

Ueber die Aufrichtung des gelagerten Getreides.

Von

Dr. Hugo de Vries.

Die Halme der Getreidearten zeichnen sich vor den Stengeln der meisten anderen Pflanzen dadurch aus, dass sie auch in ihren älteren, unteren Theilen die Fähigkeit besitzen, sich wieder aufzurichten, wenn sie durch irgend welche äussere Ursache umgeworfen worden sind. Bei weitaus den meisten Pflanzen beschränkt sich diese Eigenschaft auf die jungen, noch wachsenden Gipfel, wie dieses z. B. bei umgefallenen Kartoffelstauden häufig beobachtet werden kann. Hier krümmt sich anfangs der ganze mehr als ein Dezimeter lange, wachsende Gipfel, und erst, wenn sich die jüngsten Enden gerade aufwärts stellen, verlieren sie ihre Krümmung wieder, und bleibt nur ein älterer kleinerer Theil an der unteren Grenze der wachsenden Zone gekrümmt.

Ganz anders beim Getreide, im Allgemeinen bei den Gräsern. Hier sind die jungen, noch wachsenden Theile des Stengels in der bereits älteren und häufig schon starr gewordenen Blattscheiden verborgen, und können sich schon deshalb nicht krümmen. Dagegen behalten einzelne Regionen von besonderer Ausbildung lange Zeit die Fähigkeit der Aufwärtskrümmung, es sind dieses die zwischen den bereits starren Internodien liegenden Basalstücke der Blattscheiden, die sogenannten Knoten, richtiger die Knotengelenke. Denn die eigenthümlich ausgebildeten, äusserlich durch blässere Farbe und angeschwollene Form kenntlichen Zonen sind keineswegs die Knoten selbst, im Gegentheil, sie liegen über diesen. Im Knoten ist der meist hohle Halm durch eine Scheidewand geschlossen, hier treten die sonst parallel verlaufenden Gefässbündel des Stengels mit einander in Verbindung, hier ist das Blatt dem Stengel eingefügt und findet der Uebertritt der Gefässbündel des Blattes in den Stengel statt. Oberhalb dieser Stelle liegt das polsterähnlich angeschwollene Gelenk, es ist die Basis der Blattscheide, welche nicht nur nach aussen, sondern auch nach innen verdickt ist, durch letzteren Umstand ist es bedingt, dass der Stengel gerade an dieser Stelle besonders dünn und schwach ist.

Diese Knotengelenke sind es aber, welche die Aufwärtskrümmung umgefallener Halme vermitteln. Häufiger als man denkt, bedarf die Pflanze dieses Hilfsmittels. Untersucht man stark bestockte Pflanzen von Roggen oder Gerste, so wird man unter den anscheinend gerade aufstehenden Halmen fast immer welche finden, deren unterste Internodien horizontal oder schief liegen. Dann sieht man, wie der Halm in den Knotenpolstern knieförmig gebogen ist, oft ist nur ein einziger Knoten gebogen, und machen dann die beiden begrenzenden

Internodien häufig einen geraden Winkel, in anderen Fällen haben zwei bis drei Knoten sich in die Arbeit getheilt, und ist also in jedem die Krümmung eine geringere.

Auf diesem Vorgange beruht die Aufrichtung des gelagerten Getreides, und bei dem allgemeinen Interesse, welches diese Erscheinung beansprucht, erscheint es nicht unwichtig, die näheren Umstände dieses Prozesses kennen zu lernen.

§ 1. Die Knoten der Grashalme.

Seit Knight's berühmten Versuchen weiss Jedermann, dass die äussere Kraft, welche die Aufrichtung umgelegter Pflanzentheile bedingt, die Schwerkraft ist. In welcher Weise die Schwerkraft aber die Pflanzentheile veranlasst sich gerade in entgegengesetzter Richtung zu krümmen, als ein todter biegsamer Körper derselben Form es thun würde, darüber sind die Untersuchungen noch keineswegs abgeschlossen. Nur Eins lässt sich darüber mit voller Sicherheit aussagen, dass nämlich die Quelle der Kraft, welche die oft langen und schweren Halme zu heben im Stande ist, selbstverständlich nicht in der Erdanziehung zu suchen ist; diese Kräfte müssen offenbar von der Pflanze selbst geliefert werden, und der Schwere bleibt offenbar keine andere Rolle, als dass sie die Kräfte gerade dann, wenn die Umstände es erfordern, in Aktion versetzt. Die Schwere wirkt also als Reiz, ähnlich wie z. B. eine schwache Berührung eine Ranke veranlasst sich um ihre Stütze zu krümmen, oder wie elektrische Reize die Muskeln veranlassen sich kräftig, unter Leistung bedeutender mechanischer Arbeit, zu kontrahiren. Unsere Frage spaltet sich also zunächst in drei andere. 1. Welche in den Halmknoten aufgespeicherten Kräfte werden durch die Schwere in Aktion versetzt? 2. In welcher Weise bewirken diese Kräfte die Aufwärtskrümmung? und 3. Wie werden jene Spannkkräfte durch die Schwere ausgelöst?

Für die Beantwortung der beiden ersten Fragen werde ich in diesem Aufsätze eine Reihe theils bekannter, theils neuer Versuche und Argumente mittheilen, die dritte Frage wird der experimentellen Forschung erst dann völlig zugänglich werden, wenn die Antwort auf die ersteren mit hinreichender Genauigkeit gegeben worden sein wird. Bis jetzt lassen sich nur wenig brauchbare Thatsachen zu ihrer Lösung anführen.

Die Fähigkeit, sich unter dem Einflusse der Schwerkraft aufwärts zu krümmen, der sogenannte Geotropismus ist nicht ausschliesslich auf die Knoten beschränkt. Auch die noch wachsenden Theile der Internodien besitzen sie. Es ist bekannt, dass die einzelnen Internodien der Gräser zunächst an ihrem oberen Ende aufhören zu wachsen, dass aber der untere, von den Blattscheiden umgebene Theil dann noch lange fortfährt sich zu verlängern. Man kann sich von dieser Thatsache in verschiedener Weise überzeugen. Erstens sind die Basalstücke der oberen Internodien häufig noch sehr weich und biegsam, wenn die höheren, der Luft ausgesetzten Theile bereits steif sind; diese Biegsamkeit ist ein Merkmal jugendlicher, wachsender Pflanzentheile. Spaltet man einen solchen Theil der Länge nach durch einen Kreuzschnitt in vier Theile, so klaffen diese auseinander, und zeigen dadurch die kräftige gegenseitige Spannung der Gewebe an, diese hört aber bekanntlich am Ende der Streckung auf. Die so gespaltenen Theile rollen sich in Wasser häufig zu engen Spiralen auf; ihr inneres Parenchym hat also noch die Fähigkeit, sich unter Wasseraufnahme

auszudehnen, jene Eigenschaft, durch welche es bekanntlich zu einem Hauptfaktor des Längenwachstums wird. Aber es giebt auch noch einen direkten Beweis. Schneidet man einen jungen Halm, dessen Aehre sich eben aus den Blättern zu befreien anfängt, im oberen Theil an geeigneter Stelle quer durch, und überlässt man ihn in einer nicht zu trockenen Luft sich selber, so sieht man am folgenden Tag, wie die inneren Theile sich aus den äusseren hervorgeschoben haben und dementsprechend gewachsen sind.

Gerade diese, noch wachsenden Theile der Internodien sind nun auch geotropisch; horizontalgelegt krümmen sie sich aufwärts, wenn auch nur schwach. Für die Aufrichtung des gelagerten Getreides aber ist diese Eigenschaft wohl kaum je von wirklicher Bedeutung.

Die Knotenpolster sind weniger biegsam als die benachbarten Halmstücke und Blattscheiden; es ist dies wegen ihrer grösseren Dicke zu erwarten und lässt sich leicht zeigen, wenn man es versucht Halme zu biegen. Nie liegt die Stelle der stärksten Biegung gerade im Polster.

Aber die Steifheit der Polster beruht auf einer ganz anderen Ursache wie jene der Internodien und Blattscheiden. In dieser liegt die Ursache der Steifheit in den Zellhäuten, sowohl in denen des parenchymatischen Grundgewebes, als zumal in den kräftig entwickelten Strängen dickwandiger Bastfasern, welche theils unter der Haut, theils in Begleitung der Gefässbündel das Gewebe in sehr grosser Zahl durchziehen. In den Gelenken aber sind die Zellhäute weich und biegsam, Bastfasern fehlen ihnen und sind nur durch das sehr dehnbare Collenchym, mit seinen scheinbar gequollenen wasserreichen Zellwänden vertreten. Das Zellhautgerüst allein würde also die Knoten nicht steif machen, ja es würde sie ganz schlaff lassen. Die Ursache der Steifheit liegt aber in der Spannung der Zelleninhalte, zumal denen des Parenchyms. In jeder Parenchymzelle ist die Wand auf der Innenseite von der dünnen, aber lückenlosen Schicht des Protoplasma bekleidet; der innere Raum ist von einer wässrigen Flüssigkeit, dem Zellsafte ausgefüllt. In diesem Zellsaft sind Substanzen gelöst, für welche das Protoplasma, welches Wasser auf dem Wege der Diffusion sehr leicht durchtreten lässt, undurchgängig ist; diese Stoffe haben das Vermögen, Wasser mit bedeutender Kraft an sich zu ziehen und dadurch das Volumen der Zelle zu vergrössern. Demzufolge wird die Zellhaut ausgedehnt und gespannt, und in diesem Zustande muss die Zelle offenbar steif sein. Diese Spannung zwischen Wand und Inhalt, der sogenannte Turgor, bedingt nun die Steifheit des ganzen Gewebes der Knotengelenke der Gräser und anderer Pflanzen.

Von der Richtigkeit des Mitgetheilten kann man sich durch einen sehr einfachen Versuch überzeugen. Es kommt nur darauf an, die Halme Wasser verlieren zu lassen. Beruht die Steifheit der Internodien und der Blattscheiden auf die Erhärtung der Zellhäute, so wird die Starrheit durch Wasserverlust nicht merklich geringer werden können. Ist aber in den Knoten der Wassergehalt die Ursache der Steifheit, so wird diese selbstverständlich durch Wasserverlust verschwinden, oder doch merklich kleiner werden.

Beim Welken verlieren die Pflanzen einen Theil ihres Wassers, wir brauchen also nur die ganzen abgeschnittenen Stengel welken zu lassen, um die Frage zu entscheiden. Ich liess Halme von Roggen und Hafer während zwei Stunden im Zimmer liegen. Nach dieser Zeit zeigten sich die Knotenpolster völlig erschlafft. Hielt ich z. B. einen welken blühenden Roggenhalm an den unteren Theilen

fest und stellte ihn horizontal, so senkte sich die Blütenähre, und der Halm machte im jüngsten Knoten einen Winkel von etwa 30°. Es war deutlich sichtbar, dass gerade das Polster sich dabei bog. Fasst man kürzere Halmstücke mit beiden Händen und biegt sie, so sieht man wie im Gelenk die konvexe Seite sich verlängert und glatt wird, während die konkave sich verkürzt und Falten wirft. Genau dasselbe zeigten die Knotengelenke von anderen Pflanzen, z. B. Polygonum-Arten, *Lychnis vespertina*, *Agrostemma Githago*, *A. coronaria* und die Polster an der Blattstielbasis von *Phaseolus multiflorus*. Dabei bleiben die ausgewachsenen Internodien steif, ebenso auch die Blattscheiden bei den Gräsern, die Blattstiele bei der Bohne.

Noch auffallender ist der Effekt, wenn man die Pflanzen völlig vertrocknen lässt; die ausgewachsenen Stengeltheile ändern sich nur sehr wenig, die dazwischen gelegenen Polster schrumpfen aber völlig zu einer unförmlichen Masse zusammen. Sehr schön zeigen dieses z. B. die dünneren Zweige von *Galeopsis Tetrahit*.

Diesen Turgor, diese durch den Wassergehalt bedingte Steifheit behalten die Knoten nicht während ihres ganzen Lebens. Mit zunehmendem Alter nimmt der Turgor stetig ab, die Zellhäute erhärten und die Differenz in der Ursache der Steifheit zwischen Polster und Halm verschwindet. Man überzeugt sich hiervon, wenn man jüngere und ältere Halme derselben Pflanze welken lässt, oder wenn man an einem gewelkten Halme mittleren Alters die sämtlichen Knoten untersucht. Stets nimmt im gewelkten Zustande die Biegsamkeit mit zunehmendem Alter ab; die ältesten Knoten sind häufig ebenso starr wie die Internodien. Folgende Beispiele mögen dieses belegen.

1. *Secale Cereale*. Von drei wachsenden Stengeln wurde je der oberste Knoten welken gelassen; der jüngste Stengel stand eben im Begriff aufzublühen, der zweite hatte gerade angefangen und der älteste war völlig aufgeblüht. Der erste Knoten bog sich bei horizontal gehaltenem Halm unter dem Gewicht der Aehre sehr stark, die beiden anderen kaum merklich, jedoch war in Nr. 2 die Biegsamkeit merklich grösser als in Nr. 1.

An ganzen Halmen nimmt nach 2stündigem Welken die Biegsamkeit der Gelenke sehr rasch von oben nach unten ab, die untersten werden fast gar nicht biegsam.

2. *Avena sativa*. An jungen, noch nicht blühenden Stengeln waren nach 2stündigem Welken die oberen Gelenke äusserst biegsam, die folgenden weniger, die untersten fast gar nicht. Die Internodien blieben beim Biegen gerade. In einem blühenden ebenso lange gewelkten Halm war die Biegsamkeit aller Knoten bereits viel geringer.

3. *Polygonum orientale*. Die allerjüngsten Gelenke zwischen den noch wachsenden Internodien werden beim Welken während eines Tages ebenso biegsam wie die Internodien, dann folgen aber nach unten zu ausgewachsene, nicht erschlaffende Internodien, mit ziemlich biegsamen Gelenken.

4. Die meisten Sileneen haben eine sehr starke Anschwellung an der Basis der Internodien; dieser Theil ist geotropischer Krümmungen fähig. Ich liess blühende Stengel von *Lychnis vespertina*, *Cucubalus bacciferus*, *Agrostemma Githago* und *Agrostemma coronaria* während 24 Stunden welken. Die jüngsten, zwischen steifen, ausgewachsenen Internodien befindlichen Gelenke waren nachher äusserst biegsam; fast ohne Krafterwendung liessen sie

sich bis 45° und mehr seitwärts ausbiegen. Aeltere Knoten lassen sich ohne Anstrengung weniger krümmen, die ältesten fast gar nicht.

Ebenso wie der Turgor, nimmt auch die Fähigkeit sich aufwärts zu krümmen mit zunehmendem Alter stetig ab. Die ältesten, unteren Knoten sind meist gar nicht mehr geotropisch. Man kann dieses an jedem Getreidefelde, ja am Grasrande eines jeden Weges sehen. Man findet häufig Halme, deren unterer Theil horizontal liegt, während die Aehre vertikal steht. Aber nur selten hat die ganze Aufrichtung nur in einem Knoten stattgefunden, gewöhnlich betheiligen sich daran deren zwei, nicht selten auch drei. In solchen Fällen war offenbar der unterste schon zu alt um die Krümmung allein zu vollziehen. Untersucht man nun solche Halme genauer, so findet man gewöhnlich ganz unten noch einen oder mehrere Knoten, welche trotz ihrer horizontalen Lage dennoch gerade geblieben sind.

Um den Einfluss des Alters auf den Geotropismus klarer hervortreten zu lassen, habe ich zwei Halme von gewöhnlichem Hafer, den einen noch ohne äusserlich sichtbare Rispe, den anderen etwas älter aber noch nicht blühend, derart in Stücke zerschnitten, dass in der Mitte eines jeden Stückes ein Knoten lag. In einem grossen, verschliessbaren Zinkkasten war der Boden mit nassem Sand bedeckt, dieser Sand war am Rande zu einem Walle erhöht. In diesen Wall wurden die Halmstücke nebeneinander derart horizontal gestellt, dass der untere Theil in dem nassen Sand steckte, der obere Theil aber mit dem Knoten frei in die Luft ragte. Durch Verschliessen des Kastens wurde der Raum feucht und dunkel gehalten. Am folgenden Tag hatten sich die Halmstücke, welche anfangs völlig gerade waren, geotropisch gebogen. Jetzt wurden die Winkel, um welche sich die freien Hälften erhoben hatten, gemessen, indem die Halmstücke zuerst auf Papier nachgezeichnet wurden, worauf dann durch Auflegen eines Gradbogens die Grösse der Winkel in Graden abgelesen werden konnte. Die Winkel waren für den ersten Stengel:

	Grade
Untester Knoten	0
Zweiter „	5
Dritter „	40
Vierter „	55

Und für den zweiten Halm:

Unterer Knoten	10
Zweiter „	10
Dritter „	35
Vierter „	50

Es krümmen sich also die Knoten unter gleichen Umständen und in derselben Zeit um so kräftiger aufwärts, je jünger sie sind.

Durch Eintauchen in eine starke Salzlösung wurde den Halmstücken jetzt Wasser entzogen, dabei wurden die Gelenke in demselben Maasse schlaffer, als sie sich stärker geotropisch gekrümmt hatten. Das untere gerade gebliebene Gelenk von Nr. I. erschlaffte dabei nicht, seine Steifheit beruht also nicht mehr auf Turgor.

Die mitgetheilten Beobachtungen weisen auf eine bestimmte Beziehung zwischen Turgor und Geotropismus, denn sie zeigen, dass der Geotropismus um so energischer sich geltend macht, je mehr die Steifheit des Knotens ausschliesslich auf Turgor beruht. Sobald die Knoten starr geworden sind, ihre

Zellhäute nicht mehr vom Turgor gedehnt werden, hört auch der Geotropismus auf.

Sachs, dessen bahnbrechende Arbeiten über das Wachstum und die geotropischen und anderen Krümmungen wachsender Pflanzentheile zuerst eine klare Einsicht in die Mechanik aller hierhergehörigen Erscheinungen brachten, hat auch die geotropischen Krümmungen der Grasknoten in dieser Richtung untersucht. Er stellte sich die Frage, in wie weit das Wachstum bei diesen Krümmungen geändert wurde. Zu diesem Zwecke liess er Halmstücke mit Knoten sich geotropisch krümmen, und mass die Länge des Knotens vor und nach der Aufrichtung. Er experimentirte mit Weizen, Mais, *Andropogon niger*, *Glyceria spectabilis* und *Dactylis glomerata*. Seinen Untersuchungen entnehme ich folgendes¹⁾.

Vergleicht man einen gekrümmten Knoten mit einem gleich alten nicht gekrümmten, so nimmt man ohne Weiteres wahr, dass die konvexe untere Seite desselben viel stärker gewachsen, verlängert ist, als der aufrecht gebliebene Knoten, nicht selten 3—5 mal so stark. Dass alle Seiten des Knotens im Stande sind sich gleich stark zu verlängern, bedarf kaum eines Beweises, Sachs beschreibt aber einen Versuch, der nicht nur dieses in sehr schöner Weise darthut, sondern zugleich uns lehrt, dass mit der einmaligen Krümmung die Wachstumsfähigkeit der konvexen Seite auch gerade erschöpft ist. Er liess dazu horizontal gestellte Halmstücke so lange wachsen, bis die Aufkrümmung sich nicht weiter verstärkte, und drehte sie dann um, so dass die konkave Seite abwärts lag. Nun fing die neue Unterseite an stärker zu wachsen, sie setzte dieses aber nur so lange fort, bis sie gerade dieselbe Länge hatte, wie die vorherige Unterseite, bis also der Knoten ringsum gleich lang und das Halmstück demzufolge gerade war. Dann hörte die geotropische Bewegung auf, und kein Mittel war im Stande sie wieder von Neuem anfangen zu lassen. Die Knoten sind also nur eingerichtet sich einmal in ihrem Leben aufzurichten, dieses können sie aber in jeder Lage, gleichgültig, welche Seite der Erde zukehrt ist.

Besichtigt man die Ober- und Unterseite eines stark gekrümmten Knotens mit blossem Auge oder mit der Lupe, so bemerkt man, dass die konvexe Seite des ringförmigen Scheidepolsters glatt glänzend, durchscheinend ist, dagegen erscheint die konkave Oberseite dunkel, opak, rau; letzteres rührt von sehr feinen Querfalten her. Untersucht man die Natur dieser Querfalten genauer, indem man feine Längsschnitte unter dem Mikroskop betrachtet, so zeigt sich, dass sie hier deutlich und ziemlich tief in das unter der Epidermis befindliche Parenchym einschneiden. An behaarten Knotenpolstern, wie z. B. denen von *Andropogon niger* fand Sachs die Haare auf der konvexen Seite weit auseinander gerückt, auf der kurzen, konkaven Seite dicht zusammengedrängt.

Die erwähnten Beobachtungen führen zu der Ansicht, dass die Oberseite des Knotens sich bei der geotropischen Aufwärtskrümmung völlig passiv verhält, und gerade in derselben Weise sich verkürzt, als wenn man das Halmstück an beiden Enden mit den Händen gefasst hätte und es gezwungen hätte sich in dem Knotenpolster zu biegen. Dieses ist zwar an frischen Knoten nicht leicht ausführbar, dagegen an gewelkten äusserst leicht. Jede mechanische Biegung solcher Gelenke verursacht Querfalten auf der konkaven Seite, und das

1) Sachs, Arbeiten des Bot. Instit. in Würzburg 1872, Heft II, pag. 204.

Glattwerden der konvexen Seite. Sachs, der diese Ansicht über das passive Verhalten der Oberseite aufstellte, führte zu ihrer Stütze noch die weitere Beobachtung an, nämlich dass gar häufig die Oberseite gekrümmter Grasknoten ausser der feinen Querfältelung noch eine querliegende Einknickung zeigt, welche bald in der Mitte, bald am Rand des Knotens liegt. Eine weitere Bestätigung seiner Meinung suchte der genannte Forscher dadurch zu liefern, dass er die Verkürzung der Oberseite direkt maass. Zur Messung der Knotenflächen verwendete er schmale Papierstreifen, an deren Rand eine Millimetertheilung mit Bleistift angebracht war; die Knoten verschiedener Halmstücke wurden nun unmittelbar nach dem Abschneiden damit auf zwei gegenüber liegenden Seiten gemessen, indem das Papier dicht aufgelegt wurde. Dann wurde das Halmstück mit der einen gemessenen Seite horizontal nach unten, mit der andern aber nach oben gelegt. Als nach einigen Tagen die Krümmung bedeutend geworden war, wurde die Ober- und Unterseite wieder mit dem Papierstreifen gemessen und Sorge getragen, dass diese sich überall der konkaven Seite anschmiegte. Da die Grenzen des Knotens nicht immer scharf sind, so wurden feine Querstriche mit Tusche angebracht, zwischen denen die Messungen stattfanden; es war also sicher, dass immer genau dieselben Stücke gemessen wurden.

Selbstverständlich eignen sich für solche Versuche nur die grössten Knoten oder richtiger die dicksten Halme, daher hat Sachs seine Versuche mit Mais angestellt. Er wählte den relativ dünnstengligen Cinquantino-Mais und den dicken Pferdezahnmals und benützte kräftige Pflanzen im ersten Anfang der männlichen Blüthe. Die Halmstücke mit je einem Knoten in der Mitte, wurden in der schon früher beschriebenen Weise in einem dunklen Zinkkasten horizontal in feuchten Sand gesteckt; der Versuch dauerte 6 Tage.

Die von Sachs erhaltenen Resultate waren folgende:

Cinquantinomais.

	Länge des Knotens	
	vor	nach
	der Krümmung	
No. I		
Oberseite	4,3 mm	2,5 mm
Unterseite	4,1 "	9,0 "
No. II		
Oberseite	4,0 "	3,0 "
Unterseite	5,0 "	11,0 "
No. III		
Oberseite	5,0 "	4,5 "
Unterseite	5,0 "	12,5 "

Pferdezahnmals.

No. I		
Oberseite	3,6 mm	3,0 mm
Unterseite	4,0 "	16,0 "
No. II		
Oberseite	4,0 "	3,5 "
Unterseite	4,0 "	20,0 "
No. III		
Oberseite	3,7 "	3,7 "
Unterseite	3,0 "	14,0 "

Diese Beobachtungen stellen es ausser Zweifel, dass bei der Aufwärtskrümmung der Grasknoten die Unterseite sich ganz bedeutend verlängert, während die Oberseite sich dabei verkürzt. Die Verkürzung der Oberseite beruht nicht etwa auf aktiver Kontraktion, sondern offenbar auf einem passiven Zusammengedrücktwerden. Dies lehren uns die Querfalten. Wir haben also die Unterseite als den aktiven Theil bei der Erscheinung zu betrachten, in ihr also den Sitz der Kraft zu suchen, welche durch die Schwere ausgelöst wird und die Krümmung verursacht.

Wir haben oben gesehen, dass die Erscheinungen des Welkens auf eine nahe Beziehung zwischen dem Turgor und dem Geotropismus der Stengelknoten weisen. Es war daher vor Allem wichtig zu wissen, ob die Krümmung vielleicht durch Veränderung des Turgors bedingt würde oder ob dabei die konkave Seite wirklich stärker gewachsen war, d. h. durch Einlagerung fester Substanz in seine Zellhäute sich verlängert hatte. Durch eine sehr einfache Beobachtung gab Sachs die Antwort auf diese Frage. Lässt man gekrümmte Halmstücke in absolutem Alkohol Tage lang liegen, so verschwindet die Krümmung des Polsters und die Längendifferenz der Ober- und Unterseite nicht; zuweilen wird der Winkel, den die beiden Internodien am gekrümmten Knoten bilden, ein wenig stumpfer, zuweilen auch nicht, es zeige dies, dass das beträchtliche Flächenwachsthum der Zellwände nicht blos durch Wassereinlagerung, sondern vorwiegend durch Einlagerung fester Substanz bewirkt wird.

Durch diese Untersuchungen war also festgestellt, dass die Aufwärtskrümmung durch Längenwachsthum der Unterseite verursacht wird. Wir sind dadurch der Beantwortung der Eingangs gestellten Fragen um einen wichtigen Schritt näher gerückt. Denn jetzt kennen wir den Weg, auf welchem wir unserm Ziele zustreben müssen. Jetzt eröffnen sich uns eine Reihe von Hilfsmitteln, welche uns bei weiteren Forschungen nützlich sein können. Die Beziehung der studirten Erscheinung zu anderen Wachsthumskrümmungen, ja zu den Gesetzen des Wachsthums überhaupt lässt uns hoffen, dass wir, durch Anwendung der für diese ausgebildeten Methoden und der für sie bereits festgestellten Resultate, ohne Umwege uns unserm Ziele nähern werden.

In seinem erwähnten Aufsätze hat Sachs sich auch die Frage vorgelegt, ob das gesteigerte Längenwachsthum der konkaven Seite einfach auf einer Verlängerung der bereits fertigen Zellen beruhe, oder vielleicht auch von Zelltheilungen begleitet sei. Da auch diese Frage für die Anwendung der Wachsthumstheorien auf unseren Fall von entscheidender Wichtigkeit ist, mögen seine Versuche hier mitgetheilt werden.

Wenn man Längsschnitte aus gekrümmten Grasknoten unter dem Mikroskope betrachtet, so sieht man schon ohne Messung, dass die Zellen der Unterseite sich sehr beträchtlich verlängert haben. Die Parenchymzellen der Unterseite sind gross, hyalin, reich an Zellsaft und relativ arm an Protoplasma und Körnchen; die der Oberseite sind querliegende Tafeln, deren Längsdurchmesser viel kürzer ist als der radiale; der enge Zellraum ist mit Protoplasma und körniger, opaker Substanz erfüllt; diese kleinen Zellen der Oberseite verhalten sich also zu der grossen der Unterseite wie junge, nicht ausgewachsene Zellen zu alten vollkommen entwickelten. Jenen fehlt der Zellsaft, in diesen bildet er den Hauptbestandtheil der Masse der Zelle.

Die von Sachs ausgeführten Messungen hatten zum Zweck das Längenverhältniss der Zellen beider Seiten mit dem Längenverhältniss der äusserlich

gemessenen Polsterseiten zu vergleichen. War dieses Verhältniss dasselbe, so war offenbar die Anzahl der Zellen auf jeder Seite die nämliche, und es hatte keine Zelltheilung auf der Unterseite stattgefunden.

Die Messungen konnten aber nicht mit den Epidermiszellen angestellt werden, sondern es musste der grösseren Deutlichkeit wegen die dritte oder vierte Schicht des Parenchyms gemessen werden, deren Längendifferenz auf Ober- und Unterseite selbstverständlich etwas kleiner ist, als die der beiden Epidermisstreifen.

Sachs fand:

	Längenverhältniss:	
	der Zellen	der Polsterseiten
Andropogon niger.	1 : 7	1 : 10
Cinquantinonais I	1 : 3,3	1 : 3,6
„ II	1 : 2,3	1 : 3,7
„ III	1 : 2,9	1 : 2,8
Pferdezahnmais	1 : 4,7	1 : 5,3

Unter Beachtung der obigen Auseinandersetzungen beweisen diese Zahlen, dass bei der Aufwärtskrümmung keine Zelltheilungen stattfinden; sie beruht also ausschliesslich auf Zellstreckung.

Hofmeister hat bekanntlich vor langen Jahren die Ansicht ausgesprochen, dass die geotropischen Krümmungen der Sprosse einfach darauf beruhen, dass die Epidermis und die Stränge, welche vom schwellenden Parenchym passiv gedehnt werden, durch den Reiz der Schwere auf der Unterseite der horizontal liegenden Pflanzentheile dehnbarer würden. Die Pflanze würde sich dann aus demselben Grunde krümmen, wie wenn man die Oberhaut und die Widerstand leistenden Gewebe auf der einen Seite einfach abzöge. Durch die Untersuchungen von Sachs wurde diese Ansicht widerlegt, die Krümmung beruht auf Wachsthum, also auf wirklicher Verlängerung aller Theile, nicht auf einfacher Erhöhung der Dehnbarkeit einzelner Gewebeparthien.

Als weiteres wenigstens sehr augenfälliges Argument gegen die Hofmeister'sche Ansicht könnte man auch die enorme Kraft anführen, welche die Knoten bei ihrer Bewegung ausüben, wenn sie z. B. den ganzen langen Getreidehalm, an dessen Ende die schwere Aehre hängt, emporheben. Noch auffallender ist in dieser Beziehung die Aufrichtung umgefallener Maispflanzen.

Auch in direkter Weise lässt sich zeigen, dass die Knoten beim Geotropismus eine sehr bedeutende Kraft entwickeln. Ich machte dazu folgenden Versuch. Von kräftigen noch nicht blühenden Haferstengeln wurden junge, aber zwischen bereits erstarrten Internodien und Blatttheilen liegende Knoten ausgesucht, und mit jederseits etwa 4 cm des Halmes abgeschnitten. Diese Stücke wurden, an beiden Enden unverrückbar befestigt, horizontal gelegt. Die Schwere wirkte also in der vortheilhaftesten Weise auf die Knoten, eine Krümmung war aber unmöglich. Um die Knoten selbst dabei nicht zu berühren, sondern frei in der Luft schweben zu lassen, benutzte ich folgende Einrichtung. Auf den beiden Enden einer schmalen Glasplatte (eines gewöhnlichen Objekträgers) wurden Glasleisten aufgelegt, und dann das Halmstück der Länge nach daraufgelegt, er ruhte also mit beiden Enden auf den Glasleisten, der mittlere Theil war völlig frei. Das Halmstück war so gross dass es beiderseits über die Leisten hinausragte, durch einen Faden wurden diese Enden unterhalb der Glasplatte mit einander verbunden, und so in unbeweg-

licher Weise befestigt. Die Glasplatten wurden auf feuchten Sand gelegt, und dieser über die basalen Theile der Halmstücke erhöht; die Luft wurde feucht, der Raum dunkel gehalten. Der Versuch dauerte, bei etwa 20° C. 10 Tage. Am Ende des Versuches wurden die Objekte aus ihren Bändern befreit, die meisten machten in Folge dessen eine Krümmung, welche in einigen Knoten 20—25° erreichte. Sie zeigten dadurch eine sehr bedeutende Spannung im Knoten an.

Die genaue Untersuchung der Knoten lehrte nun, dass an der Oberseite des Knotens in keinem der zehn benutzten Halmstücke irgend welche Veränderung bemerklich war. In mehreren Exemplaren zeigte aber die Unterseite sich wulstartig angeschwollen, gewöhnlich an der oberen Grenze der Knoten. Die Untersuchung von Längsschnitten lehrte, dass die Ursache dieser Ausbuchtungen darin zu suchen war, dass die Unterseite, trotzdem sie an der Krümmung verhindert war, dennoch bedeutend gewachsen war; sie hatte sich demzufolge nach aussen gebogen, in einzelnen Fällen so stark, dass sie auf der Innenseite eine tiefe Einknickung zeigte, oder dass der ganze Querwulst der Länge nach weitklaffend gespalten war.

Da die Unterseite für ihr Wachsthum sich nicht durch Krümmung des Halmes Raum verschaffen konnte, hatte sie sich gegen die Halmtheile angestemmt, und war demzufolge selber ausgebogen worden. Sowohl ihre Aussenseite als ihre Gefässbündel, ja sogar ihre Innenseite hatten sich dabei ansehnlich verlängert.

Man könnte diese Erscheinung, welche mutatis mutandis auch bei wachsenden Sprossgipfeln beobachtet werden kann, mit dem Namen des potentiellen Geotropismus belegen.

Ein absoluter Beweis gegen die Hofmeister'sche Theorie lässt sich allerdings durch Versuche mit Stengelknoten nicht führen; da sich aber ihre Unrichtigkeit für andere Fälle leicht mit völliger Sicherheit darthun lässt, können wir das Mitgetheilte einstweilen als eine hinreichende Bestätigung des allgemeinen Satzes für unseren speziellen Fall gelten lassen.

Wir haben gesehen, dass der Sitz der krümmenden Kräfte in der jedesmaligen Unterseite zu suchen ist, und dass die Oberseite sich bei der Krümmung passiv verhält. Dieses ist aber nur so lange wirklich der Fall, als man die sämtlichen Theile der Knoten in ihrer normalen Verbindung mit einander lässt. Sobald man die Knoten der Länge nach in Stücke zerschneidet, zeigt sich, dass jedes einzelne Stück, wenn es nur nicht zu klein ist, im Stande ist sich geotropisch zu krümmen. Diese wichtige Thatsache wollen wir jetzt durch die Beschreibung einiger Versuche näher beleuchten.

Die Versuche wurden sämtlich mit jungen Halmen des Hafers ausgeführt, welche in dem bereits mehrfach erwähnten Zinkkasten durch Einstecken des basalen Endes in einen Wall von nassem Sand horizontal gestellt wurden.

1. Geotropismus des zentralen Theiles. Zunächst war es wichtig zu erfahren, ob der Geotropismus ausschliesslich der polsterartig verdickten Basis der Blattscheide, oder vielleicht auch dem in der Mitte befindlichen Halme selbst, zukommt. Ich habe deshalb von mehreren Knoten die äussere Bekleidung völlig entfernt, den Halm also ringsherum von der Blattscheide isolirt. Als solche Objekte während eines bis mehrerer Tage horizontal gestanden hatten, zeigte sich der dem Gelenk zugehörige Theil des Halmes nicht oder fast nicht geotropisch gekrümmt, auch dann nicht, wenn der höher liegende Theil des

betreffenden Internodiums jung war und sich geotropisch krümmte. Auch gespaltene und von der Blattscheide befreite Knoten verhielten sich so.

Der zentrale Halm muss also als passiv bei den geotropischen Erscheinungen aufgefasst werden.

2. Geotropismus von Längshälften des Knotens. Halmstücke mit je einem Knoten wurden der Länge nach gespalten, und dann das obere Internodium aus der Blattscheide möglichst vollständig entfernt. Solche Objekte können offenbar in drei verschiedene Lagen horizontal gestellt werden, welche durch die Orientirung der Schnittfläche bezeichnet werden. Sie können darnach aufgeführt werden als 1) seitliche Hälfte, wenn die Schnittfläche vertikal steht, als 2) obere Hälfte, wenn die Schnittfläche horizontal auf der Unterseite der Objekte liegt, und als 3) untere Hälfte, wenn die horizontale Schnittfläche die Oberseite des Objektes einnimmt. Die gewählte Bezeichnungsweise ergibt sich leicht, wenn man sich jedesmal die Hälften zu ganzen Halmstücken ergänzt denkt.

Ich beobachtete nun, nachdem die Objekte 1–4 Tage horizontal gestanden hatten, folgende Erhebungen. Die zu demselben Halmstück gehörige Hälften tragen jedesmal dieselbe Nummer.

	Erhebung	Versuchsdauer
I. Obere Hälfte . . .	40°	1 Tag
Untere Hälfte . . .	22°	1 "
II. Obere Hälfte . . .	12°	1 "
Untere Hälfte . . .	30°	1 "
III. Obere Hälfte . . .	10°	1 "
Untere Hälfte . . .	30°	1 "
IV. Obere Hälfte . . .	70°	4 Tage
Untere Hälfte . . .	40°	4 "
V. Obere Hälfte . . .	10°	4 "
Untere Hälfte . . .	55°	4 "
VI. Seitliche Hälfte . . .	50°	4 "
Seitliche Hälfte . . .	50°	4 "
VII. Seitliche Hälfte . . .	45°	4 "
Seitliche Hälfte . . .	45°	4 "

Die Tabelle zeigt:

1) Die beiden seitlichen Hälften eines Knotens erheben sich, wie zu erwarten war, mit derselben Intensität.

2) Die obere Hälfte eines Halmstückes krümmte sich je nach Umständen stärker oder schwächer als die untere Hälfte, es hängt dies offenbar davon ab, ob bei der Spaltung die eine oder andere Hälfte etwas grösser ausgefallen ist. Nimmt man das Mittel aus den fünf Versuchen, so erhält man für die Oberseiten 28,4°, für die Unterseiten 35,4°, eine Differenz, welche offenbar von Beobachtungsfehlern bedingt sein kann. Es scheint demnach, dass der Geotropismus der isolirten oberen und unteren Hälften annähernd gleich stark ist.

Um den Einfluss der Dicke auf die geotropische Krümmung der Knotenhälfte näher kennen zu lernen, habe ich einen Versuch mit den Knoten von *Coix lacryma* angestellt. Die Einrichtung war genau dieselbe wie in den bereits beschriebenen Versuchen. Jedes Halmstück wurde durch einen Längsschnitt in zwei ungleiche Hälften getheilt, beide wurden derart horizontal gelegt, dass die Aussenseite unten lag, alles war also gleich, nur die Dicke war

verschieden. Nach mehreren Tagen wurden die Winkelerhebungen gemessen. Ich fand folgendes:

	Hälfte A	Hälfte B
I. Knoten		
Dicke der Polsterhälften	4,3 mm	1,5 mm
Erhebungswinkel	20°	55°
II. Knoten		
Dicke der Polsterhälften	4,0 mm	1,5 mm
Erhebungswinkel	8°	40°
III. Knoten		
Dicke der Polsterhälften	4,8 mm	2,2 mm
Erhebungswinkel	8°	20°
IV. Knoten		
Dicke der Polsterhälften	2,8 mm	2,0 mm
Erhebungswinkel	15°	40°
V. Knoten		
Dicke der Polsterhälften	3,2 mm	1,7 mm
Erhebungswinkel	5°	20°

Es krümmten sich also ausnahmslos die dünnen Hälften kräftiger als die dicken, wie solches auch wohl zu erwarten war. Dasselbe Resultat fand ich wenn ich von zwei gleich dicken Hälften die eine als „untere“ die andere als „seitliche“ nach der obigen Bezeichnungsweise hinlegte; die untere krümmte sich stärker als die seitliche.

3. Rosettenartige Spaltung der Knoten. Es wurden einige Knoten der Länge nach durch einen Kreuzschnitt in vier möglichst gleiche Theile gespalten; im tragenden Internodium blieben die Theile verbunden; das obere Internodium wurde entfernt. Sie wurden nun derart horizontal gestellt, dass in einem Streifen die Aussenseite oben, in dem gegenüberliegenden unten, und in den beiden andern seitlich lag. In jedem Exemplare krümmten sich die vier Streifen innerhalb vier Tagen und zwar in annähernd demselben Winkel; kleine Differenzen waren in den verschiedenen Exemplaren vorhanden, doch in verschiedener Richtung, so dass sie das Resultat nicht beeinträchtigten.

Ein junger Knoten wurde durch zwei parallele Längsschnitte derart gespalten, dass eine Mittellamelle und zwei Seitentheile entstanden. Die Theile wurden alle mit den Schnittflächen horizontal gestellt, nach 24 Stunden fand ich folgende Erhebungen

Oberer Theil	5°
Mittellamelle	20°
Unterer Theil	10°

Die beiden Arme der Mittellamelle hatten sich gleich stark erhoben.

Die mitgetheilten Versuche lehren uns, dass isolirte, nicht zu schmale, Längsstreifen der Knoten ebenso gut geotropisch sind als ganze Knoten, und dass es auf die Intensität ihrer Bewegung keinen merklichen Einfluss hat, welche Seite sie nach unten kehren. Dagegen nimmt, mit zunehmender Dicke des Theiles, die Intensität der Krümmung ab.

Fraglich bleibt, welchen Einfluss die Dicke der Knotenhälfte auf die absolute Verlängerung der unteren Seite hat. Es wäre nicht unmöglich, dass die Dicke, d. h. die Zahl der horizontal übereinander liegenden Zellschichten die Intensität des Wachstums der unteren Schichten bestimmt. Dafür spricht auch,

dass isolirte Unterhälften und Knoten sich bei ihrer geotropischen Aufkrümmung nie so stark verlängern, als die Unterhälften ähnlicher, aber nicht gespaltener Knoten.

Am Schlusse dieses Paragraphen möchte ich noch hervorheben, dass, während die Knotenpolster der Gräser in der pflanzen-physiologischen Literatur ziemlich häufig untersucht und in ihren Eigenschaften beschrieben worden sind, die übrigen, verwandten Gebilde fast nirgendwo Erwähnung finden. Nur die Blattpolster von *Phaseolus multiflorus* und einigen wenigen anderen Pflanzen machen eine Ausnahme. Jedoch giebt es zahlreiche Gebilde, deren Bewegungen gleichen Anspruch auf unser Interesse haben, und deren Studium ebenso gut reiche Früchte verspricht.

Ich will nur einige Fälle als Beispiele hervorheben.

Schon mehrfach erwähnte ich die geotropischen Bewegungen der gelenkartigen Knotenpolster anderer Pflanzen. Der Bau dieser Polster ist äusserst verschieden. Während er bei den Gräsern vom Basaltheile der Blattscheide gebildet wird, gehört er bei den meisten anderen Pflanzen der Achse an. Bei den Arten von *Polygonum* liegt oberhalb des Knotens eine wachstumsfähige Zone, von der *Ochrea* umgeben. So z. B. bei *Polygonum nodosum* und *orientale*, bei denen man sie häufig durch den Geotropismus in nahezu senkrechten Winkeln gebogen finden kann. Dieselbe Lage nehmen die Knotengelenke von *Tradescantia zebrina* ein, hier sind sie von der Blattscheide umhüllt. Bei den genannten Arten sind die Polster äusserlich nicht angeschwollen, dagegen findet man bei den *Sileneen* (*Cucubalus*, *Lychnis*, *Agrostemma* u. A.) den Fuss der Internodien sehr stark und nahezu halbkugelförmig verdickt; auch diese Gelenke besitzen einen ausgeprägten Geotropismus.

Einen ziemlich scharfen Gegensatz bilden die Arten von *Chaerophyllum* und *Galeopsis*, da bei ihnen das geotropische Polster unterhalb des Knotens liegt, es ist das obere keulenförmig verdickte Ende des Internodiums.

So weit meine Untersuchungen reichen, zeichnen sich alle diese gelenkartigen Gebilde dadurch vor ihrer Umgebung aus, dass ihre Steifheit, so lange sie noch geotropischer Krümmungen fähig sind, ausschliesslich oder doch vorwiegend auf Turgor beruht, dass sie also beim Welken sehr rasch erschlaffen.

Eine etwas entferntere Verwandtschaft besitzen viele Gelenke, deren Bewegungen nicht von der Schwere, sondern von anderen, anscheinend inneren Ursachen ausgelöst werden.

So z. B. die kleinen Gelenke an der Basis der Fruchstiele der *Alsineen*, mittelst deren sie sich, nachdem sie während der Blüthe gerade aufwärts standen, nach der Blüthe in sehr scharfem Winkel der Erde zuwenden. Aehnliches findet man auch bei *Erodium* und vielen anderen Pflanzen.

Aber den interessantesten Fall bilden die Gelenkpolster in den rispenartigen Inflorescenzen der Gräser. Kützing gab davon schon vor dreissig Jahren folgende Beschreibung, welche, wenigstens in den letzten Jahren, nicht diejenige Berücksichtigung fand, welche sie verdiente.¹⁾

Diese Gelenkpolster sind kleine schwielige Anschwellungen an der Basis sämtlicher Blüthenäste der Grasrispen. Sie verursachen das Auseinanderweichen dieser Aeste, die Ausbreitung der ganzen Rispe bei der Blüthe, ebenso bei zahlreichen Arten das Schliessen der verblühten Inflorescenzen. Gräser mit

1) Kützing, Ueber das Gelenkpolster der Gräser. Bot. Ztg. 1849, pag. 625.

ährenförmigen Blütenständen besitzen diese Gebilde nicht. Von den bekannteren Grasarten sind sie bei *Dactylis glomerata* am grössten.

Man findet das Polster am Grunde sämtlicher Nebenähren jeder Ordnung, bei den unteren Hauptähren ist es am stärksten entwickelt. Vor seiner Entwicklung ist die Rispe stets geschlossen; indem es sich ausbildet öffnet die Rispe sich, und mit völliger Ausbildung des Polsters ist der Winkel, welchen die Ähren mit der Hauptaxe machen, am grössten. Erschlafft oder verschwindet das Polster, so schliessen sich die Blütenstände wieder. Das Polster liegt auf der Innenseite der Ähre, nicht etwa ringsherum, und besteht aus einem rein parenchymatischen, callus-ähnlichen aber von der Oberhaut bedeckten Gewebe; es enthält keine Gefäss- und keine Bastbündel, ja diese Bündel sind sogar von der polsterartig verdickten Seite auf die gegenüberliegende mehr oder weniger herübergedrängt.

Schneidet man eine Grasrispe in ihrer Blüthezeit ab, und lässt sie an der Luft trocknen, so schwindet das Gelenkpolster zusammen, so dass man in den Fällen, wo es nur schwach entwickelt ist, es kaum mehr bemerkt. Dabei werden aber auch die Winkel der Nebenachsen wieder kleiner. Diese Beobachtung weist entschieden auf eine Beteiligung des Turgors an der beschriebenen Erscheinung hin, ja es wäre wohl möglich, dass das ganze Öffnen der Grasrispen nur auf Turgorerhöhung in den Polstern beruhte.

§ 2. Ueber die Beziehung zwischen Turgor und Wachsthum.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass Zellen im Allgemeinen nur so lange wachsen, als ihre Zellhäute relativ dünn und allseitig völlig geschlossen sind. Jeder Mikroskopiker weiss, dass das Dickenwachsthum der Zellhäute gewöhnlich erst dann anfängt, wenn die Grössenzunahme des Zellenraumes aufgehört hat, oder doch schon im Erlöschen begriffen ist. Zellen mit Löchern in der Haut aber werden allgemein als todte, oder doch jedenfalls als nicht mehr wachsende betrachtet.

Eine allseitig geschlossene Haut ist nun selbstverständlich die allererste Bedingung für das Zustandekommen einer Spannung zwischen Inhalt und Wand. Wäre aber eine solche Haut nicht dehnbar, so würde zwar eine Spannung möglich sein, aber keine Volumenzunahme des Inhalts und keine Verlängerung der Haut, ein Einfluss des Turgors auf das Wachsthum wäre dann nicht zu erwarten.

Sind diese Bedingungen erfüllt, so kann die Zelle turgesciren, sie wird dieses aber erst dann thun, wenn in ihrem Inhalte osmotisch wirksame Stoffe vorkommen, und wenn die Zelle von aussen Wasser aufnehmen kann. Denn in diesem Falle wird eine osmotische Wechselwirkung zwischen der inneren und der äusseren Flüssigkeit stattfinden, welche nach bekannten physikalischen Gesetzen dazu führen wird, dass die Zellen mehr Wasser aufnehmen, als sie an gelöster Substanz verlieren, dass sie also an Volumen zunehmen.

Aber diese rein physikalischen Wirkungen bedürfen noch einer wichtigen Modifikation, um wirklich Ausgiebiges zu leisten. Bekanntlich hängt die Beziehung der Quantitäten der gleichzeitig in entgegengesetzter Richtung durch die Membran gehenden Stoffe in hohem Maasse von den Eigenschaften der Membran selbst ab; die Zellhaut ist nun, nach Allem, was wir von ihr wissen,

nicht im Stande, eine bedeutende Differenz in dieser Beziehung hervorzurufen. Diese Funktion übernimmt das Protoplasma, welches in raschwachsenden Zellen die Innenseite der Zellhaut wie eine dünne aber lückenlose Schicht bekleidet. Es hat, so lange es lebt, die Fähigkeit gewissen Stoffen den Durchtritt völlig zu verweigern, anderen diesen Durchtritt in hohem Maasse zu erschweren. Wasser lässt es aber mit grosser Leichtigkeit durch sich hindurchgehen. Dadurch muss aber die osmotische Wirkung in den Zellen eine sehr einseitige werden, der Inhalt wird sehr leicht Wasser aufnehmen, aber, wenigstens in kurzen Zeiten, fast nichts von seinen gelösten Stoffen verlieren können. Diese osmotische Wirkung wird also eine Vermehrung des Zellinhaltes herbeiführen.

Eine solche Vermehrung ist aber selbstverständlich nur durch Dehnung der Zellhaut möglich, und da diese elastisch ist, wird sie fortwährend bestrebt sein, sich wieder zusammen zu ziehen und also einen Druck auf den Inhalt ausüben. Bei jeder weiteren Aufnahme von Wasser durch osmotische Wirkung muss dieser Druck überwunden werden, jede Volumenzunahme wird aber auch die Dehnung und damit die elastische Kraft der Haut steigern. Endlich wird eine Grenze erreicht werden, bei der der elastische Druck der Haut dem Streben des Inhaltes sich durch Wasseraufnahme zu vergrössern das Gleichgewicht hält. In diesem Zustande heisst die Zelle turgescent; die Spannung zwischen Wand und Inhalt heisst der Turgor. Jedes Wassermolekül, welches von den osmotischen Kräften hereingezogen wird, wird von dem elastischen Drucke mit derselben Kraft hinausgepresst, es bleibt also relativ in Ruhe.

Vergleicht man eine Zelle im turgorlosen und im turgescenten Zustand, so ist die Grösse der Zellhäute in beiden Fällen verschieden. Die Differenz beider Grössen ist offenbar die Grösse der Ausdehnung, welche die Haut durch den Turgor erfahren hat, die Turgorausdehnung. Mittelst dieser Ausdehnung beeinflusst der Turgor, wie wir bald sehen werden, das Wachsthum; und wir dürfen annehmen, dass diese Beschleunigung eine Funktion der Ausdehnung sein wird. Dabei ist es, bei gleicher Turgorausdehnung, für die Geschwindigkeit des Wachsthums offenbar gleichgültig, ob die Ausdehnung durch eine grössere oder durch eine geringere Kraft bewirkt wird. Ersteres wird z. B. der Fall sein, wenn die Haut dick und wenig dehnbar, letzteres wenn sie dünn und sehr dehnbar ist.

Bevor wir untersuchen, von welchen Ursachen die Turgorausdehnung abhängt, um daraus ableiten zu können, durch welche Ursachen sie in der Pflanze verändert werden kann, wollen wir zuerst den Beweis zu führen suchen, dass das Flächenwachsthum der Häute thatsächlich von ihrer Ausdehnung abhängt.

Sachs, der zuerst die Ansicht aussprach, dass die Spannung zwischen Wand und Inhalt ein bedeutender Faktor des Längenwachsthums sein möge, und der dadurch die Veranlassung zu den zahlreichen Forschungen gab, welche bald für seine Ansicht eine Reihe neuer Beweise brachten, und so einen weiteren Ausbau seiner Theorie ermöglichten, konnte damals selbst nur wenige Beobachtungen als Belege anführen.¹⁾ Diese genügten aber damals zur Begründung seiner Theorie. Er wies darauf hin, dass sämtliche lebende Zellen solange sie wachsen, auch turgesciren, ferner, dass welkende Internodien, Blätter und Wurzeln aufhören zu wachsen, dagegen um so stärker wachsen, je lebhafter sie turgesciren. An langen Internodien und Blattstielen wachsen die

1) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 3. Aufl. 1872.

Zellen der Epidermis und der Rinde vorwiegend in der Richtung der Längsachse, an breiten Blattflächen dagegen fast gleich stark in allen Richtungen der Blattebene; es rührt dieses offenbar daher, dass erstere vorwiegend in longitudinaler, letztere aber in allen Richtungen gleichmässig gedehnt werden. Auch das Wachstum der Thyllen und des Callus führt Sachs als Stütze für seine Ansicht an.

Eine sehr allgemein bekannte Thatsache bietet ferner eine wichtige Stütze für die Sachs'sche Theorie. Jedermann weiss, dass Pflanzen um so üppiger gedeihen, je feuchter innerhalb gewisser Grenzen der Boden ist. Vergleicht man wildwachsende Pflanzen an verschiedenen Standorten, so wird man sich hiervon sehr leicht überzeugen. Dieselbe Art, welche am Rande eines Kanales oder eines Grabens hohe Stengel und zahlreiche oft erstaunlich grosse Blätter bildet, bleibt auf trockenem Boden verhältnissmässig klein und winzig. Lehrreich sind in dieser Beziehung auch die kleinen Exemplare von Kulturpflanzen, welche man so häufig auf Sandboden antrifft an Stellen, wo die Samen zufällig zu Boden fielen. Allbekannt sind die wenigen Centimeter grossen, blühenden und fruchttragenden Buchweizenpflänzchen. Aehnliche krüppelige Gebilde mit Blüten und Frucht sieht man auch häufig von Brassicaarten und Anderen. Sorauer theilte in der Botanischen Zeitung (1873 No. 10) eine Reihe von Versuchen mit, in denen er Gartenpflanzen in Töpfen bei verschiedenem konstanten Wassergehalt erzog. Je höher der Wassergehalt, um so grösser wurden die Pflanzen; jedoch hatte eine Erhöhung über 60 pCt. der wasserhaltenden Kraft keinen bedeutenden Einfluss mehr. Aehnliche Versuche habe ich mit Rothklee und anderen Gewächsen angestellt, und zwar mit demselben Resultate.

Der Sorauer'sche Versuch bildet aber noch keinen direkten Beweis für die Sachs'sche Ansicht, da er für diesen Zweck viel zu komplizirt ist. Er wurde denn auch von dem genannten Autor nicht zu diesem Zwecke angestellt, und nur erst von Sachs in dieser Richtung verwerthet. Die Komplikation entstand nämlich dadurch, dass der Versuch sehr lange dauerte. Nur im Anfang konnte der direkte Einfluss des Wassergehaltes rein auftreten, sobald einmal die Kohlensäurezerlegung anging, waren die grösseren Blätter natürlich im Vortheil, die wasserreicheren Pflanzen bildeten mehr organische Substanz als die wasserärmeren, und in Folge dieses Umstandes mussten die Differenzen zwischen den einzelnen Versuchspflanzen fortwährend zunehmen. Am Ende des Versuchs war natürlich nicht mehr zu sehen, was dem direkten Einfluss des verschiedenen Wassergehaltes, und was der indirekten Wirkung dieses Faktors zugeschrieben werden musste.

Kommt es also darauf an den Einfluss des Wassergehaltes des Bodens auf das Wachstum in reiner Form zu demonstrieren, so muss man den Versuch auf die Streckung bereits angelegter Organe beschränken. Dazu eignen sich nun die Primordialblätter der Prunkbohne, *Phaseolus multiflorus* weit besser als irgend eine andere Pflanze, sie lassen sich in ausgezeichneter Weise zu einem Vorlesungsversuche benutzen. Man braucht nur die Samen in verschiedenen Töpfen mit Erde auszulegen, und den Wassergehalt in jedem Topfe annähernd konstant zu halten. Sobald die Primordialblätter völlig entwickelt sind, ist der Unterschied ein sehr auffallender, die wasserreicheren Blätter sind mehr als doppelt so gross als die wasserarmen, die übrigen bilden dazwischen eine Stufenleiter von Uebergängen.

Die Unterschiede sind so gross, dass es für Vorlesungsversuche gar nicht nothwendig ist, den Wassergehalt mit der Waage zu reguliren, es reicht hin, dieses durch Begiessen mit abgemessenen Quantitäten, oder auch in anderer Weise zu thun.

In Bezug auf den Einfluss des Turgors auf das Wachsthum der Wurzeln bieten die Wasserkulturen reiche, für den vorliegenden Zweck verwendbare Erfahrungen. Jeder, der selbst Wasserkulturen anstellte, weiss, dass die Konzentration der Lösung vom höchsten Einfluss auf das Gedeihen der Pflanzen ist. Einerseits darf die Konzentration nicht zu niedrig sein, damit die Pflanzen von allen ihnen gebotenen Nährstoffen eine hinreichende Menge aufnehmen können. Andererseits aber ist es sehr gefährlich, die Konzentration zu hoch zu machen. Denn erfahrungsgemäss wird dadurch das Wachsthum in erheblicher Weise gestört. Speziell für die Wurzeln weiss man, dass ihr Wachsthum um so langsamer stattfindet, je grösser die Konzentration der Lösung ist.

Die in der Flüssigkeit gelösten Salze wirken offenbar dadurch hemmend auf das Wachsthum der Wurzeln, dass sie ihnen die Aufnahme des Wassers erschweren, denn sie ziehen selbst das Wasser mit solcher Kraft an, dass sie, wenn ihre Konzentration gewisse Grenzen überschreitet, den Wurzeln selbst einen Theil des Wassers entziehen. Es leuchtet ein, dass dadurch der Turgor der Zellen geringer werden wird, wie sich solches auch leicht auf experimentellem Wege beweisen lässt.

Diese Erfahrungen und Betrachtungen bieten uns nun die Mittel, einen direkten Beweis für die Sachs'sche Theorie des Wachsthums zu liefern. Dazu ist es aber vor Allem nothwendig, die Versuchsmethode von all' den Komplikationen zu befreien, welche den eigentlichen Wasserkulturen anhangen. Zunächst ist statt der Lösung des Nährstoffgemisches immer nur die Lösung eines einzigen Salzes zu nehmen, dessen Konzentration man beliebig und in genau bekannter Weise ändern kann. Es ist nach früheren Beobachtungen bekannt, dass verschiedene Salze mit sehr verschiedener Kraft der lebenden Zelle Wasser entziehen; um die gleiche Verminderung des Turgors hervorzurufen, muss man verschiedene Salze also in sehr verschiedener Konzentration anwenden. Ferner ist es zur Vereinfachung und zugleich zur Beschleunigung der Versuche zweckmässig, nur rasch wachsende Hauptwurzeln von Keimpflanzen zu verwenden, z. B. von *Vicia Faba* oder von Mais.

Solche Versuche lehrten mich nun, dass das Wachsthum um so langsamer stattfindet, je konzentrierter die Salzlösung, je geringer also der Turgor ist¹⁾. Als Beispiel führe ich folgende Zahlen an, welche die Verlängerung der Hauptwurzeln von jungen Keimpflanzen des Hühnermais in Salpeterlösungen verschiedener Konzentration in 24 Stunden angeben.

Concentration der Lösung	Zuwachs
0,5 pCt.	22,0 mm
1,0 „	16,5 „
1,5 „	11,5 „
2,0 „	7,0 „

Oberirdische Pflanzentheile sind viel weniger zu diesen Versuchen ge-

1) Weiteres in meinen Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. 1877, S. 56 ff.

eignet, jedoch gelang es mir auch diese in Salzlösungen wachsen zu lassen, und den Nachweis für den ausgesprochenen Satz zu liefern.

Wird durch die Salzlösungen der Turgor völlig aufgehoben, so hört auch das Wachsthum auf, wie dies übrigens nach dem bereits mitgetheilten zu erwarten war.

Ich möchte an die Mittheilung dieser Versuche noch eine Bemerkung knüpfen. Als Sachs seine Theorie aufstellte, waren nur erst wenige als Bausteine verwendbare Thatsachen bekannt, daher kam es, dass er bei der Unsicherheit mancher Beobachtungen gezwungen war, sich in der Auswahl auf möglichst eklatante Fälle zu beschränken. Er wurde dadurch zu der Ansicht geleitet, dass nur sehr starke Ausdehnungen der Zellhäute das Wachsthum beschleunigen. Da nun die jungen Zellhäute, obgleich sehr dehnbar, doch nicht sehr elastisch sind, so geschieht es sehr leicht, dass bei einer Dehnung die Elastizitätsgrenze überschritten wird, und Sachs neigte zu der Meinung, dass eine solche Ueberschreitung vielleicht eine Bedingung des Einflusses des Turgors auf das Wachsthum sein dürfte.

Die mitgetheilten Thatsachen zeigen aber, dass seine Theorie keineswegs dieser Beschränkung bedarf, im Gegentheil, sie darf ganz allgemein so aufgefasst werden, dass jede, auch noch so geringe Ausdehnung einer wachsenden Zellhaut das Wachsthum beschleunigt. Selbstverständlich ist, wie auch die obige Zahlenreihe beweist, das Wachsthum um so geringer, je geringer der Turgor, dieses schadet aber der allgemeinen Gültigkeit des Satzes nicht. Es würde zu weit führen, hier diesen Gedankengang in allen Einzelheiten zu entwickeln, ich will sie daher nur an einem Beispiel erläutern. Ein Blütenstiel von *Froelichia floridana* wurde in eine Salpeterlösung von 2,5 pCt. gebracht. Hier verkürzte sie sich um 5,8 mm in einer Stunde, und wuchs dann in sieben weiteren Stunden wieder 3,8 mm. Es ist deutlich, dass während dieses Wachstums die Elastizitätsgrenze der Zellhaut nicht überschritten wurde, denn wenn eine Haut während einiger Zeit auf eine gewisse Länge gedehnt worden und wieder freigelassen ist, wird die Elastizitätsgrenze offenbar höchstens dann erreicht werden, wenn sie die Länge, welche sie vorher bei der Dehnung hatte, wieder erreicht; jedenfalls nicht früher. Dieses war nun in unseren Versuchen nicht der Fall, der Pflanzentheil wuchs also bei geringem Turgor, aber ohne Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze.

Wir haben bis jetzt immer den Einfluss des Turgors auf das Wachsthum ganzer Organe ins Auge gefasst, und wollen nun die Beziehungen dieser beiden Grössen auch für die einzelnen Theile der Organe kennen lernen. Durch die schönen Untersuchungen von Sachs wissen wir, dass in einem wachsenden Pflanzentheil nicht alle Zellen, nicht alle Querzonen gleich stark wachsen. Im Gegentheil, von der jüngsten Spitze, in der das Wachsthum nur sehr langsam vor sich geht, nimmt die Streckung allmählig an Geschwindigkeit zu, um in einer Entfernung von meist nur wenigen Centimetern von der Spitze ein Maximum zu erreichen und dann allmählig langsam abzunehmen. Es handelt sich also darum, zu wissen, ob diese Veränderungen in der Wachstumsgeschwindigkeit von der Dehnung der Zellhäute durch den Turgor abhängt. Mittelst einer Methode, welche ich unten noch ausführlich beschreiben werde, gelang es mir wachsende Sprosse völlig turgorlos zu machen, ohne in ihrer Länge andere Aenderungen hervorzurufen als durch die Aufhebung des Turgors direkt bedingt wurden. Es galt nun, die dabei stattfindenden Verkürzungen, nicht nur

in den ganzen Sprossen, sondern auch in ihren einzelnen Theilen zu messen. Dazu wurden in Entfernungen von je 10 mm von einander, von der Spitze aus anfangend, feine Querstriche mit Tusche angebracht. Dann liess ich die Sprosse während einiger Stunden wachsen, und lernte so die Vertheilung des Wachstums über die einzelnen Partialzonen kennen, darauf wurde der Turgor aufgehoben und die Verkürzung der Zonen gemessen¹⁾.

Es zeigte sich ganz allgemein, dass die Turgorausdehnung in jungen Sprossen von der Spitze aus erst zunimmt, dann in der Höhe des Maximums der Partialzuwachs ein Maximum erreicht, und dann wieder allmählig abnimmt, um endlich an der hinteren Grenze der wachsenden Strecke aufzuhören. Mit der Turgorausdehnung steigt und fällt also die Geschwindigkeit des Längenwachstums in den Partialzonen wachsender Organe.

Es liessen sich aus der vorliegenden Literatur wohl noch eine Reihe von Beobachtungen anführen, welche mit grösserer oder geringerer Entschiedenheit als Argumente für die Sachs'sche Theorie angeführt werden könnten, da aber die mitgetheilten Beobachtungen meiner Ansicht nach für einen vollständigen Beweis mehr als genügen, so wollen wir darauf nicht weiter eingehen.

Aber einen Punkt darf ich nicht unerwähnt lassen. Wenn es richtig ist, dass der Turgor nur dadurch beschleunigend auf das Wachstum wirkt, dass er die Zellhaut ausdehnt, so leuchtet ein dass auch jede andere Ausdehnung der Zellhäute denselben Effekt hervorbringen muss, und dass umgekehrt jeder Druck auf die Zellen die Intensität des Wachstums vermindern muss. Dem ist nun auch wirklich so, wie das Wachstum des Holzes, und zumal die Bildung der Jahresringe in besonders klarer Weise zeigt. Die Rinde übt bekanntlich auf das wachsende Cambium einen bedeutenden Druck aus, man kann diesen künstlich erhöhen, wenn man die Aeste oder Zweige an den Versuchstellen mit einer festen Ligatur umgiebt, andererseits kann man ihn aber vermindern, wenn man durch Längsschnitte die Continuität der Rinde in der Querrichtung aufhebt. Solche Operationen verändern nun das Wachstum des Holzes in erheblicher Weise, und zwar wird es geringer, wenn der Druck grösser, ausgiebiger wenn dieser kleiner wird. Und was von der ganzen Schicht gilt, gilt auch von jeder einzelnen Zelle. Daher besteht das unter hohem Druck entstandene Holz aus engen, das unter geringerem Druck gebildete aus weiten Elementen. Der Unterschied im Bau des Frühlingsholzes und der Herbstgrenze der Jahresringe findet dementsprechend ihre Ursache in den Schwankungen, denen der Rindendruck im Laufe des Jahres aus verschiedenen Gründen unterliegt, wie sich durch Wiederholung obiger Versuche zu verschiedenen Jahreszeiten leicht beweisen lässt²⁾.

Bei der Frage, ob das Wachstum durch Druck vermindert wird, ist immer im Auge zu behalten, dass solches offenbar nur dann der Fall zu sein braucht, wenn der Druck in rein mechanischer Weise auf das Wachstum einwirkt. Denn es kommen zahlreiche Fälle vor, in denen ein äusserer, meist ziemlich geringfügiger Druck als Reiz auf wachsende Pflanzentheile wirkt, wo er also in Folge der besonderen Organisation gewisse im Gewebe aufgespeicherte Spannkraft auslöst und dadurch zu bestimmten Vorgängen die Veranlassung giebt. Solche Fälle könnten leicht mit den mechanischen Wirkungen des Druckes

1) Zellstreckung, pag. 90 ff.

2) Weiteres in Archives Néerlandaises XI, 1876, p. 1.

verwechselt werden; sie unterscheiden sich von diesen aber wohl immer dadurch, dass die äussere Kraft nur sehr schwach ist, im Verhältniss zu der geleisteten Arbeit. Das schlagendste Beispiel liefern die Ranken, welche in Folge eines geringen auf die Unterseite ausgeübten Druckes, auf der Oberseite anfangen sehr rasch zu wachsen; die dadurch entstehende Wachsthumdifferenz verursacht bekanntlich die Krümmungen der Ranken um ihre Stützen. Aehnlich verhält es sich bei dem Wachsthum der Pollenschläuche im Stigma und im Stylus, und wohl auch in zahlreichen anderen Fällen.

Kehren wir aber nach dieser Ausschweifung zu unserem Ausgangspunkte zurück. Nachdem wir gesehen haben, dass die Beschleunigung des Wachstums durch die Turgorausdehnung in mehreren Beispielen sich direkt beweisen lässt, und dass also diese Seite der Sachs'schen Theorie auf völlig sicherer Basis ruht, haben wir nun unsere Aufmerksamkeit den Kräften zuzuwenden, durch deren Zusammenwirken die Turgorausdehnung in wachsenden Zellen zustande kommt.

Wir haben im Anfang dieses Paragraphen bereits das Wichtigste hierüber vorausgeschickt, und können jetzt die Permeabilitätseigenschaften des Protoplasma und der Zellhaut als konstant betrachten, und unserer Aufmerksamkeit also auf die Wechselwirkung der dehnbaren und elastischen Zellhaut und des wasseranziehenden Zellinhaltes beschränken. Als einfachsten Fall stellen wir uns dabei am besten stets eine cylindrische Zelle vor. Der Zellsaft zieht das Wasser kraft der in ihm gelösten, osmotisch wirksamen Stoffe an; seine osmotische Kraft wird also um so grösser sein, je grösser sein Gehalt an diesen Stoffen, resp. je grösser die osmotische Kraft der einzelnen darin gelöst vorkommenden Körper. Von den verbreiteteren Inhaltstoffen haben die Farbstoffe, der Zucker und ähnliche nur eine geringe Anziehungskraft für Wasser, die Pflanzensäuren und manche organische und anorganische Salze aber eine sehr bedeutende. Es kommt also hauptsächlich auf diese beiden Gruppen von Substanzen an. Die Kraft mit der diese Stoffe aus der Umgebung der lebenden Zelle Wasser an sich ziehen, wollen wir die Turgorkraft der Zelle nennen. Mit dieser Kraft hält nun offenbar die elastische Spannung der Zellhäute in einer turgescen ten Zelle Gleichgewicht.

Es leuchtet ein, dass die Turgorkraft nur dann wirklich die Zelle vergrössern kann, wenn in der Umgebung Wasser in solcher Weise vorhanden ist, dass die Zelle es aufzunehmen vermag. Ist dieses nicht der Fall, so ist die Turgorkraft offenbar wirkungslos, ist Wasser nur in ungenügender Menge vorhanden, so leistet sie nur einen Theil der möglichen Arbeit, ist also zum Theil aktiv, zum Theil inaktiv und erst bei hinreichender Wasserzufuhr ist die ganze Turgorkraft aktiv. Nur der aktive Theil der Turgorkraft dehnt die Zellhaut aus, nur diesem hält die elastische Spannung das Gleichgewicht.

• Denken wir uns, dass die Menge der osmotisch wirksamen Stoffe in einer Zelle plötzlich, oder auch langsam zunimmt, während die Zelle nicht in der Lage ist, Wasser aufzunehmen. Offenbar wird die Zunahme der Turgorkraft dann keinen Einfluss auf den Turgor ausüben können. Ist eine Wasseraufnahme möglich, so wird der Steigerung der Turgorkraft um so rascher eine äusserlich sichtbare Veränderung folgen, je leichter das Wasser den Zellen zuströmen kann. Es lässt sich durch Experimente nachweisen, dass während einer raschen Zunahme der Turgorkraft die Zufuhr von Wasser nicht immer so ausgiebig ist, dass die Kraft ganz in Aktion treten kann.

Fassen wir jetzt die Zellhäute ins Auge. In einer einzelnen Zelle wird selbstverständlich nur die eigene Haut vom Turgor gedehnt. In wachsenden komplizirter gebauten Pflanzentheilen, wie z. B. Sprossen verhält sich die Sache anders. Hier ist es, wie die Erscheinungen der Gewebespannung lehren, das Parenchym, welches die Turgorkraft ganz oder doch zum grössten Theil entwickelt; dagegen müssen von dieser Kraft nicht nur die dünnen und äusserst dehnbaren Zellhäute des Parenchyms, sondern auch die dicken und weniger dehnbaren Partien der anderen Gewebe, namentlich der Epidermis, des Collenchyms und der Gefässbündel gedehnt werden.

Was wird nun für den Turgor einer Parenchymzelle die Folge sein, wenn sie plötzlich von dem Drucke dieser elastischen Gewebe befreit wird. Offenbar wird, ohne dass eine merkliche Volumenänderung eintritt, die Spannung zwischen dem Inhalt und der Wand plötzlich kleiner werden. Denn als Spannung der Wand gilt jetzt nur noch die der eigenen Wand. Daraus geht aber hervor, dass von der Turgorkraft, welche wir uns im Anfang als völlig aktiv zu denken hatten, jetzt ein erheblicher Theil inaktiv geworden ist. Denn die geringere Spannung hält natürlich nur einer kleinen ausdehnenden Kraft das Gleichgewicht. Bringen wir unsere Zelle also jetzt in Wasser, und machen wir also die ganze Turgorkraft unter den neuen Umständen wieder aktiv, so wird die Zelle wieder Wasser aufnehmen und sich ausdehnen, bis endlich die Spannung der Zellhaut so gross wird, dass sie allein, ohne Hülfe anderer Gewebe, der ganzen Turgorkraft das Gleichgewicht halten kann. Die Verlängerung der Zellen kann hierbei sehr beträchtlich sein, wie wir solches an isolirten Markcylindern aus wachsenden Pflanzentheilen sehen können; sie verlängern sich in Wasser gelegt oft um mehr als 30 pCt. ihrer Länge.

Die Grösse der Turgorausdehnung hängt also vorwiegend von drei Faktoren ab, 1. von der Dehnbarkeit der sämtlichen zu dehnenden Zellhäute, 2. von der Grösse der Turgorkraft, 3. von der Anwesenheit oder Zufuhr von Wasser.

Betrachten wir von diesem Gesichtspunkte aus die Streckung irgend einer Zelle, zum Beispiel einer Parenchymzelle im Mark eines jungen Sprosses. Im Vegetationspunkt ist die Zelle noch äusserst klein, allmählig nimmt sie an Grösse zu, indem die Haut fortwährend vom Turgor gedehnt wird und demzufolge wächst. Durch welche Ursachen kann diese stetige Zunahme an Grösse bedingt werden?

Offenbar nicht durch die mangelhafte Zufuhr von Wasser. Denn wenn diese die einzige Ursache wäre, so müsste bei künstlicher überflüssiger Wasserzufuhr, z. B. bei Injektion der Interzellularräume mit Wasser, eine plötzliche ansehnliche Verlängerung stattfinden, was nicht der Fall ist. Mangelhafte Wasserzufuhr kann also zwar das Wachsthum verzögern, bedingt aber seine Stetigkeit nicht.

Ebensowenig die Dehnbarkeit der Zellhäute und der passiv gedehnten Gewebe. Denn diese nimmt im Grossen und Ganzen mit zunehmendem Alter stetig ab, während sie, um eine stetige Vergrösserung der Zellen zu verursachen offenbar umgekehrt stetig zunehmen müsste.

Es bleibt also nur die Turgorkraft, d. h. der Gehalt des Zellsaftes an osmotisch wirksamen Stoffen. Wenn dieser Gehalt langsam und stetig zunimmt so wird die Zelle in demselben Maasse stets Wasser aufnehmen und sich vergrössern; durch diese Vorstellung lässt sich das Wachsthum der Zellen und Organe nach bekannten Gesetzen in sehr einfacher Weise erklären. Und da

sie die einzige Mögliche ist, so sind wir gezwungen sie bei unseren weiteren Betrachtungen anzunehmen.

Um so mehr können wir dieses thun, als es auch sonst sehr unwahrscheinlich wäre, dass die Salze und Säuren, welche im Zellsaft wachsender Zellen vorkommen, dort schon gleich anfangs fertig gebildet oder von aussen aufgenommen wären. Viel natürlicher ist die Ansicht, dass sie sich in den wachsenden Zellen langsam anhäufen, was offenbar theils durch Aufnahme auf dem Wege der Diffusion, theils durch Neubildung aus anderen Inhaltsstoffen geschehen wird. Und diese Ansicht reicht zur Erklärung des Wachsthums hin.

Welche Inhaltsstoffe die Turgorkraft verursachen, kann nun für unsere Zwecke einstweilen als gleichgültig betrachtet werden. Deshalb wollen wir sie jetzt nur mit dem allgemeinen Namen der osmotisch wirksamen Stoffe bezeichnen. Denn auch abgesehen von jener Frage führen unsere Auseinandersetzungen zu der Ueberzeugung, dass die stetige Ausdehnung wachsender Zellen auf einer stetigen Zunahme der osmotisch wirksamen Stoffe im Zellinhalt beruht.

Die Anwendung dieses Satzes auf die geotropische Aufwärtskrümmung der Grasknoten können wir erst versuchen, nachdem wir die Vorfrage entschieden haben werden, ob eine Zunahme des Wachsthums oder des Turgors auf der Unterseite die primäre Ursache der geotropischen Bewegungen ist. Da die beiden folgenden Paragraphen der Beantwortung dieser Vorfrage gewidmet sind, verschieben wir die Anwendung unseres Satzes auf den letzten Abschnitt dieses Aufsatzes.

Es erübrigt, die Methode zu schildern, welche wir zur Lösung jener Vorfrage anwenden werden. Sie beruht auf die Einwirkung starker Salzlösungen auf wachsende Pflanzentheile und wurde plasmolytische Methode genannt¹⁾.

Wird eine turgescirende Zelle in eine Salzlösung gebracht, deren osmotische Kraft grösser ist als diejenige des Zellinhaltes, welche also das Wasser stärker anzieht als der Zellsaft, so wird die Zelle aus dieser Flüssigkeit offenbar kein Wasser aufnehmen können, sondern es wird im Gegentheil die Salzlösung im Stande sein, der Zelle Wasser zu entziehen. Dabei wird das Volumen der Zelle und des Zellsaftes kleiner werden, die Konzentration der in ihm gelösten Stoffe, und damit die Turgorkraft also zunehmen. Es wird also eine Zeit kommen, in der die Turgorkraft gross genug sein wird, um der osmotischen Kraft der Salzlösung das Gleichgewicht zu halten. Bis dahin aber wird die Zelle Wasser verlieren.

Wie wird sich dabei die Zellhaut verhalten? Sie war anfangs durch den Turgor gespannt, wenn die Zelle Wasser verliert, wird sie sich zusammenziehen und verkürzen können, bis sie ihre elastische Spannung völlig ausgeglichen hat. In diesem Zustande ist die Zelle offenbar turgorlos, denn der Turgor ist ja nichts anderes, als die Spannung zwischen Inhalt und Wand der Zelle. Wäre es also möglich, die Einwirkung der Salzlösung grade in diesem Augenblicke aufhören zu lassen, so würde man den turgorlosen Zustand der Zelle mit dem ursprünglichen vergleichen können.

Da es nun äusserst schwierig, wenn nicht geradezu unmöglich ist, die Einwirkung der Salzlösung in allen Theilen eines wachsenden Organs genau zu diesem Punkte zu führen und nicht weiter gehen zu lassen, so entstand die

1) Ursachen der Zellstreckung 1877, pag. 37.

Frage, welchen Einfluss eine etwaige Ueberschreitung dieser Grenze auf das Resultat haben könnte. Wird die Zelle sich weiter verkleinern? Die Erfahrung lehrte, dass dieses nur in Bezug auf den vom Protoplasma umschlossenen Raum der Fall ist, nicht für das Volumen der ganzen Zelle. Dabei hebt sich das Protoplasma allmählig von der Zellwand ab, zuerst stellenweise, später allseitig, in starken Salzlösungen liegt es später als freie Kugel mitten im Zellraum. Die Zellhaut aber lässt die Salzlösung durch sich hindurchgehen, und den Raum zwischen ihr und dem Protoplasma ausfüllen. Es ist selbstverständlich, dass die Lösung in diesem Zwischenraum stets etwas verdünnter sein wird wie die eindringende Lösung, da sie aus dem Protoplasmakörper, so lange sich dieser verkleinert, Wasser aufnimmt. Erst wenn die Kontraktion völlig aufgehört hat, kann dieser Unterschied ausgeglichen werden. Der Konzentrationsunterschied zwischen der inneren und äusseren Salzlösung muss offenbar zu osmotischen Wirkungen in der Zellhaut führen und es fragt sich, ob diese das Volumen der ganzen Zelle in merklicher Weise werden ändern können.

Was wir von der einzelnen Zelle gesagt haben, gilt nun der Hauptsache nach auch von ganzen wachsenden Sprossen. Ich habe deshalb untersucht, ob Sprossen bei der Einwirkung starker, das Protoplasma von der Zellhaut abhebender Salzlösungen äusserlich wahrnehmbare Veränderungen erleiden, welche nicht durch die Aufhebung des Turgors bedingt sind.

In meinen bereits mehrfach zitierten Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung habe ich über diese Frage eine lange Reihe von Versuchen angestellt, welche hier auch nur im Auszuge zu reproduzieren, nicht möglich ist. Sie führten alle zu dem Resultat, dass alle wahrnehmbaren Veränderungen der lebenden Sprossen in starken Salzlösungen der Aufhebung des Turgors zugeschrieben werden müssen, dass von dem Augenblicke an, wo der Spross turgorlos ist, wenigstens seine Länge sich gar nicht mehr ändert.

Dieses Resultat erleichtert uns nun die Vergleichung von Pflanzentheilen im turgescen ten und im turgorlosen Zustand in hohem Maasse. Wir brauchen sie ja nur, nachdem wir sie im frischen Zustand genau untersucht haben, in eine starke Salzlösung, z. B. in eine 10—20 procentige Chlornatriumlösung zu bringen, und, nachdem sie aufgehört haben sich in dieser zu verändern, wieder zu untersuchen. Die gefundenen Differenzen sind unbedingt dem Turgor zuzuschreiben.

Wir messen z. B. einen frischen Spross, und finden, dass er in der Salzlösung sich verkürzt, etwa um 10 pCt. seiner Länge. Daraus folgt, dass die Turgorausdehnung 10 pCt. der Länge beträgt. Ohne aber auf weitere Beispiele einzugehen, wollen wir sogleich die Anwendung unserer plasmolytischen Methode auf die geotropischen Krümmungen der Grasknoten besprechen.

Wenn sich Grasknoten geotropisch aufwärts krümmen, so verlängert sich dabei ihre Unterseite bedeutend und mit grosser Kraft. Von der Grösse dieser Verlängerung hängt offenbar unter sonst gleichen Umständen die Stärke der Krümmung ab. Stellen wir uns nun vor, dass diese Verlängerung zum Theil auf wirklichem Wachsthum, zum Theil auf einer Zunahme des Turgors beruht. In diesem Fall wird sich die konvexe Unterseite in der Salzlösung gerade um so viel verkürzen, als die Turgorausdehnung beträgt, und nur die durch Wachsthum erhaltene Länge wird sie beibehalten. Dem entsprechend wird aber die Krümmung geringer werden. Umgekehrt dürfen wir aus einer Abnahme der Krümmung bei der Plasmolyse schliessen, dass die Krümmung zum Theil auf

Wachsthum, zum Theil auf Turgorausdehnung beruht. Würde der Knoten in der Lösung völlig grade, sowar die Krümmung ausschliesslich durch Aenderung des Turgors verursacht, veränderte sie sich bei der Plasmolyse nicht, so ist sie völlig dem Wachsthum zuzuschreiben.

Wie man sieht, erlaubt uns also die plasmolytische Methode in sehr einfacher Weise, den Antheil des Turgors und des Wachsthums an einer Wachsthumskrümmung experimentell zu trennen.

§ 3. Ueber den Antheil von Turgor und Wachsthum an den geotropischen Bewegungen der Grasknoten.

Wir wollen uns jetzt die Frage vorlegen, in welcher Weise die Schwere das Wachsthum der Unterseite horizontal gelegter Grasknoten beschleunigt. Beachten wir die zahlreichen Erfahrungen, welche wir im ersten Paragraphen über diese Bewegung beschrieben haben, und die theoretischen Auseinandersetzungen des vorigen Paragraphen, so lässt sich unsere Frage schon ziemlich scharf zuspitzen. Wir haben gesehen, dass die Knoten nur so lange der geotropischen Krümmungen fähig sind, als sie einen gewissen Grad von Turgor besitzen; sobald ihre Zellhäute starr und nicht mehr dehnbar waren, hörte auch der Geotropismus auf. Wir haben ferner gesehen, dass die Krümmung mit einer sehr bedeutenden Kraftentwicklung verbunden ist, und dass sie nicht auf einer einfachen Zunahme der Dehnbarkeit passiv gespannter Schichten beruhen kann. Ferner sahen wir, dass, wenn horizontal liegende Knoten gewaltsam an der Aufwärtskrümmung verhindert werden, eine sehr hohe Spannung in dem Gewebe der Unterseite entsteht, welche sich theils schon während des gebundenen Zustandes, theils erst bei der Entfernung des Hindernisses durch Krümmungen verräth.

Alle diese Erfahrungen weisen darauf hin, dass ausser dem eigentlichen Wachsthum der Zellhäute auch noch der Turgor im Spiele ist. Wir müssen also zunächst folgende Frage beantworten. Hat neben dem Wachsthum vielleicht auch der Turgor einen Antheil an den geotropischen Krümmungen? Sollte diese Frage zu bejahen sein, so wäre die Beziehung zwischen Turgor und Wachsthum, nach den vorausgeschickten theoretischen Auseinandersetzungen ohne Weiteres klar, und es wäre möglich, die Antwort auf die beiden ersteren der Eingangs dieses Aufsatzes gestellten Fragen, schon in ziemlich befriedigender Weise zu geben.

Bevor wir eine experimentelle Antwort versuchen, wollen wir aber einiges über den Bau und die Gewebespannung in den Knotenpolstern vorausschicken, da solches für das Verständniss des Folgenden durchaus erforderlich ist. Der anatomische Bau ist ein sehr einfacher. Der Querschnitt zeigt einen einzigen konzentrischen Kreis von grossen, zumal in der Richtung des Radius entwickelten Gefässbündeln, welche nur durch schmale Parenchymstreifen getrennt sind. Ausserhalb und innerhalb des Kreises liegt grosszelliges parenchymatisches Gewebe. Vergleicht man die Gefässbündel des Polsters mit denen des starren Theiles der Blattscheide gleich oberhalb, so sieht man, dass ihr Querschnitt bedeutend grösser ist, dass dieses jedoch völlig auf Rechnung der Scheide zu stellen ist; die Gefässbündel selbst sind im Polster kleiner und schwächer, ihre Holztheil führt nur Spiral- und Ringgefässe mit schwachen Wandungen. Die

stark entwickelte Scheide unterscheidet sich aber von den gleichnamigen Theilen in höheren Partien der Blattscheide dadurch, dass sie nicht wie dort, aus festen dickwandigen Bastfasern, sondern aus dem weichen, wasserreichen Collenchym zusammengesetzt ist. Liegen in der Blattscheide noch etwa hypodermale Bastbündel, so sind auch diese im Polster durch Collenchym vertreten.

Der Mangel an Bastfasern und dessen Vertretung durch Collenchym bedingt die Biegsamkeit des Polstergewebes, ebenso wie auch die zartere Ausbildung der Zellwände des Parenchyms. Ohne diese Einrichtung wäre eine Aufwärtskrümmung gar nicht möglich. Denn Bastfasern können auch durch ansehnliche Kräfte nur, um einen geringen Theil ihrer Länge ausgedehnt werden, das Collenchym ist aber äusserst dehnbar, wie z. B. schon aus seinem allgemeinen Vorkommen in rasch wachsenden Pflanzentheilen ersichtlich ist.

Trennt man durch Längsschnitte feine Lamellen vom Gelenkpolster ab, so krümmen sich diese bei der Isolirung nur sehr wenig, gleichgültig, ob man innere oder äussere Theile nimmt. Bringt man aber solche Objekte in Wasser so beobachtet man, dass das Parenchym solches mit grosser Kraft aufnimmt und sich dabei verlängert. Die übrigen Gewebe thun solches nicht, und die Folge ist, dass Streifen, welche auf der einen Seite aus Parenchym auf der anderen aus Epidermis oder Gefässbündelgewebe bestehen, sich im Wasser sehr stark krümmen. Lamellen der Oberhaut mit etwas Rindengewebe abgetrennt, rollen sich mit der Oberhaut konkav stark ein, sowohl wenn sie die Oberhaut der Aussenseite, als die der Innenseite des Polsters enthalten. Radiale Schnitte, welche einerseits ein Gefässbündel, andererseits das benachbarte Parenchymgewebe haben, krümmen sich gleichfalls stark ein u. s. w. Es scheint, dass auch zwischen den einzelnen Parenchymschichten Ungleichheit in dieser Beziehung besteht, jedoch krümmen sich Lamellen aus reinem Parenchym immer nur sehr schwach.

Dass diese Krümmungen einfach auf einer einseitigen Zunahme des Turgors beruhen, kann man dadurch nachweisen, dass man die Schnitte in eine zehnprozentige Chlornatriumlösung legt. Diese hebt den Turgor auf, sofort verschwinden die Krümmungen.

Das Parenchym junger Polster besitzt also die Fähigkeit Wasser in bedeutender Menge aufzunehmen; in dem unverletzten Knoten kann es dieses nur so weit thun, als die Elasticität der passiv gedehnten Schichten seine Vergrösserung zulässt. Auf dieser Wasseraufnahme des Parenchyms beruht also die Steifheit des Knotens.

Dass dabei die Zellhäute wirklich vom Turgor gedehnt sind, zeigt die Verkürzung der Knoten wenn sie unverletzt in die Salzlösung getaucht werden. Auf diese Verkürzung kann auch ohne genaue Messung aus dem Erschlaffen und der Zunahme der Dehnbarkeit geschlossen werden. Solche Versuche zeigen auch in sehr ausgeprägter Weise den Einfluss, den das Alter auf die Betheiligung des Turgors an der Steifheit ausübt. Ich habe Gelenkpolster in verschiedenen Altersstadien in zwanzigprozentige Kochsalzlösung gebracht, um mich von der Richtigkeit des ausgesprochenen Satzes zu überzeugen. Da die Resultate aber ganz mit den beim Welken erhaltenen zusammenfallen, wäre es überflüssig, meine Versuche ausführlich zu beschreiben. Sie wurden ausser mit Roggen noch mit *Polygonum orientale*, *Cucubalus bacciferus*, *Agrostemma Githago*, *Agrostemma coronaria* und *Lychnis vespertina* angestellt.

Dass die Turgorausdehnung gleichzeitig mit dem Geotropismus verschwindet,

zeigt folgender Versuch. Halme von Hafer und Roggen wurden derart in Stücke geschnitten, dass jedes Stück in der Mitte einen Knoten hatte. Jetzt wurden alle in üblicher Weise in einen dunklen feuchten Raum horizontal gestellt. Nach drei Tagen waren die jüngeren gekrümmt, die älteren nicht. Jetzt wurden alle in die Salzlösung gebracht, wo die gekrümmten erschlafften und zwar um so mehr, je stärker sie sich rascher geotropisch gekrümmt hatten. Polster, welche gerade geblieben waren, blieben in der Salzlösung starr.

Ich komme jetzt zu unserer Hauptfrage: Hat neben dem Wachsthum auch der Turgor einen Antheil an den geotropischen Bewegungen der Gräser? Die Antwort kann, wie aus den Auseinandersetzungen des vorigen Paragraphen hervorgeht, durch Anwendung unserer plasmolytischen Methode gegeben werden. Werden die Halmstücke, nachdem sie sich während einiger Zeit gekrümmt haben, plasmolysirt, so verlieren sie denjenigen Theil der Krümmung, welcher dem Turgor, und behalten denjenigen, welcher dem Wachsthum zuzuschreiben ist.

Die Anordnung der Versuche war folgende. Es wurden stets junge Polster ausgesucht, weil, wie wir gesehen haben, diese sich am raschesten krümmen. Der Stengel wurde beiderseits in einer Entfernung von etwa 3–5 cm vom Knoten durchschnitten und die isolirten Stengeltheile in einem verschliessbaren Zinkkasten horizontal gestellt. Auf dem Boden des Kastens lag feuchter Sand, der am Rande zu einem Walle erhöht war, in diesen Wall wurden die Unterenden der Stengelstücke gebracht, so dass die Knoten frei hervorragten. Der Kasten wurde verschlossen, um den Raum feucht und dunkel zu erhalten. Nach kürzerer oder längerer Zeit wurden die Stengelstücke herausgenommen, und ihre Krümmung auf Papier mit Bleistift genau nachgezeichnet; darauf wurden sie in eine zwanzigprozentige Chlornatriumlösung gebracht. Nach mehrstündigem Aufenthalt in dieser Lösung wurden die Objekte vorsichtig auf Glasplatten und mit diesen auf Papier gelegt, und zwar derart, dass es möglich war sie genau auf dem Papier nachzuzeichnen. Diese letztere Operation wurde dann nach einigen Stunden wiederholt, um zu sehen ob sich der Winkel noch geändert hatte. Als der Versuch beendet war, wurden die Winkel mit einem Gradbogen gemessen, und zwar sind in den Tabellen die Supplemente der Winkel beider Internodien angegeben, also die Winkel, um welche sich das jüngere Internodium erhoben hatte.

1. *Avena sativa*.

Dauer des Versuchs 23 Stunden. Länge der Stücke 10 cm. Dauer der Einwirkung des Salzes 20 Stunden. In der Tabelle bedeutet T den Erhebungswinkel des turgescennten Sprosses, P den Erhebungswinkel im plasmolytischen Zustand.

No. des Halmstücks	T.	P.	Diff.
I.	30°	22°	8°
II.	27°	18°	9°
III.	26°	20°	6°

2. *Lolium perenne*.

Länge der Stücke 10 cm, Dauer der geotropischen Bewegung 23 Stunden, der Einwirkung des Salzes 20 Stunden. T und B wie in Versuch 1.

No. des Halmstücks	T.	P.	Diff.
I.	36°	27°	9°
II.	40°	34°	6°
III.	30°	26°	4°

3. Polygonum nodosum.

Länge der Stücke 6–8 *cm*. Dauer der geotropischen Krümmung 3½ Stunde, der Einwirkung des Salzes 18 Stunden. T und P wie oben. Aus sehr zahlreichen Exemplaren wurden nur diejenigen ausgesucht, welche in der kurzen Zeit von 3½ Stunden schon eine bedeutende Krümmung gemacht hatten.

No. des Exemplars	T.	P.	Diff.
I.	40°	25°	15°
II.	15°	10°	5°
III.	30°	20°	10°
IV.	22°	0°	22°

4. Galeopsis Tetrahit.

Länge der Stücke 6,8 *cm*, in der Mitte je ein keulenförmiges Polster unterhalb des Knotens. Dauer der geotropischen Bewegung 25 Stunden, der Einwirkung des Salzes 24 Stunden. T und P wie oben.

No. des Exemplars	T.	P.	Diff.
I.	47°	42°	5°
II.	34°	30°	4°
III.	42°	37°	5°

Diese Versuche lehren, dass stets sowohl der Turgor als auch das Wachstum sich an den geotropischen Bewegungen der Gelenkpolster betheiligen. Meist ist der Antheil des Turgors nur ein geringer, in den Versuchen mit Polygonum, in welchem die geotropische Bewegung nur 3½ Stunde dauerte aber stets ein sehr bedeutender. Ja in einem Falle (No. IV) beruhte hier die Krümmung vollständig auf erhöhter Turgorausdehnung der konvexen Seite; Wachstum hatte während der kurzen Versuchsdauer nicht statt gefunden.

Wenn man die Versuche während längerer Zeit dauern lässt, bevor man die Sprossstücke plasmolysirt, so findet man keine Aenderung des Winkels bei der Plasmolyse, es beruht dann die ganze Krümmung auf Wachstum.

Die mitgetheilten Erfahrungen reichen hin, um auf die gestellte Frage eine Antwort zu geben. Da sie aber nur wenig zahlreich sind, und zumal da es schwierig ist die ersten Anfänge der geotropischen Bewegung, deren Studium ja das wichtigste ist, zu erfassen, so scheint es geboten die Untersuchung auch auf andere verwandte Erscheinungen auszudehnen, um zu sehen, ob diese vielleicht ein geeigneteres Material für diese Experimente geben. Auf diesem Wege dürfen wir hoffen unsere Kenntniss derart zu vervollständigen, dass eine viel eingehendere und genauere Antwort auf unsere Frage möglich wird.

Aus diesem Grunde werde ich in dem folgenden Paragraphen eine Reihe von Experimenten mittheilen, deren Zweck es ist mittelst der plasmolytischen Methode den Antheil des Turgors und des Wachstums an Wachstumskrümmungen in möglichst vielen Fällen festzustellen.

In dem letzten Paragraphen werden wir dann unsere Frage definitiv beantworten können.

§ 4. Plasmolytische Untersuchung anderer Wachstumskrümmungen.

Die mitgetheilten Versuchsergebnisse haben uns für die geotropische Krümmung der gelenkartigen Knoten zu bestimmten Vorstellungen geführt, von denen es nicht anzunehmen ist, dass sie nur für diese Organe Gültigkeit haben sollten. Im Gegentheil, es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass ihnen eine viel allgemeinere Bedeutung zukommt. Es war deshalb wichtig auch andere, verwandte Erscheinungen in dieser Richtung zu untersuchen. Von einer solchen Untersuchung darf man aber auch andererseits Aufklärung über manchen Punkt erwarten, der bisher noch unsicher blieb, oder eine vollständigere Beweisführung für Sätze welche sich aus den mit Knoten angestellten Experimenten nicht mit völliger Sicherheit ableiten liessen. Mit einem Worte, eine möglichste Ausdehnung der mit geotropisch gekrümmten Knoten gemachten Versuche auf die Wachstumskrümmungen anderer Organe ist aus mehreren Gründen, auch im Interesse unseres speziellen Themas erwünscht.

Ich will deshalb hier einige Reihen von Versuchen mittheilen, welche ich in dieser Richtung gemacht habe. Die verschiedenen Versuchsreihen haben, wie man bald sehen wird, eine sehr ungleiche Bearbeitung erfahren. Und zwar habe ich mir in jedem einzelnen Falle um so mehr Mühe gegeben, je mehr das Material meinen Anforderungen entsprach, je mehr ich also auf klare und völlig zuverlässige Resultate hoffen durfte. Ich fange mit denjenigen Erscheinungen an, welche den geotropischen Krümmungen der Knoten am nächsten stehen.

I. Die geotropische Aufwärtskrümmung wachsender Sprossen. Junge, aber völlig grade Blütenstiele, deren Knospen sich noch nicht geöffnet hatten, und junge wachsende Sprossgipfel wurden im Garten abgeschnitten, sogleich unter Wasser untergetaucht und in diesem in's Laboratorium getragen. Hier wurden die Knospen abgeschnitten, und gleichfalls die älteren ausgewachsenen Theile, so dass Stücke von 10—20 *cm* Länge übrig blieben. Diese wurden in einen Zinkkasten horizontal gestellt, indem sie mit dem unteren Ende in einen Wall von nassem Sand gestellt wurden. Die Sprosse schwebten also in horizontaler Lage in der feuchten Luft des dunklen verschlossenen Kastens. Nach einiger Zeit wurde der Kasten geöffnet und diejenigen Sprosse, welche sich am kräftigsten gekrümmt hatten, für die Versuche herausgenommen.

Die Messung der Krümmung geschah mittelst des früher von mir für ähnliche Messungen benutzten Cyclometers¹⁾. Dieses einfache Instrument besteht aus einem Karton, auf welchem konzentrische Kreise mit Radien von bekannter Grösse aufgetragen sind. Die Grösse der Radien differirt um je 1 *cm*, der kleinste Radius ist

1) de Vries, Ueber einige Ursachen bilateralsymmetrischer Pflanzentheile in Arb. d. Bot. Inst. Würzburg, Heft III, pag. 223.

1 cm, der grösste 21 cm lang. Der gekrümmte Spross wird auf diesem Papier so lange verschoben, bis seine Krümmung mit einem der Kreise zusammenfällt, man erkennt dadurch seinen Krümmungsradius.

Nach der Messung wurden die Sprosse in flache Glasschälchen gebracht, in denen sich eine 1—2 cm hohe Schicht einer starken Salzlösung befand. Ich benutzte für diese Versuche stets eine Chlornatriumlösung von 20 pCt. In dieser Lösung wurden die Sprosse so lange gelassen, bis sie völlig plasmolytisch geworden waren, was man daran erkannte, dass sie ihre Krümmung nicht weiter änderten. In diesem Zustand wurden sie abermals gemessen. Es wäre gefährlich, sie dazu aus der Lösung herauszunehmen, da sie dabei durch ihre Schlaffheit leicht ihre Krümmung ändern könnten. Deshalb stelle ich die Schale einfach auf den Cyclometer, die Objekte, welche ohnehin in der niedrigen Schicht nahezu horizontal am Boden liegen, wurden mit einer Pinzette sanft an den Boden gedrückt und so lange verschoben, bis ihre Krümmung wieder mit einem der konzentrischen Kreise zusammenfiel. Dann wurde wieder der Krümmungsradius abgelesen.

Man erhält also für jeden Pflanzentheil zwei Zahlen, den Krümmungsradius im frischen, und den im plasmolytischen Zustand, die Differenz beider weist an, wie stark sich die Krümmung bei der Aufhebung des Turgors geändert hat.

Die beschriebene Methode ist eine äusserst einfache, sie zeigt sich aber als für den vorliegenden Zweck völlig hinreichend und sicher; die Resultate sind meist immer weit über allen Zweifel erhoben. Eine genauere Methode ist also gar nicht nothwendig, und es hat den Anschein, als ob eine solche bei den häufig nicht ganz regelmässigen und kreisförmigen Krümmungen der Sprosse eine geringe Aussicht hätte mehr zu leisten, ja es ist sehr wahrscheinlich, dass störende Einflüsse, welche bei meiner Methode sich in den Resultaten nicht geltend machen können, feinere Methoden durchaus illusorisch machen würden. Von solchen störenden Einflüssen nenne ich nur den Umstand, dass dickere Organe, welche ihren Turgor nur langsam verlieren, oft hin und her gehende Bewegungen machen, nun ihre Krümmung erhöhend, und dann wieder sie vermindernd.

In der jetzt folgenden Tabelle findet man die Krümmungsradien in Centimetern angegeben; je grösser der Radius um so schwächer ist natürlich die Krümmung.

In dieser Tabelle fasse ich die Resultate einiger, an verschiedenen Tagen angestellten Versuche zusammen; eine völlige Vergleichbarkeit der Versuchsobjekte lag nicht in meinem Plane. Die Tabelle enthält 1. die Angabe der Zeit, während welcher die horizontalgestellten Sprosse der Wirkung der Schwere ausgesetzt wurden, in Stunden und Minuten, 2. die Krümmungsradien am Ende dieses Aufenthaltes und nach der Plasmolyse, d. h. nach einem Aufenthalt von 20 Stunden in der Salzlösung, 3. die Differenz dieser beiden Radien. Die Temperatur betrug 21—22° C.

(Tabelle s. S. 502.)

Von den sieben ersten Arten benutzte ich junge Blütenstiele, von *Phaseolus multiflorus*, die noch nicht windenden Sprossgipfel von Keimpflanzen.

Aus dieser Tabelle geht hervor:

1. Geotropisch gekrümmte Sprosse verlieren, wenn sie während der Bewegung plasmolysirt werden, einen Theil der Krümmung.
2. Hat die geotropische Krümmung 24 Stunden gedauert, so ändert sich

bei vielen Exemplaren der Krümmungsradius bei der Plasmolyse nicht mehr.

Oder

3. Bei geotropischen Krümmungen nehmen anfangs sowohl die Turgorausdehnung als auch das Wachstum an der unteren konvexen Seite zu, später verschwindet die Differenz in der Turgorausdehnung zwischen beiden Seiten, und es wird die ganze Krümmung vom Wachstum fixirt.

A r t e n	Dauer der geotropischen Krümmung	Krümmungsradien im		Differenz		
		turgescenzen	plasmolytischen			
		Zustand				
		St.	Min.			
Plantago lanceolata	I.	1	36	10	22	12
	II.	1	36	9	12	3
	III.		24	3	3	0
	IV.		24	3	3	9
Papaver Rhoeas ¹⁾	I.	1	36	4	7	3
	II.	1	36	4	12	8
	III.	3	25	4	8	4
	IV.	3	25	2	3	1
	V.		24	1	1	0
	VI.		24	1	1	0
Agrostemma Githago	I.	1	36	7	15	8
	II.	1	36	9	17	8
	III.	3	25	5	8	3
	IV.	5	05	4	4½	½
	V.	5	05	5	6	1
	VI.		24	2	3	1
	VII.		24	2	3	1
Knautia orientalis	I.	1	36	3	4	1
	II.	5	05	1	1½	½
	III.	5	05	2	3	1
	IV.		24	1	1	0
Tropaeolum majus	I.	1	36	6	7	1
	II.	1	36	4	5	1
	III.	5	05	2½	3	½
	IV.		24	3	3	0
	V.		24	2	2	0
Silaus pratensis	I.	1	36	15	20	5
	II.	2	50	12	15	3
	III.	5	05	5	9	4
	IV.	5	05	6	20	14
	V.		24	5	6	1
Cephalaria leucantha	I.	5	05	5	7	2
	II.	5	05	7	12	5
Phaseolus multiflorus	I.		45	2½	3	½
	II.	3	00	3½	4	½

1) Die Nutationsebene wurde horizontal gelegt; die Nutationskrümmungen glichen sich während des Versuchs aus.

Wir können aus diesen empirischen Resultaten als Hauptsatz folgendes ableiten.

Die geotropischen Krümmungen werden durch Zunahme des Turgors an der Unterseite verursacht; die Zunahme der Turgorausdehnung aber bedingt dort ein beschleunigtes Wachstum.

2. Heliotropische Krümmung von Sprossen. Für diese Versuche wurden gleichfalls theils Blütenstiele, theils Keimpflanzen benutzt. Sie standen

in einem aus Zinkblech angefertigten Kasten, dessen Vorderseite aus einer Glastafel gebildet war. Der Kasten war innen schwarz angestrichen, die Glasplatte soweit mit schwarzem Papier bedeckt, dass die Pflanzentheile von oben kein Licht erhielten. Durch Spiegelplatten wurde das Licht, theils Sonnenstrahlen, theils starkes diffuses Tageslicht horizontal oder schräg aufwärts auf die Pflanzen geworfen. Diese standen senkrecht mit dem unteren Ende in nassem Sand befestigt, nur die Keimpflanzen standen in Töpfen, sie wurden erst nach der heliotropischen Krümmung abgeschnitten.

Die Messung der Krümmung sowie die Plasmolyse geschah in genau derselben Weise wie für die erste Versuchsreihe angegeben wurde; die Tabelle ist genau in derselben Weise eingerichtet, wie dort beschrieben.

A r t e n	Dauer der heliotropischen Krümmung	Krümmungsradien im		Differenz
		turgescenzen Zustand	plasmolytischen Zustand	
	Stunden			
Sanguisorba officinalis, Blütenstiel I.	2½	6	7	1
II.	4	5	6	1
Knautia orientalis, Blütenstiel	3½	6	12	6
Silaus pratensis, Blütenstiel	4	5	8	3
Pisum sativum, halbtetiolirte Keimpflanze	2	2	3	1
Brassica Napus, hypocotyl. Internodien v. Keimpflanz. I.	2	2½	3	½
II.	2	2	3	1

Die Tabelle lehrt uns, dass heliotropische Krümmungen, so lange sie noch nicht vollendet sind, theils auf Turgorausdehnung, theils auf Wachstum beruhen.

3. Nutation und Schlingen. Nutirende Sprossgipfel von Schlingpflanzen, theils aus dem Garten, theils von im Zimmer stehenden Topfpflanzen, wurden plasmolysirt; sie verloren dabei einen Theil ihrer Krümmung, wie die folgende Tabelle ergibt. Die Krümmungsradien waren in *cm* bei

	Vor der Plasmolyse	Nachher
Phaseolus multiflorus I.	2	4
II.	2	5
III.	7	2
Humulus Lupulus	1½	2

Schlingende Sprossgipfel wurden gleichfalls, theils ohne, theils mit ihren Stützen in die Salzlösung gebracht. Von Phaseolus multiflorus streckten dabei zwei Sprossgipfel die jüngste Windung nahezu völlig, ältere Theile behielten die Windungen bei. Von zwei Exemplaren von Polygonum Convolvulus und einem von Humulus Lupulus streckten sich die windenden Gipfel mehr oder weniger grade. Schlingende Sprossenden von Ipomaea purpurea und Dioscoraea Batatas verloren einen Theil ihrer Krümmung durch Plasmolyse.

Sowohl die nutirende als auch die schlingende Bewegung beruht also zum Theil auf einer Aenderung des Turgors an der konvex werdenden Seite.

4. Epinastische Krümmung von Blattstielen. Blattstiele und Mittelnerven, von der Scheibe befreit, wurden, wie in Versuch I beschrieben ist, in einen Zinkkasten horizontal gestellt, und zwar so, dass die Medianebene hori-

zontal lag. Sie waren anfangs grade und krümmten sich in kurzer Zeit epinastisch, ohne noch geotropische Bewegungen zu zeigen. Dann wurden sie plasmolysirt; die Messungen in der oben beschriebenen Weise ausgeführt, ergaben folgende, in Centimeter ausgedrückte Krümmungsradien.

A r t e n	Dauer der epinastischen Krümmung	Krümmungsradien im		
		turgescen-ten	plasmolytischen	
		Zustand		
	Std. Min.			
<i>Malva sylvestris</i> , Blattstiel	I.	1 05	2	∞
	II.	1 05	1	∞
	III.	1 05	3	∞
	IV.	2 10	2	∞
	V.	2 10	3	8
	VI.	4 30	3	7
<i>Cannabis sativa</i> , Blattstiel		55	3	4
<i>Nicotiana Tabacum</i> , Mittelnerv		4 30	2	∞
<i>Nicotiana rustica</i> , "		4 30	6	7
<i>Helianthus tuberosus</i> , "		2 30	4	10
<i>Xanthium echinatum</i> , "		4 30	5	∞

Das Zeichen ∞ giebt an, dass die Objekte nahezu grade geworden waren.

Das Resultat ist also, dass die epinastischen Krümmungen, welche in der kurzen Zeit von wenigen Stunden gemacht waren, bei der Plasmolyse zum Theil oder auch völlig verloren gehen, also ganz oder zum Theil auf Turgorausdehnung beruhen.

Ferner habe ich die Blattstiele von *Leonurus Cardiaca* untersucht. Die Blätter sind opponirt, und die kleinen Blattstiele behalten im unteren Theile, in der Nähe der Anheftung an den Stengel, lange Zeit das Vermögen sich zu krümmen, auch nachdem die Stiele selbst bereits starr geworden sind. Schneidet man nun aus einem Stengel ein Internodium mit dem oberen Knoten und seinen beiden Blattstielen heraus, entfernt man die Blattscheiben und steckt dann das Ganze derart in den Sandwall des für den ersten Versuch benutzten Zinkkastens, dass die die beiden Stiele verbindende Ebene horizontal liegt, so sieht man in kurzer Zeit den Winkel, den die beiden Stiele mit einander machen, sich vergrößern. Dieses ist offenbar eine Folge davon, dass nach der Aufhebung der geotropischen Einwirkung der Schwere, die Oberseite anfängt sich rascher zu verlängern als die Unterseite. Die Bewegung ist aber ausschliesslich auf die Stielbasis beschränkt, der übrige Theil bleibt grade.

Vier solche Objekte, welche sich in einer Stunde sehr stark epinastisch gekrümmt hatten, wurden gleich darauf plasmolysirt. Dabei wurden die Winkel der Blattstiele klein und zwar:

bei No. I.	von 100°	auf 70°
„ No. II.	„ 90°	„ 60°
„ No. III.	„ 90°	„ 50°
„ No. IV.	„ 80°	„ 55°

Ein erheblicher Theil der epinastischen Krümmung beruhte also auf Turgorausdehnung.

5. Epinastische Bewegungen der Ranken von *Sicyos angulatus*.

Unter allen Pflanzentheilen, welche Wachsthumskrümmungen ausführen können, zeichnen sich die Ranken durch die auffallende Geschwindigkeit der Bewegungen aus. Es war daher zu erwarten, dass hier eine Trennung der Turgorausdehnung vom Wachsthum viel besser gelingen würde als es in den bisherigen Versuchen der Fall war. Die Erfahrung hat diese Voraussetzung völlig bestätigt, und ich habe deshalb mit Ranken einige ziemlich ausführliche Versuchsreihen gemacht, deren Beschreibung jetzt folgen soll. Unter den Ranken zeichnen sich wieder die von *Sicyos angulatus* durch ihr relativ enorm rasches Wachsthum und ihre sehr grosse Reizbarkeit aus. Die sehr grossen Ranken brauchen nur wenige Tage, um sich aus der spiralig eingerollten Knospenlage zu strecken, ebenfalls krümmen sie sich am Ende des Längenwachsthums, oft in einer einzigen Nacht, völlig zu engen Schraubenwindungen ein. So lange sie grade sind, sind sie reizbar, dieses dauert je nach der Temperatur 1—2 Tage. Reibt man sie in diesem Zustande einige Male vorsichtig auf der Unterseite, so krümmen sie sich in wenigen Minuten zu meist etwa zwei Spiralwindungen, die Bewegung ist so rasch, dass man sie als solche sehen kann.

Mit diesen Ranken habe ich nun eine Reihe von Versuchen angestellt, in denen die Ab- oder Zunahme der Anzahl der Windungen durch die Plasmolyse bestimmt wurde. Ich beschränkte mich stets auf eine einfache Zählung, bei der es meist leicht war, Achtel eines Umganges mit grosser Sicherheit zu schätzen; eine grössere Genauigkeit war bei den meist sehr bedeutenden Differenzen völlig überflüssig.

Ich habe die Ranken in drei Perioden ihres Lebens untersucht, nämlich:

- α. Erste Periode; Streckung
- β. Zweite Periode; Grade Ranken
- γ. Dritte Periode; epinastische Aufrollung.

In der ersten Periode sind die Ranken noch hyponastisch eingerollt; die Unterseite ist die konvexe; die konkave Oberseite wächst aber rascher als die Unterseite und vermindert dadurch allmählig die Krümmung, bis die Ranke endlich, von der Basis anfangend, grade wird. In der dritten Periode fängt die epinastische Aufrollung, bei der die Oberseite zur konvexen Seite wird, in der unteren Hälfte der Ranke an, diese biegt sich anfangs in weiten, aber stets enger und zahlreicher werdenden Windungen, einige Zeit bleibt der Gipfel noch grade, dann fängt auch dieser an sich zu krümmen, bis endlich die ganze Ranke zu einer engen, meist unregelmässigen Schraube zusammengerollt ist.

α. Periode der Streckung.

I. Versuch. Eine sehr junge, spiralig aufgerollte Ranke wurde am 4. Aug. plasmolysirt, ausser dem Hauptast wurde noch ein Seitenast gelassen. Die Anzahl der Windungen war:

	Hauptranke	Seitenranke
Vor	3	3
Nach 2 Stunden	3¼	3¼
Nach 20 Stunden	3¼	—

Die Zahl der Windungen nahm also durch Plasmolyse um ¼ zu.

II. Versuch. Von einer etwas älteren Ranke wurden an demselben Tage der Hauptast und ein Seitenast plasmolysirt. Die Zahl der Windungen war:

	Hauptast	Seitenast
Vor	2 $\frac{1}{4}$	3
Nach 10 Minuten . . .	3	3 $\frac{1}{4}$
Nach 40 Minuten . . .	3 $\frac{1}{4}$	3 $\frac{1}{2}$
Nach 3 $\frac{1}{2}$ Stunde . . .	3 $\frac{1}{2}$	3 $\frac{3}{4}$

In beiden Fällen Zunahme um $\frac{1}{4}$ Windung.

III. Versuch. Eine Ranke, deren Hauptast sich schon grossentheils entrollt hatte, wurde mit einem sehr jungen Seitenaste an demselben Tage plasmolysirt. Die Anzahl der Windungen war:

	Hauptast	Seitenast
Vor der Plasmolyse . . .	1 $\frac{1}{4}$	3 $\frac{1}{4}$
Nach $\frac{1}{2}$ Stunde	1 $\frac{3}{4}$	3 $\frac{1}{4}$
Nach 2 Stunden	1 $\frac{3}{4}$	3 $\frac{1}{2}$
Nach 20 Stunden	2	3 $\frac{3}{4}$

Also Zunahme um $\frac{1}{4}$ resp. $\frac{1}{4}$ Windung.

Resultat. Die Zahl der Windungen junger Ranken nimmt in der Periode der epinastischen Streckung durch Plasmolyse zu. Die Turgorausdehnung ist also auf der Oberseite grösser als auf der Unterseite, die Differenz ist in jüngeren Ranken kleiner als in etwas älteren.

β . Zweite Periode, gerade Ranken.

IV. Versuch. Neben einer kräftigen, reich verzweigten Pflanze von Sicyos wurde im Garten eine Schaaale mit der Salzlösung gestellt. Eine Anzahl junger, völlig gerader Ranken wurde vorsichtig abgeschnitten und sogleich in die Lösung gebracht. Hier krümmten sich Nr. 1—4 auf der ganzen Länge mit der Oberseite konkav, Nr. 5, die etwas älter war, blieb in der unteren Hälfte gerade, die obere krümmte sich mit der Oberseite konkav, Nr. 6, noch älter, blieb nahezu ganz gerade, nur im Gipfeltheil wurde die Oberseite schwach konkav. Die Krümmungen waren sehr weite, ihre Grösse in Theilen eines Kreises gemessen betrug nach etwa 1 $\frac{1}{2}$ Stunden:

No. 1	$\frac{1}{2}$ W.
No. 2	$\frac{1}{2}$ W.
No. 3	$\frac{3}{8}$ W.
No. 4	$\frac{3}{8}$ W.
No. 5. (Gipfel)	$\frac{1}{2}$ W.
No. 6	fast gerade.

V. Versuch. Zwei gerade Ranken von Topfpflanzen, welche für diesen Zweck ins Laboratorium gebracht worden waren, blieben bei der Plasmolyse in der unteren Hälfte völlig gerade, die obere Hälfte krümmte sich mit der Oberseite konkav in $\frac{1}{2}$ Stunde bis $\frac{1}{4}$ resp. $\frac{3}{8}$ Windung. Nach 20 Stunden hatte die Krümmung sich nicht weiter geändert.

VI. Versuch. Kräftige Ranken einer Gartenpflanze wurden in eine daneben stehende Schaaale mit Salzlösung getaucht. Sie waren alle gerade und

krümmten sich in der Lösung mit der Oberseite konkav. Die Krümmung erstreckte sich vom Gipfel aus immer nur über einen Theil der Ranke.

No. 1.	$\frac{1}{2}$ W. über die Hälfte der Ranke,
No. 2.	$\frac{1}{2}$ W. " " " " "
No. 3.	$\frac{3}{4}$ W. " " " " "
No. 4.	$\frac{1}{2}$ W. über ein Drittel der Ranke.

Resultat. Gerade Ranken krümmen sich bei der Plasmolyse in der Jugend ganz, später nur in der apikalen Hälfte mit der Oberseite konkav. Die Turgorausdehnung ist also anfangs überall, später nur am Gipfel auf der Oberseite grösser als auf der Unterseite.

γ. Periode der epinastischen Einrollung.

VII. Versuch. Gerade Ranken wurden aus dem Garten genommen und jede für sich in ein kleines Cylindergläschen mit Wasser gestellt. In etwa 24 Stunden machten die Hauptäste epinastische Krümmungen; die Gipfel, in einer Länge von einigen Centimetern, blieben jedoch gerade. Dann wurden sie in die Salzlösung gebracht; hier nahm die Zahl der Windungen in folgender Weise ab:

	No. 1.	No. 2.	No. 3.
Vor	$\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$
Nach 15 Minuten . .	0	$\frac{1}{4}$	$2\frac{1}{2}$
Nach 35 Minuten . .	0	$\frac{1}{4}$	2
Nach $2\frac{1}{2}$ Stunden . .	—	0	2

Die anfänglich geraden Gipfel krümmten sich mit der Oberseite in etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{3}{4}$ Windung konkav.

Die epinastischen Windungen waren also bei Nr. 1 und 2 durch die Plasmolyse völlig verschwunden, bei Nr. 3 nur theilweise. Die in Nr. 3 übrig gebliebenen Windungen hatten selbstverständlich viel grösseren Diameter als vor Anfang des Versuchs, denn sie verbreiteten sich über denselben Theil der Ranke.

VIII. Versuch. Ranken, welche sich an Topfpflanzen im Zimmer entwickelt und keine Stütze gefunden hatten, fingen endlich an sich epinastisch einzurollen. Sie wurden in verschiedenen Stadien plasmolysirt, bei Nr. 1 und 2 war der Gipfel noch gerade, bei Nr. 3 und 4 schon schwach gekrümmt. Die Zahl der Windungen war:

	No. 1.	No. 2.	No. 3.	No. 3.
Vor	1	$1\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{4}$	$3\frac{1}{4}$
Nach $\frac{1}{2}$ Stunde	$\frac{1}{2}$	1	2	2
Nach $2\frac{1}{4}$ Stunden . . .	0	$\frac{3}{4}$	$\frac{3}{4}$	1

Die Zahl der Windungen nahm also stets bedeutend ab, dabei wurden die Windungen selbst natürlich weiter.

IX. Versuch. Gerade Ranken wurden kurz vor dem Anfang der epinastischen Krümmung aus dem Garten geholt und in kleine Cylindergläschen mit Wasser gestellt. In der warmen Zimmerluft rollten sie sich in 24 Stunden ziemlich stark ein. Jetzt wurden sie in die Lösung gebracht und verloren hier nur einen kleinen Theil ihrer Windungen, wie die folgende Tabelle zeigt.

	Vor der Plasmolyse	Nachher
No. 1	13½	11
No. 2	13	11
No. 3	12	8
No. 4	7	6½

X. Versuch. Am dritten September suchte ich an einigen Topfpflanzen, welche während etwa 14 Tagen im Laboratorium hinter den südlichen Fenstern gestanden hatten, die ältesten Ranken aus, von denen aus vorher angebrachten Marken ersichtlich war, dass sie sich im Zimmer aus der Knospenlage gestreckt hatten, und nie solcher Weise mit einer Stütze in Berührung gekommen waren, dass sie sich um diese hätten krümmen können. Einige Male hatte ich solche Ranken, während der Einrollung, den Gipfel an einen Stengel oder ein Blatt andrücken sehen, aber dieses hatte keine Umfassung dieses Gegenstandes, wohl aber eine Umkehrung in der Richtung der Windungen zufolge.

Die Ranken wurden abgeschnitten, die Windungen gezählt; falls sie Wendepunkte hatten, wurde deren Lage bei der Zählung der Windungen dadurch markirt, dass die Windungen oberhalb und unterhalb jener Punkte besonders gezählt und durch das Zeichen + verbunden wurden. Vor dem Zeichen stehen die Windungen zwischen dem Wendepunkt und der Basis der Ranke. Einige unvollständige Windungen am Gipfel von Nr. 5 wurden besonders beachtet.

Bei der Plasmolyse änderte sich die Zahl der Windungen in folgender Weise:

	Vor	Nach 1 Stunde	Nach 5 Stunden
No. 1	4½	4¼	4¼
No. 2	3¼	3	3
No. 3	1¼ + 12½	1¼ + 11¾	1¼ + 11¾
No. 4	3½ + 7¼	3½ + 6¾	3½ + 6¾
No. 5	5 + 6	5 + 6	5 + 6
No. 6	8½	8½	8½
No. 7	8½	8½	8½

Die beiden ersten Ranken sind Seitenäste, daher die geringe Zahl ihrer Windungen; die drei folgenden hatten je einen Wendepunkt. Von Nr. 5 sind die weiten Windungen am Gipfel nicht mitgerechnet, diese waren anfangs 2¼ und verminderten sich auf ¼ W.

Der Versuch zeigt, dass alte Ranken bei der Plasmolyse ihre Windungen nur wenig und dass sehr alte sie gar nicht mehr verlieren. Dazwischen kommen Stadien vor, in denen die Windungen nahe der Basis sich nicht vermindern, wohl aber die am Gipfeltheile.

Resultat.

1. Während des Anfanges der epinastischen Krümmungen wird der gerade Gipfel bei der Plasmolyse mit der Oberseite konkav gebogen; die Turgorausdehnung ist also auch jetzt noch, wie bei geraden Ranken, auf der Oberseite grösser als auf der Unterseite.

2. Die epinastischen Windungen verschwinden anfangs völlig, später zum Theil, schliesslich gar nicht mehr, wenn die Ranken plasmolysirt werden.

Diese Krümmungen beruhen demnach anfangs völlig auf eine Zunahme der Turgorausdehnung, später gesellt sich dazu auch eine bleibende Verlängerung (Wachstum) und endlich verschwindet die Differenz in der Turgorausdehnung zwischen beiden Seiten, es wird die ganze Krümmung durch Wachstum fixirt.

6. Reizbewegungen der Ranken von *Sicyos angulatus*.

Die zahlreichen, über diese Erscheinung angestellten Versuche, ordne ich wieder in drei Gruppen. Diese behandeln

α. Die Bewegungen in Folge von Reiben, Stossen u. s. w.

β. Die Krümmungen um Stützen.

γ. Die rückkehrende Bewegung nach Wegnahme der Stütze.

Wenn nichts weiter bemerkt ist, sind für diese Versuche stets kräftige, völlig gerade Ranken benutzt und fand die Reizung in geringer Entfernung vom Gipfel statt.

α. Bewegungen in Folge von Reiben, Stossen u. s. w.

I. Versuch. Gerade Ranken von Topfpflanzen wurden zehn Mal hinter einander mit einem metallenen Stabe auf der Unterseite gerieben, der Stab wurde jedesmal in der Richtung von der Basis nach dem Gipfel bewegt. Sogleich fingen sie an, eine dem Auge als solche sichtbare Bewegung zu machen; in etwas mehr als einer Minute rollten sie sich deutlich spiralig auf. Als dann fast gleich darauf die Bewegung aufhielt dem Auge sichtbar zu sein, wurden sie in die Salzlösung gebracht. Das Resultat war folgendes:

	No. 1.	No. 2.	No. 3.
Vor	1	1½	½
Nach 1 Stunde	¼	-¼	-½
Nach 5 Stunden	¼	—	—
Nach 24 Stunden	¼	-¼	-½

In dieser Tabelle bedeutet das Zeichen —, dass bei der Krümmung die Oberseite konkav war. Diese Krümmungen lagen alle im apikalen Theil der Ranke.

Man sieht, dass in zwei Fällen der Reiz keine, bei der Plasmolyse bleibende, Aenderung verursacht hatte, denn die Ranken krümmten sich eben so stark mit der Oberseite konkav als nicht gereizte Ranken dieses zu thun pflegen (Vergl. IV, V, VI der vorigen Reihe); bei Nr. 1 hatte der Reiz aber bereits eine bleibende Aenderung verursacht.

II. Versuch. Ranken der im Laboratorium stehenden Topfpflanzen, völlig gerade, wurden vorsichtig mit einem metallenen Stabe einige Male auf der Unterseite gestossen. Sogleich fing der Gipfel an sich einzurollen, dann wurden sie in die Salzlösung gebracht, wo die Bewegung noch einen Augenblick fort-dauerte; sobald aber das Salz eindrang, kehrte sich die Bewegung um. So erreichte Nr. 1 zwei Windungen und verlor diese durch Plasmolyse wieder bis auf ¼ W. Nr. 2 erreichte ¾ Windung und verlor diese in einer halben Stunde vollständig, dann bog sich der gerade gewordene Gipfel bei der weiteren Einwirkung der Salzlösung in etwa drei Stunden mit der Oberseite in etwa ¼ Windung konkav.

In dem zweiten Falle war also nach der Plasmolyse kein Einfluss des Reizes mehr bemerklich; im ersteren nur ein geringer.

III. Versuch. Zwei Ranken der Zimmerpflanzen hatten sich, zufolge von zufälliger Reizung, an der Spitze zu engen Windungen eingerollt. Sie wurden plasmolysirt und verloren dabei in einigen Stunden einen Theil dieser Windungen, wie die folgenden Zahlen zeigen.

	No. 1.	No. 2.
Vor der Plasmolyse	4½ W.	3½ W.
Nachher	3½ W.	2 W.

IV. Versuch. Zahlreiche Ranken hatten sich am 26. August im Garten, ohne eine Stütze gefasst zu haben, infolge zufälliger Reize, an der Spitze hakenförmig gebogen oder zu engen Windungen eingerollt. Sie wurden abgeschnitten und in eine neben der Pflanze gestellte Schale mit der Salzlösung getaucht. Die Anzahl der Windungen war:

	Vor der Plasmolyse	Nach ½ Stunde	Nach 2 Stunden	Nach 4 Stunden
No. 1	¼	0	-½	-½
No. 2	1	¾	½	½
No. 3	1	¼	¼	¼
No. 4	2	½	½	½
No. 5	2	1	1	1
No. 6	3½	1	1	½

Bei Nr. 1 hatte die Krümmung der Spitze keine bei der Plasmolyse bleibende Veränderung verursacht; sie krümmte sich ebenso stark mit der Oberseite konkav als nicht gereizte Ranken. Bei den übrigen war der bei der Plasmolyse bleibende Theil im Ganzen und Grossen um so grösser, je grösser die Krümmung an der Spitze vor der Operation war.

V. Versuch. Am 27. August wurde eine Ranke in einer Entfernung von einigen Centimetern von der Spitze vorsichtig und sanft zwischen zwei Fingern gedrückt, und sogleich darauf sich selber überlassen. An der berührten Stelle krümmte sie sich in etwa einer halben Stunde bis 1½ Windung ziemlich eng zusammen. Dann plasmolysirt verlor sie die Krümmung in 4 Stunden bis auf ¼ Windung, und veränderte sich dann in 24 Stunden nicht weiter. Der Gipfel dieser Ranke, während der Reizung gerade, blieb vor und nach der Plasmolyse ebenfalls gerade.

Resultat. Die Bewegungen, welche Ranken in Folge schwacher und vorübergehender Reize, wie Reiben, Stossen, Drücken u. s. w. machen, verschwinden bei der Plasmolyse, falls sie gering sind, völlig; dann krümmt die Ranke sich mit der Oberseite konkav als ob sie gar nicht gereizt wäre. Ist die Bewegung ansehnlicher, oder hat sie länger angehalten, so bleibt ein Theil der Krümmung bei der Plasmolyse zurück.

Diese Bewegungen beruhen also im ersteren Falle ausschliesslich, im zweiten zu einem guten Theile auf Turgorausdehnung.

β. Krümmungen um Stützen.

VI. Versuch. Am vierten August hatten ein Dutzend Topfpflanzen, welche vor einigen Tagen ins Laboratorium genommen waren, einige gerade Ranken entwickelt. Ich stellte neben einigen dieser Ranken in geringer Entfernung von der Spitze Eisendrähte von 2 mm Dicke, neben eine Ranke eine Glasröhre von 5 mm Dicke (Nr. 4), und presste diese Stützen sanft an die Unterseite der Ranken an. In sehr kurzer Zeit machten die Ranken demzufolge eine Bewegung; sie bogen sich im scharfen Winkel, oder krümmten sich völlig um die Stütze. Nach einiger Zeit wurden sie abgeschnitten, und theils mit, theils ohne Stütze in die Salzlösung gebracht. Die Dauer der Berührung war bei Nr. 1

$\frac{1}{4}$ Stunde, bei Nr. 2—4 $\frac{1}{2}$ Stunde, bei Nr. 5 drei Stunden. Die Anzahl der Windungen war:

	Vor der Plasmolyse	Nachher
No. 1	$\frac{1}{4}$	0
No. 2	$\frac{1}{4}$	0
No. 3	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
No. 4	$1\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$
No. 5	$2\frac{1}{2}$	1

Die Gipfel der Ranken krümmten sich mit der Oberseite konkav; der so gekrümmte Theil erreichte bei No. 1 und 2 den Berührungspunkt der Stütze, bei den übrigen nicht. Diese Krümmung betrug bei No. 1: $\frac{1}{4}$ W. bei No. 2; $\frac{1}{2}$ W., war also ebenso stark, wie sie in nicht gereizten Ranken zu sein pflegt.

Wie man sieht, beruht bei schwacher Reizung die Krümmung ausschliesslich auf Turgorausdehnung, bei stärkerer Reizung zum Theil auch auf einer bei der Plasmolyse bleibenden Verlängerung (Wachsthum).

VII. Versuch. Am 5. August wurde der vorhergehende Versuch mit zwei graden Ranken wiederholt, No. 1 wand sich in etwa $\frac{1}{2}$ Stunde zu $\frac{1}{4}$ Windung, No. 2 in vier Stunden zu 3 Windungen, beide um Eisendräthe von 2 mm Dicke. Das Resultat der Plasmolyse war folgende Verminderung der Windungen.

	Vor der Plasmolyse	Nach $\frac{1}{2}$ Stunde	Nach $1\frac{1}{2}$ Stunden	Nach 24 Stunden
No. 1	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	0
No. 2	3	$2\frac{1}{2}$	$1\frac{1}{2}$	$1\frac{1}{2}$

Der Gipfel von No. 1 krümmte sich mit der Oberseite konkav bis etwa $\frac{3}{8}$ Windung, aber nur auf etwa 2 cm seiner Länge. Die Windungen von No. 1 lagen anfangs dem Eisendraht so fest an, dass es nicht möglich war, sie von diesem abzuschneiden; nach einem halbstündigen Aufenthalt in der Salzlösung waren sie soweit gelockert, dass dieses sehr leicht geschehen konnte.

Der Versuch bestätigt die aus dem vorigen abgeleitete Folgerung.

VIII. Versuch. Grade Ranken von Zimmerpflanzen wurden am 26. Aug. während kurzer Zeit, zumeist nur während einiger Minuten derart mit 2 mm dicken Eisendrähten in Berührung gelassen, dass sie anfangen sich um diese zu krümmen. Dann wurden sie abgeschnitten und plasmolysirt. Die Zahl der Windungen war:

	Vor der Plasmolyse	Nachher
No. 1	$\frac{1}{2}$	$-\frac{1}{2}$
No. 2	$\frac{1}{2}$	0
No. 3	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
No. 4	$1\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
No. 5	$1\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$

Bei No. 1 und 2 verschwand die Krümmung völlig, No. 1 krümmte sich in ihrem Gipfel mit der Oberseite konkav, als ob sie nicht gereizt wäre; bei No. 2 krümmte sich ein kleiner Theil an der Spitze in $\frac{1}{4}$ Windung nach oben konkav, zwischen diesem Theile und dem Berührungspunkt blieben einige Centimeter grade.

Wie in den vorigen Versuchen, so zeigt sich auch hier, dass die Reiz-

bewegung anfangs nur auf Turgorausdehnung, später auch auf Wachstum beruht.

IX. Versuch. Eine Ranke hatte im Garten drei Windungen um eine Stütze gemacht; jetzt wurde sie abgeschnitten und in die Salzlösung gebracht; hier entwand sie sich bis auf $1\frac{1}{2}$ Windung, welche sie auch späterhin behielt.

X. Versuch. Am 3. September wurde eine Anzahl grader Ranken aus dem Garten geholt, in Cylindergläschen aufgestellt, und als sie nach vier Stunden noch grade waren, in der üblichen Weise mit Eisendrähten in Berührung gebracht. Sie krümmten sich in 5—15 Minuten und wurden dann plasmolytisch. In der Salzlösung veränderte die Zahl der Windungen sich in folgender Weise.

	Vor der Plasmolyse	Nachher
No. 1	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{2}$
No. 2	$\frac{5}{8}$	$\frac{1}{2}$
No. 3	1	$\frac{1}{2}$

Der Berührungspunkt lag in einer Entfernung von 1—2 cm von der Spitze, diese Strecke blieb bei der Plasmolyse grade. Dagegen krümmte sich der mittlere Theil der Ranken nach oben schwach konkav.

Ein völliges Verschwinden der Krümmung bei der Plasmolyse fand hier nicht statt.

XI. Versuch. Für diesen Versuch wurden zwei Ranken ausgesucht, deren Basis schon angefangen hatte sich in weiten Windungen epinastisch zu krümmen, deren Gipfel aber noch grade waren. Sie wurden im Garten abgeschnitten, in Cylindergläschen mit Wasser gestellt und mit Eisendrähten in der üblichen Weise in Berührung gebracht. Die Berührung dauerte für No. 1 fünf, für No. 2 fünfzehn Minuten. In der Salzlösung beobachtete ich folgende Abnahme der Windungen:

	Vor der Plasmolyse	Nachher
No. 1. Epinastische Krümmung	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{2}$
Reizkrümmung	$\frac{1}{4}$	—
No. 2. Epinastische Krümmung	$2\frac{1}{2}$	1
Reizkrümmung	$1\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$

Die epinastische Bewegung war also zum Theil, die Reizbewegung bei No. 1 fast völlig, bei No. 2 zum Theil durch Plasmolyse rückgängig gemacht.

XII. Versuch. Ranken sind in der unteren, basalen Hälfte weniger reizbar als in dem apikalen Theil; dort geschehen die Bewegungen langsamer. Um auch diese Bewegungen nach meiner Methode zu untersuchen, habe ich am 3. September zahlreiche grade Ranken aus dem Garten genommen und in Cylindergläschen mit Wasser gestellt. Sie ruhten dabei sozusagen jede auf zwei Seitenästen, welche sich scharf gegen den Rand des Glases stützten. Um diesen Glasrand machten sie in etwa $4\frac{1}{2}$ Stunden sehr schöne Krümmungen, meist in einer von Entfernung 1—2 cm von der Basis des Astes. Dann wurden sie in die Salzlösung gebracht und verloren hier einen Theil ihrer Krümmung wie aus folgenden Angaben ersichtlich ist. Die Anzahl der Krümmungen war:

	Vor der Plasmolyse	Nachher
No. 1	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{2}$
No. 2	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
No. 3	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
No. 4	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{2}$
No. 5	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$

In allen krümmte sich die apikale Hälfte mit der Oberseite konkav.

Man sieht, dass diese Krümmungen, zu deren Entstehung eine so lange Zeit erforderlich war, obgleich sie nur gering sind, doch nur zum Theil durch Plasmolyse aufgehoben wurden.

XIII. Bis jetzt habe ich ausschliesslich Krümmungen beschrieben, welche um die Stütze selbst gemacht waren, jetzt will ich aber auch diejenigen untersuchen, welche die Ranken, nachdem sie eine Stütze gefasst haben, zwischen dieser und ihrer Basis machen, und durch welche sie, wie bekannt, ihren Tragspross mit grosser Kraft gegen die Stütze hin ziehen können. Diese Windungen sind insoweit Folgen des Reizes, als sie früher und in anderer Weise auftreten, als es die epinastischen Krümmungen bei Abwesenheit eines Reizes zu thun pflegen.

Zahlreiche Ranken, welche vor kürzerer oder längerer Zeit eine Stütze gefunden hatten, wurden mit dieser Stütze abgeschnitten und aus dem Garten ins Laboratorium gebracht, wo sie sogleich in die Salzlösung kamen. Hier wurden sie erst wieder nach 20. Stunden untersucht. Nur die Windungen zwischen Stütze und Basis, nicht die welche um die Stütze selbst gemacht waren, wurden gezählt, die Lage der Wendepunkte ist durch das Zeichen + angegeben; die erste Zahl bedeutet die Windungen zwischen der Basis der Ranken und dem ersten Wendepunkt u. s. w.

Die Anzahl der Windungen war:

No.	Vor der Plasmolyse	Nachher
1	2	$1\frac{1}{2}$
" 2	$2\frac{1}{2} + 1$	$\frac{1}{2} + 1$
" 3	$2 + 2$	$\frac{1}{2} + 1$
" 4	$5 + 11$	$4 + 8\frac{1}{2}$
" 5	$10 + 9$	$7 + 6$
" 6	$11 + 12$	$10\frac{1}{2} + 11$
" 7	$6\frac{1}{2} + 6 + 2 + 2$	$6\frac{1}{2} + 6 + 1\frac{1}{2} + 2$
" 8	$3 + 3$	$2\frac{1}{2} + 2\frac{1}{2}$
" 9	$1 + 5 + 4$	$\frac{1}{2} + 4 + 3$
" 10	$6\frac{1}{2} + 7\frac{1}{2} + 1$	$6\frac{1}{2} + 7\frac{1}{2} + 1$
" 11	$7 + 9 + 1\frac{1}{2} + 8 + 8$	$7 + 9 + 1\frac{1}{2} + 8 + 8$
" 12	$14\frac{1}{2} + 17$	$14\frac{1}{2} + 17$
" 13	$8\frac{1}{2} + 8\frac{1}{2}$	$8\frac{1}{2} + 8\frac{1}{2}$

Nr. 1—4 waren junge, Nr. 5—9 ältere, Nr. 10—13 sehr alte Ranken. Man sieht dass in Nr. 1—4 die Zahl der Windungen durch die Plasmolyse geringer wurde; dementsprechend waren die Windungen selbst weiter geworden. In den älteren Ranken Nr. 10—13 hat sich die Zahl der Windungen nicht verändert.

Folgerungen.

1. Geringe Krümmungen um Stützen verschwinden bei der Plasmolyse völlig, die Ranken krümmen sich mit der Oberseite konkav, genau als ob sie nicht gereizt wären. Solche Krümmungen beruhen also völlig auf Turgorausdehnung.

2. Stärkere Krümmungen um die Stütze, sowie die ersten Krümmungen zwischen der Stütze und der Basis der Ranke verschwinden zum Theil bei der Plasmolyse; sie beruhen zum Theil auf Turgorausdehnung, zum Theil auf Wachstum.

3. Aeltere Krümmungen zwischen der Stütze und der Basis bleiben bei der Plasmolyse völlig unverändert, sie sind also vollkommen vom Wachstum fixirt worden.

γ. Rückkehrende Bewegung nach Entfernung der Stütze.

XIV. Versuch. Asa Gray bemerkte vor etwa zwanzig Jahren, dass die Ranken von *Sicyos angulatus*, wenn sie nach schwacher Reizung sich selber überlassen werden, sich allmählig wieder gerade strecken. Diese leicht zu wiederholende Beobachtung gab mir die Veranlassung zu untersuchen, welchen Antheil die Turgorausdehnung an dieser rückkehrenden Bewegung hat. Die beiden folgenden Versuche sind der Beantwortung dieser Frage gewidmet.

Erstens habe ich zwei gerade Ranken von Topfpflanzen im Zimmer vorsichtig je zehn Mal mit einem metallenen Stabe auf der Unterseite gerieben, die Bewegung war dabei jedesmal von der Basis nach dem Gipfel gerichtet. Sogleich fingen die Ranken an, sich zu krümmen, und erreichten in etwas mehr als einer Minute $1\frac{1}{4}$ resp. $\frac{7}{8}$ Windung. Dann gingen sie langsam zurück, nach einer Viertelstunde hatten sie nur noch $\frac{1}{2}$ resp. $\frac{3}{8}$ Windung. Darauf wurden sie in die Salzlösung gebracht, wo sie ihre Krümmung gar nicht veränderten, auch nicht während einer etwa 20stündigen Versuchsdauer. Nicht gereizte Ranken desselben Alters würden sich mit der Oberseite konkav gekrümmt haben.

Während der rückkehrenden Bewegung ist also die Turgorausdehnung auf der Oberseite ebenso gross wie auf der Unterseite.

XV. Versuch. Am 14. August brachte ich zwei gerade Ranken, von im Zimmer stehenden Topfpflanzen auf der Unterseite mit Eisendrähten in Berührung. Nach einer Viertelstunde hatten sie $\frac{1}{2}$ resp. $1\frac{1}{2}$ Windung gemacht; jetzt wurden die Stützen weggenommen. Die Nachwirkung dauerte etwa 10 Minuten, die Ranken erreichten dadurch 2 resp. $1\frac{1}{2}$ Windung, darauf kehrten sie zurück. Nach etwa $\frac{1}{2}$ Stunde war nur noch $\frac{1}{2}$ resp. $\frac{1}{4}$ Windung übrig, jetzt wurden sie in die Salzlösung gebracht. Hier verloren sie noch einen weiteren Theil der Krümmung; nach $\frac{1}{2}$ Stunde hatten beide nur noch $\frac{1}{4}$ Windung, welche bei Nr. 1 bald darauf ebenfalls verschwand; die Ranke krümmte sich darauf mit der Oberseite konkav. Nr. 2 behielt die $\frac{1}{4}$ Windung auch nach 24 Stunden bei (Oberseite konkav).

In beiden Fällen war also die Turgorausdehnung auf der Oberseite grösser als auf der Unterseite; bei Nr. 2 war die Differenz gering, bei Nr. 1 schon ganz bedeutend.

XVI. Versuch. Am 27. August liess ich zwei gerade Ranken der Zimmerpflanzen sich um Stützen krümmen, nahm die Stützen nach kurzer Zeit weg und liess die Ranken völlig gerade werden. Sie hatten $\frac{1}{2}$ resp. 1 Windung gemacht und verloren. Sobald sie gerade waren (nach $1\frac{1}{2}$ resp. 2 Stunden) wurden sie plasmolysirt; dabei krümmten sie sich mit der Oberseite konkav in etwa $\frac{1}{2}$ Windung, als ebenso stark, als wenn sie nicht gereizt gewesen wären.

Folgerung. Wenn Ranken nach der Wegnahme der Stützen zurück gehen ist nach einiger Zeit die Turgorausdehnung auf beiden Seiten gleich gross. Noch bevor die Ranke gerade wird, wird sie aber auf der Oberseite grösser, und wenn sie schliesslich den geraden Zustand erreicht, hat sich dieselbe Differenz zwischen den beiden Seiten wieder hergestellt, welche überhaupt diesem Zustande entspricht.

Fassen wir jetzt die Resultate der beiden, mit den Ranken von Sicyos durchgeführten Versuchsreihen in möglichst kurzen Sätzen zusammen.

1. Während des ganzen Lebens ist die Turgorausdehnung auf der Oberseite grösser als auf der Unterseite. Ausnahme von dieser Regel machen die basalen Hälften der älteren geraden Ranken, ferner Ranken in einem gewissen Stadium der rückkehrenden Bewegung, und endlich die ausgewachsenen, völlig aufgerollten Ranken. In diesen Fällen ist die Turgorausdehnung auf beiden Seiten gleich gross. Die allerjüngsten Zustände habe ich nicht untersucht.

2. Sowohl die Reizbewegung, als die epinastische Aufrollung beruhen:

- a) Im Anfang nur auf Turgorausdehnung.
- b) Während des grössten Theiles der Bewegung sowohl auf Turgorausdehnung als auch auf Wachstum.
- c) Im ausgewachsenen Zustand nur auf Wachstum.

Angesichts dieser Thatsachen kann es keinem Zweifel unterworfen sein, dass die Ursache der Bewegungen folgende ist:

Die Bewegungen der Ranken, sowohl die epinastischen als auch die Reizbewegungen, werden durch Zunahme der Turgorausdehnung auf der Oberseite verursacht. Der Verlängerung durch Erhöhung des Turgors folgt erst bei der Ueberschreitung einer gewissen Grenze Wachstum. Am Ende der Bewegung wird schliesslich die ganze Differenz in der Turgorausdehnung durch Wachstum ausgeglichen.

7. Bewegungen der Ranken von Cucurbita Pepo.

I. Versuch. Eine junge Hauptranke und eine Seitenranke, beide noch zum Theil in der Knospenlage, d. h. spiralig eingerollt mit der Oberseite konvax wurden in die Salzlösung gebracht. Die Zahl der Windungen war:

	No. 1.	No. 2.
Vor der Plasmolyse	1½	1½
Nach ½ Stunde	1½	1½
Nach 20 Stunden	2	1½

In beiden Fällen nahm die Zahl der Windungen in Folge der Aufhebung des Turgors zu. Die Turgorausdehnung war also auf der Oberseite grösser als auf der Unterseite.

II. Versuch. Drei aufeinander folgende Ranken eines Astes, welche alle anfangen, sich in den basalen Hälften epinastisch einzurollen, und eine gleichfalls epinastisch sich einrollende Seitenranke wurde in eine Salzlösung gebracht. Die Anzahl der Windungen war:

	No. 1.	No. 2.	No. 3.	No. 4.
Vor der Plasmolyse	1½	3½	3½	2½
Nach 40 Minuten	¾	2½	3½	2
Nach 5 Stunden	—	—	2½	1½
Nach 20 Stunden	½	2½	2½	1½
Totale Abnahme	½	½	½	¾

In allen Exemplaren nahm also die Zahl der Windungen bei der Aufhebung des Turgors ab. Die Turgorausdehnung war also auf der Oberseite grösser als auf der Unterseite.

III. Versuch. Drei grade Ranken von Topfpflanzen, welche am Tage vorher in das Zimmer gebracht worden waren, wurden ausgewählt um die Krümmungen um Stützen plasmolytisch zu untersuchen. Am 5. August um halb 10 Uhr wurde die Unterseite mit je einem 2 mm dicken Eisendraht in Berührung gebracht; kurz darauf fing die Bewegung an. Sie dauerte bei No. 1 20 Minuten, bei No. 2 70 Minuten und bei No. 3 $4\frac{1}{2}$ Stunde. Darauf wurden die Ranken plasmolysirt. Die Zahl der Windungen war:

	No. 1.	No. 2.	No. 3.
Vor der Plasmolyse	$1\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
Nachher	0	0	$\frac{1}{2}$

Bei No. 1 und 2, welche sich rasch bewegt hatten, wurden die Ranken bei der Aufhebung des Turgors völlig grade; bei No. 3 war die Bewegung viel langsamer, dem entsprechend war ein bedeutender Theil der Krümmung bereits durch Wachsthum fixirt.

Die Bewegung bestand also grossentheils in einseitiger Zunahme des Turgors. Folgerung:

1. Die Turgorausdehnung ist während der epinastischen Bewegung auf der Oberseite grösser als auf der Unterseite der Ranken.
2. Die durch Reize ausgelöste Krümmung der Ranken beruht, wenigstens im Anfang, auf Zunahme der Turgorausdehnung der Oberseite.

8. Bewegungen der Ranken von *Echinocystis lobata*.

Eine Ranke, welche sich in Folge unbekannter Reizung, an der Spitze zu $1\frac{1}{4}$ engen Windungen aufgerollt hatte, wurde in die Salzlösung gebracht und verlor dadurch in einer Stunde $1\frac{1}{4}$ Windungen. Dann veränderte sie sich nicht weiter, auch nicht in 2 Stunden. Die Aufhebung des Turgors bestimmte also einen partiellen Verlust der Krümmung.

Eine andere Ranke einer im Topf gezogenen Pflanze machte im Zimmer in etwa $\frac{1}{2}$ Stunde um einen Eisendraht von 2 mm Dicke $\frac{1}{4}$ Windung. Als sie jetzt plasmolysirt wurde, streckte sie sich in einer Stunde grade, so dass jede Spur der Krümmung am Berührungspunkt verschwand. Später krümmte sie sich mit der Oberseite konkav zu etwa 1 Windung, in grossem Bogen. Der Reiz hatte also noch keine bei der Plasmolyse bleibende Aenderung verursacht.

9. Bewegungen der Ranken von *Bryonia dioica*.

I. Versuch. Drei junge Ranken, noch mit der Oberseite konkav eingerollt, wurden plasmolysirt. Sie änderten dadurch die Zahl ihrer Windungen in folgender Weise.

	No. 1.	No. 2.	No. 3.
Vor der Plasmolyse	3	$1\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$
Nach $2\frac{1}{2}$ Stunden	$3\frac{1}{2}$	$1\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$
Nach 20 Stunden	$3\frac{1}{2}$	$1\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$

In allen nahm also die Zahl ihrer Windungen in Folge der Aufhebung des Turgors zu; die Turgorausdehnung war also auf der rascher wachsenden Oberseite grösser als auf der Unterseite.

II. Versuch. Eine Ranke welche bereits 24 epinastische Windungen gemacht hatte, wurde plasmolysirt, nach kurzer Zeit war die Anzahl der noch

übrigen Windungen 12; seitdem blieb sie unverändert. Die epinastischen Windungen beruhen also zum Theil auf Turgorausdehnung.

III. Versuch. Eine Ranke hatte drei Windungen um eine Stütze gemacht, der Gipfel war noch nahezu grade. In der Salzlösung wurden die Windungen allmählig weiter und weniger zahlreich; nach zwei Stunden war nur noch eine Windung übrig.

Folgerung.

1. Bei den epinastischen Bewegungen ist die Turgorausdehnung der Oberseite grösser als die der Unterseite.
2. Ebenso ist es bei den Reizbewegungen.

10. Bewegungen der Ranken von *Passiflora gracilis*.

Die Ranken, in denen die epinastische Aufrollung schon in der unteren Hälfte angefangen hatte, wurden im Garten abgeschnitten und plasmolysirt. Die Zahl der Windungen war:

	No. 1.	No. 2.	No. 3.
Vor der Plasmolyse	$\frac{7}{2}$	$3\frac{1}{4}$	$7\frac{1}{2}$
Nach 20 Stunden	$\frac{1}{4}$	$1\frac{1}{4}$	$5\frac{1}{4}$

Obleich in verschiedenen Stadien untersucht, beruht die epinastische Bewegung doch immer zum Theil auf Turgorausdehnung, zum Theil auf Wachstum.

Ueberblicken wir jetzt sämtliche in diesem Paragraphen mitgetheilte Versuche, so finden wir eine fast völlige Uebereinstimmung der sonst so verschiedenen Wachsthumskrümmungen in Bezug auf die Resultate der Plasmolyse. Diese Uebereinstimmung in allen untersuchten Fällen berechtigt uns auch für die nicht hinreichend ausführlich studirten Fälle dieselbe Uebereinstimmung anzunehmen, und also folgenden allgemeinen Satz auszusprechen:

Die Wachsthumskrümmungen mehrzelliger Organe beruhen anfangs nur auf einer gesteigerten Turgorausdehnung der konvex werdenden Seite; eher oder später gesellt sich dieser aber auch eine Zunahme des Wachstums auf dieser Seite, am Schlusse der Bewegung verschwindet die Differenz in der Turgorausdehnung und endlich beruht die ganze Krümmung nur noch auf Wachstum.

Mit Rücksicht auf die in § 2 entwickelten Prinzipien folgt hieraus:

Die Differenz des Wachstums der konvexen und konkaven Seite bei Wachsthumskrümmungen mehrzelliger Organe ist eine Folge der einseitigen Steigerung der Turgorausdehnung.

Die äusseren oder inneren Kräfte, welche Wachsthumskrümmungen veranlassen, wirken also zunächst verändernd auf den Turgor, und erst durch diesen auf das Wachstum ein.

Mit diesen allgemeinen Sätzen sind die im vorigen Paragraphen für die Gelenkpolster der Stengelknoten der Gräser und anderer Pflanzen gewonnenen Resultate durchaus im Einklang, es leuchtet also ein, dass diese allgemeinen Regeln auch für jenen speziellen Fall Gültigkeit haben.

§ 5. Resultate.

Am Anfang des ersten Paragraphen haben wir uns die drei folgenden Fragen gestellt:

1. Welche, in den Halmknoten aufgespeicherten Kräfte werden durch die Schwere in Aktion versetzt?
2. In welcher Weise bewirken diese Kräfte die Aufwärtskrümmung?
3. Wie werden jene Spannkkräfte durch die Schwere ausgelöst?

Es soll nun, aus dem beigebrachten Beobachtungsmaterial, versucht werden, in wie weit es möglich ist, auf diese Fragen eine befriedigende Antwort zu geben.

Die Kraft, welche von der Schwere ausgelöst wird, ist die Turgorkraft. Im Zellsafte der Parenchymzellen sind verschiedene Stoffe gelöst, einige mit geringer osmotischer Wirkung, wie der Zucker, andere mit sehr bedeutender osmotischer Kraft, wie z. B. die Säuren und manche Salze.

Während des Wachstums des Knotens wird der Zucker zu verschiedenen Zwecken verbraucht und immer von Neuem aus den benachbarten Geweben angeführt. Er dient theilweise zum Aufbau der Zellhäute, theils zur Regeneration der durch die Athmung im Protoplasma verbrauchten Bestandtheile, theils zur Bildung verschiedenartiger organischer Inhaltsstoffe, wohl auch zu der der Pflanzensäuren.

Der absolute Gehalt an osmotisch wirksamen Inhaltsstoffen in den Parenchymzellen nimmt während des Wachstums stetig zu. Denn während die ganz jugendlichen Zellen noch nicht das Vermögen haben, sich durch Wasseraufnahme erheblich zu vergrößern, ist dieses Vermögen, in älteren, der geotropischen Krümmung fähigen Knoten, trotz der anschnlichen Volumenzunahme der Zellen, ein sehr bedeutendes geworden. Man sieht dies an den kräftigen Krümmungen, welche feine Längsschnitte aus dem Polster im Wasser machen.

Der von diesen Inhaltsstoffen im Parenchym entwickelten Turgorkraft hält im normalen, unverletzten Knoten, die elastische Spannung der Gefässbündel mit ihren collenchymatischen Scheiden, sowie der Oberhautgewebe das Gleichgewicht. Diese Gewebe sind vom Parenchym gedehnt, das Parenchym selbst wird von ihnen an der Verlängerung durch Wasseraufnahme gehindert.

In dieser Gleichgewichtslage entsteht nun, wenn der Knoten horizontal gelegt wird, allmählig eine Aenderung, zumal an der Unterseite des Polsters, welche wir deshalb hauptsächlich in's Auge fassen. Die Zunahme des Gehalts an osmotisch wirksamen Stoffen, welche wir oben als eine der Ursachen des Wachstums kennen lernten, und welche in dem horizontal gelegten Polster vielleicht schon aufgehört hat, oder doch im Aufhören begriffen ist, wird nun in den Parenchymzellen der Unterseite durch die Wirkung der Schwere bald zu einer anschnlichen Höhe aufgeführt. Es entsteht hier, offenbar aus dem vorhandenen Bildungsmaterial eine neue Menge osmotisch wirksamer Stoffe.

Die nächste Folge davon wird sein, dass die betreffenden Zellen kräftiger Wasser anziehen, als bis dahin, und es also den benachbarten Zellen und Geweben zu entziehen vermögen. So entsteht eine Wasserbewegung, welche schliesslich aus den entfernten Theilen der Pflanzen und aus den Wurzeln (bei abgeschnittenen Halmen durch die Schnittfläche) einen kontinuierlichen Wasserstrom dem Knoten zuführt.

Indem die Parenchymzellen der Unterseite dieses Wasser aufnehmen,

vergrössern sie ihr Volumen, und dehnen ihre Zellhaut, aber auch die passiv gespannten, elastischen Gewebe aus. Ihre grössere Turgorkraft ist im Stande, die entgegenstehenden Widerstände zu überwinden, und es erfolgt also eine Verlängerung der Unterseite, welche selbstverständlich eine Krümmung des Knotens herbeiführen muss.

Die Parenchymzellen der Oberseite, deren Turgorkraft sich nicht, oder doch nicht erheblich verändert hat, befinden sich jetzt gegenüber denjenigen der Unterseite im Nachtheil. Vorhin zogen beide Seiten mit gleicher Kraft Wasser an sich, jetzt überwiegt das Anziehungsvermögen der Unterseite. Und da die Zufuhr von Wasser aus den entfernteren Theilen der Pflanzen nur langsam stattfindet, so leuchtet ein, dass die Unterseite einen Theil des zur Ausdehnung erforderlichen Wassers den oberseitigen Zellen entziehen wird. Diese werden dadurch kleiner und schlaffer werden, ihr Turgor schwindet, und die ganze Oberseite verkürzt sich, indem die elastisch gespannten Gewebe sich jetzt ungehindert zusammenziehen können. Aber die erschlafte Oberseite wird sich unter dem Druck der sich verlängernden Unterseite noch weiter verkürzen müssen, denn sie verhält sich offenbar wie die konkave Seite eines durch Welken erschlafte Knotens, den man mit den Händen biegt. Ebenso wie in diesem Falle wird auch die Oberseite bei der geotropischen Krümmung von feineren und grösseren Querfalten bedeckt werden.

Die Zellhäute der Unterseite, welche durch den Turgor gedehnt werden, werden demzufolge in ihrem Flächenwachsthum beschleunigt, oder wenn sie bereits aufgehört hatten zu wachsen, so werden sie von Neuem damit anfangen. Dieses ist, wie wir im zweiten Paragraphen gesehen haben, eine nothwendige Folge der erlittenen Ausdehnung. Je nach Umständen wird das Wachsthum der stets zunehmenden Ausdehnung rascher oder langsamer folgen, und wird also in einem gegebenen Augenblicke während der geotropischen Bewegung ein grösserer oder geringerer Theil der Krümmung bereits vom Wachsthum fixirt sein. Dieser Theil ist es, der bei der Plasmolyse der sich krümmenden Knoten zurückbleibt. Am Ende der Krümmung wird aber stets die ganze Ausdehnung allmählig durch Wachsthum fixirt werden, ebenso wie solches ja auch in den ältesten noch wachsenden Zonen von Sprossgipfeln der Fall ist. Anfänglich nur durch einseitige Zunahme des Turgors verursacht, wird die Krümmung schliesslich vom Turgor völlig unabhängig, und eine reine Wachsthumerscheinung.

Es leuchtet aus den obigen Auseinandersetzungen ein, weshalb die Krümmungsfähigkeit in den Knoten mit zunehmendem Alter abnimmt, und endlich erlischt. Denn die Dehnbarkeit der Zellhäute nimmt mit deren allmählicher Verdickung und Verholzung natürlich ab, und die Turgorkraft würde also einem stets grösseren und endlich einem unüberwindlichen Widerstande gegenüber stehen. Damit hängt aber auch zusammen, dass die Verholzung in den Knotenpolstern stets viel später stattfindet als in den angrenzenden Internodien und Blattscheiden, und dass also, wenn diese bereits völlig erstarrt sind, das Polster noch weich ist, und nur durch den Turgor frisch und steif erhalten wird.

Wir haben die beiden ersten Fragen soweit beantwortet, wie es der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse erlaubt. Es erübrigt nun noch, auf die dritte Frage einzugehen.

Damit betreten wir aber ein Gebiet, welches grade im Gegensatze zu den bisher behandelten Fragen, für spekulative Betrachtungen bis jetzt noch weit

geeigneter ist, als für rein experimentelle Forschung. In welcher Weise verursacht die Schwerkraft die Bildung einer beträchtlichen Menge osmotisch wirksamer Stoffe in den Parenchymzellen des horizontal liegenden Knotenpolsters. Die im ersten Paragraphen mitgetheilten mit gespaltenen Knoten gewonnenen Erfahrungen, erlauben uns wenigstens soviel mit grosser Wahrscheinlichkeit zu sagen, dass die Schwere diese Wirkung nicht direkt auf jede einzelne Zelle ausübt, sondern erst mittelbar, und zwar durch Vermittelung der oberhalb der Zelle liegenden Zellenschichten. Denn je dicker diese Zellenschicht, um so stärker wird wahrscheinlich die Turgorausdehnung und das Wachstum gefördert. Vielleicht hängt hiermit die Abhängigkeit der Intensität der geotropischen Wirkung von dem Winkel, den die Achse des Knotens mit der Vertikalen macht, ursächlich zusammen. Jedoch unterlasse ich es, auf die Beleuchtung weiterer Möglichkeiten einzugehen.

Als feststehend dürfen wir also betrachten, dass die Aufwärtskrümmung der Grasknoten dadurch verursacht wird, dass die Schwere die Neubildung osmotisch wirksamer Stoffe in den Parenchymzellen der Unterseite des Polsters veranlasst, welchem Prozess unter gewöhnlichen Umständen nothwendigerweise Ausdehnung und Wachstum dieser Polsterseite, und also Erhebung der oberen Halmtheile folgen müssen.
