß auch die nach 4—5 Uhr stattfindende Turgordruckzunahme in dieser Hälfte nicht durch eine alleinige Wirkung der Beleuchtungsabnahme verursacht wird, sondern eine Summe dieser und der Nachwirkung ist, folgt daraus, daß eine Verdunkelung am Tage, mag sie auch mehrere Stunden dauern, nie solch eine große Bewegung der Blattstiele mit der entfernten unteren Gelenkhälfte hervorruft, wie sie abends stattfindet (abends ist der Bewegungswinkel meist 4—10 mal so groß). Im Gegenteil, der Bewegungswinkel des Blattstieles mit der entfernten oberen Hälfte ist nach Verdunkelung am Tage doppelt so groß und noch mehr als abends. Es ist also auch der Fall denkbar, wo die Nachwirkung so groß wäre, daß sich der Turgordruck der unteren Hälfte abends verminderte. Meist ist aber diese Hälfte empfindlicher gegen paratonische Wirkung des Beleuchtungswechsels als gegen Nachwirkung.

Früher wurde auseinandergesetzt, daß die Beleuchtung nach der Herstellung des Gleichgewichtes bald eine Senkung, bald eine Hebung der Blattstiele von *Mimosa pudica* verursachen kann. In den meisten Fällen brachte aber in meinen Versuchen Verdunkelung nach der Herstellung des Gleichgewichtes eine Hebung und Erhellung, also eine Senkung herbei. Das gleiche betrifft auch *Mimosa Spegazzinii*. Uns wird also die Kurve, welche Pfeffer nach dem Beseitigen

der Nachwirkungen erhielt, ganz begreiflich. Ein wenig sonderbar ist es aber, daß die Erhellung im Versuche Pfeffer eine zu große Senkung und die Verdunkelung eine zu starke Hebung hervorrief. Es sei aber darauf aufmerksam gemacht, daß Pfeffer seine Versuche an *Mimosa Spegazzinii* ausschließlich mit künstlicher Beleuchtung, bei welcher die Pflanze auch von unten mittels eines Spiegels belichtet wurde,<sup>1)</sup> ausführte. Die photonastische Reaktion muß also in den Versuchen Pfeffers verstärkt erscheinen; der Turgordruck der unteren Hälfte nahm nach Erhellung mehr ab und nach Verdunkelung mehr zu als bei den Pflanzen, welche sich in Tagesbeleuchtung befanden.

## VI. Nächste Ursache der verkehrten photonastischen Bewegungen infolge Richtungswechsels der Schwerkraft.

Bekanntlich führen die Blattgelenke nach der Umkehrung der die photonastischen Bewegungen aufweisenden Pflanzen negativ geotropische Krümmungen aus, welche, wie Pfeffer<sup>2)</sup> nachwies, durch eine ungleichartige Turgordruckänderung in den beiden Gelenkhälften verursacht werden (also eine Verminderung des Turgordrucks in der morphologischen unteren und eine Vergrößerung desselben in der oberen Gelenkhälfte). Nachdem die geotropische Krümmung der Gelenke ausgeführt ist, beobachtet man an den Pflanzen, deren Blätter sich beim Übergang in die Nachtstellung senken, die photonastischen Bewegungen, welche in gerade umgekehrter Weise stattfinden, d. h. es wird eine Blattbewegung in der Richtung nach der Wurzel hin am Tage und in der entgegengesetzten Richtung abends oder bei Verdunkelung beobachtet;<sup>3)</sup> im Gegenteil dazu führen die Pflanzen, deren Blätter oder Blättchen sich abends heben, nach der Umkehrung die verstärkten photonastischen Bewegung in der früheren Richtung aus.<sup>4)</sup>

Die Untersuchungen Pfeffers zeigten außerdem, daß die Verdunkelung der umgekehrten Pflanzen eine Vergrößerung des Turgordruckes in den beiden antagonistischen Gelenkhälften hervorruft, daß aber diese Vergrößerung in derjenigen Hälfte schneller stattfindet, in welcher bei normaler Pflanzenstellung eine langsamere Zunahme des Turgordrucks beobachtet wird (l. c. p. 142. 143).

Auf Grund der eben beschriebenen Ergebnisse kommt Pfeffer zu dem Schlusse, daß die Schwerkraft „die Amplitude der periodischen Bewegungen“ beeinflusst, nicht aber diese Bewegungen hervorruft (l. c. p. 143).

Dank den Versuchen A. Fischers<sup>5)</sup> wurde es später bekannt, daß bei einigen photonastische Variationsbewegungen ausführenden Pflanzen (*Phaseolus*, *Lupinus*) diese Bewegungen all-

1) Pfeffer, l. c. S. 288.

2) Periodische Bewegungen. 1875. S. 138. 140.

3) l. c. S. 141.

4) Pfeffer, l. c. p. 143.

5) Bot. Ztg. 1890. Bd. 48. S. 672.

mählich ausklingen, wenn man die Pflanzen um eine horizontale Achse des Klinostaten dreht. Auf Grund dieser Beobachtung teilt A. Fischer alle photonastische Bewegungen ausführenden Pflanzen in autonyktitrope, deren Bewegungen von der Schwerkraft unabhängig sind (ihre „nyktitropische Empfindlichkeit ist autonom“) und geonyktitrope, deren Bewegungen von der Schwerkraftsrichtung abhängig ist (l. c. p. 710—711). Nach Fischer ist diese Abhängigkeit gleich der Abhängigkeit der Bewegungen von der Temperatur. In gleicher Weise, wie die Bewegungen durch eine zu starke Erniedrigung oder Erhöhung der Temperatur gehindert werden können, können sie auch durch eine allseitige Schwerkraftswirkung zum Stillstand gebracht werden.

Mit der beschriebenen Meinung Fischers ist aber Noll<sup>1)</sup> nicht einverstanden, indem der letztere wohl mit Recht darauf hinweist, daß von gleicher Abhängigkeit der Bewegungen, von der Temperatur und der Schwerkraftsrichtung schon deshalb keine Rede sein kann, weil die umgekehrten Pflanzen die verkehrten Schlafbewegungen aufweisen. Auf Grund der theoretischen Betrachtungen kommt Noll zu dem Schlusse, daß wir es hier mit einer heterogenen Induktion zu tun haben; das Licht übt, seiner Meinung nach, einen anfänglichen Reiz aus, und dadurch wird der sekundäre Schwerkraftreiz, der die betreffende Bewegung hervorruft, verursacht (l. c. p. 13).

In der vorliegenden Arbeit möchte ich die betrachtete Erscheinung keiner theoretischen Behandlung unterziehen und beschränke mich auf die Erklärung derselben auf Grund der Voraussetzungen und Ergebnisse, welche in dieser Arbeit beschrieben wurden.

Vor allem würden wir zu entscheiden haben, welche Bedingungen in den Blattgelenken nach der Umkehrung der Pflanze geschaffen werden, und wodurch die photonastischen Bewegungen verkehrt werden.

Pfeffer zeigte, wie erwähnt, daß die Umkehrung der Pflanze eine Erhöhung des Turgordruckes in der morphologisch oberen Gelenkhälfte und eine Verminderung desselben in der unteren Hälfte hervorruft. Da die photonastischen Bewegungen infolge der Permeabilitätsänderungen der Plasmamembrane in den Gelenkzellen stattfinden, so würde es von großer Bedeutung sein, zu entscheiden, ob nicht etwa die Richtungsänderung der Schwerkraft eine Permeabilitätsänderung der Plasmamembran hervorruft und dadurch die geotropische Krümmung verursacht.

In der oben zitierten (S. 315) Arbeit fand Kerstan, daß bei der geotropischen Krümmung stets eine Konzentrationsvergrößerung des Zellsaftes in der sich ausdehnenden Gelenkhälfte und eine Verminderung in der komprimierten Hälfte beobachtet wird. Doch machte Kerstan bei der Konzentrationsbestimmung, wie erwähnt, keine Korrektur auf die Verminderung des Zellenvolums während der Plasmolyse. Dafür, daß bei der geotropischen

<sup>1)</sup> Noll, Heterogene Induktion. Leipzig 1892.

Krümmung anfänglich keine Konzentrationsänderung stattfindet, spricht die Tatsache, daß nach den Beobachtungen Kerstans diese Änderung erst  $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$  Stunden nach der Umkehrung beginnt (l. c. p. 189), während schon lange bekannt ist, daß die geotropische Krümmung auch an dem von Kerstan untersuchten Objekte (primäre Blätter von *Phaseolus vulgaris*) schon nach 10—25 Minuten beobachtet wird.<sup>1)</sup> Auch in meinen Versuchen mit primären Blättern von *Phaseolus vulgaris* (var. Taus. f. eine) war die geotropische Krümmung in  $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$  Stunden schon vollendet.

Die Versuche, welche von mir an den dreigeteilten Blättern von *Phaseolus multiflorus* angestellt wurden, zeigten, daß bei der geotropischen Krümmung eine analoge Erscheinung beobachtet wird wie bei der photonastischen Krümmung. Die Salpeterwertänderung des Zellsaftes in den antagonistischen Gelenkhälften ist nur ein sekundärer Vorgang, der durch eine sehr große Permeabilität der Plasmamembran der Gelenkzellen für die im Zellsaft gelösten Stoffe, welche nach der Seite der kleineren Konzentration stets diosmieren, bedingt wird. Hindert man die Krümmung des Gelenks nach der Umkehrung, so bleibt auch die Salpeterwertänderung aus. Daß Kerstan in einem von ihm beschriebenen Versuche eine Salpeterwerterhöhung im Blattstielgelenke von *Phaseolus multiflorus* auch dann beobachtete, als er das Blatt durch einen unverrückbar fixierten Draht an der Bewegung hinderte, so wird dies wahrscheinlich dadurch erklärt, daß sich das Gelenk auch bei Hinderung des Blattstieles an der Bewegung krümmte. In meinen Versuchen wurden Gelenke der Seitenblättchen dadurch an der Krümmung verhindert, daß man die Blattlamina auf die andere Seite bog und mittelst Zwirn an den Blattstiel anband. 6 Stunden nach der Umkehrung, während welcher nach Kerstan die Konzentrationsänderung stattfindet, wurden alsdann die Konzentrationen der Gelenkzellen an dem gebundenen und freigebliebenen Blättchen desselben Blattes verglichen und kein Unterschied gefunden.

Die Salpeterwertbestimmung an einem und demselben Gelenke vor und nach der Richtungsänderung der Schwerkraft, in der Weise ausgeführt, wie es bei der Untersuchung über die Einwirkung des Beleuchtungswechsels beschrieben war (s. S. 316), zeigte, daß bei dem Vorgange keine Salpeterwertänderung, die relativ größer als die Volumänderung der Zellen bei der Gelenkkrümmung wäre, beobachtet wird.

Es wäre also sehr wahrscheinlich, daß die geotropische Krümmung durch eine Permeabilitätsänderung bedingt wird. Um diese Voraussetzung zu prüfen, wurden von mir Versuche, in welchen die Methode der isotonischen Koeffizienten zur Anwendung kam, angestellt.

In den Versuchen erster Art wurde zunächst die Größe des Permeabilitätsfaktors für die Zellen der beiden Gelenkhälften bei

<sup>1)</sup> Pfeffer, Periodische Bewegungen. 1875. S. 144.

normaler Pflanzenlage bestimmt, indem man das Gelenk des mittleren Blättchens von *Phaseolus multiflorus* in Querschnitte mittelst des Mikrotoms aber nur bis zur Hälfte seiner Länge zerlegte und die mittleren Konzentrationen von Zucker und Salpeter nach der früher beschriebenen Methode (s. S. 325) bestimmte. Danach wurde die Pflanze mit der zurückgebliebenen Gelenkhälfte, die mit einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre umgeben war, umgekehrt und, nachdem die geotropische Krümmung der beiden Seitenblättchen und des Gelenkkrüppels des mittleren Blättchens<sup>1)</sup> vollendet war, wurde der Permeabilitätsfaktor von neuem an dem letzteren bestimmt. In anderen Versuchen wiederum wurde zunächst der Permeabilitätsfaktor des infolge der Umkehrung gekrümmten Gelenks festgestellt und darnach die Pflanze in normale Lage gebracht, um den Faktor nochmals an demselben Gelenk zu bestimmen. In den Versuchen dritter Art wurde zunächst der erwähnte Faktor für die Gelenkzellen eines der beiden Seitenblättchen von *Phaseolus multiflorus* bestimmt, dann die Pflanze umgekehrt und nach der stattgefundenen Krümmung der Faktor für die Gelenkzellen des anderen Seitenblättchens desselben Blattes festgestellt. Und schließlich wurden die Faktoren in umgekehrter Richtung bestimmt, d. h. zunächst für die Zellen des gekrümmten Gelenkes eines der Seitenblättchen, und dann für die Zellen des anderen Gelenks, nachdem die Pflanze in normale Lage gebracht war. Der Vorversuch zeigte, daß sich diese Faktoren bei zwei gegenüberstehenden Blättchen desselben Blattes höchstens um 10% unterscheiden, und daß daher die größeren Unterschiede von einer Permeabilitätsänderung herkommen.

In den angeführten Tabellen ist die Bedeutung der Buchstaben die gleiche wie in den Tabellen VIII—XII, S. 327.

Tabelle XVIII.

Das Gelenk des mittleren Blättchens von *Phaseolus multiflorus* (normale Lage der Pflanze). Zunächst wurden die isotonischen Koeffizienten an einer Gelenkhälfte bestimmt, danach die Pflanze umgekehrt und die Koeffizienten nochmals an demselben Gelenke bestimmt. Temperatur 18—20°.

Pflanzenlage	Gelenkhälfte morphologisch	Salp. konz. vor Zucker C %	Zucker konz. C <sub>1</sub> %	Salp. konz. nach Zuck. C <sub>2</sub> %	Isot. Koeff. K	Permeab.-Faktor μ
normale	obere	6	12,8	3,3	2,15	0,340
	untere	5,2	15,7	3,2	2,72	0,178
umgekehrte	obere	6	15,8	3,6	2,44	0,240
	untere	5,2	12,6	2,9	2,41	0,272

<sup>1)</sup> Die geotropische Krümmung des Gelenkkrüppels ist allerdings aus dem begreiflichen Grunde schwächer als derselbe des intakten Gelenkes.

Tabelle XIX.

Zunächst wurde der isotonische Koeffizient an einer Hälfte des geotropisch gekrümmten Gelenkes bestimmt; darnach folgte die Umkehrung und die nochmalige Feststellung des Koeffizienten an demselben Gelenke. Temperatur 17—20° C.

Pflanzenlage	Gelenkhälfte morphologisch	Salp. konz. vor Zucker C %	Zucker konz. C <sub>1</sub> %	Salp. konz. nach Zuck. C <sub>2</sub> %	Isot. Koeff. K	Permeab.-Faktor $\mu$
umgekehrte	obere	5,9	16,2	3,2	2,81	0,151
	untere	5,1	12	2,9	2,30	0,305
normale	obere	5,9	13,4	2,9	2,56	0,226
	untere	5,1	14,9	3,2	2,59	0,217

Tabelle XX.

Zunächst wurde der isotonische Koeffizient an einem der beiden Seitenblättchen (No. 1), das sich in normaler Lage befand, bestimmt, wonach die Umkehrung folgte. Nach der stattgefundenen Krümmung wurde der isotonische Koeffizient auch am Gelenke des anderen Blättchens (No. 2) bestimmt.

Pflanzenlage Blättchen-No.	Gelenkhälfte morphologisch	Zucker konz. C <sub>1</sub> %	Salpeter konz. C <sub>2</sub> %	Isot. Koeff. K	Permeab.-Faktor $\mu$
normale Blättchen No. 1	obere	12,5	3,3	2,10	0,365
	untere	16,1	3,2	2,79	0,157
umgekehrte Blättchen No. 2	obere	16,8	3,4	2,74	0,172
	untere	12,0	2,9	2,30	0,305

Tabelle XXI.

Zunächst wurde der isotonische Koeffizient am geotropisch gekrümmten Gelenke eines der beiden Seitenblättchen (No. 1) bestimmt, wonach die Pflanze normal gestellt, und nach dem Verschwinden der Krümmung der isotonische Koeffizient am Gelenke des anderen Blättchens (No. 2) bestimmt wurde.

Pflanzenlage Blättchen-No.	Gelenkhälfte	Zucker konz. C <sub>1</sub> %	Salpeter konz. C <sub>2</sub> %	Isot. Koeff. K	Permeab.-Faktor $\mu$
umgekehrte Blättchen No. 1	obere	16,2	3,3	2,72	0,178
	untere	13,5	3,0	2,50	0,245
normale Blättchen No. 2	obere	13,4	3,0	2,48	0,251
	untere	15,9	3,2	2,76	0,166

Aus den angeführten Versuchsergebnissen ersieht man, daß sich die Permeabilität der Plasmamembran für gelöste Stoffe nach

der geotropischen Krümmung bedeutend ändert und zwar wird, wie auch zu erwarten war, eine Verminderung dieser Permeabilität in der morphologisch oberen, und eine Erhöhung derselben in der morphologisch unteren Gelenkhälfte nach der Pflanzenumkehrung beobachtet. Somit könnte man mit Sicherheit sagen, daß diese Permeabilitätsänderung auch die anfängliche Ursache der geotropischen Krümmung ist.

Andrerseits wird nach dieser Krümmung die Permeabilität in der morphologisch oberen Gelenkhälfte bei *Phaseolus* kleiner als diese in der unteren Hälfte, so daß jetzt eine relativ gleiche Änderung der Plasmapermeabilität, eine größere Turgordruckänderung in der morphologisch unteren Gelenkhälfte hervorrufen muß. Nach der stattgefundenen geotropischen Krümmung wird also Verdunkelung eine verkehrte Blättchenbewegung verursachen.

Die Versuche wurden von mir ausschließlich an dreigeteilten Blättern von *Phaseolus multiflorus* angestellt; es unterliegt aber keinem Zweifel, daß der analoge Vorgang bei allen geotropischen Krümmungen der Gelenke stattfindet und die Ursache der verkehrten und verstärkten photonastischen Blattbewegungen nach der Pflanzenumkehrung ist. In der nach der Umkehrung erdwärts gelegenen Gelenkhälfte findet eine Permeabilitätsverminderung und in der andern Hälfte der entgegengesetzte Vorgang statt, so daß die Permeabilität der morphologisch oberen Hälfte, wenn sie vor der Umkehrung noch nicht kleiner als diejenige der unteren Hälfte war, erst jetzt kleiner wird und eine Blattbewegung in der Richtung nach der Wurzel durch Verdunkelung in allen Fällen herbeigeführt wird.

Freilich kann diese Änderung auch nur in solchem Grade geschehen, daß die Permeabilität der beiden Gelenkhälften fast gleich wird und die Blattbewegung nach der Umkehrung (besonders nach einer teilweisen Umkehrung z. B. beim Horizontallegen am Klinostaten) allmählich ausklingt. Die erwähnte Erscheinung wurde von mir öfters an *Phaseolus* und *Mimosa* beobachtet. Im Gegenteil dazu läßt sich in manchen Fällen der Unterschied zwischen Permeabilitätsgrößen in den antagonistischen Gelenkhälften durch die Pflanzenumkehrung vergrößern und die langsam verlaufende Krümmung in die rasch stattfindende verwandeln. So z. B. läßt sich dies im Falle des primären Blattes von *Phaseolus vulgaris* (var. Tausend für eine) leicht erreichen. Die Erhellung am Morgen ruft, wie Pfeffer nachwies, eine Blattsenkung kurz vor dem Eintritt der Dunkelheit hervor. Am Tage nach der Umkehrung der Pflanzen findet dagegen die Bewegung der Blätter in derselben Richtung schon morgens statt und erreicht gegen Mittag ihr Maximum, welches am zweiten Tage nach der Umkehrung schon um 10 Uhr vormittags erreicht wird. Später beginnt aber in den Gelenkhälften ein schwacher entgegengesetzter Vorgang, der die Blattlamina fast in die frühere Lage zurückführt, den Bewegungswinkel verkleinert und das Maximum der Krümmung wieder auf die Abendstunden verschiebt.

Die Umkehrung der Pflanze kann infolge der dabei stattfindenden Permeabilitätsänderung der Plasmamembran in den Gelenkzellen auch da die Fähigkeit, starke photonastische Bewegungen auszuführen, erwecken, wo diese Bewegungen beinahe fehlten. So ist dies der Fall bei den sekundären Blattstielen von *Mimosa pudica*, welche die photonastischen Bewegungen normal nur in der Horizontalebene ausführen. Nach der Umkehrung der Pflanze fangen aber die Blattstiele außerdem an, starke photonastische Bewegungen in der Vertikalebene auszuführen, indem sie sich morgens in der Richtung nach der Wurzel bewegen und abends ihre normale Lage einnehmen. Die dabei beobachteten Bewegungswinkel erreichten, wenn die Hauptblattstiele in horizontaler Lage fixiert waren, in meinen Versuchen 100—120°. Doch nicht bei allen Gelenken, wo nur sehr geringe photonastische Bewegungen beobachtet werden, lassen sich diese Bewegungen aufwecken, trotzdem die Gelenke nach der Umkehrung der Pflanze starke geotropische Krümmungen erfahren. So ist es der Fall bei Blattstielen der jungen dreigeteilten Blätter von *Phaseolus multiflorus*. Die Untersuchung zeigt, daß in solchen Fällen die Plasmapermeabilität der Gelenkzellen gering ist, und wenn die geotropische Krümmung auch groß ist, so kann sie doch nicht diese Permeabilität in genügendem Grade ändern. Die geotropische Krümmung wird hier vermutlich durch das Wachstum bedingt und stellt eine Nutationserscheinung dar.

Denken wir an die Voraussetzung Nolls, nach welcher die Schwerkraft die photonastischen Bewegungen ausführen soll, indem das Licht nur die Wirkung der Schwerkraft ermöglicht, so müssen wir nach all dem Gesagten schließen, daß in Wirklichkeit gerade das Umgekehrte stattfindet: die Schwerkraftrichtung ist die Ursache der physiologischen Dorsoventralität der Gelenke und der Fähigkeit der Gelenke, auf den Beleuchtungswechsel durch Bewegung zu reagieren.

Was nun die Einteilung von Pflanzen in anto- und geonyktiotrope, wie es Fischer tut, anbelangt, so scheint mir dies noch vorzeitig zu sein, weil die Klynostatversuche, wie erwähnt, auch in anderer Weise erklärt werden können.

## Ergebnisse.

1. Beleuchtungswechsel ruft eine gleichsinnige Expansionsänderung in beiden antagonistischen Gelenkhälften der die photonastischen Bewegungen aufweisenden Pflanzen hervor. Durch Verdunkelung wird die Expansionskraft vergrößert.

2. Die Dimensionsänderung der Gelenkhälften durch Verdunkelung findet infolge der Turgordruckänderung statt. Die Spannungskräfte der Zellwände werden durch den Beleuchtungs-

<sup>1)</sup> Abh. d. K. Sächs. Gesellsch. Bd. XXX. 1907. VIII.

wechsel nicht geändert, und können demnach keine Ursache der photonastischen Bewegungen sein.

3. Die Änderung des Turgordruckes in den Gelenkzellen unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels wird durch die entsprechende Permeabilitätsänderung der Plasmamembran für gelöste Stoffe verursacht. Verdunkelung ruft eine Permeabilitätsverminderung und infolgedessen auch eine Turgordruckzunahme hervor.

4. Nachdem die Krümmung stattgefunden hat, die obere Gelenkhälfte auf Kosten des aufgesogenen Wassers vergrößert und die untere komprimiert ist (bei *Phaseolus*), beginnt erst die Diffusion der im Zellsaft gelösten Stoffe nach der Seite der jetzt schwächeren Konzentration hin, d. h. von der unteren nach der oberen Gelenkhälfte. Diese Diffusion, welche infolge der außerordentlich großen Permeabilität der Plasmamembran stattfindet, führt die Herstellung der durch die Krümmung geänderten Saftkonzentration, und somit die neue Erhöhung des Turgordruckes in der oberen Gelenkhälfte und die Verminderung desselben in der unteren Hälfte herbei, wodurch die Krümmung verstärkt wird.

5. Die Permeabilitätsänderung der Plasmamembran unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels findet nicht nur in den Gelenkzellen, sondern auch in den Zellen der Epidermis von *Tradescantia discolor* und *Spirogyra* statt und ist demnach keine spezifische Eigentümlichkeit der Gelenkzellen.

6. Die relative Permeabilitätsänderung der Plasmamembran unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels (Zunahme beim Erhellern und Abnahme bei Verdunkelung) ist in den Zellen der Gelenke, der Epidermis von *Tradescantia* und *Spirogyra* ungefähr gleich (1,2—1,8 mal), ruft aber in den Gelenkzellen eine ansehnlichere Änderung des Turgordruckes infolge einer größeren Permeabilität der Plasmamembran dieser Zellen hervor.

7. Gewöhnlich besteht die nach dem Beleuchtungswechsel stattgefundene Blattkrümmung aus der anfänglichen und rückgängigen Bewegung (Hin- und Rückgang), von denen nur die anfängliche eine eigentliche photonastische, d. h. durch die direkte Wirkung des Beleuchtungswechsels hervorgerufene Bewegung darstellt. Die rückgängige Bewegung ist dagegen gleicher Natur wie die der Nachwirkungen.

8. Die photonastische Bewegung des Gelenkes wird durch eine ungleiche Änderung des Turgordruckes in den beiden Gelenkhälften (der oberen und unteren) verursacht. Da die ungleichen Kräfte auch eine ungleich schnelle Wasseraufsaugung resp. Ausstoßung hervorrufen, so kann in derjenigen Gelenkhälfte, wo der Turgordruck sich stärker geändert hat, auch eine raschere Veränderung dieses Druckes stattfinden.

9. Die ungleiche Änderung des Turgordruckes in verschiedenen Gelenkhälften nach Verdunkelung findet infolge einer ungleichen Permeabilität der Plasmamembran für gelöste Stoffe in den Zellen der oberen und unteren Gelenkhälfte statt. Wo diese Permeabilität größer ist, da ist auch die Turgordruckzunahme ansehnlicher.

10. Die Blattstielhebung bei *Mimosa pudica* nach Verdunkelung am Tage ist eine gewöhnliche photonastische Reaktion, welche mit der Empfindlichkeit der unteren Gelenkhälfte gegen Erschütterung gar nicht verbunden ist. Diese Hebung findet infolge der ungleich schnellen Turgordruckzunahme in den Gelenkhälften statt. In der unteren Gelenkhälfte ist die Geschwindigkeit der Turgordruckzunahme, d. h. der Wasseraufsaugung, nach Verdunkelung größer, weil die Zellhäute in dieser Hälfte viel dünner sind.

11. Die abendliche Blattstielsenkung bei *Mimosa* wird durch Nachwirkung verursacht. Die paratonische Wirkung der Dunkelheit ruft nach der Herstellung des Gleichgewichts bald eine geringe Hebung, bald eine geringe Senkung hervor, je nachdem, ob die unteren Gelenkhälften stark oder schwach ausgebildet sind.

12. Bei der geotropischen Krümmung der Gelenke findet eine Permeabilitätsverminderung der Plasmamembran in der nach der Umkehrung der Pflanze endwärts gelegenen Gelenkhälfte und eine Permeabilitätsvergrößerung in der antagonistischen Hälfte statt, wodurch die entsprechenden Turgordruckänderungen in den Gelenkhälften verursacht werden. Nachdem die Krümmung stattgefunden hat, fängt erst die Wanderung der im Zellsaft gelösten Stoffe von der komprimierten nach der ausgedehnten Gelenkhälfte hin an.

13. Die entgegengesetzte Permeabilitätsänderung in den antagonistischen Gelenkhälften bewirkt das umgekehrte Verhältnis der Permeabilitäten im Gelenke der umgekehrten Pflanzen, deren Blätter sich nach Verdunkelung senken, wodurch die verkehrten photonastischen Bewegungen verursacht werden.

14. Die analoge Permeabilitätsänderung nach der Umkehrung der Pflanzen, deren Blätter sich nach Verdunkelung heben, bewirkt die verstärkten photonastischen Bewegungen und kann diese Bewegungen auch da hervorrufen, wo sie vor der Umkehrung fehlten.

St. Petersburg, August 1908.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [BH\\_24\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Lepeschkin W.Wladimir

Artikel/Article: [Zur Kenntnis des Mechanismus der photonastischen Variationsbewegungen und der Einwirkung des Beleuchtungswechsels auf die Plasmamembran. 308-356](#)