Ueber die Mechanik der Krümmungsbewegungen bei Pflanzen.

Entgegnung auf Grund älterer und neuer Beobachtungen

von

F. Noll.

Mit Abbildungen im Text.

Vor kurzer Zeit sind zwei Abhandlungen erschienen, welche sich mit der Mechanik der Krümmungsbewegungen und zwar solcher Krümmungen beschäftigen, welche durch ungleichseitiges Wachsthum verursacht, kurz als Wuchskrümmungen bezeichnet werden können. Ein ziemlich umfangreiches Buch von Kohl[1]) ist ausschliesslich diesem Gegenstande gewidmet, während Pfeffer in seiner gründlichen Abhandlung über „Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen“[2]) mehr beiläufig, immerhin aber ziemlich eingehend kritisch diese Frage behandelt.

In beiden Abhandlungen ist wiederholt Bezug genommen auf meinen Aufsatz: „Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen“[3]); die dabei zu Tage tretenden oft sehr wesentlichen Meinungsverschiedenheiten veranlassen mich, in dieser Frage auch meinerseits noch einmal das Wort zu nehmen. An die Richtigstellung blosser literarischer Missverständnisse wird sich nothwendig eine Discussion der verschiedenen Anschauungen anschliessen, zu welchen die gleichnamigen Studien die verschiedenen Beobachter geführt haben. Dass ich dabei in der Lage bin, einige neue Beobachtungen und Versuche mitzutheilen, wird dem Leser vielleicht von Interesse sein, gleich von vorn herein zu erfahren.

Wenn ich mich zunächst der später erschienenen Kohl'schen Schrift zuwende, so mag das kurz durch den Hinweis gerechtfertigt erscheinen, dass Kohl zu einer grundsätzlich abweichenden Auffassung sich bekennt und desshalb die Auslegung fast aller Versuche, die von anderen Forschern und mir vorlagen, beanstandet, bezw. zu Gunsten seiner Anschauung anders deutet.

Um dem in dieser Frage weniger orientirten Leser das Nachschlagen der Originalabhandlungen zu ersparen und ihm doch einiger-

1) Die Mechanik der Reizkrümmungen. Mit 19 Fig. im Text und 6 Tafeln. 8°. 94 Seiten. Marburg 1894.

2) Abhandlungen der math.-phys. Classe der kgl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften. XX. Bd. No. III. Mit 14 Holzschnitten. Leipzig 1893.

3) Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg Bd. III p. 496 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0040-9

maassen eine Vorstellung zu geben, um was es sich hier handelt, sollen die wesentlichsten Differenzpunkte vorerst in einem kurzen Rückblick einander gegenüber gestellt werden. Kohl versucht in seinem genannten Buche die Krümmungserscheinungen zurückzuführen auf eine aktive Verkürzung der Concavseite und eine dadurch bedingte passive Ausdehnung der Convexseite. Die Verkürzung der Concavseite soll die Folge eines örtlich und einseitig gesteigerten Turgordruckes sein, welcher die Zellen der Concavseite aber nicht verlängern, sondern durch vorwiegende Dehnung in ihrer Querrichtung verkürzen soll. Kohl stellt damit eine Anschauung auf, die vor ihm meines Wissens noch kein Botaniker ernsthaft in Erwägung gezogen hat.

Wenn wir von älteren Vermuthungen und Untersuchungen absehen, so waren durch die bekannten Arbeiten von Sachs über Geotropismus und Heliotropismus die Krümmungen auf das verschiedene Wachsthum der antagonistischen Flanken zurückgeführt worden. Nachdem man durch Sachs' sorgfältige Messungen wusste, dass das Wachsthum oder allgemeiner aufgefasst die Verlängerung auf der convex werdenden Flanke gefördert, die auf der concav werdenden Seite dagegen in ihrem normalen Verlauf gehemmt wird, trat naturgemäss die Aufgabe in den Vordergrund, nach denjenigen Factoren zu suchen, welche die verschiedenartige Verlängerung unmittelbar bedingen. Bei dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse, bei unsrer völligen Unwissenheit und Unerfahrenheit bezüglich der eigentlichen Lebensgetriebe im Protoplasma konnten die nächstfolgenden experimentellen Forschungen nur auf die physikalischen Veränderungen gerichtet sein, die als wahrnehmbare Folgen jener unbekannten Reizvorgänge die Zuwachsgrösse unmittelbar beeinflussen. Es ist klar, dass jene Veränderungen die Zellmembran in Mitleidenschaft ziehen müssen, falls sie nach aussen zur Geltung kommen sollen; denn die Membran umgibt als festes, die Grösse und Gestalt der Pflanzenzelle unmittelbar bedingendes Widerlager die mehr oder minder flüssigen Bestandtheile des lebendigen Zellkörpers.

Der erste Schritt, welcher in dieser Richtung gemacht wurde, knüpfte an die Wahrnehmung an, auf welche Sachs besonders hingewiesen hatte, dass nämlich die Turgordehnung der Zellwände für deren Wachsthum von Bedeutung sei, ja als eine Bedingung für deren Wachsthum (durch Intussusception) angesehen werden müsse. De Vries suchte danach die Krümmungen so zu erklären, dass er annahm, die entscheidende Reizwirkung bestehe in der Erhöhung des Turgors

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0041-5

auf der Convexseite. Durch ihn würden die Zellen dieser Seite zunächst weiter ausgedehnt, die Dehnung aber durch Einlagerung neuer Zellhautsubstanz, also durch echtes Wachsthum, bald bis zu gewissem Grade fixirt. Diese Auffassung setzt natürlich mehrzellige Pflanzenorgane voraus; da nun aber einzellige Organe oder die Schläuche von Coeloblasten in ganz ähnlicher Weise wie die mehrzelligen Organe zu Krümmungen befähigt sind, so wurde die Forderung, dass der Krümmungsmechanismus auch für einzellige Organe Geltung haben müsse, bald gegen die de Vries'sche Auffassung betont.

Im Jahre 1887 war es dann Wortmann, welcher, die Berechtigung dieser Forderung unbedingt anerkennend, von einzelligen Organen ausging, um die unmittelbare Krümmungsursache aufzusuchen. Bei einzelligen Organen ist ein ungleicher Turgordruck auf der Flächeneinheit der antagonistischen Seiten von vornehercin ausgeschlossen. Der Anlass zur Krümmung muss hier unmittelbar von einer ungleichseitigen Veränderung in der Membran selbst gegeben sein. Ausgehend von einer Bemerkung Sachs', dass die Zellwand auf der concaven Seite eines heliotropisch gekrümmten Vaucheria- oder Nitella-Schlauches vielleicht stärker entwickelt sei als an der convexen Seite, fand Wortmann in seinen Experimenten mit Sporangienträgern von Phycomyces und anderen einwandigen Organen dieses Verhältniss in der That gegeben. Er suchte im Anschluss an den Befund bei einzelligen Organen weiterhin darzulegen, dass die Krümmung mehrzelliger Organe in der gleichen Weise durch Membranverdickung auf der Concavseite zu Stande komme und brachte dabei den Nachweis, dass die von de Vries vorausgesetzten Turgordifferenzen auch in mehrzelligen Organen sich thatsächlich gar nicht einstellen. Als die unmittelbare Ursache der einseitigen Membranverdickung betrachtete Wortmann aber die einseitige Ansammlung des geotropisch oder heliotropisch die Organe durchwandernden Plasmas und verlieh damit den, schon von Sachs, Ciesielsky und Kohl beobachteten Plasmaanhäufungen an der Concavseite gekrümmter Organe eine erhöhte Wichtigkeit. Auf alle diese Befunde gestützt, stellte sich Wortmann den Vorgang bei der Krümmung folgendermaassen vor: Das positiv oder negativ wandernde Protoplasma sammelt sich einseitig an einer Organflanke an; diese Ansammlung führt dann hier lokal zu einer stärkeren Verdickung der Membran, die stärker verdickte Membran wächst langsamer in die Länge als die dünner bleibenden Zellwände der gegenüberliegenden Flanke und so kommt eine Krümmung zu Stande, die der Richtung des in positivem oder negativem Sinne

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0042-1

wandernden Plasmas entspricht. Damit war sowohl für einzellige wie für mehrzellige Pflanzenglieder eine Krümmungstheorie gegeben, die, auf unzweifelhaften Beobachtungen ruhend und an die Reizbewegungen nackten Protoplasmas anknüpfend, ausserordentlich einleuchtend erschien. So fand sie rasch ihre Anhänger, regte andrerseits aber zu erneuten kritischen Untersuchungen auf diesem Gebiete an.

Schon sehr bald konnte Elfving berichten, dass einseitige Membranverdickungen bei einzelligen Organen regelmässig als Folge jeder, auch der künstlichen, gewaltsamen Krümmung auftreten. Elfving betonte dabei, dass das, was in dem einen Falle als Folge nachgewiesen sei, im anderen nicht ohne Weiters als Ursache betrachtet werden dürfe. Auf die gleichen Wahrnehmungen konnte auch ich hinweisen mit dem Zusatz, dass an völlig gerade gewachsenen Zellschläuchen von Siphoneen die Zellwanddicke zuweilen streckenweise und unsymmetrisch variirt, ohne zu Krümmungen Anlass zu geben. Was weiterhin die Beobachtung Wortmann's betrifft, dass auch an horizontal ausgespannten Stengeln von Phaseolus, die an der Krümmung gehindert waren, die Zellen der Oberseite stark verdickt werden, so zeigte Elfving, dass derartige collenchymartige Verdickungen auch unter ganz anderen Bedingungen lediglich als Folge von mechanischen Zugwirkungen und Zerrungen auftreten. War durch diese Beobachtungen die Membranverdickung als Ursache der einseitigen Wachsthumsverzögerung völlig in Frage gestellt, so konnte bei einer aufmerksamen Ueberlegung und Prüfung der Wortmann'schen Theorie der Umstand nicht übersehen werden, dass sie für die von Sachs besonders betonte Wachsthumsförderung auf der Convexseite keinerlei Anhaltspunkte zur Erklärung bot. Nachdem ich auf diese Lücke in seiner Theorie aufmerksam gemacht hatte, versuchte Wortmann die Wachsthumsförderung der Convexseite so mit seiner Anschauung in Einklang zu bringen, dass er annahm, die Streckung dieser Seite rühre her von dem Ausbleiben weiterer Membranverdickung dort, denn die Membranen müssten, wenn sie nicht immerzu verdickt würden, durch den Turgor in immer beschleunigtem Tempo weitergedehnt werden. Diese Meinung steht jedoch mit den Erfahrungen, die man über Wachsthumsstillstand bei Pflanzen im sauerstoffleeren Raum oder bei niederer Temperatur gemacht hat, jedenfalls aber auch mit den elementaren physikalischen Erfahrungen an elastischen Körpern in Widerspruch: Ein elastisch gedehnter Körper nimmt bei einer bestimmten Zugwirkung eine Form und Ausdehnung an, bei welcher seine elastische Gegenwirkung dem äusseren Zug das Gleichgewicht

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0043-6

hält. Ein Kautschukband, welches durch das Gewicht G auf die Länge L gedehnt wird, braucht dann keineswegs mehr verdickt zu werden, um keine weitere Dehnung zu erfahren; so liegt auch durchaus keine Veranlassung für eine Zellmembran vor, sich zu verlängern, wenn bei erreichter Maximalspannung der Turgor und ihre physikalische Qualität constant bleiben. Qualitätsänderungen der Membran waren aber bei Wortmann ausdrücklich ausgeschlossen. Dass aber bei den erwähnten Wachsthumsunterbrechungen in der Kälte oder im sauerstofffreien Raum der Turgor auf der normalen Höhe bleibt und die Zellwände bei gleichbleibender Querschnittfläche von demselben nicht über ihre Elastizitätsgrenze gedehnt werden, haben eigens angestellte Nachforschungen von Askenasy[1]) und Pfeffer[2]) nachträglich dargethan.

Abweichend von Wortmann führten mich meine eigenen Untersuchungen zu dem Ergebniss, dass die nächsterkennbare Ursache zu den Krümmungen in einer, vom lebendigen Plasma ausgehenden Veränderung der elastischen Eigenschaften der Zellwände zu suchen sei. Aus drei verschiedenen Untersuchungsmethoden schien mir nämlich in gleicher Weise hervorzugehen, dass die innere elastische Gegenwirkung der Membranen durch jene Lebensthätigkeit verändert wird, derart, dass die Amplitude der Dehnung bei gleichem Turgordruck sich auf der Convexseite vergrössert, auf der Concavseite aber verkleinert, oder wie man es kurz ausdrücken kann: Die Dehnbarkeit der Membranen wird auf der Convexseite erhöht, auf der Concavseite verringert. Dadurch verlängern sich zunächst erstere mehr, letztere weniger als bei normaler geradliniger Streckung. Denn dass die Turgorkraft auf der Convexseite nicht relativ erhöht wird, fand ich nach Wortmann durchaus bestätigt; ich fand in vielen Fällen sogar, besonders bei raschem Verlauf der Krümmung, die osmotische Kraft der Concavseite relativ verstärkt.

Die ungleich veränderte Dehnbarkeit der antagonistischen Membrantheile durch Vergleichung absoluter Maasse zu bestimmen, war keine Aussicht vorhanden und so suchte ich sie relativ durch Beugungsversuche sichtbar zu machen. Die theoretische Grundlage für die letzteren war für mich in der folgenden Erwägung gegeben: Wenn der gleichbleibende Turgor die in ihrer Cohäsion veränderte Membran auf der Convexseite stärker zu dehnen vermag, als bei normalem Wachsthum, so muss eine der Turgordehnung addirte Zugkraft die Dehnung

1) Ueber einige Beziehungen zwischen Wachsthum und Temperatur. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1890 p. 61.

2) Studien zur Energetik der Pflanze p. 240. (92.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0044-2

entsprechend verstärken. Wenn umgekehrt auf der concaven Seite eine erhöhte innere Gegenwirkung der Membran dem gleichbleibenden Turgor weniger als normal nachgibt, so wird eine der Turgorwirkung addirte Zugkraft bei den Concavmembranen verhältnissmässig weniger ausrichten als auf der Convexseite. Bei einer Beugung des geotropisch gereizten Organs nach der Concavseite zu müsste demnach die Convexseite um die Grösse x noch mehr gedehnt werden; bei der Beugung durch die gleiche Kraft nach der Convexseite hin dürfte die Concavseite nur um den kleineren Werth y verlängert werden. Beim Zutreffen der gemachten Voraussetzung müsste also der Ausschlag der Biegung in der Krümmungsebene nach den antagonistischen Seiten verschieden ausfallen, und zwar der nach der Concavseite (V-Seite) hin grösser als bei dem ungereizten, geraden Organ; dagegen der nach der Convexseite (X-Seite) hin gerichtete kleiner als im ungereizten geraden Organ. Die zahlreich angestellten Versuche zeigten in der That die vermuthete Differenz in ausgesprochener und unzweideutiger Weise. Um mögliche Fehlerquellen thunlichst zu vermeiden, bezw. zu corrigiren, wurden die zu den Versuchen ausgewählten Organe zunächst eine zeitlang unberührt sorgfältig weiter cultivirt; es wurde sodann am gerade gestreckten Organ eine Seite als V-Seite, die gegenüberliegende als X-Seite vorausbestimmt und markirt, und der Ausschlag gemessen, welchen die beiden Seiten bei einem seitlich angreifenden beugenden Zug von Haus aus ergeben. Die eventuelle Differenz ergab also den präexistirenden Unterschied in der Dehnbarkeit, der im inneren, vielleicht nicht ganz symmetrischen Bau und anderen unsymmetrisch vertheilten Widerständen begründet ist. Bei der Beurtheilung der physiologisch veränderten Widerstände musste die präexistirende Differenz natürlich in Anrechnung gebracht werden (vergleiche weiter hinten p. 480). Die Organe (Blüthenschäfte, Keimstengel u. s. w.) wurden danach wagrecht gelegt, mit der X-Seite nach unten, und in dieser Lage durch Korkstücke u. dergl. unterstützt zur Verhütung einer mechanischen Durchbiegung nach unten. Die Gipfelenden, welche vor einer Scala sich befanden, wurden mit dem Ablesefernrohr beobachtet. Sobald die geotropische Aufrichtung sich geltend machte, sobald also mit anderen Worten die physikalischen Bedingungen der Reizbewegung eingetreten waren, wurden die fast noch geraden Organe senkrecht aufgestellt und sofort die Beugungen mit allen dabei angezeigten Vorsichtsmaassregeln vorgenommen. Sie ergaben immer das gleichlautende Resultat: einen deutlich grösseren Ausschlag nach der Concavseite hin (p. 480).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0045-8

Diese Beugungsversuche sind sowohl von Kohl wie von Pfeffer beanstandet worden. Kohl hält sie für principiell verfehlt, Pfeffer's Einwände betreffen einestheils die theoretische Deutung des Wachsthumsmodus, anderntheils beruhen sie lediglich auf einem blossen Uebersehen einiger meiner Zusätze. Ich wende mich zunächst der Kohl'schen Kritik zu.

Kohl sagt in seinem erwähnten Buche, p. 10: „Noll's Theorie fusst in erster Linie auf seinen Beugungsversuchen mit geotropisch gereizten Stengeln, von deren Exaktheit ich mich, wie ich in Kapitel VI dieser Abhandlung dargelegt habe, nicht überzeugen konnte". Seite 39 heisst es dann nochmals: „Noll's Beugungsversuche . . . sind falsch, wie ich im Kapitel VI nachweise". Diese Worte müssen in dem unbefangenen Leser den Gedanken erwecken, dass Kohl Fehler in der Anordnung, in der Ausführung oder in den Ergebnissen meiner Beugungsversuche entdeckt habe. Das ist aber, wie sich nachher im Kapitel VI herausstellt, keineswegs der Fall. Kohl hat meine Versuche nachgemacht und durchaus bestätigt gefunden. Der gerügte Mangel an Exaktheit, die Fehlerhaftigkeit, liegt nach Kohl in einem Umstande, von dem ich am allerwenigsten erwartet hätte, dass er beanstandet werden würde. Kohl sagt nämlich im Kapitel VI (p. 74): „Führt man die Beugungsversuche in der Noll'schen Weise aus, so erhält man Resultate wie die seinigen, dieselben sind jedoch naturgemäss falsch. Es ist durchaus nöthig, nach der Horizontallagerung des Sprosses erst die Nachwirkung sich abspielen zu lassen und dann — sind die Ausschläge beiderseits nahezu gleich!"

Was ist von solchen Versuchen auch anders zu erwarten? Wenn man untersuchen will, welche Veränderungen die geotropische Reaktion hervorbringt und man wartet so lang, bis sie erst vorüber ist, dann findet man nichts mehr; das ist ganz natürlich. Wenn man die Veränderungen studiren will, die der Genuss von Alkohol bei Menschen hervorbringt und man wartet, bis die Nachwirkung desselben vorübergegangen, so bekommt man höchstens noch den Rückschlag ins andere Extrem zu sehen und von diesem Gesichtspunkte aus ist die Beobachtung Kohl's ganz interessant, dass der Ausschlag nach abgelaufener Nachwirkung, falls er überhaupt Differenzen aufweist, umgekehrt ausfällt als in gereiztem Zustande.

Nach Kohl ist es aber durchaus nöthig, die Nachwirkung erst völlig sich abspielen zu lassen, weil dieselbe in den weitaus meisten Fällen so gross sei, dass auf ihre Rechnung allein das ganze Plus des Ausschlags bei Dehnung der Convexseite zu setzen sei. Daher,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0046-4

meint Kohl, hätten die eintretenden Krümmungen selbst meine Versuchsresultate gefälscht. Das ist ein Einwand, der vielleicht bei der Kohl'schen Versuchsanstellung zutrifft, der aber bei meinen Versuchen thatsächlich nicht in Betracht kam, weil der durch den Bewegungsvorgang selbst während der Versuchszeit zurückgelegte Weg gegenüber dem Beugungsausschlag verschwindend klein war. Keinesfalls darf doch aber der durch die langsam verlaufende Reizbewegung entstehende Beobachtungsfehler so eliminirt werden, dass man die Grundbedingung des Versuches selbst, nämlich den geotropischen Reizzustand der Organe, zerstört. Damit setzt man ja an Stelle einer vermeidbaren Fehlerquelle den grössten logischen Fehler, der sich überhaupt bei dieser Versuchsanstellung denken lässt. Kohl mag durch die Anwendung unzweckmässig kleiner Zugkräfte (2 g) mit der durch die Nachwirkung veranlassten Krümmung in Conflict gerathen sein. Wenn man aber, wie das bei meinen Versuchen geschah, mit einseitigen Zugkräften von 20 g operirt und während einer Versuchsdauer von etwa 2 Minuten Ausschlagsdifferenzen von 12 bis 14 Millimeter erhält, während die geotropische Bewegung des freistehenden Organendes in dieser Zeit noch keinen Millimeter zurücklegt, so ist damit eine wesentliche Beeinträchtigung der Versuchsergebnisse ausgeschlossen.

Der „grobe Fehler", den Kohl (p. 74) meinen Beugungsversuchen nachsagt, ist, wie man hiernach ersehen wird, überhaupt kein Fehler, sondern die wesentlichste Voraussetzung für die Versuche; erst Kohl hat bei seiner Wiederholung der Beugungsversuche solche Fehler eingeführt: Einen technischen, indem er die Belastung so klein wählte, und einen logischen, der von vornherein das zu nichte macht, was durch die Versuche gefunden und gemessen werden soll. Auch in noch anderen Punkten sind die Kohl'schen Beugungsversuche nicht einwurfsfrei. Man liest auf Seite 75 seiner Abhandlung, dass seine Versuchsobjecte am Schluss des Versuches um 45° oder um fast 90° gekrümmt waren. Um bei so stark gekrümmten Organen die Dehnungsfähigkeit der antagonistischen Seiten unter gleichen äusseren Spannkräften zu bestimmen, genügt aber die von mir und Kohl befolgte einfache Anordnung der Versuche durchaus nicht mehr, und es würde besonderer Berechnungen und Vorrichtungen bedürfen, um die Richtung der Zugwirkung so zu bemessen, dass die Längscomponente, auf die es doch wesentlich ankommt, auf der stark concaven und der stark convexen Seite gleich ausfällt. Gerade um diese Complicationen zu vermeiden, und die damit verbundenen Fehlerquellen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0047-0

auszuschliessen, wurden von mir die gereizten Organe zu einer Zeit untersucht, wo sie die Krümmung eben begonnen hatten und ohne Bedenken noch als gerade betrachtet werden konnten.

Wie bereits eingangs erwähnt, suchte Kohl die Erklärung für den Krümmungsmechanismus in der activen Verkürzung der Concavseite, hervorgerufen durch vorherrschende Querdehnung der dort gelegenen Zellen unter dem Einfluss des hier einseitig gesteigerten Turgors. Diese Turgorerhöhung ist nach Kohl nicht nur die erste, sondern auch die regelmässigste Veränderung, die sich in gereizten Organen vor der Krümmung erkennen lässt. Es steht diese Angabe aber in Widerspruch mit den erwähnten Befunden von Wortmann, welche durch meine Untersuchungen bestätigt und dahin erweitert wurden, dass in rasch sich krümmenden, kräftig reagirenden Organen oft sehr bald ein relativ erhöhter Turgor auf der Concavseite festzustellen ist. Kohl sieht in dieser Ergänzung einen Widerspruch; denn entweder trete die Plasmolyse erst oben oder erst unten, oder oben und unten gleichzeitig ein. Es ist mir nicht verständlich, warum Kohl behauptet, meine eine Angabe hebe die andere geradezu auf, wenn ich die in verschiedenen Versuchsobjecten thatsächlich vorgefundenen Differenzen nebeneinander stelle und erwähne. Eine Verallgemeinerung des einen oder des anderen Befundes würde hier ja sichtlich mit den Thatsachen in offenen Widerspruch treten. — Meine damals geführten genauen Aufzeichnungen weisen, wie ich mich nochmals überzeugt habe, aber eine ganze Reihe von Beobachtungen auf, bei welchen eine Turgordifferenz bei eben eintretender Krümmung nicht gefunden wurde. Die bestimmte Bejahung dieser Frage durch Kohl veranlasste mich aber auch zu einer erneuten Prüfung dieser Verhältnisse, welche aber nicht anders ausfiel als die erste. Zu Beginn der Krümmung, wenn also die unmittelbare Krümmungsursache schon sicher thätig ist, war in den allermeisten Fällen der Turgor auf den antagonistischen Seiten gleich. Die selteneren Fälle, in denen sich bald nach Beginn der Krümmung eine schwache relative Erhöhung zu gunsten der Concavflanke zeigte, haben aber den übrigen gegenüber schon deshalb nicht die von Kohl angenommene principielle Bedeutung, weil ja auch bei gleichbleibendem Turgor die Krümmung thatsächlich vor sich geht. Die Ergebnisse derartiger plasmolytischer Untersuchungen sind übrigens keineswegs so leicht ganz sicher und unzweideutig festzustellen, wie man wohl vermuthen könnte, denn die Plasmolyse tritt selbst bei benachbarten Zellen derselben Rindenschicht oder der Epidermis oft nicht gleichzeitig ein. Einzelne Zellen erscheinen früher, andere erst

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0048-5

später bei erhöhter Concentration des Plasmolysators plasmolysirt. Auf ein genaues Abzählen der Majorität kann man sich bei der steten Veränderung des Bildes aber nicht einlassen, so dass das gewonnene Resultat immer mehr oder weniger von subjectiver Schätzung abhängig bleibt und Irrthümer bei der subjectiven Beurtheilung besonders nahe gelegt werden. Eine ausgesprochene Turgordifferenz fand ich immer erst nach weiter vorgeschrittener Krümmung, was ich mir (l. c. p. 525) damit erklärte, dass die osmotische Leistung der Convexzellen bei der Streckung durch starke Wasseraufnahme nothwendig zunächst verringert und erst durch regulatorische Vorgänge vom Protoplasma aus allmählich wieder auf die frühere Höhe gebracht werden müsse. Es ist daher nicht zutreffend, wenn Kohl behauptet, ich hätte gar nicht den Versuch gemacht, die widersprechenden Angaben miteinander verträglich erscheinen zu lassen.

Das Auftreten der Krümmung in vielzelligen Pflanzengliedern mit allseitig gleichbleibendem Turgor beweist jedenfalls, dass die in anderen Fällen auftretende Turgordifferenz zu Gunsten der Concavseite nicht in principiellem Zusammenhang mit der auftretenden Krümmung steht. Ja selbst dann, wenn in allen Fällen eine grössere osmotische Leistung auf der Concavseite sich herausgestellt hätte, dürfte auf ein Causalverhältniss daraus ebensowenig ohne Weiteres geschlossen werden, wie aus den Wortmann'schen Beobachtungen über Membranverdickungen u. dergl. auf der concaven Flanke. Ebenso wie diese nur eine Begleiterscheinung der Krümmung sind, die nach Elfving auch an künstlich gekrümmten und am Klinostat rotirenden Pflanzenorganen auftritt, so könnte eine Zunahme der osmotisch wirksamen Stoffe als Vorläuferin jener, durch Wortmann bekannt gewordenen, hypertrophischen Veränderungen eintreten. Die Nützlichkeit derartiger Begleiterscheinungen leuchtet aber ohne Weiteres ein, wenn man bedenkt, dass bei der Krümmung des Organs die Concavseite einer Zugwirkung ausgesetzt ist und dieser einen entsprechenden Widerstand entgegensetzen muss. Dass aber die mechanische Zugwirkung an sich schon solche Begleiterscheinungen inducirt, haben zum Theil die erwähnten Untersuchungen von Elfving, besonders aber diejenigen von Hegler[1]) erwiesen. Hegler hebt insbesondere hervor, dass die unter Zugspannung stehenden Streckungszonen seiner aufrecht-

1) Ueber den Einfluss des mechanischen Zugs auf das Wachsthum der Pflanze in „Cohn's Beiträgen zur Biologie der Pflanzen" Bd. VI Heft 3.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0049-4

stehenden Versuchspflanzen einen um 3—7 Atmosphären höheren Turgordruck annehmen als die freigebliebenen Pflanzen.[1])

Die von Wortmann aufgefundene Vermehrung des Protoplasmas und seiner Inhaltskörper (Stärke), sowie die Membranverdickungen der Zellen auf der Concavseite machen es wahrscheinlich, dass es sich dort auch wirklich zunächst um eine absolute Vermehrung der osmotisch wirkenden Substanzen handeln wird (also auch wohl um eine absolute Steigerung des Turgordruckes), die durch den blossen Nachweis eines relativ höheren Turgors aber noch nicht festgestellt ist. Bei der Wichtigkeit, welche eine absolute Erhöhung des Turgordruckes für die Kohl'sche Hypothese hat, sollte man erwarten, in seiner Schrift genaue Angaben über das Ansteigen des Turgors über die Normalhöhe zu finden. Denn die Tonnendeformation und absolute Verkürzung der Concavzellen soll doch nach ihm die Folge eines, über das gewöhnliche Maass gesteigerten Turgordruckes sein. Diese Vorbedingung für die Contraction der Concavseite scheint Kohl jedoch nicht experimentell sicher gestellt zu haben. Die einzige Angabe, aus welcher man auf eine solche absolute Steigerung vielleicht einen Schluss ziehen dürfte, findet sich auf Seite 60, wo die Plasmolyse eines geraden und eines anderen gekrümmten Pisum-Stengels verglichen wird. Es wird da angegeben, dass dreiprocentige Salpeterlösung im geraden Stengel, etwa in der Zone, wo die Krümmung im horizontal gelegten Stengel auftrat, „sehr bald" ein Abheben des Plasmakörpers zu Stande brachte, dass dieselbe Salpeterlösung am gekrümmten Stengel auf der Convexseite die Plasmolyse „sofort", auf der Concavseite aber erst „nach einiger Zeit" hervorgerufen habe. Wenn man nun auch voraussetzen könnte, dass der Turgor der Zellen in beiden Versuchspflanzen ursprünglich ganz gleich gewesen sei, was aber durchaus nicht zutreffen muss, so blieben für die Beurtheilung einer absoluten Steigerung des Concavturgors nur einige unbestimmte Zeitangaben, das „nach einiger Zeit" für die Plasmolyse der Concavzellen, das „sehr bald" für die des geraden Stengels. Ausser an dieser höchst zweifelhaft bleibenden Stelle ist nirgends die Turgorkraft der Concavseite verglichen mit der osmotischen Kraft im ungereizten Zustande, sondern stets nur verglichen mit der der Convexseite. Diese relativen Angaben gestatten aber um so weniger einen Rückschluss auf das absolute Maass, als Kohl auch selbst (p. 59) die Kraus'schen Beobachtungen bestätigt, dass „unmittelbar nach dem Horizontallegen

1) Hegler l. c. p. 27 u. 28.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0050-5

eines negativ geotropischen Organs eine absolute Verminderung von freien Säuren im Zellsaft der convex werdenden Zellen stattfindet."

Der Nachweis eines absolut gesteigerten Turgordrucks auf der Concavseite, auf welchen es für die Verkürzung ankommt, ist also von Kohl in keinem einzigen Falle zweifellos erbracht worden. Seine Theorie stüzt sich also auf ein ganz unsicheres Fundament. Der Weiterbau, den Kohl auf dieser unsicheren Basis unternimmt, ist aber experimentell nicht besser begründet. Er nimmt an, dass die von ihm vorausgesetzte Turgorsteigerung auf der Concavseite nicht eine Verlängerung, sondern durch tonnenförmige Deformation eine Verkürzung erziele. Er sucht (p. 7) dieselbe glaubhaft zu machen an einem Zellenschema, welches abwechselnd einfache und doppelte Membrandicke (ersteres an der Intercellularengrenze, letzteres da, wo Nachbarzellen anstossen) aufweist. Wie man sich auf jedem mikroskopischen Schnitt überzeugen kann und wie es die eigenen Zeichnungen von Kohl auf Tafel III vorführen, ist dieses Schema in vielen natürlichen Geweben aber gar nicht verwirklicht; man findet sogar oft das Gegentheil, wie z. B. in dem jungen Rindenparenchym der Vicia Faba.

Kohl beruft sich bei seiner Annahme einer Verkürzung durch Turgor auch auf die Untersuchungen von de Vries am Rindenparenchym von Wurzeln. Diesen Hinweis könnte man schon eher gelten lassen, wenn nicht für andere parenchymatische Gewebe, für Blattpolster, für die Staubfäden der Cynareen, ja für alle jene Organe (Stengel und Blattstiele etc.), die sich bei der Plasmolyse verkürzen und bei Turgorsteigerung elastisch verlängern, das Gegentheil nachgewiesen wäre. Die von de Vries untersuchten Wurzeltheile verlängern sich bekanntlich bei der Abnahme des Turgordrucks und verkürzen sich mit der Zunahme des osmotischen Innendrucks. Schon durch dieses Verhalten zeigen sie an, dass in ihren Zellwänden ganz eigenartige und von denen der meisten oberirdischen Organe abweichende Elastizitätsverhältnisse herrschen. Es hätte deshalb der experimentelle Nachweis erbracht werden müssen, dass der Turgor auf der Concavseite der gereizten Stengel ebensolche besondere Dehnungsverhältnisse vorfindet, wie in jenen Wurzelgeweben, wo sie einer bestimmten Lebensaufgabe dienstbar gemacht sind und in ihrer Eigenart desshalb eigens erworben sein können. — Auch diesen wichtigen Nachweis, mit welchem seine Theorie steht oder fällt, ist uns Kohl durchaus schuldig geblieben. Die in seinem Kapitel über Contractionserscheinungen mitgetheilten vergleichenden Messungen von verschiedenen Zellen beweisen für die vorliegende Frage gar nichts. Erstens ist es fraglich, ob aus so an-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0051-1

gestellten relativen Vergleichen (p. 43) überhaupt auf die berechnete Verkürzung geschlossen werden darf. Wenn nämlich die Concavzellen eines gekrümmten Stengels physiologisch im Weiterschreiten des Längenwachsthums gehemmt werden, während die Zellen an den basal- und gipfelwärts gerade bleibenden Stengeltheilen ungestört weiter wachsen, so ist der schliessliche relative Unterschied nicht, wie Kohl annimmt, lediglich auf active Verkürzung der Concavzellen, sondern zum Theil jedenfalls auf die ungestörte Verlängerung der gerade fortwachsenden Zellenreihen zu setzen. Die Fälle, wo es sich aber um unzweifelhafte Verkürzungen handelt, wie z. B. bei den Krümmungen der Tradescantia-Knoten u. a. geben über die Ursache jener Verkürzung keinerlei Aufschluss, nicht einmal darüber, ob sie activ oder bloss passiv ist.

Die für die Kohl'sche Theorie principiell so wichtige Frage: Bringt ein erhöhter Turgor in den Concavzellen Verkürzung hervor, konnte aber nach dem Vorgange de Vries' einfach und unzweideutig entschieden werden und wenn auch das Verhalten normal gewachsener Stengeltheile bei plasmolytischen Versuchen schon sehr deutlich gegen diese Annahme spricht, so halte ich es doch nicht für überflüssig, die Versuche, die ich noch darüber angestellt habe, hier mitzutheilen. Zunächst wurden die Dehnungsbewegungen gerader Stengeltheile und einzelner Längsschnitte aus solchen unter dem Einfluss gesteigerten oder verminderten Turgordrucks durch genaue mikroskopische Messungen noch einmal controllirt. Ich konnte dabei feststellen, dass jede Verminderung der Turgorspannung sofort und dauernd zur Verkürzung ganzer Stengeltheile oder des abgeschälten Rindenparenchyms führt, dass dagegen Steigerung des hydrostatischen Druckes sofort und stets Verlängerung der Gewebe zur Folge hatte. Als Versuchspflanzen dienten Helianthus-Keimlinge, die in guter Gartenerde erzogen waren, sowie junge Erbsenpflanzen, welche theils in Quellwasser, theils in Nährlösungen mit einem Gehalt von 5 ‰ Kalisalpeter gewachsen waren. Die zu beobachtenden Pflanzentheile wurden zur Verminderung der Turgorspannung mit Salpeterlösungen verschiedener Concentration — ansteigend von Viertel zu Viertel Procent bis zu völlig plasmolysirender Lösung — in Berührung gebracht und ihr frei bewegliches Ende ständig von Anfang an im Auge behalten. Längsschnitte aus dem Rindenparenchym oder aus diesem mit der Epidermis wurden zur Verhinderung der Krümmung durch Gewebespannungen unter einem langen, beiderseits unterlegten Deckglase beobachtet, wodurch die Krümmung des Schnittes verhütet war, nicht aber seine freie

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0052-6

Verkürzung oder Verlängerung. Wie schon erwähnt, war das Resultat der mikroskopischen Messung in Salpeterlösungen stets eine Verkürzung, während die de Vries'schen Wurzeln unter diesen Umständen zunächst eine ausgiebige Verlängerung zeigten.

Zur Steigerung des hydrostatischen Innendrucks wurden die ganzen Stengeltheile oder die Schnitte unter denselben Vorsichtsmaassregeln in kaltes oder lauwarmes destillirtes Wasser gebracht, welches vorher aber reichlich Luft aufgenommen hatte. Die Wasseraufnahme der Versuchsobjecte führte sofort und stets zur Verlängerung, niemals aber zu einer Verkürzung, wie sie unter diesen Umständen die erwähnten Wurzeln darbieten. Dass die beobachtete Verlängerung nicht auf Kosten des fortschreitenden Längenwachsthums zu setzen war, wurde durch Messung des 24stündigen Zuwachses und Reduction desselben auf die Versuchsdauer sichergestellt: Der berechnete Zuwachs erwies sich gegenüber der Turgordehnung während der Versuchsdauer als verschwindend klein; es ist zudem fraglich, ob er nach dem operativen Eingriff überhaupt noch vorhanden war.

Hiermit ist experimentell festgestellt, dass die Parenchyme der untersuchten gerade wachsenden Stengel sich bei Turgorschwankungen umgekehrt verhalten wie die Parenchyme jener Wurzeln. Es wäre nun allerdings noch die Möglichkeit zu berücksichtigen, dass die Dehnbarkeit der Concavzellen sich unter dem Einfluss des Gravitationsreizes in dieser Beziehung veränderte und dass gerade in dieser Veränderung die erste wahrnehmbare Erscheinung der Reizwirkung vorläge. Um auch hierüber keinen Zweifel bestehen zu lassen, nahm ich in gleicher Weise wie mit den gerade gewachsenen Stengeln Beobachtungen mit der concav werdenden Seite gereizter Stengel vor. Da das Arbeiten mit Schnitten aus gekrümmten Stengeln, selbst dann, wenn die Krümmung noch ziemlich flach ist, sehr erschwert ist, so wurden die Rindenlängsschnitte einestheils der Oberseite solcher Stengel entnommen, welche nach dem Horizontallegen eben die Aufrichtung begonnen hatten. Da die Krümmungsursache in denselben schon wirksam war, so musste sich das von Kohl vorausgesetzte Verhalten gegebenen Falls auch schon geltend machen. Die Zellen der in concaver Krümmung begriffenen Rinde verhielten sich aber nicht anders als im geraden ungereizten Stengel. Um die Gewebe aber auch im Höhepunkt der geotropischen Action und doch ohne die störende Krümmung beobachten zu können, wandte ich folgendes Verfahren an: Ich inducirte den Versuchspflanzen durch Horizontallegen eine Krümmung, die ich bis etwa 40° vorschreiten liess. Unter günstigen Bedingungen war diese

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0053-2

Biegung in kurzer Zeit erreicht. Dann wurde das Organ sofort um 180° gedreht, so dass die frühere Concavseite nach unten kam. Nach abgelaufener Nachwirkung wurde die frühere Bewegung stationär und ging alsbald in die gegentheilige über; war dann der Stengel wieder annähernd gerade gestreckt[1]) und in horizontaler Stellung, so war darin die geotropische Action doch in vollstem Gange. Die der oberen Flanke solcher Stengel entnommenen Längsschnitte verkürzten sich aber bei Turgorsenkungen und verlängerten sich bei Turgorsteigerung ganz ebenso wie die Gewebe der geraden Stengel. Der von Kohl unterlassene Nachweis einer vorwiegenden Querdehnung bei Turgorsteigerung ist damit experimentell im **gegentheiligen** Sinne erbracht.

Ganz nebenbei möchte ich noch bemerken, dass schon die mikroskopische Betrachtung von senkrecht geführten Längsschnitten aus solchen Stengeln, die nach starker Krümmung sich rückbewegen, gegen die tonnenförmige Deformation spricht. Die Zellen der oberen (früher unteren) Flanke, die sich verkürzen sollen, sind hier so lang gestreckt und eng aneinander gelagert, dass sie beim Aufheben der Biegung unmöglich eine solche Deformation ausgeführt haben können. Eine solche ist aber zur Kohl'schen Action erforderlich, auch wenn, wie hier, keine absolute Verkürzung eintritt; in solchen Fällen muss nach Kohl die Turgorverkürzung das Längenwachsthum mehr oder minder compensiren (Kohl p. 44).

Es ist bei der Beurtheilung der ganzen Frage aber auch noch das zu berücksichtigen, dass die aus plasmolytischen Versuchen nicht einmal völlig sicher zu berechnende osmotische Kraft[2]) nicht ohne Weiteres einen Schluss auf die Grösse der Turgorspannung gestattet, denn die osmotische Leistungsfähigkeit des Zellsaftes ist doch immerhin nur eine Bedingung für die Turgorgrösse. Die Menge des disponiblen Wassers (unterhalb des Maximums), die veränderliche Permeabilität des Protoplasmas u. a. sind weitere Factoren, die dabei eine wesentliche Rolle spielen. Das Welken von Pflanzentheilen lehrt zum Beispiel, wie die Concentration des Zellsaftes und damit die osmotische Leistung desselben zunehmen kann, während der Turgor dabei sinkt. Die auffällige Erschlaffung der Concavseite an stark gekrümmten Grasknoten, welche ganz an die Erschlaffung der unteren Gelenkpolsterhälfte von Mimosa pudica erinnert, wenn man aus freier

1) Dies tritt bei einzelnen Versuchsobjecten (mit langen Wachsthumszonen) besser und sicherer ein, als bei anderen.

2) Vgl. Pfeffer, Energetik p. 228 (80).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0054-8

Hand Beugungsversuche in der Krümmungsebene vornimmt[1]), lässt auch hier auf eine Turgorverminderung schliessen, die vielleicht trotz erhöhter osmotischer Kraft durch das Eingreifen anderer Varianten zu Stande kommen könnte. Aehnlich liegen die Verhältnisse ja auch bei den Stücken aus Hippuris-Sprossen, die ich in nicht dampfgesättigtem Raume und ohne dass sie mit Wasser in Berührung standen, ihre geotropische Reaction ausführen liess. Es kamen auf diese Weise Krümmungen zu Stande, welche den Spross U-förmig bogen. An der Biegungsstelle zeigte sich die Convexseite turgescent, straff und glänzend, die Concavseite dagegen runzlig und schlaff, obwohl in ihren welken Zellen der Zellsaft wahrscheinlich concentrirter war als in den prallgefüllten Convexzellen. Jedenfalls sind aber solche Concavzellen bei der Krümmung nicht activ betheiligt.

Kohl führt zur Bestätigung seiner Auffassung eine Reihe von Beobachtungen über Gewebespannung in gekrümmten Organen und eine Anzahl Kerbschnittversuche ins Feld. Diese sind aber, wie sich im Folgenden zeigen wird, nicht im Stande, den Mangel directer positiver Beweise für seine Anschauungen zu ersetzen.

Aus seinen Beobachtungen über die Gewebespannung in gekrümmten Pflanzentheilen geht nämlich nicht hervor, inwieweit die normale Gewebespannung an den Erscheinungen betheiligt und berücksichtigt ist. Aber auch das, was für sonstige Spannungsänderungen während der Krümmung spricht, ist eben so gut mit anderen Auffassungen vereinbar als mit der Kohl'schen Hypothese. Längshälften gerade gewachsener Stengel krümmen sich bekanntlich nach aussen, weil sich die centralen Gewebe gegenüber den peripheren Theilen verlängern. Wenn nun im gekrümmten erdabwendigen Stengel die erdwärts gerichteten peripherischen Gewebe sich gegenüber den centralen Geweben verlängern und ebenso die centralen Gewebe sich correlativ gegenüber der zenithwärts gerichteten Rinde der Epidermis verhalten, so folgt daraus eine Abnahme der normalen Gewebespannung in der unteren Längshälfte und eine Steigerung des normalen Spannungsunterschiedes in der oberen Längshälfte des Stengels. Wenn daher Kohl angibt, dass bei der Längsspaltung eines geotropisch gekrümmten Stengels die Concavseite die Krümmung verstärkt, die Convexseite sie dagegen verflacht, so ist diese Erscheinung mit anderen Krümmungsursachen doch mindestens ebenso gut vereinbar als mit der Kohl'schen Hypothese, so dass diese Ergebnisse nicht als Beweis für die letztere

1) Ich beziehe mich hier auf abgeschnittene, in feuchtem Sande steckende Halme.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0055-4

herangezogen werden können. Wenn Kohl bei diesen Versuchen andererseits darauf hinweist, dass bei der Zerlegung der gekrümmten Stengel in drei horizontale Längslamellen die mittlere und die untere nahezu gleiche Länge behalten, während sich die obere allein verkürzt, so spricht dies mit Rücksicht auf die normale Gewebespannung dafür, dass die erdwärts gelegene Flanke gewachsen ist, nicht aber für ihre gewaltsame mechanische Dehnung. Im letztgenannten Falle müsste sie sich nach dem Aufhören des Zuges doch verkürzen.

Einen besonderen Werth legt Kohl auf den Ausfall seiner Kerbschnittversuche. Diese wurden so ausgeführt, dass geotropische Organe, z. B. Erbsenstengel, einseitig mit Einschnitten versehen wurden, die etwa 2 mm von einander entfernt waren. Die Stengel wurden dann horizontal gelegt, wobei die Einschnitte entweder oben oder unten hin zu liegen kamen. Im ersten Fall bleibt die Krümmung hinter derjenigen unverletzter Pflanzen bedeutend zurück, im letzten Falle dagegen überholt sie die Bewegung unverletzter Pflanzen, obgleich aus der verletzten Seite Wasser austritt und der Turgor nach Kohl abnimmt. Kohl folgert aus diesen Versuchen, deren Ausfall ich bestätigen kann, dass die Action nothwendigerweise von der Concavseite ausgehen müsse. Ihre Contraction sei durch die Verletzung unmöglich gemacht, während Einschnitte auf der Unterseite die passive Dehnung der Convexseite nur fördern könnten. Bei der Wiederholung dieser Versuche mit Stengeln von Pisum, Helianthus, Tropaeolum und Faba fand ich aber alsbald, dass denselben keineswegs die Bedeutung beizumessen ist, die Kohl ihnen beilegt, dass sie überhaupt zur Entscheidung der vorliegenden Frage ganz unbrauchbar sind. Kohl hat bei ihrer Beurtheilung die auffällige Wirkung der Einkerbungen an sich übersehen, die ihm aus Controllversuchen sofort in ganzer Deutlichkeit hätte klar werden müssen. Wie mir schon gleich die ersten Versuche zeigten, bewirken nämlich derartige einseitige Einkerbungen an sich schon eine beträchtliche Krümmung, wobei die unverletzte Seite concav wird. Diese Krümmung tritt oft schon sehr auffällig ein, während man die Pflanzen noch unter dem Messer hat; sie ist aber jedenfalls im Laufe der nächsten halben Stunde zu beobachten, wenn man die Pflänzchen nach der Operation wieder senkrecht gestellt hat oder am Klinostat rotiren lässt. Erbsenstengel nahmen nach der Einkerbung trotz des entgegenstehenden Geotropismus eine solche Krümmung an, dass der Gipfel horizontal stand oder gar abwärts gekehrt war. Horizontal gelegte Erbsenstengel, die man oben eingekerbt hat, krümmen sich unter

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0056-9

dem Einfluss der Verwundungen oft so, als ob sie positiv geotropisch wären. Fig. 1 zeigt das Resultat der Einkerbungen an einem jungen aufrecht stehenden Erbsenstengel, dessen Schattenriss in den Conturen genau wiedergegeben ist. In dieser Lage verharrte der Gipfeltheil dem Geotropismus zum Trotz lange Zeit. — Worauf diese traumatische Krümmung beruht, habe ich noch nicht näher untersucht. Ich vermuthe, dass die normale Gewebespannung nach Aufhebung des Zusammenhangs in der negativ gespannten Epidermis und Rinde sie zunächst hervorruft; in späteren Stadien treten aber augenscheinlich noch Hervorwölbungen und Wucherungen der Wundflächen fördernd dazu. Die Ursache dieser Erscheinung ist aber für uns zunächst gleichgiltig; das, worauf es allein ankommt, ist die Thatsache, dass Einkerbungen starke Krümmungen veranlassen können, welche die geotropischen Bewegungen vollständig entstellen. Ich fand die traumatische Krümmung im Allgemeinen um so schärfer, je tiefer die Einschnitte nach dem Mark eindrangen und je zahlreicher sie waren. An den dicken Stengeln von Vicia Faba brachten flache Einschnitte überhaupt keine traumatische Krümmung zu Stande; in diesem Falle war aber auch kein Unterschied in der geotropischen Bewegung wahrzunehmen, gleichviel ob die Schnitte erdwärts oder zenithwärts gerichtet waren. Genau dasselbe Resultat erhielt ich mit Pisum, Tropaeolum und Helianthus: Wenn die Einschnitte so flach sind, dass keine traumatische Krümmung eintritt, so bleiben sie ohne Einfluss auf die geotropische Bewegung. Sind die Einschnitte aber tief, so wird die geotropische Bewegung durch die traumatische Krümmung wesentlich alterirt. Die letztere addirt sich der ersteren, wenn die Einschnitte unten angebracht werden, sie wirkt ihr entgegen, wenn die Oberseite eingeschnitten wird.



Fig. 1. Eine aufrecht stehende junge Erbsenpflanze, eine halbe Stunde nach Anbringung der Kerbschnitte. In Folge derselben ist, den negativen Geotropismus überwindend, eine starke Krümmung nach der anderen Seite aufgetreten. Die Umrisse sind genau nach einem Schattenbild in natürlicher Grösse widergegeben.

Nach dem Einschneiden kommen, wie das auch Kohl angegeben hat, kleine Safttröpfchen aus den Wunden hervor. Es sah dabei oft so

aus, als ob die Safttröpfchen auf der Unterseite zu ansehnlicherer Grösse anschwellten als die, welche aus oberen Einkerbungen austraten; oft schien der Unterschied sehr auffällig. Exakte Messungen habe ich aber hierüber nicht angestellt, ebensowenig wie Nachforschungen über die Ursache der Erscheinung; ich wollte die Beobachtung aber doch nicht ganz unerwähnt lassen.

Auf die plasmolytischen Versuche und die Beobachtungen Kohls an Grasknoten werde ich gelegentlich der ausführlicheren Betrachtung dieser Dinge im Anschluss an Pfeffer's Schriften zurückkommen. Es ist aber wohl am Platze, hier noch einige Gesichtspunkte hervorzuheben, über welche Kohl flüchtig hinweggegangen ist, die aber einer eingehenderen Würdigung wohl werth gewesen wären bei der Aufstellung einer neuen Hypothese. Kohl hat sich mit dem ausserordentlichen Zuwachs der Convexseite, der an der Krümmungsstelle auftritt und den er im Gegensatz zu Sachs und allen späteren Forschern nicht als activ anerkennt, so abgefunden, dass er denselben als Folge der Concavcontraction ansieht. Bei einer activen Contraction der einen Seite würde sich unter Umständen jenseits einer neutralen Zone eine Dehnung geltend machen; aber doch nur dann, wenn die Gewebe der neutralen Zone in der Längsrichtung resistent genug und zweitens das ganze Organ in der Querrichtung fest genug wäre, um die Energie einer einseitigen Verkürzung nach der anderen Seite hin zu übertragen. In weichen, hohlen oder lacunösen Organen ist diese mechanische Vorbedingung aber meist nur sehr ungenügend erfüllt und doch sind derartige Pflanzentheile nicht weniger krümmungsfähig als compacte Gewebe. Wenn ich an horizontal gelegten Sprossen von Hippuris, deren Internodien in der Zone maximalen Zuwachses sich in 12 Stunden gleichmässig um 1 mm verlängert hatten, nach der Krümmung eine Verlängerung der Oberseite um $^1/_4$ mm, dagegen eine Verlängerung der Unterseite um 5 mm fand, so würde nach Kohl die Verkürzung der Concavseite um 3 Viertelmillimeter eine Verlängerung auf der anderen Seite um 16 Viertelmillimeter mechanisch hervorgerufen haben. Das setzt voraus, dass die neutrale Zone der Concavseite sehr genähert und dass sie andrerseits sehr restitent wäre, um die Uebertragung mechanisch zu ermöglichen. Wir hätten bei Hippuris, zumal an den Internodien, an denen die Flanken entfernt waren, die neutrale Zone also mitten in dem weitmaschigen lockeren Gewebe der Rinde zu suchen, welche weder in der Längs- noch in der Querrichtung resistent genug ist, um den verlangten mechanischen Anforderungen völlig zu entsprechen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0058-1

Bei den hohlen Blüthenschäften von Taraxacum, aus deren Flanken ich in der Krümmungszone vorher schmale Längsstreifen entfernt hatte, so dass nur eine obere und eine untere Gewebslamelle, durch Luft getrennt, übrig blieben, traten geotropische Krümmungen ganz wie in unverletzten Schäften doch sehr rasch ein, obgleich keinerlei Widerlage für eine Uebertragung der Spannungen von einer zur anderen Seite gegeben war. Wie man daraus sieht, würde die Kohl'sche Hypothese, selbst wenn eine active Contraction sich hätte nachweisen lassen, bei gewissen Pflanzentheilen, die sich doch auch geotropisch krümmen, mechanisch auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen.

Aber selbst wenn die geforderte negative Spannung, bezw. das Plus derselben, in allen Fällen auf die Convexseite übertragen würde, stünde der Kohl'schen Auffassung eine andere Thatsache absolut hindernd im Wege. Seine Annahme nämlich, dass die verstärkte mechanische Dehnung auf der Convexseite ein verstärktes Längenwachsthum zur Folge habe, steht mit den bekannten Ergebnissen exacter Forschungen im Widerspruch. Aus den Beobachtungen von Baranetzky[1]) und Scholz[2]), zumal aber aus den neueren Untersuchungen von Hegler[3]) geht bestimmt hervor, dass eine mechanische Dehnung in der Längsrichtung das Längenwachsthum im allgemeinen keineswegs fördert, sondern im Gegentheil hemmt. Nur im Maximum der grossen Periode tritt alsbald, im übrigen aber erst nach Ablauf eines oder mehrerer Tage, eine das Wachsthum beschleunigende Wirkung dehnender Kräfte in die Erscheinung. Die Reizkrümmungen treten aber innerhalb der ganzen Wachsthumszone und schon in wenigen Stunden, oft noch rascher ein, — also unter Umständen, unter denen eine Zugspannung auf der Convexseite keine Förderung, sondern eine Hemmung zur Folge haben würde. Eine Anzahl von Versuchen, in denen die Belastung oft bis nahe an die Grenze der Tragfähigkeit gesteigert wurde, ergab die ausnahmslose Bestätigung der Hegler'schen Befunde. In gewissen Fällen soll nach Kohl aber überhaupt kein Wachsthum der Convexzellen bei der Krümmung betheiligt sein, sondern lediglich eine mechanische Streckung. Wohl in Rücksicht auf die Baranetzky-Scholz-Hegler'schen Resultate hält Kohl das meist vorhandene Wachsthum aber gar nicht für wesentlich bei der Krümmungsmechanik. Ob es sich aber um Wachsthum oder um mechanische Dehnung handelt — keinesfalls harmoniren

1) Mém de l'Acad. de St. Pétersbourg, 1879, Taf. 27 No. 2.

2) Cohn's Beiträge zur Biologie d. Pfl. Bd. 4 S. 323.

3) Cohn's Beiträge Bd. 6 Heft 3.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0059-9

die Kohl'schen Anschauungen mit den Thatsachen, denn die mechanische Dehnung könnte dann doch nur durch Ueberschreiten der Elastizitätsgrenze erreicht werden, was nach Hegler[1]) und Pfeffer[2]) unter diesen Umständen ebenso sicher ausgeschlossen ist wie ein gefördertes Wachsthum.

Die Kohl'sche Hypothese könnte ihrem Princip zufolge nur auf vielzellige Organe angewandt werden; für einzellige ist sie von vorn herein ausgeschlossen. Wenn es nun auch selbstverständlich ist, dass in ein- und mehrzelligen Pflanzentheilen wesentlich verschiedene Mittel zur Erreichung des gleichen Zieles herangezogen werden könnten, so müsste eine solche Thatsache doch erst experimentell festgestellt werden. Kohl lässt sich, wie ich nur nebenher erwähnen möchte, trotz des umfassenden Titels seiner Schrift, auf die Krümmungsmechanik der Einzelligen nicht näher ein, sondern adoptirt in einem kurzen einleitenden Abschnitt p. 36 für dieselbe die erste Anschauung Wortmanns, obgleich er kurz vorher und nachher, wie überhaupt im ganzen Buche, die schwerwiegendsten Einwände dagegen vorbringt.

Nachdem ich im Vorhergehenden genügend gezeigt zu haben glaube, dass die Kohl'sche Hypothese der Krümmungsmechanik nicht die bisherigen Anschauungen zu beseitigen, umsoweniger aber etwas Besseres an ihre Stelle zu setzen vermag, wende ich mich nunmehr der Besprechung von Pfeffer's Einwürfen zu. Wie eingangs erwähnt, ist einer dieser Einwände lediglich durch ein Versehen entstanden und erledigt sich durch den Hinweis auf meine mehrfach erwähnte Schrift. Die anderen Bedenken Pfeffer's sind theoretischer Natur und beziehen sich auf die Auslegung des Wachsthumsmodus in den Zellmembranen; sie verlangen desshalb eine ausführlichere Discussion über die Fragen der Wachsthumsmechanik der Zellhäute.

In seiner schon öfter erwähnten Abhandlung: „Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen" sagt Pfeffer im Hinblick auf meine Beugungsversuche: „Solche Beugungsversuche können aber immer noch das Resultat verschiedener Combinationen sein. Ohne näher hierauf einzugehen, ist doch klar, dass man nicht mit Noll auf eine Zunahme der Dehnbarkeit in der Convexseite schliessen darf, da jede relative Verschiebung, also auch eine Zunahme der Elastizität auf der Concavseite, den analogen Erfolg haben muss". Meine Ausführungen scheinen Pfeffer nicht mehr vollständig gegenwärtig gewesen zu sein, als er diesen Einwurf geltend machte, denn

1) l. c.

2) Energetik p. 242 (94).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0060-0

ich habe nicht nur beide Möglichkeiten in Betracht gezogen, sondern durch meine Messungen einen erhöhten Widerstand auf der Concavseite direct festgestellt. Die absolut verminderte Dehnbarkeit der Concavmembranen habe ich auch im Text wiederholt, allerdings nicht an der Stelle, wo sie es wohl verdient hätte, hervorgehoben. Indem ich einige meiner damaligen Messungen und Worte hier wiederhole, glaube ich den Einwand Pfeffer's in seinem eigenen Sinne zu erledigen.

„Von den sehr zahlreichen Beobachtungen, die ausnahmslos eine grössere Beugung nach der Concavseite hin ergaben, mögen hier nur einige, die mit jungen Blüthenschäften von Agapanthus umbellatus angestellt wurden, zu genauerer Mittheilung herausgegriffen werden. Die angewandten Gewichte waren jederseits 20 g. Die spätere Convexseite ist mit X, die Concavseite mit V bezeichnet. Die Ausschlagsbogen sind in Millimeter umgerechnet.

Gerade gestrecktes Organ vor der Umlegung:

Ausschlag bei Dehnung von X 66 mm

Nach einiger Zeit der Ruhe:

Ausschlag bei Dehnung von V **64** mm

Differenz (α) + 2 mm.

Derselbe Schaft nach stattgehabter Umlegung:

1. Ausschlag bei Dehnung von X 78 mm
   Ausschlag bei Dehnung von V **61** mm
   Differenz (β) + 17 mm.
2. Ausschlag bei Dehnung von V 63 mm
   Ausschlag bei Dehnung von X 79 mm
   Differenz (γ) + 16 mm.

Mittel der Differenzen β u. γ = 16,5

Ausschlagsdifferenz α = 2

Es bleibt somit eine Differenz von 14,5 mm,

welche durch die verschiedene Reizafficirung der Zellwände antagonistischer Seiten hervorgerufen ist".

In dem anderen l. c. mitgetheilten Versuche waren die entsprechenden Zahlen der Convexseite 51; 58, 62, die der Concavseite **55**; **51**, 53 mit einer Differenz zu Gunsten der Reizaffection von 12 mm. Es geht aus diesen Messungen nicht nur die stark erhöhte Dehnbarkeit der Convexseite hervor, sondern auch aus dem Rückgang der Zahlen von 64 auf 61 bezw. von 55 auf 51 mm eine absolute Abnahme der Dehnbarkeit auf der Concavseite, wenngleich dieselbe

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0061-6

diesen Zahlen nicht direct proportional ist. Das Ansteigen des Ausschlags sowohl für Concav- als Convexseite bei der zweiten Beugung ist wohl auf Nachwirkungen von der ersten Dehnung her zurückzuführen.

Diese zwiefache Ursache des veränderten Ausschlags habe ich auch im Texte wiederholt hervorgehoben, so pag. 529: „Als das wichtigste Ergebniss der vorliegenden Untersuchungen betrachte ich den Nachweis, dass bei der Reizkrümmung die Membran oder die Membranen der convex werdenden Seite dehnungsfähiger werden und aus diesem Grunde rascher in die Länge wachsen als die der concaven Seite, deren Membranen umgekehrt, weniger in ihrer Dehnbarkeit gefördert, als es bei normalem Wachsthum geschieht, eine geringere als die normale Streckung erfahren. Weiter unten ist auf denselben Umstand mit den Worten hingewiesen, dass sich die vorher gleichmässige Wachsthumsthätigkeit ändere, indem dieselbe auf der convexwerdenden Seite erheblich gesteigert, auf der concavwerdenden Seite herabgesetzt wird. Auch auf p. 532 ist die Veränderung auf der Concavseite nochmals betont.

Pfeffer fährt (a. a. O.) in Bezug auf meine Untersuchungen fort: „Weiter aber darf eine gemessene Differenz der Dehnbarkeit als Ursache der Krümmung, d. h. des entsprechenden Wachsthums, doch erst dann angesprochen werden, wenn erwiesen ist, dass jene nicht selbst die Folge des Wachsens ist. Letzteres ist aber z. B. gewiss der Fall, wenn die Dehnbarkeit der Zellwandungen mit dem Eingypsen abnimmt oder wenn ein mechanischer Zug ziemlich schnell eine Steigerung der Tragfähigkeit in den Zellwandungen veranlasst. In beiden Fällen ist dieser Unterschied physikalisch messbar, bevor man eine Verdickung der Wandungen unzweifelhaft zu erkennen vermag und Aehnliches kann sehr wohl bei geotropischen und anderen Krümmungen zutreffen. Zugleich kommen mit dem Anstreben der Krümmung antagonistische Wirkungen der Gewebe zur Geltung, die selbst wieder Veranlassung zu Wachsthumsunterschieden geben können".

„Ohne die Möglichkeit leugnen zu wollen, dass Zunahme der Dehnbarkeit eine Ursache des Flächenwachsthums der Zellhaut in concreten Fällen werden kann, muss doch betont werden, dass Noll's Versuche diese Annahme nicht beweisen. Nur um auf dieses hinzuweisen, musste ich hier auf diese Beugungsversuche etwas eingehen, die auch wir, in methodisch ähnlicher Weise wie Noll, mit Gras-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0062-2

knoten anstellten, welche während 24 bis 48 Stunden in horizontaler Lage in einem anschliessenden Gypsverband zugebracht hatten".

„Der Ausfall der Resultate lehrte indess, dass es sich hier um verwickelte Verhältnisse dreht, deren Zergliederung hier nicht versucht werden soll. An den direct dem Gyps entnommenen intacten oder halbirten Knoten ergab sich keine sichere Bevorzugung der Ausbiegung nach der zuvor aufwärts oder abwärts gerichteten Seite. Wenn aber auf die Objekte einige Zeit eine nicht plasmolysirende Salpeterlösung eingewirkt hatte, kehrte im Wasser wohl die frühere Biegungsfestigkeit zurück, die Ausbiegung nach der (geotropisch) oberen und unteren Seite zeigte aber jetzt Unterschiede, die wenigstens zumeist in demselben Sinne ausfielen".

Dem Ausfall dieser Versuche mit Grasknoten möchte ich meinen Beugungsversuchen gegenüber keine paralysirende Bedeutung für die experimentelle Grundlage der Frage beimessen. Denn erstens sind die Grasknoten an sich schon Versuchsobjecte, welche durch ihren Aufbau zu solchen Experimenten wenig geeignet erscheinen. Die beugende Kraft greift hier nämlich nicht an einem homogenen Gebilde an, wie es ein markiger radiär gebauter Stengel darbietet, sondern an einem System von Röhren, die durch wechselnde feste Massen mit einander verbunden und eingelenkt sind (vgl. Fig. 11 in Pfeffer's Druck- und Arbeitsleistung). Dabei ist der zur Längsachse symmetrische Bauplan in Wirklichkeit meist nicht streng durchgeführt, verschiedener Ausschlag nach verschiedenen Seiten hin oft von Anfang an in hohem Maasse vorhanden. Diese Verhältnisse bewogen mich s. Zt. dazu, die Beurtheilung der Ergebnisse aus dem Mittel langer Versuchsreihen, in denen sich die Fehler wohl zum Theil aufheben mussten, zu entnehmen. Dabei lieferte Avena sativa bei 21 Beobachtungen im Mittel einen Ausschlag von 8 Scalentheilen zu Gunsten der Convexseite[1]), Triticum vulgare im Mittel von 18 Beobachtungen einen solchen von 7 Scalentheilen. „Unter den Grasknoten kamen einige vor, die nach beiden Seiten gleich ausschlugen, einmal war die Differenz zu Ungunsten der Convexseite drei Scalentheile" (Noll l. c. p. 515, 516).

Liegen danach in den Grasknoten schon an sich ziemlich unverlässliche Versuchsobjecte zu diesen Beugungsversuchen vor, so wird das Feld der unbestimmbaren und complizirenden Factoren noch erheblich erweitert durch den festen Einschluss dieser Objecte in Gyps. Durch

1) Auch Hegler findet p. 31, l. c., dass die Rindenzellen der Grasknoten auf der Convexseite dehnbar und weitlumig werden.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0063-8

diese gewaltsame Verhinderung der Krümmung werden wieder neue, grösstentheils unbekannte Reizfactoren und mechanische Veränderungen in den Geweben geschaffen, auf die zum Theil Elfving schon bei der Beurtheilung der Wortmann'schen Streckungsversuche hingewiesen hat, deren Einfluss auf die Qualität und die Dehnbarkeitsverhältnisse der Membran aber aus den Versuchen Hegler's über Zugwirkungen und gerade für das Eingypsen aus den Untersuchungen Pfeffer's hervorgeht. Wie sehr die Dehnbarkeit der Membran lebender Zellen unter der Einwirkung von Spannungen und Entspannungen modifizirt wird, zeigt sich auch deutlich in der Angabe Pfeffer's, dass nach dem Aufenthalt in nicht plasmolysirender Salpeterlösung die Grasknoten andere Ausschlagswerthe ergeben als unmittelbar nach dem Entgypsen. Eine Erscheinung, die ich gelegentlich bei anderen Versuchen kennen lernte, dürfte ebenfalls unter diese Rubrik gehören und soll hier unter dem Vorbehalt genauerer Untersuchung einstweilen mitgetheilt werden.

Lässt man wachsende und dabei dehnbare turgescente Pflanzentheile welken, so kann man die schlaffen Organe bekanntlich leicht deformiren. Man kann dann einen vorher straffen spröden Stengel einer Keimpflanze buchstäblich um einen Finger wickeln, kann ihn falten, rollen u. dgl. Bringt man nun derartige deformirte Pflanzentheile frei und lose in reines Wasser, so stellt sich mit dem Turgor alsbald die ursprüngliche Form wieder her. Anders ist es jedoch, wenn man gewelkte oder plasmolysirte Organe beim Einbringen in Wasser mechanisch zwingt, die Deformation während der Rückkehr des Turgors beizubehalten. Schon wenn man unmittelbar nach der Wiederherstellung des Turgors den mechanischen Zwang entfernt, kehrt der Pflanzentheil nicht mehr in seine ursprüngliche Form zurück sondern behält die ihm aufgezwungene Gestalt mehr oder weniger dauernd bei. Stengel, die welk um einen Bleistift gewickelt wurden, bleiben spiral gewunden wie die einer Schlingpflanze, winkelig zusammengelegte bleiben winkelig gebogen, gefaltete Blätter erhalten sich wellig gefaltet und gerollte Blattspreiten behalten die Rollung wenigstens längere Zeit bei. Das ist aber nur so möglich, dass die Dehnbarkeit der Membranen auf der concaven und der convexen Seite Veränderungen erfahren hat, welche bei der Kürze der Zeit und in Anbetracht der Verhältnisse wohl kaum auf Wachsthumsvorgänge zurückzuführen sind. Dass sichtlich verringerte Höhe des Turgordruckes nicht die Ursache der geringeren Wiederdehnung auf der Concavseite ist, stellte ich dabei wiederholt fest.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0064-4

Aus alledem geht aber die Nothwendigkeit hervor, die Beugungsversuche, welche die durch den Richtungsreiz veränderte Dehnbarkeit offenbaren sollen, an möglichst wenig gestörten Organen und zu Beginn der Krümmung vorzunehmen. Alle Complicationen der Behandlung, wie sie z. B. durch das Eingypsen gegeben sind, werden sich als grössere oder kleinere Störungen dabei geltend machen.

Die eingehenden und ergebnissreichen Untersuchungen von Pfeffer über die bei der geotropischen Krümmung der Grasknoten, vorzugsweise activen Gewebselemente, liefern uns aber werthvolle feste Anhaltspunkte zur Beurtheilung einer Erscheinung an gekrümmten Knoten, auf die sich Kohl als Beweis für die Richtigkeit seiner Hypothese berufen hat. Kohl weist auf die bekannte Thatsache hin, dass an stark gekrümmten Grasknoten die äusseren Gewebeschichten der Convexseite zuweilen durch Querspalten eingerissen sind [1]) und schliesst daraus mit Recht auf die passive Dehnung dieser Gewebe. Wenn er dabei aber die dehnende Kraft ausschliesslich in der Contraction der Concavseite suchen zu müssen glaubt, so ist dem entgegenzuhalten, dass dasselbe Ergebniss durch die active Streckung innerer Gewebe auf der Convexseite erreicht werden kann. Die Untersuchungen von Pfeffer lehren, dass dies hier in der That zutrifft. Die Querrisse treten übrigens meinen Erfahrungen nach nur in älteren Knoten und zumal bei gewissen Gräsern (Alopecurus pratensis u. a.) auf und zwar schon bei ganz geringen Krümmungen, während junge Grasknoten Beugungen von 120—135 Bogengraden ausführen, ohne derartige Risse zu zeigen.

Uebrigens gibt Kohl selbst zu, dass sich die geotropischen Krümmungen der Grasknoten durch seine Contractionshypothese allein nicht wohl erklären und verstehen lassen. Er sagt p. 49: „Ich halte es daher nicht für ausgeschlossen, dass bei den Grasknoten durch active Betheiligung des Gewebes der Convexseite die Energie des Krümmungsmechanismus vergrössert wird, deutet darauf doch das gesteigerte Wachsthumsbestreben hin, welches sich durch Wulstbildung an der Unterseite zu erkennen gibt, wenn horizontal gelegte Grasknoten gewaltsam an der Bewegung gehindert werden.“ Auch Wortmann musste bekanntlich den Grasknoten eine Ausnahmestellung einräumen, um seine Theorie denselben gegenüber aufrecht erhalten zu können.

1) Ein ähnliches Einreissen der Convexseite ist bei den Strünken von Hutpilzen bekannt. (Noll l. c. p. 506.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0065-9

Es wird Gelegenheit gegeben sein, noch einmal auf die Grasknoten zurückzukommen bei der Discussion der Frage über den Wachsthumsmodus der Membranen, der ich mich, veranlasst durch das pag. 59 citirte Bedenken von Pfeffer, in den folgenden Abschnitten zuwende.

In meiner genannten Arbeit habe ich plastische Dehnung der qualitativ veränderten Membran als den Wachsthumsmodus angenommen, welcher die Reizkrümmung veranlasst. Ich sah mich zu dieser Auffassung durch die fortschreitenden Beobachtungen und Versuche nachträglich genöthigt, nachdem ich vorläufig die Frage nach der Art des Membranwachsthums noch offen gelassen hatte. Die Beugungsversuche allein sagen ja auch, wie Pfeffer betont, über die nächste Ursache der erhöhten oder verminderten Dehnbarkeit nichts aus. Diese könnte ja sowohl mit Intussusceptionswachsthum irgendwie zusammenhängen als auch die Ursache zu der plastischen Streckung der Membran sein. Anders gestaltet sich aber die Sache, wenn man die Ergebnisse der plasmolytischen Versuche und die mikroskopischen Messungen nebenbei in Betracht zieht und diese gaben als empirische Grundlage den Ausschlag für meine genannte Auffassung. Sie zeigen wenigstens das Eine unzweideutig, dass die Änderungen der Dehnbarkeit nicht allein auf Kosten eines hypothetischen Intussusceptionswachsthums gesetzt werden können. Aus den genannten Beobachtungen geht nämlich hervor, dass die Qualitätsänderungen, die bei der Verlängerung auftreten, von Anfang an verbunden sind mit einer nachweisbaren Verminderung der Membrandicke. Dieses Dünnerwerden der Zellwände ist eine nothwendige Folgeerscheinung, falls die Verlängerung derselben durch Dehnung zustande kommt. Sie steht aber keineswegs in nothwendiger Beziehung mit einem Wachsthum durch Einlagerung neuer Membrantheilchen; sie deutet jedenfalls auf eine Dehnung hin, die der Verlängerung durch eventuelles Intussusceptionswachsthum nicht Schritt hält. Fände das Längen- bezw. Flächenwachsthum der Membranen durch Einlagerung neuer Theilchen in der Längsrichtung statt, dann wäre kein absehbarer Grund für eine gleichzeitige auffällige Verdünnung der wachsenden Membran vorhanden. Es könnte im Gegentheil nebenher eine Verdickung durch Einlagerung in radialer Richtung stattfinden. Keinesfalls aber würde die Einlagerung in der Längsrichtung nothwendig eine Verdünnung des so wachsenden Körpers zur Folge haben. Unmöglich und undenkbar wäre es freilich nicht, dass die besondere Art, in welcher die Einlagerung stattfände, eine Zerrung und Dehnung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0066-5

in der Längsrichtung nach sich ziehen würde unter dem Auftreten innerer Spannungserscheinungen. Das müsste beispielsweise geschehen, wenn nur einzelne Schichten und Schalen der Membran activ sich verlängerten und die anderen dabei passiv mitrissen. Die Zugwirkung dieser activ wachsenden Schichten würde dann die passiv wachsenden Membrantheile ebenso mechanisch dehnen und verlängern, wie es u. a. die Turgorkraft thut. Mit der Verlängerung wäre dann auch eine Verdünnung der nicht activ wachsenden Schichten verbunden. Abgesehen von anderen Umständen, welche diese Art des Wachsthums in Membranen dünnwandiger Parenchymzellen unwahrscheinlich machen, dürfte unter solchen Umständen die Dehnbarkeit der passiven Membranschichten bei hinzukommendem äusseren Zug aber ebensowenig erhöht sein, wie in einem schon in starker Zugspannung befindlichen Kautschukbande. Aber auch die von Pfeffer beschriebene völlige Entspannung der Membranen eingegypster Gewebe macht diese Annahme partiellen Intussusceptionszuwachses nicht wahrscheinlich. Denn unter diesen Umständen dürfte die Turgorspannung nur aus der activ wachsenden Schicht verschwinden; es müsste in den passiv gedehnten eine Zugspannung erhalten bleiben, die bei der Aufhebung des Zellenturgors nothwendig und stets zu einer elastischen Verkürzung der Membran führen müsste. Ausserdem wäre dann auch ein Flächenwachsthum unter positiver Spannung gegeben, wie es bis jetzt noch nicht sicher beobachtet werden konnte und von dem nicht recht einzusehen wäre, warum es gerade dann erlischt, wenn der letzte Rest der Turgorspannung ausgeglichen ist.

Jede andere Vorstellungsweise, welche Dehnung und Verdünnung ursächlich mit irgendwie gearteter Intussusception verknüpft, stösst mutatis mutandis doch immer wieder auf dieselben Schwierigkeiten. Ich halte es unter den gegebenen Verhältnissen, der empirisch festgestellten Dehnungszunahme und der gleichzeitigen Verdünnung der Membranen, demnach um so mehr für gerathen, den natürlichsten Zusammenhang zwischen diesen Erscheinungen und der Wachsthumsmechanik anzunehmen, als der entsprechende Wachsthumsmodus hinreicht, alle bis jetzt bekannten Eigenschaften der Membranen wachsender Parenchyme zu erklären. Dass auch die durch Pfeffer bekannt gewordene völlige Membranentspannung nicht zu einem Intussusceptionswachsthum zwingt, soll weiter unten ausführlich dargelegt werden.

Sollten späterhin aber noch Thatsachen bekannt werden, welche mit dem Dehnungswachsthum der Parenchymzellmembranen nicht

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0067-1

harmoniren, so wäre diese Vorstellung entweder zu modificiren oder durch eine andere zu ersetzen, was jederzeit um so leichter und störungsfreier geschehen könnte, als es sich bei der Unbekanntschaft mit den betreffenden Vorgängen im Einzelnen und Kleinen nur um mehr oder weniger theoretische Vorstellungen handelt, die wir den feststellbaren Thatsachen ergänzend anpassen, ohne an den letzteren etwas zu ändern. Als Thatsache steht aber nach den bisherigen Beobachtungen fest, dass bei den Wuchskrümmungen die Wände der Convexseite zunächst dehnbarer, dann während der Streckung dünner und, wie wir noch sehen werden, relativ ärmer an Trockensubstanz werden.

Es mag immerhin sein, dass neben dem Dehnungszuwachs der Membran, neben dem sog. passiven Wachsthum auch ein actives durch Einlagerung nebenher geht. Der Beweis, dass Intussusception als Begleiterscheinung völlig ausgeschlossen ist, lässt sich bis jetzt ebensowenig erbringen wie der Nachweis wirklich stattfindender Einlagerung. Denn die spätere regulatorische Verdickung der dünn ausgezogenen Membranen kann ebensowohl durch Apposition neuer Schichten erreicht werden und wird in concreten Fällen, wie man weiss, thatsächlich so bewerkstelligt.

Was der Annahme des Dehnungswachsthums bisher hauptsächlich im Wege stand, war die Art, wie man sich diesen Streckungsmodus zustande kommend dachte. Entweder stellte man sich eine, die Elasticitätsgrenze überschreitende Kraft der Dehnung vor und schloss aus dem nachgewiesenen Mangel einer so hohen Dehnkraft auf die Unmöglichkeit des Dehnungswachsthums oder man dachte an die theilweise Aufhebung der inneren elastischen Gegenwirkung durch ein Erweichen oder Quellen der Membransubstanz und glaubte mit dem Nachweis, dass ein solches Erweichen nicht eintritt, auch die plastische Dehnung in bestimmten Fällen ausgeschlossen zu haben. So spricht Pfeffer anlässlich der Entspannungen (Druck- und Arbeitsleistung p. 433) von einer im Falle passiven Wachsthums vorauszusetzenden Herabminderung der Elasticität „die ungemein weit, ja bis zu breiartiger Consistenz gehen müsste, wenn sie ermöglichen sollte, dass die auf ein Minimum reducirte Turgorspannung ein Wachsthum der Zellhaut herbeiführt. Ich glaube, dass eine solche Annahme Niemand wagen wird und unterlasse es desshalb auszumalen, zu welchen absonderlichen Consequenzen eine solche Voraussetzung führt, mit der unerbittlich die Forderung verknüpft ist, dass die hohe Elasticität mit dem Hinwegräumen der Widerlage augenblicklich zurückgebildet wird."

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0068-7

Starke Zugwirkungen über die Elasticitätsgrenze hinaus oder Erweichung der Substanz sind ja sicherlich Mittel, um vorhandene Spannungen und Formverhältnisse aufzuheben oder zu verändern; die Erweichung oder gar Verflüssigung ist wohl das radikalste Mittel, um dieses Ziel zu erreichen, aber sie sind doch keineswegs die einzigen Mittel, die zu diesem Erfolge hinführen können.

Diejenigen Forscher, welche das Ueberschreiten der Elasticitätsgrenze verlangen, rechnen nicht mit anderweitigen Qualitätsänderungen der Membran. Will man dagegen die Aufhebung der elastischen Spannung bei gleichbleibendem oder verändertem Zuge nur von einer Erweichung abhängig machen, dann rechnet man nur mit einem Wege, auf welchem eine Qualitätsänderung herbeigeführt werden kann. Es braucht jedoch nur an die allmähliche Entspannung eines hölzernen gespannten Schiessbogens oder an die Entspannung einer nicht dauerhaft gehärteten gespannten Messingfeder erinnert zu werden, um eine Art der Entspannung vorzuführen, welche weder durch die Ueberschreitung der bei der Spannung zunächst gegebenen Elasticitätsgrenze, noch durch Erweichung des Materials, noch auch durch Einlagerung neuer Substanztheilchen hervorgerufen wird. Die im gespannten Körper wirksamen elastischen Kräfte, also die bei der Dehnung gespeicherte Kraft, welche bei einem nur plastisch dehnbaren Körper sofort die bleibende Deformation bewirkt hätte, liefert hier die Energie zum allmählichen Ausgleich der inneren Spannungen, also wohl zu bestimmten inneren Umlagerungen, wodurch die aus der ursprünglichen Gleichgewichtslage gebrachten Theile eine entsprechende neue Gleichgewichtslage annehmen. Zu solcher Entspannung sind manche Hölzer und manche Metalle mehr geneigt als andere und dasselbe Material kann durch äussere Einwirkungen wie Hitze, Trockenheit u. dgl. veranlasst werden, die innere zur Entspannung führende Umlagerung oder Fixirung zu beschleunigen. Wir haben es also hier bei den genannten Objecten mit bekannten Erscheinungen zu thun, wo die Entspannung nachweisbar weder durch Erweichung oder sonstige Consistenzänderung, noch durch Einlagerung neuer Stofftheilchen von aussen her erfolgt. Was uns die Bekanntschaft mit diesen elastischen Apparaten im Hinblick auf die Darlegungen von Pfeffer aber ganz besonders lehrreich erscheinen lässt, ist der Umstand, dass erneute Zugwirkungen an einem solchen selbstthätig entspannten Bogen augenblicklich einen elastisch spannbaren und elastisch rückwirkenden, durchaus festen Körper vorfinden. Von dieser Thatsache haben wir in der Jugend wiederholt Gebrauch gemacht, wenn wir den lange

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0069-5

vernachlässigten Bogen, den wir zu entspannen vergassen und dessen Sehne völlig schlaff geworden war, durch erneutes Beugen wieder spannungskräftig und schussbereit gemacht haben. Ebenso kann auch in gespannten Metallfedern die Herabminderung der elastischen Gegenwirkung bis auf Null, also bis zum völligen Schwinden jeder Spannung fortschreiten. Nach dem Verschwinden der elastischen Rückwirkung, die, wie gesagt, unter dem Einfluss gespeicherter Energie und vielleicht auch unter Zuhilfenahme secundärer äusserer Energiequellen (Wärme u. s. w.) vor sich geht und bis zum Werthe Null fortzuschreiten vermag, bleibt in den betrachteten Fällen eine plastische Deformation zurück, die selbst in ungespanntem Zustande befindlich, jederzeit und momentan durch neue äussere Kräfte elastisch gespannt werden können. Was hier aber in dem Holz oder in der Metallfeder geschieht, das kann in principiell ähnlicher Weise auch in der Membran lebender Pflanzenzellen sich abspielen und es könnte auch auf diese Weise durch dauernde Stoff-Umlagerung ein ungespannter Zustand erreicht werden, wie ihn Pfeffer nach dem Eingypsen beschreibt, ohne dass eine Verminderung der Cohäsion bis zu breiartiger Consistenz voranzugehen brauchte und ohne dass eine Stoff-Einlagerung Ursache der Entspannung sein müsste. Die Umwandlung der elastischen Zwangslage in eine neue ungespannte, aber elastisch spannbare Ruhelage braucht nicht auf einmal und im Ganzen zu erfolgen, sondern kann in kleinsten Schritten von Stufe zu Stufe allmählich ihr Ende erreichen [1]), ohne dass dabei die Consistenz der Membran eine merkliche Aenderung erfährt. Neben dieser schrittweisen Umwandlung aus der elastischen Deformation in eine plastische kann eine erneute elastische Spannung und Dehnung ständig durch Zugwirkungen hervorgebracht und unterhalten werden. Bei den genannten unvollkommen elastischen Gegenständen wirken diese beiden verschiedenen Deformationsursachen bei gleichbleibender Belastung ebenfalls zusammen und

1) Eine ähnliche schrittweise und desshalb durch grobe mechanische Versuche nicht auf einmal und in vollem Umfang nachzuweisende Veränderung in der Cohäsion, die alsbald wieder ausgeglichen wird, setzt Nägeli auch für sein Intussusceptionswachsthum voraus. „Für die Theorie der Intussusception genügt eine unendlich geringe Veränderung der Cohäsion in der Längsrichtung. Dieselbe veranlasst eine unendlich geringe Einlagerung, wodurch momentan das Gleichgewicht sich herstellt, das aber im nächsten Augenblick wieder gestört wird; darauf findet eine neue Einlagerung statt u. s. f. (Nägeli, Stärkekörner p. 281.) Wir brauchen nur für Einlagerung plastische Dehnung zu setzen, um diese Argumentation unserer Betrachtung einzufügen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0070-6

erreichen eine stets fortschreitende Längeveränderung des stets festen Materials.

Wenn eine allmähliche Umwandlung in der elastisch wirksamen Constellation der Stofftheilchen schon bei den genannten leblosen Materialien sich vollzieht, so dürfen wir dieselbe um so mehr bei den Membranen lebendiger Zellen suchen, da wir wissen, dass diese durch Einwirkungen des Plasmas in ihren Eigenschaften wesentlich verändert werden können und hochgradige Qualitätsänderungen dabei erfahren. Dass gerade die elastischen Eigenschaften der Membran der Variation sehr unterworfen sind, ist eine alte und allgemein bekannte Erfahrung. Soweit die Erscheinungen bis jetzt bekannt sind, scheint es aber einer Einwirkung des Protoplasmas zu bedürfen, damit der innere allmähliche Ausgleich der elastischen Spannung in der Membran erfolgen kann. Ohne diese Einwirkung scheinen die Membranen der wachsthumsfähigen Zone bei normaler Turgorspannung vollkommen elastisch zu sein und sie unterscheiden sich dadurch von den betrachteten auf die Dauer unvollkommen elastischen leblosen Gegenständen, die wir einleitend betrachtet haben, dass sie erst unter vitaler Einwirkung unvollkommen elastisch werden. Denn bei niederen Temperaturen und unter anderen das Wachsthum hemmenden Umständen bleibt die elastische Turgorspannung, so viel man weiss, längere Zeit unverändert. [1])

Dass die Umwandlung der elastischen in eine unelastische Deformation in der Pflanze von den Reizzuständen des Protoplasmas abhängig gemacht und von diesen regulatorisch beherrscht wird, ist aber eine Thatsache von so tiefgreifender Bedeutung für niedere wie höhere Pflanzen, dass wir hier wohl eine der phylogenetisch frühest erworbenen Eigenschaften behäuteter Zellen vor uns haben werden. Für diesen vitalen Eingriff scheint aber die Membran gewöhnlich durch eine grössere elastische Dehnungsfähigkeit (eine grössere Amplitude des elastischen Ausschlags) vorbereitet zu werden. Daraufhin weisen sowohl die angeführten Ergebnisse der Beugungsversuche als auch diejenigen der plasmolytischen Versuche, auf die noch ausführlicher eingegangen werden soll. Bekannt ist ja auch durch Sachs, Askenasy, Pfeffer u. A., dass die elastische Turgordehnung in der wachsthumsfähigen Zone im Allgemeinen am grössten ist.

Pfeffer fand z. B. in der wachsenden Zone von Fabawurzeln eine elastische Verkürzung bei der Plasmolyse zwischen 10—20 %, in ausgewachsenen Wurzelpartien nur eine Verkürzung von 0,5—1,5 %.

1) Pfeffer, Energetik p. 240 u. ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0071-2

Nur in der wachsthumsfähig gebliebenen Zone wird hohe elastische Dehnbarkeit bewahrt. (Druck und Arbeitsleistung pag. 310.) Askenasy wies die erhöhte Dehnbarkeit der wachsthumsfähigen Region bei Maiswurzeln[1]) nach, ja er konnte weiterhin die interessante Thatsache feststellen, dass bei den in der Nähe des Wachsthumsoptimums cultivirten Wurzeln die elastische Verkürzung um 1,5 % grösser ausfiel, als bei denen, die in niederer Temperatur gehalten wurden und langsamer wuchsen.

Bei einer freiwachsenden Zelle wird das Gleichgewicht der elastischen Spannung mit dem vorhandenen Turgor nach jedem plastischen Ausgleich derselben durch erneute Dehnung wieder hergestellt, die Zellhaut verlängert sich um diesen Werth und wird entsprechend dünner. Mit der daraus resultirenden Querschnittsverminderung wächst aber aus rein mechanischen Gründen die Amplitude der elastischen Dehnung allmählich mehr und mehr an, so dass eine wachsende, ihre Membran nicht durch Apposition regulatorisch verdickende Pflanzenzelle rascher an Ausdehnung gewinnt, als es ihrer unelastischen, in spannungslosem Zustande bleibenden Verlängerung entspricht (vgl. die plasmolytischen Befunde). Wie sehr gerade dieser Umstand zur Beschleunigung der begonnenen Krümmungsbewegung beiträgt, habe ich in meiner erwähnten Arbeit schon ausgeführt.

Es muss aber, um Missverständnisse zu vermeiden, betont werden, dass der durch schrittweise Umwandlung der elastischen Dehnung in eine plastische Deformation entstehende Zuwachs mit der Grösse der vorhandenen oder neu hinzukommenden elastischen Spannung nicht proportional zu sein braucht, dass letztere sehr gross sein kann, während der Zuwachs auf Null sinkt. Die elastische Dehnung bildet nur eine Vorbedingung für die Umwandlung der elastisch erreichten Deformation in eine plastische. Da plastische und elastische Dehnung keinerlei Proportionalität aufzuweisen haben, so fallen auch alle Argumentationen die man seit Nägeli bis in die neueste Zeit aus den Verhältnissen der elastischen Turgordehnung in verschiedenen Richtungen oder zu verschiedenen Zeiten gegen das Bestehen des plastischen Dehnungsvorgangs vorgebracht hat. (Vgl. Zimmermann Beiträge, zur Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle Heft II p. 173.) Wenn eine Knotenzelle von Chara trotz ihrer Turgordehnung nicht in die Länge wächst, eine Internodialzelle derselben Pflanze aber erhebliche Verlängerung erfährt, so kann aus dieser Thatsache kein Einwand gegen das

1) Askenasy, Ueber einige Beziehungen zwischen Wachsthum und Temperatur. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1890 p. 68 u. ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0072-8

Wachsthum durch plastische Dehnung hergeleitet werden.[1]) Die bekannte und durch keine Beobachtung bisher in Frage gestellte Abhängigkeit des Längenwachsthums von der Turgordehnung findet bei der Annahme von Dehnungszuwachs aber ihre natürlichste Erklärung.

Haben wir es statt mit einer freiwachsenden Zelle mit einer zwar wachsthumsfähigen, aber in festem Widerlager eingeschlossenen Zelle zu thun, dann folgt dem schrittweisen Ausgleich der elastischen Spannung eben keine erneute elastische Dehnung. Es steht aber dem schrittweisen Ausgleich der elastischen Spannung im Inneren der Membran, der Umwandlung der elastischen Deformation in eine spannungslose plastische Deformation theoretisch durchaus nichts im Wege. (Auch in den genannten Schiessbogen und Metallfedern schreitet die völlige Entspannung unter steter Verminderung der Spannkraft bis zu Null fort, ohne Veränderung der Consistenz und ohne Einlagerung.) Nach völliger Entspannung hätte dann die Zellhaut im ungespannten Zustande genau die Dimensionen wie vorher im gespannten, würde aber durch neue Spannkräfte augenblicklich in den elastisch gespannten Zustand übergehen können, der sich bei freiwachsenden Zellen ständig in vollem Umfange wiederherstellt. Auch könnte alsbald nach der Befreiung aus der Zwangslage und mit dem Eintritt neuer elastischer Dehnung wieder erneute plastische Dehnung stattfinden, das heisst, das Längenwachsthum könnte sofort nach der Befreiung wieder aufgenommen werden, insofern die vitale Einwirkung durch das Plasma weiter erfolgt. Das Wachsthum müsste aber von dem Augenblick ab stille stehen, in dem die elastische Dehnung völlig ausgeglichen ist.

Intussusception, wie sie Pfeffer unter solchen Umständen für die eingegypste und sich entspannende Membran annehmen zu müssen glaubt (l. c. p. 431), halte ich daher für die Erklärung der beobachteten Thatsachen entbehrlich und wenn auch mit dem Sinken der elastischen Dehnung die Umwandlung in die plastische Deformation sich verlangsamen mag, so steht doch theoretisch und, wie die angeführten Beispiele zeigen, auch in concreten Fällen dem nichts im Wege, dass sie schliesslich bis zum völligen Schwinden der elastischen Spannung weiterschreitet. Die Nothwendigkeit der Intussusception

1) Wie wenig Schwierigkeiten es macht, mit Hilfe der plastischen Dehnung das Flächenwachsthum in bestimmten Richtungen, also z. B. das vorwiegende Längenwachsthum gegenüber der Umfangvergrösserung bei den Chareninternodien zu erklären, werde ich in einer späteren Publication darlegen und zeigen, dass in Bezug auf diesen Punkt die Intussusceptionslehre keinerlei Vorzug verdient.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0073-3

ist durch den von Pfeffer geschilderten Sachverhalt noch nicht unzweifelhaft erwiesen. Die Einlagerung würde erst dann als bewiesen gelten können, wenn das Flächenwachsthum im völlig entspannten Zustande weitere Fortschritte machte und zu Faltungen und Wellungen Anlass gäbe. Gerade hier lässt uns aber die Beobachtung im Stich. Ueber die Entspannung hinaus konnte kein Flächenwachsthum unzweifelhaft nachgewiesen werden; es hört merkwürdigerweise gerade in dem Augenblicke auf, wenn es nach der Dehnungslehre aufhören muss.

Pfeffer hält zwar ein Flächenwachsthum über die Entspannung hinaus in einzelnen Fällen für wahrscheinlich, denn es seien manchmal Andeutungen von Wandfaltungen zu beobachten. Pfeffer hebt dabei aber ausdrücklich hervor, dass er solche nicht sicher ermitteln konnte (Druck- und Arbeitsleistung p. 320) oder dass die derzeitigen Erfahrungen unzureichend sind, um diese wichtige Frage zu entscheiden. (Ebenda p. 432.) — Dass aber das Auftreten von Wandfaltungen allein keineswegs schon als Beweis für ein Intussusceptionswachsthum angesehen werden darf, spricht Pfeffer in seiner Energetik (pag. 246) sehr bestimmt mit folgenden Worten aus: „Zunächst möchte ich nochmals daran erinnern, dass in einem positiv gespannten Gewebe die Zellhaut erhebliche Turgordehnung besitzen kann, dass aber ein Mangel der letzteren, sofern er durch Thätigkeit der Zelle selbst erreicht wurde, ein actives Flächenwachsthum der Haut beweisen würde. Eine derartige Entspannung ist bis dahin nicht völlig sicher gestellt, folgt auch nicht aus der einfachen Existenz von Wandfaltungen, die u. a. auch nach vollendetem Wachsthum der Zelle durch eine von antagonistischen Geweben ausgehende Compression entstehen können. Aus eigener Thätigkeit hervorgehende Entstehung solcher Faltungen vermag wiederum nicht schlechthin einen Beweis für Wachsthum durch Intussusception zu liefern, da auch eine durch Quellungszunahme erzielte locale Flächenvergrösserung zu Ausbiegungen der Zellwand führen kann. Dabei ist zu beachten, dass bei Realisirung einer solchen Ausbiegung in einer zwei gleich turgescente Zellen trennenden Wand eine Arbeit zur Ueberwindung des Turgordruckes nicht zu leisten ist."

Es braucht hier auch nur an die Entstehung der gewellten Membranstreifen in der Endodermis von Wurzeln erinnert zu werden, die bekanntlich der Volumvergrösserung beim Verkorkungsprozess zugeschrieben werden. Aber auch Turgorschwankungen in benachbarten Zellen könnten zu Faltungen von ursprünglich einseitig vor-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0074-9

gewölbten Trennungswänden Anlass geben, und dergleichen Momente, die unter Ausschluss echten Intussusceptionswachsthums[1]) doch zu Faltungen der Zellwände führen müssten, liessen sich noch mehr verstellen.

Wenn uns aber das natürliche Verhalten der Membran gerade in einem wichtigen und entscheidenden Moment den Beweis für eine Intussusception schuldig bleibt, und so ausfällt, wie es bei dem Wachsthum durch plastische Dehnung ganz natürlich erscheint, so ist daraus allerdings noch kein sicherer Beweis gegen das Intussusceptionswachsthum zu entnehmen. Pfeffer hebt das auch wiederholt ausdrücklich hervor, mit dem Hinweis, dass das Wachsthum ein regulatorisch geleiteter complexer Vorgang sei, der nach erreichter Entspannung der Zellhaut correlativ sistirt werden könne und dass der Turgor vielleicht auch als eine formale Bedingung des Wachsthums in Betracht käme, so wie beispielsweise die Wärme, mit welcher ja ebenfalls das Wachsthum steige und falle. (Energetik p. 219, Druck- und Arbeitsleistung p. 437.) Diese Art der Abhängigkeit ist ja möglich und muss, so lange das Gegentheil nicht erwiesen ist, in Erwägung gehalten werden; andrerseits ist aber nicht zu verkennen, dass in der Wärme beispielsweise ein Factor gegeben ist, welcher das Protoplasma in allen seinen Lebensverrichtungen sehr wesentlich beeinflusst, während das für den Turgor nicht feststeht. Die Plasmaströmungen sieht man bei aufgehobenem Turgor eine Zeit lang ungestört fortbestehen, auch die Membranbildung wird bei contrahirten Protoplasten nicht aufgehoben. In den eingegypsten Pflanzentheilen tritt während und nach der Entspannung aber überhaupt keine Aenderung des Turgordruckes dem Protoplasma gegenüber auf; dasselbe verbleibt unter dem gewohnten, oder in den Fällen, wo nach Pfeffer Turgorsteigerung eintritt, sogar unter erhöhtem Turgordrucke. Es bliebe also nur die Turgorspannung in der Haut selbst als formale Bedingung für die Intussusception übrig. Wie dies der Fall sein sollte, ist aber um so weniger einleuchtend, als auch die ungespannte Haut für Membranlösungen kaum weniger permeabel sein dürfte als kurz vor völliger Entspannung und weil die Ausscheidungsenergie über Kräfte verfügt, gegenüber welchen die der

1) Unter echtem Intussusceptionswachsthum verstehe ich hier die Einlagerung gleichartiger membranbildender Theile in die vorhandene Zellwand im Gegensatz zur Einlagerung von Wasser, Mineralsubstanzen, Cutinstoffen und dergl., deren Aufnahme in weiterem Sinne auch als Intussusception gelten muss, nicht aber unter den Begriff des Intussusceptionswachsthums im Sinne Nägeli's fällt.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0075-5

Turgorenergie äusserst geringfügig sind (Druck- und Arbeitsleistung p. 435, Energetik p. 175.) — Gegen die Annahme, die man noch machen könnte, dass in derselben Zeit als die Entspannung eintritt, auch das Protoplasma, von dem ja das Wachsthum beherrscht wird, unter den abnormen Bedingungen des Versuchs allmählich in einen Zustand der Unthätigkeit, der Lähmung, verfalle, spricht aber die von Pfeffer festgestellte Thatsache, dass unmittelbar nach erfolgter Entgypsung das Wachsthum sofort wieder einsetzt. „Denn an die Wiederherstellung der normalen Hautspannung muss unmittelbar das Wachsthum anschliessen, da die mikrometrische Messung zu keiner Zeit einen Stillstand in der Verlängerung zu erkennen vermag." (Arbeitsleistung p. 352.) Wäre das Protoplasma in dem stationären Zustand bezüglich seiner Wachsthumsverrichtungen einem Starrezustand verfallen gewesen, so wäre für die Wiederaufnahme dieser Function doch das Verstreichen einer kürzeren oder längeren Erholungsfrist, analog dem Uebergang aus anderen Starrezuständen, zu erwarten gewesen. Da die vitalen Functionen des Plasmas, welche das Wachsthum ermöglichen, während der Entspannung also augenscheinlich unverändert erhalten bleiben, so steht die Aufnahme des Wachsthums mit der Wiederkehr der Turgordehnung im einfachsten und natürlichsten Einklang mit der Dehnungshypothese, während kaum reale Anhaltspunkte zu finden sein dürften für die Einsprüche, die zu Gunsten der Intussusception zu erheben wären.

Wenn nach alledem auch die Möglichkeit, dass Intussusception beim Wachsthum der Parenchymzellen nebenher eine Rolle spielt, nicht ausgeschlossen werden kann, weil es nicht möglich ist, die Vermehrung der Wandsubstanz nach ihrer Herkunft genau genug zu controlliren und weil andrerseits die Intussusceptionslehre theoretisch über einen so weiten Spielraum verfügt, dass man damit fast alles hypothetisch erklären und construiren kann, so weisen doch diejenigen wahrnehmbaren Erscheinungen an wachsenden Zellen höherer Pflanzen, welche Rückschlüsse auf den Wachsthumsmodus der Membran gestatten, auf den Dehnungsmodus positiv hin. Keine einzige aber zwingt zur Annahme der Intussusception, auch nicht die Entspannungserscheinungen, wie wir gesehen haben. Wir stehen also, was die hier in Frage kommenden Objecte betrifft, noch auf dem von Strasburger am Schlusse seines Buches „Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute", 1889 treffend gekennzeichneten Standpunkte, nämlich „dass augenblicklich die Sache so steht, dass bei ergiebigem Flächenwachsthum der Membranen für bestimmte Fälle

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0076-1

eine Dehnung und Sprengung der vorhandenen und die Apposition neu gebildeter Membranlamellen sicher gestellt ist, während der Nachweis eines ausgiebigen Flächenwachsthums durch Einschaltung neuer Substanztheile in schon vorhandene Lamellen noch zu führen ist"[1]).

Dass die Beobachtungen, die man bei den Wuchskrümmungen machen kann, ebenfalls auf Dehnungsvorgänge positiv hinweisen, wurde bereits kurz angedeutet und soll im Folgenden noch etwas ausführlicher behandelt werden. Es wurde bereits erwähnt, dass die Verdünnung der Convexmembranen während der Krümmung auf Dehnungsvorgänge schliessen lässt und es wurden die Schwierigkeiten hervorgehoben, denen man begegnet, wenn man diese Dehnungen durch Intussusceptionsvorgänge erklären wollte.

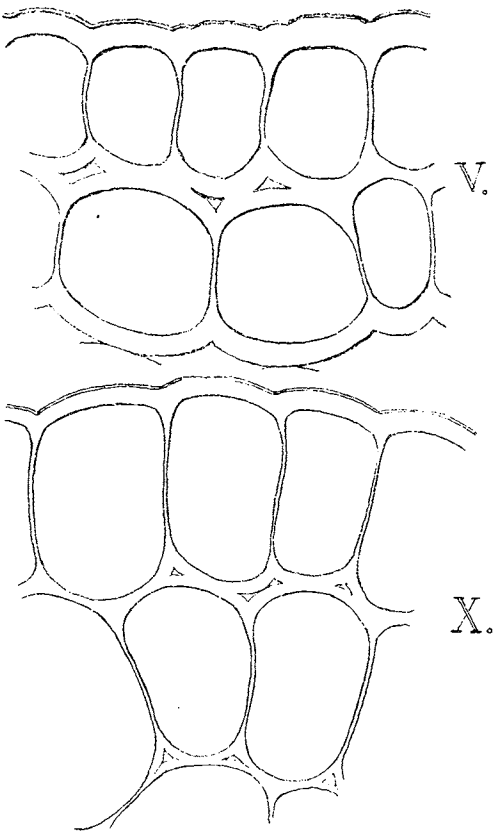


Fig. 2. Epidermis und collenchymatische Rindenzellen aus der geotropisch gekrümmten Region eines Keimstengels von Vicia Faba. V. Zellen der Concavseite, X. solche der Convexseite. Die Keimungsradien verhielten sich annähernd wie 1 : 2. Die Wanddicken sind mittels Zeichenapparat genau widergegeben.

Was die Feststellung der Verdünnung zunächst angeht, so kann ich mich zunächst auf meine mikroskopischen Messungen berufen, die zum Theil in meiner genannten Abhandlung publicirt sind (l. c. p. 526). Ich stellte damals durch mikrometrische Messungen fest, dass die Convexmembranen nicht nur relativ dünner sind als die Concavmembranen, sondern auch, dass sie absolut dünner werden als sie vor der Krümmung waren. Beide Beobachtungen wurden von Kohl durch neue Messungen bestätigt; die genauen Zeichnungen, die Kohl auf Taf. III,

1) Strasburger. l. c. p. 167.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0077-7

Fig. F a u. b für Pisum gibt, stimmen in den einschlägigen Verhältnissen vollkommen mit den Bildern überein, die ich bei Vicia Faba u. a. Pflanzen erhielt (Fig. 4, p. 527). Da die Dicke der Membranen vor der Krümmung nicht ganz genau bekannt ist, so kann nicht entschieden werden, ob die Quercontraction der Längendilatation für die unveränderte Dichtigkeit entspricht. Dass die Verdünnung oft nicht so ansehnlich ausfällt, wie man nach der Verlängerung erwarten sollte, kann auf neuen Schichtenbildungen, aber auch auf Quellungserscheinungen beruhen, die namentlich beim Collenchym oft deutlich nachweisbar werden. Zudem ist der Poisson'sche Coëfficient, der das Verhältniss von Längendilatation zur Quercontraction für bestimmte Substanzen angibt, für die Zellmembranen noch nicht genügend bekannt. Daran ist aber nicht zu zweifeln, dass zumal bei rasch verlaufenden starken Krümmungen die Verdünnung der Convexmembranen auffällig hervortritt. Verdünnungen auf die Hälfte oder ein Drittel der ursprünglichen Membrandicke, wie sie bei einzelligen und mehrzelligen Pflanzentheilen zu beobachten sind, schliessen jede Täuschung aus. (Vgl. Fig. 2.)

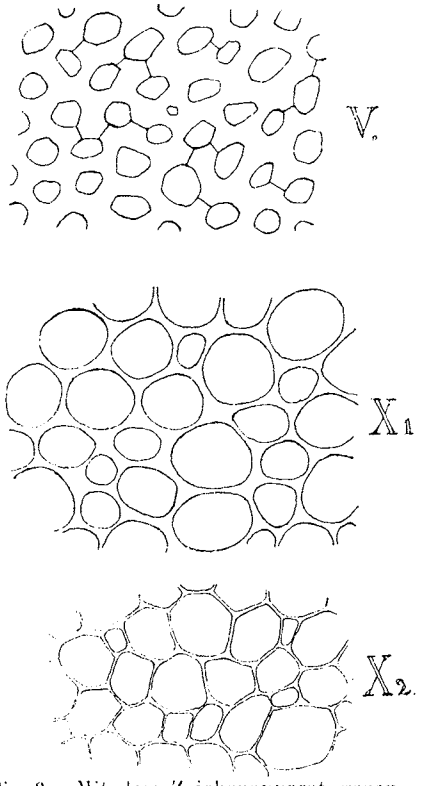


Fig. 3. Mit dem Zeichenapparat genau widergegebene Zellnetze aus der Collenchymscheide der Gefässbündel im Knoten von Digitaria spec. Bezüglich der Details, die nicht eingezeichnet wurden, vergl. den Text.

V. Wandconturen aus einem Collenchymbündel der Concavseite. (Das Collenchym des ruhenden Knotens zeigt dasselbe Bild.)

X_1. Wandconturen aus einem Collenchymbündel der Convexseite im selben Knoten.

X_2. Wandconturen aus einem Collenchymbündel der Convexseite eines anderen stärker gekrümmten Knotens.

Um die durch Gewebespannungen eventuell veranlassten passiven Dehnungen möglichst auszuschliessen, untersuchte ich noch die Veränderungen, welche an dem Collenchym der convexen Seite von Grasknoten vor sich gehen. Für dieses Gewebe hat Pfeffer kürzlich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0078-2

exact nachgewiesen, dass es durch Gewebespannung nicht über die Elasticitätsgrenze hinaus verlängert wird und dass durch sein actives Wachsthum die Krümmung der Grasknoten erst ermöglicht wird. Schnitte durch stark gekrümmte Grasknoten, die ihre geotropische Bewegung noch nicht vollendet hatten, zeigten mir nun ausnahmslos starke Unterschiede im Aussehen des Collenchyms auf den antagonistischen Seiten:

1. Das Collenchym der Convexseite zeigte erheblich dünnere Wände als das der Concavseite (Fig. 3 V, u. X). Bei stark gekrümmten Knoten ist das Verhältnis wie 1:2 oder gar wie 1:3. In Fig. 3, X_2 ist das ursprünglich dickwandige Collenchym kaum mehr als solches zu erkennen.
2. Die Collenchymstränge der Concavseite hatten ihre stark lichtbrechenden hellglänzenden Membranen bewahrt; die gestreckten Collenchymstränge der Convexseite hatten dagegen an dem charakteristischen Glanz ihrer Membranen viel verloren. Während erstere im Schnitt hell aufleuchteten, erschienen die letzteren matter und oft ganz glanzlos. Die Convexmembranen sind augenscheinlich relativ substanzärmer geworden. — Selbstverständlich muss bei dieser Feststellung auf eine mögliche Täuschung durch verschiedene Dicke des Schnittes geachtet werden. Diese Täuschung wurde dadurch vermieden, dass entweder Mikrotomschnitte durch Paraffinmaterial verwandt wurden, oder bei Freihandschnitten die Schnittdicke beiderseits gemessen wurde. Die Messung wurde einfach in der Weise vorgenommen, dass der Schnitt in verticaler Stellung an die befeuchtete Längskante eines Objectträgers durch Capillarattraction festgeklebt und seine scheinbare Dicke mittels Zeichenapparat auf Papier übertragen wurde, nachdem einmal die Concavseite, dann die Convexseite dem Objectiv zugekehrt war. So wurden Vergleichswerthe erhalten, die an Genauigkeit nichts zu wünschen übrig lassen. Selbst dann, wenn an misslungenen Schnitten die Convexseite einmal viel zu dick ausgefallen war, schien das beschriebene Bild kaum verändert. Die Lumina der Collenchymzellen, die auf der Concavseite eng und meist eckig sind, findet man auf der Convexseite stark erweitert und abgerundet. Die auf der Concavseite deutlich hervortretenden engen Tüpfel sind auf der Convexseite schwer wiederzufinden, sie erscheinen aber nicht in dem Maasse erweitert, wie man es gemäss der Flächenvergrösserung der ganzen Membran erwarten sollte. Während die Wandung der Collenchymzellen nach der Behandlung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0079-1

mit Kalilauge auf der Concavseite, wenigstens in den meisten Fällen, ziemlich gleichmässig dicht erschien, hob sich in denen der Convexseite eine innere glänzende Lamelle meist scharf von der übrigen Wandsubstanz ab. Diese dichteren Innenschichten benachbarter Zellen stossen an manchen Stellen unmittelbar aneinander, ohne noch von der collenchymatischen Substanz zwischen sich zu lassen.

3. Bei der Einwirkung von Chlorzinkjod geben die Concavmembranen prächtige intensive Cellulosefärbung; die Convexmembranen dagegen färben sich schmutzig grauviolett bis gelblich. (Ganz dieselben Farbennüancen machen sich in den Rindenparenchymzellen stark gekrümmter Knoten auf den entsprechenden Seiten bemerkbar.) Die den Kreis schliessenden Collenchymbündel vermitteln durch allmähliche Abtönungen die beiden Färbenextreme der antagonistischen Seiten. — Die dicken Membranen des Concavcollenchyms färben sich in anderen Tinktionsmitteln weniger intensiv als die verdünnten Convexmembranen. Wirkt verdünnte Schwefelsäure auf Schnitte, die mit Congoroth gefärbt sind, so behält das Concavcollenchym röthlichen Thon bei, während das Convexcollenchym sofort blauviolett wird. Aehnliche Abweichungen in Farbreactionen liessen sich noch in grösserer Zahl anführen.

Dass die genannten Unterschiede im Verhalten der antagonistischen Seiten einzig und allein durch Veränderungen in den Convexmembranen hervorgerufen sind, nicht aber durch nachträgliche Umwandlungen in der Concavseite (wie sie beispielsweise Wortmann in gewaltsam gestreckten Stengeln auffand), geht erstens einmal aus dem Vergleiche gekrümmter Grasknoten mit nicht gekrümmten hervor, dann aber auch aus der Untersuchung solcher Knoten, die sich durch erfolgte Rückbiegung nach starker Krümmung wieder gerade gestreckt hatten. In diesem Falle war das Collenchym auf den antagonistischen Seiten völlig übereinstimmend und zwar so verändert, wie in der Convexseite einseitig gekrümmter Knoten.

Es steht also fest, dass das Collenchym bei seinem Wachsthum diese auffallenden Veränderungen erleidet. Es ist aber nicht recht einzusehen, wie alle diese Erscheinungen in einen natürlichen Zusammenhang mit Intussusceptionswachsthum zu bringen wären. Wüchse das Collenchym der Convexseite durch Einlagerung neuer gleichartiger Micelle in die collenchymatische Membran, so ist erstens kein ausreichender Grund für die Verdünnung zu finden, zweitens steht die relative Substanzverarmung der wachsenden Mem-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0080-2

branen in keinem ersichtlichen theoretischen Zusammenhang mit dieser Vorstellung und drittens steht die beobachtete veränderte Reaction gegen Jod-Chlorzink vom Standpunkte dieser Theorie aus nicht in Beziehung zu den Wachsthumsvorgängen.

Wollen wir aber die Frage, welche Vorstellung diesen beobachteten Thatsachen am besten und natürlichsten entspreche, beantworten, verfahren wir also so wie die anderen empirischen Wissenschaften bei Aufstellung ihrer hypothetischen Vorstellungen es allgemein thun, so dürfen wir uns um so mehr für die Dehnungsmechanik entscheiden, als zwingende Gründe für die Intussusception, wie wir gesehen haben, bei den betrachteten Wachsthumserscheinungen nicht vorliegen.

Mit der Dehnung steht aber die Verdünnung im natürlichsten Zusammenhang, ebenso auch die stoffliche Veränderung in der wachsenden Membran. Denn wenn die Aenderungen in elastischer und plastischer Dehnbarkeit der Membran vom Plasma aus veranlasst und regirt werden, so ist die Annahme kaum zu umgehen, dass die Membran bei dieser Einwirkung stofflich irgendwie verändert werde; Aenderungen in der physikalischen Einwirkung, in Druckschwankungen oder sonst in Betracht kommenden Aeusserungen sind beim Wachsen wenigstens bis jetzt nicht nachgewiesen. Die procentische Abnahme der Trockensubstanz, wie sie in der verminderten Lichtbrechung und Dichte der collenchymatischen Substanz wohl zum Ausdruck kommt, ist wahrscheinlich durch Wasseraufnahme zu erklären, also durch eine Art Quellung.[1]) Dabei ist aber zu beachten, dass nach den Messungen Pfeffer's die elastische Gegenwirkung der verlängerten Collenchymbündel gegen Zugkräfte sich nicht merkbar verringert; daraus würde hervorgehen, dass hier eine Art der Quellung (vielleicht nur in der Querrichtung) vorliegt, welche die Consistenz der Membran in der Längsrichtung nicht wahrnehmbar herabmindert.

Ob die beschriebene dichtere Innenschicht der Collenchymmembranen, die bei verlängerten Bündeln meist deutlich hervortritt, eine neu apponirte und stofflich noch abweichende Lamelle ist, oder als besonders differenzirter Theil der Membran erhalten bleibt, habe ich nicht genau genug untersucht, um mir darüber ein festes Urtheil zu

1) Auch Hegler gibt l. c. p. 31 eine starke auf der Convexseite auftretende Verquellung der collenchymatischen Bündel an. — In unserem Falle ist die durch Quellung verursachte Volumzunahme aufgehoben durch die Verdünnung bei der Streckung.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0081-8

bilden. Einzelne Beobachtungen sprechen eher für das erstgenannte Verhalten. Dass diese Innenschichten nicht durch Lichtbrechungen und -Reflexionen optisch vorgetäuscht werden, sondern wirklich vorhanden sind, lässt sich an Präparaten, in welchen das Collenchym quer durchgerissen wird, sicher feststellen; denn man findet hier diese dünnen Schichten oft isolirt aus der übrigen Collenchymsubstanz herausragen. Ihre wechselnde Dicke, ihr zuweilen gänzliches Zurücktreten, besonders im ruhenden Collenchym, lässt sich aber besser damit vereinigen, dass sie neu apponirte Schichten darstellen, als dass sie unverändert bleibende Grenzlamellen der Wandung vorstellen sollten. So möchte ich eher annehmen, dass analog wie bei anderen wachsenden Membranen [1]) die Apposition neuer Schichten hier neben der Dehnung vorhandener herläuft, wenn auch das Verhältniss der Längendilatation zu der beobachteten Quercontraction, zumal bei der vorliegenden Quellung, eine nebenher gehende Verdickung nicht unbedingt fordert.

Deutlicher noch als durch die Verminderung der Dichtigkeit, die für die Membranen der Parenchymzellen auch noch fraglich ist, geht die Qualitätsänderung der Membran während der geotropischen Wachsthumsförderung aus der Reaction mit Jod-Chlorzink hervor, denn es spricht sich darin aus, dass die Wasseraufnahme wohl nicht die einzige Veränderung in der Zusammensetzung der Membran ausmacht, sondern dass die Qualitätsänderung eine tiefer greifende ist.

Ob gerade die Veränderung, die in der abweichenden Jodreaktion zum Ausdruck kommt, in ursächlichem Zusammenhang mit dem Wachsthumsmechanismus steht, lässt sich heute noch nicht sagen. Das Zusammentreffen beider Vorgänge ist aber immerhin bemerkenswerth und es wäre z. B. nicht ausgeschlossen, dass die Dehnungsverhältnisse der Membransubstanz durch leichte Imprägnirung mit Plasmasecreten ähnlich verändert würden, wie die Dehnungsverhältnisse des Kautschuks durch die Schwefelung (das Vulkanisiren). Beim Vulkanisiren und bei der technischen Bearbeitung des Kautschuks treten uns zudem so viele Aehnlichkeiten im Verhalten mit demjenigen entgegen, was wir von Pflanzenmembranen kennen, dass es sich wohl verlohnen dürfte, diesen Gedanken einmal weiter zu verfolgen und zu prüfen. Sollten sich auch bei näherer Untersuchung wesentliche Differenzen ergeben, so haben wir doch wenigstens in der Vulkanisirung des Kautschuks und den damit verbundenen bekannten Eigenschaftsänderungen einen Vorgang, an den wir mit unseren Vorstellungen auf botanischem Gebiet anknüpfen

1) Experimentelle Untersuchungen üb. d. Wachsthum der Zellmembran. Abh. d. Senckenb. Naturf.-Gesellschaft Bd. 15 p. 101.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0082-3

können und der uns die Möglichkeit veränderter Dehnungsverhältnisse, von Entspannungen und plastischen Deformationen unter dem Einfluss bestimmter Qualitätsänderungen und ohne Einlagerung neuer gleichartiger Kautschuktheilchen unmittelbar vorführt.

Wie bekannt, ist der natürliche Kautschuk vor seiner Vulkanisirung technisch nicht wohl verwerthbar, da seine werthvollste Eigenschaft, die Elasticität, beim Wechsel der Temperatur wie beim Wechsel andrer äusserer Bedingungen den grössten Schwankungen unterworfen ist. Durch das Vulkanisiren, das Schwefeln, wird erst die Elasticität so beeinflusst, dass der Kautschuk die bekannten nützlichen Eigenschaften annimmt. Wie der Schwefel dabei zur Wirkung kommt ist noch nicht bekannt, aber jedenfalls sind die wirksamen Mengen desselben sehr klein im Verhältniss zum Volumen des Kautschuks und zur Dimension des möglichen Dehnungsunterschiedes vor und nach der Schwefelung. Dies geht besonders aus der Vulkanisirung auf feuchtem Wege (mittelst S_2Cl_2) hervor, wobei dünnere Gegenstände nur einige Secunden in dem reichlich mit Petroleum oder Schwefelkohlenstoff verdünnten Schwefelchlorürbad verbleiben. Das Vulkanisiren auf trockenem Wege, wozu dem Kautschuk der Schwefel zunächst mechanisch beigemischt wird, lässt jedenfalls grosse Mengen ungebundenen, nur mechanisch festgehaltenen und unwirksamen Schwefels in der Substanz zurück. Durch die Schwefelung wird nun die Cohäsion und Adhäsion vermindert, die Wasseraufnahme und die Löslichkeit verändert und die Elasticität erhöht, falls die Schwefelung sich in bestimmten Grenzen hält. Wird sie weiter getrieben, dann verändert der Kautschuk seine Eigenschaften wieder in anderer Richtung, er wird hart, hornartig spröde, indem er in Hartgummi (Ebonit, und wie die Namen sonst lauten) übergeht.

Besonders interessant ist aber der Umstand, dass elastische Dehnungen, überhaupt elastische Deformationen, welche während des Vulkanisirens vorhanden sind, je nach dem Grade der Schwefelung mehr oder weniger in bleibende plastische Deformationen übergeführt werden. Es ist also mit der Schwefelung eine Entspannung der vorher elastisch gespannten Substanz verknüpft. Die Kautschukindustrie ist durch diese Wirkung des Schwefels gezwungen, bei dem Vulkanisiren mit ganz besonderen Vorsichtsmassregeln zu arbeiten, um nicht von elastisch in Anspruch genommenen Gegenständen oder Theilen derselben dauernd deformirte Produkte zu erhalten: Jede elastische Deformation muss beim Vulkanisiren aufs Sorgfältigste vermieden werden; so werden flache Gegenstände zwischen Platten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0083-9

gehalten, Schläuche auf Dorne aufgezogen u. s. f. Andrerseits zieht natürlich die Kautschukwaarenfabrikation aus diesem merkwürdigen Verhalten auch Nutzen. Ich möchte hier nur an das bekannte Spielzeug der „sterbenden Teufel" oder der „Schreiteufel" erinnern, welche in jeder Spielwaarenhandlung für 10 oder 20 Pfennige zu haben sind. Ihre Herstellungsweise ist gerade für die Fragen, die uns bei den Membranen beschäftigt haben, ausserordentlich lehrreich. Die mit zwei weiten Ausbauchungen (Kopf und Leib) versehenen Figuren werden, wie mir der erste Fabrikant derselben, Herr Carl Bender in Brüssel, mitzutheilen die Güte hatte, aus einem gleichmässig dicken Stück Gummischlauch hergestellt, wie er am Hals der Figuren und am Fussende noch erhalten ist. Während nun Kopf- und Bauchtheil elastisch aufgetrieben, Hals und Fuss dagegen von der Dehnung ausgeschlossen werden, wird unter bestimmten Massregeln vulkanisirt. Die aufgetriebenen Theile werden dabei mehr oder weniger entspannt und bleiben als dauernd erweiterte Stellen erhalten. Die anderen nicht elastisch gedehnten Stellen erfahren keine plastische Deformation. — Dabei bleiben aber die bauchig erweiterten, durch die Schwefelung entspannten Stellen in hohem Grade elastisch dehnbar, verlieren also die Fähigkeit nicht, weiteren Zugwirkungen sofort elastische Spannung entgegenzusetzen.

In den bauchig erweiterten Stellen der Figuren liegt also eine dauernde Flächenvergrösserung einer Membran vor, welche aus einer elastischen Dehnung durch Entspannung hervorgegangen ist. Die Entspannung selbst ist aber hier nachweislich nicht durch Einlagerung neuer Kautschuktheilchen erfolgt, auch nicht durch Erweichung bis zu breiartiger Consistenz bedingt, sondern durch eine eigenartige, von aussen beeinflusste Qualitätsänderung der Membran bei stets abnehmender Zugspannung erreicht werden. Die Aehnlichkeit dieses Entspannungsvorganges beim Kautschuk und der dabei zu beobachtenden Erscheinungen mit den entsprechenden Erscheinungen bei Pflanzenmembranen ist so gross, dass wir gewiss auch bei der Membran die vorgenannten Auskunftsmittel entbehren können, um die beobachteten Erscheinungen zu erklären. Die unzweifelhaft nachweisbare Verdünnung und Qualitätsänderung der geotropisch sich verlängernden Membran legt uns den Vergleich mit den Dehnungserscheinungen beim Kautschuk aber um so näher, als mit jenen Vorgängen, wie erwähnt, die Intussusception unwahrscheinlicher wird.[1])

1) Um Missverständnisse zu vermeiden, möchte ich noch einmal bemerken, dass ich unter Intussusception hier das echte Intussusceptionswachsthum im Sinne

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0084-5

Wenn in der Wachsthumsperiode einer Zelle von dem Protoplasma Stoffe abgeschieden würden, welche auf die vegetabilische Membran ähnlich einwirken, wie der Schwefel auf den vegetabilischen Kautschuk, so müsste unter ihrem Einfluss sich das Flächenwachsthum und die Entspannung in Abhängigkeit von elastischen Spannungen in der That so vollziehen, wie es in Wirklichkeit beobachtet wird. Ich wüsste wenigstens augenblicklich keine Thatsache anzuführen, welche nicht mit einer solchen Annahme vortrefflich harmonirte: Die Abhängigkeit des Flächenwachsthums von der, wenn auch geringen elastischen Dehnung, die Verdünnung der wachsenden Membran und die Aenderung ihrer Reactionen während des Streckungsvorganges, die Erscheinung der Entspannungen, sowie auch die spätere Verminderung der elastischen Dehnbarkeit und das Spröderwerden der Zellhäute, — das alles steht im besten Einklang mit dieser Annahme.

Es mag nebenbei bemerkt werden, dass auch die Trennung des eigentlichen Dickenwachsthums der Zellhäute von dem Längenwachsthum bei der Annahme des Dehnungswachsthums in rationellem Zusammenhang zu bringen ist, während ein plausibeler Grund für diese Thatsache bei der Annahme von Intussusception nicht vorhanden ist. Wenn aber die Bildung neuer Membranlamellen durch Umwandlung von Plasmalamellen und deren Apposition heute als unzweifelhaft sicher festgestellt gelten kann und das Flächenwachsthum dabei durch die Dehnungen ausreichend bewerkstelligt werden kann, so scheint mir kein dringender Grund dafür zu sprechen, dass Membransubstanz dabei nebenher auf total andere Weise, nämlich in Lösung entstehen, als solche in die fertige Membran eingeführt und darin in bestimmter Richtung ausgeschieden werden soll. Die mikroskopische Untersuchung und die daran geknüpften Betrachtungen sprechen demnach entschieden für das Dehnungswachsthum, während sich für die Intussusception keine solchen Anhaltspunkte finden liessen.

Wenn ich zum Schluss auf die plasmolytischen Versuche zurückkomme, so mag gleich hier betont werden, dass ihre Ergebnisse sowohl mit denen der Beugungsversuche als auch mit den mikroskopischen Befunden durchaus harmoniren und zu denselben Schlüssen führen wie diese.

Nägeli's verstehe, nicht aber jede heterogene Einlagerung von Wasser, Cutin und dergl. Die Einführung von Schwefel in den Kautschuk ist streng genommen auch eine Intussusception, die aber wesentlich nicht sowohl durch die Substanzvermehrung, als durch die Modification der Dehnbarkeit wirkt.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0085-1

Wenn ein sich geotropisch krümmendes Organ, gleichviel ob es einzellig oder mehrzellig ist, in Salpeterlösung gebracht wird, so sieht man, dass nach Verlauf einiger Zeit die Krümmung bedeutend flacher geworden ist; sie kann sich sogar, falls die geotropische Krümmung eben erst begonnen hat, fast ganz ausgleichen. Aeltere Krümmungen, die aber die Endlage noch nicht erreicht hatten, gehen zwar ebenfalls zurück, es bleibt aber immer eine mehr oder minder grosse Krümmung im plasmolysirten Zustande bestehen. Das Zurückgehen der Krümmung zeigt unzweifelhaft an, dass die Convexseite elastisch weiter gedehnt war, als die Concavseite. Denn wären beide antagonistische Seiten gleichmässig dehnbar gewesen, so hätte sich der Krümmungsradius bei der Plasmolyse nicht verändern dürfen. Zu Beginn des Krümmungsvorganges ist diese Aenderung der elastischen Dehnbarkeit fast die einzig wahrnehmbare Erscheinung. Später kommt immer deutlicher eine plastische Dehnung hinzu, die bei der Plasmolyse natürlich nicht wie jene rückgängig gemacht wird, sondern bleibt. Es wurde schon darauf hingewiesen, dass der Rückgang der Krümmung nachdem plastische Dehnung hinzugekommen war, nicht allein auf Rechnung der modificirten elastischen Dehnbarkeit, sondern auch, und zwar grösstentheils auf die grössere elastische Dehnungsamplitude der nunmehr dünneren Membran zurückzuführen ist. Erhöhte Dehnbarkeit, plastische Verlängerung und Verdünnung der Convexmembranen wirken beim Zustandekommen der Krümmung, sich gegenseitig fördernd, zusammen und machen das Verhalten gekrümmter Organe bei der Plasmolyse durchaus verständlich, während es nicht einzusehen ist, wie dieses Verhalten mit dem Wachsthum durch Intussusception in Verbindung zu bringen wäre.

Die erwähnte Verflachung der Krümmung ist aber nicht die einzige Folge der Turgorschwächung; es geht ihr vielmehr ganz zu Anfang der Einwirkung des Plasmolysators meist eine Verstärkung der Krümmung (unter Verkürzung) voraus (Beitrag zur Kenntnis etc. pag. 517). Diese Verstärkung ist, wie ich betont habe, abhängig davon, dass die Krümmungsbewegung noch im Gange ist, denn sie hängt mit der verschiedenen Qualitätsbeeinflussung der antagonistischen Membranen durch das gereizte Plasma zusammen. Die Verflachung der Krümmung tritt dagegen auch nach dem Ablauf der Krümmungsbewegung noch ein, weil sie die Folge der einseitig dünneren und desshalb elastisch weiter ausgedehnten Membran ist; erst wenn correlativ und regulatorisch die Convexmembran durch Apposition neuer Lamellen wieder auf die normale Dicke gebracht ist, findet keine Verflachung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0086-6

bei der Plasmolyse mehr statt, die Krümmung ist dann „durch Wachsthum fixirt", wie es de Vries bezeichnete.

Kohl fand bei seinen plasmolytischen Versuchen dieselben Verhältnisse wieder. Er gibt p. 70 an, dass junge Krümmungen sofort eine starke Zunahme der Krümmung ergeben, die später in eine mit dem Alter abnehmende Verflachung übergehe. Auch die Zunahmebewegung werde mit dem Alter der Krümmung geringer. Ueber 24 Stunden alte Krümmungen begännen nach dem Einbringen in die plasmolysirende Lösung sofort mit einer ausgiebigen Verflachung, welche nicht in Zunahme übergehe. 72 Stunden alte Krümmungen zeigten ihm nur noch minimale Bewegungen. Kohl hat jedenfalls übersehen, dass ich diesen Punkt wiederholt ausdrücklich hervorgehoben und daraus gerade auf die Activität der eigenartigen Spannungsverhältnisse bei der Krümmungsbewegung geschlossen habe; denn gerade das Aufhören der Zunahmebewegung nach vollendeter Krümmung weist darauf hin, dass zwischen den beiden Dingen ein engerer Zusammenhang besteht. Den unbegründeten Vorwurf Kohl's, dass mir das erwähnte interessante Ergebniss seiner Versuche noch verborgen geblieben sei (p. 68), kann ich wohl am besten mit der Anführung zweier Sätze aus meinem Abschnitt über Plasmolyse zurückweisen: „Hört die physiologische Krümmungsbewegung auf, so tritt auch die Erscheinung der Plusbewegung (der Krümmungszunahme) nicht mehr ein, wohl aber ist noch eine zeitlang darauf die Minusbewegung (Verflachung der Krümmung) beim Plasmolysiren zu bemerken (l. c. p. 323)". — „Es wurde auch bei dieser Untersuchungsmethode wieder streng darauf gesehen, dass nur Pflanzentheile zur Untersuchung gelangten, die eben ihre Krümmung begonnen hatten oder auf dem Höhepunkt ihrer Ausführung standen. Nur so lässt sich die wahre mechanische Ursache derselben experimentell ausfindig machen. Der Umstand, dass nach vollendeter Krümmung sich gerade die während derselben beobachteten Spannungsverhältnisse ändern, macht es um so wahrscheinlicher, dass in diesen die wesentlichen Momente für die Krümmungsbewegung liegen" (l. c. p. 524). Die von mir beobachteten Unregelmässigkeiten in der Bewegung bei der Plasmolyse beziehen sich, wie auch aus meinem Texte deutlich hervorgeht, nicht auf verschieden alte Krümmungen, sondern sämmtlich auf junge, eben begonnene. Wenn Kohl bei solchem Material keinen Unregelmässigkeiten begegnet ist, muss es der Zufall oder die bessere Auswahl oder Behandlung der Versuchsobjecte so gefügt

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0087-2

haben; denn daran halte ich gegenüber der Polemik Kohl's (p. 68) auch fest, dass es sehr auf die Vorbehandlung eines Versuchsobjectes ankommt, ob man eine bestimmte Lebenserscheinung ungestört zu sehen bekommt oder nicht. Diese Erfahrung kann man bei jedem Vorlesungsversuche machen; ich brauche nur an die Bewegungserscheinungen der Mimose zu erinnern und ihre Abhängigkeit von der Vorbehandlung der Versuchspflanze.

Die anfängliche Zunahme der Krümmung bei Turgorschwächung hatte ich seinerzeit auf ein stärkeres „Contractionsbestreben" der Concavmembranen zurückgeführt. Meine damaligen Ausführungen wurden dann von verschiedenen Forschern beanstandet[1]) und ich ersehe aus ihren Einwänden, dass meine Darstellung nicht die richtige Erklärung gibt. Ich kann mich allerdings auch nicht der Meinung Reinhardt's anschliessen, dass zwei Membranen, die unter gleicher Zugwirkung standen, sich nach der Aufhebung des Zuges unter allen Umständen mit gleicher Kraft zusammenziehen sollen. Das hängt doch eben von ihrer elastischen Rückwirkung ab; eine vollkommen elastische Membran wird sodann die volle Kraft wieder entfalten, eine unvollkommen elastische wird entsprechend weniger Kraft entwickeln und eine unelastische, nur ductil dehnbare, wird überhaupt keine rückwirkende Kraft entfalten. Aehnlich muss aber das Resultat sein, wenn ein Theil der elastischen Spannung in einer Membran ständig durch Entspannung aufgehoben wird. Bei den elastisch gespannten Membranen sich krümmender Pflanzentheile liegen aber die Verhältnisse jedenfalls complicirter als ich damals glaubte und die einzelnen Factoren, die dabei in Rechnung kommen, sind noch so wenig genau bekannt, dass ich keine erschöpfende Erklärung für die Erscheinung finde, auf die übrigens auch die genannten Forscher verzichten. Nur das möche ich als feststehend betrachten, dass sowohl die anfängliche Zunahme als auch die spätere Abnahme der Krümmung, erstere für qualitative und letztere auch für quantitative Verschiedenheiten in den antagonistischen Membranen sprechen, denn bei gleichartiger Beschaffenheit und gleicher procentiger Verkürzung dürfte der Krümmungsradius bei der Plasmolyse sich nicht verändern.[2])

1) U. a. von M. O. Reinhardt, Das Wachsthum der Pilzhyphen Pringsh. Jahrb. Bd. XXIII, p. 546, und Pfeffer, Energetik p. 247.

2) Ob variable und in den qualitativ verschiedenen Seiten ungleich variable Coëfficienten die Ursache für diese Erscheinung sind oder was sonst dieselbe hervorbringt, habe ich nicht näher untersuchen können. Beim Kautschuk ist die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0088-8

Als die hauptsächlichsten Ergebnisse dieser Untersuchungen sind folgende Punkte hervorzuheben:

1. Die Auffassung von Kohl über die Mechanik der Reizkrümmungen steht mit den beobachteten Thatsachen in Widerspruch; keine einzige der gemachten Beobachtungen kann zu ihren Gunsten angeführt oder ausgelegt werden.
2. Die Einwände, welche Kohl andrerseits gegen die bisherige Auslegung der Versuche und Beobachtungen, insbesondere auch gegen meine Arbeiten in dieser Richtung erhebt, sind durchgehends nicht stichhaltig.
3. Die beobachteten Erscheinungen weisen unmittelbar darauf hin, dass die Convexmembranen beim Krümmungsvorgang stärker (elastisch und plastisch) gedehnt werden als die Membranen der Concavseite, welche in umgekehrter Richtung beeinflusst werden.
4. Dafür, dass die Streckung der Convexmembranen durch Intussusceptionswachsthum vor sich gehe und dieses jene nachweisbaren Veränderungen nur zur Folge habe, sind andererseits keine realen Anhaltspunkte zu finden. Die von Pfeffer beobachteten Entspannungserscheinungen insbesondere zwingen nicht zur Annahme von Intussusceptionswachsthum.
5. Als Erscheinungen, welche bei der Annahme von Dehnungsvorgängen unmittelbar verständlich und erklärlich werden, die aber mit Intussusceptionsvorgängen nicht in gleicher Weise vereinbar sind, wurden uns bekannt:
   a) der mikroskopische Nachweis der Verdünnung, welche die Membranen bei der Streckung erfahren;
   b) die bei collenchymatischen Geweben auffallende relative Verarmung an Trokensubstanz in den Membranen;
   c) die bei dem Dehnungsvorgang nothwendig anzunehmende Qualitätsänderung in der Membran, die sich theils als Quellung (wachsendes Collenchym), theils als veränderte Farbenreaction (Collenchym und Rindenparenchym) deutlich kundgibt;
   d) die bei der Turgorerniedrigung und Plasmolyse auftretenden Bewegungsverhältnisse.
6. Diese Thatsachen sind sämmtlich völlig verständlich und erklärlich, wenn man annimmt, dass die Membranen in ihren Dehnungs-

Variabilität des Elasticitätscoëfficienten bei verschiedener Inanspruchnahme durch dehnende Kräfte bekannt. Jedenfalls ist die beschriebene Contractionsanomalie aber ein Anzeichen qualitativer Verschiedenheit in den antagonistischen Flanken und als solches für unsere Frage allein schon von Bedeutung.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0089-6

verhältnissen vom Protoplasma qualitativ beeinflusst und verändert werden können und zwar in zweierlei Weise:

a) in ihrer elastischen Dehnbarkeit (wie bereits bekannt ist);

b) in ihrer plastischen Dehnbarkeit und daraus folgender Deformation.

Die plastische Deformation kommt durch theilweise oder völlige Entspannung der elastischen Deformation zu Stande. Die Energiequelle für die plastische Deformation ist im Wesentlichen also in der gespeicherten Energie der elastischen Spannung gegeben. Für die qualitative Aenderung der Dehnbarkeit spricht die beobachtete Contractionsanomalie.

7. Für die Umwandlung der elastischen Spannung in eine plastische (nach aussen spannungslose) Deformation ist ein bekanntes Analogen bei der Vulkanisirung des Kautschuks gegeben. Die plastischen Deformationen und Entspannungserscheinungen bei Pflanzenmembranen finden eine zureichende Erklärung durch die Annahme, dass das Protoplasma einen oder mehrere Stoffe abscheidet, der auf die Membran ähnlich einwirkt wie der vulkanisirende Schwefel auf den vegetabilischen Kautschuk.

Soweit die Membranen zur Ermöglichung der Wuchskrümmungen in Mitleidenschaft gezogen werden, geschieht das also allem Anschein nach durch Modification ihrer elastischen und plastischen Dehnbarkeit unter dem Einfluss plasmatischer Einwirkungen. In dieser Veränderung der Membranen ist zwar der Sachlage nach das entscheidendste Moment für die Mechanik der Krümmung gegeben, aber doch keineswegs das einzige. Primär, secundär oder correlativ scheint der Richtungsreiz noch eine ganze Reihe anderer Erscheinungen auszulösen, welche die Krümmung zu einem sehr complexen Vorgang machen, bei dem sehr verschiedene Factoren zusammenwirken und in einandergreifen. Ich erinnere hier nur an einseitige Plasmaansammlungen, einseitige Turgordifferenzen, einseitige Reservestoffanhäufungen. Inwieweit diese Auslösungsvorgänge die Krümmung selbst fördern oder vielleicht gar hemmen, bedarf der Feststellung im einzelnen Falle. Es ist das Verdienst von Pfeffer, die verschiedenen, für die Energetik der Bewegung in Betracht kommenden Factoren nachdrücklich betont, nach ihrer Leistungsfähigkeit gewürdigt und kritisch abgewogen zu haben. Auch der Hinweis auf wechselnde Combinationen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0090-1

aller dieser Factoren bei der Erreichung des sichtbaren Erfolges im Einzelnen trifft das Wesen dieser scheinbar gleichartigen Vorgänge gewiss vollkommen. Ich brauche für Fachgenossen nicht hinzuzufügen, dass Pfeffer auch dem hier angenommenen Dehnungswachsthum eine grosse Bedeutung und Leistungsfähigkeit für Wachsthumsvorgänge überhaupt zuerkennt und es in allen den Fällen wahrscheinlicher findet, in welchen es sich um sehr raschen Verlauf des Wachsthums handelt. — Im Vorhergehenden glaube ich gezeigt zu haben, dass eine Reihe von Gründen dafür spricht, diesen Wachsthumsmodus auch bei den geotropischen Wuchskrümmungen wenigstens der untersuchten Pflanzen anzunehmen.

Bonn, April 1895.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05161-0091-7