Körnchen, im Uebrigen behält es in dieser Flüssigkeit seine Form monatelang unter Trübung. Durch die aufhellende Wirkung des Glycerins werden in den Nectariumzellen auch grosse Zellkerne mit Kernkörperchen sichtbar, deren Contour oft etwas corrodirt erscheint.

Das vollständige Fehlen der Cuticula auf der oberflächlichen, epidermidalen Schicht des Nectariumgewebes deutet darauf hin, dass der aus den Zersetzungsproducten des Metaplasma's, beziehungsweise der transitorischen Stärke gebildete Nectar durch Wanddiffusion durch diese Schicht frei nach aussen dringt. (s. u.)

*R. polyanthemos* besitzt den nämlichen Bau des Nectariums, nur hat das Metaplasma eine etwas hochgelbere Farbe.[1])

(Fortsetzung folgt.)

---

## Beiträge zur Kenntniss der Bewegungen wachsender Laub- und Blüthenblätter.

Von Dr. Carl Kraus in Triesdorf.

(Fortsetzung.)

Im Nachfolgenden theile ich die Beobachtungen mit, welche ich an einigen Arten im Freien zu verschiedener Tageszeit und bei verschiedener Witterung Tag für Tag während der Sommer 1877 und 1878 angestellt habe. Es wurden jedesmal um 6 Uhr Morgens, 10 Uhr Vormittags, 1 Uhr Nachmittags, 5 Uhr Nachmittags und 8 Uhr Abends die Stellungen aufgenommen. Die beobachteten Pflanzen waren von Sonnenaufgang bis etwa 5 Uhr Nachmittags oder etwas länger insolirt. Von jeder Spezies standen viele Individuen nebeneinander. Es ergab sich für Tage mit ähnlicher Witterung auch ein überein-

---

[1]) Jürgens (l. c. pag. 2) hat das Nectarium von *Ranunculus* bereits kurz beschrieben: „Bei *Ranunculus* zeigt das Mikroskop im Grunde des bekannten Honiggrübchens, von dem Schüppchen bedeckt, eine Gruppe kleinzelligen Parenchyms, das nach innen zu unmittelbar an die Gefässbündel grenzt, nach aussen von einer glatten Epidermis bedeckt ist, welche der Cuticula entbehrt. Schon früh zeigen die Zellen des Kronenblattgewebes, später auch die kleinen Zellen transitorische Stärke, die später sich vermindert, während auf der Oberfläche Nectar-Tröpfchen erscheinen. Die Oberhautzellen selbst lassen reichen Gehalt amyloïdischen Metaplasmas erkennen. Es ist mithin anzunehmen, dass aus diesen vorräthigen Stoffen der Honigsaft erzeugt wird, und einfach durch die Haut nach aussen dringt." — Aehnlich auch Martinet l. c. pag. 213, 214.

Universität Regensburg UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0056-5

stimmender Gang in den Veränderungen der Stellungen, so dass es zwecklos wäre, alle Beobachtungen anzuführen. Es genügt, je ein Beispiel für einzelne Tage von bestimmter Witterung herauszunehmen und ein allgemeines Bild der jedesmaligen Stellungen zu entwerfen.

### a. Beobachtungen an *Nicotiana latissima.*

Die Oeffnung des Morgens beginnt bei den älteren Blättern, schreitet von da mit Zunahme des Tages gegen die jüngeren fort. Bei heissem und namentlich windigem Wetter schliessen sich die inneren Blätter über Tag. Abends Schluss, und zwar hebt die Bewegung bereits Nachmittags an, jedenfalls begünstigt durch die bis dahin eintretende Turgescenzabnahme. Die Oeffnung des Morgens besteht entweder in einer allseitig gleichmässigen Ausbreitung der Blätter oder in einer einseitigen Oeffnung gegen die Sonne, so dass jene Blätter, deren Rückseite gegen die Sonne sieht, sich zurück krümmen, während die oberseits beleuchteten aufgekrümmt bleiben. Die jüngsten Blätter öffnen sich ringsum gleichmässig. An Regentagen zeigen die innersten Blätter einen früheren und energischeren Schluss, öfter öffnen sie sich dann überhaupt nicht, während die älteren, aber sonst noch beweglichen Blätter an regnerischen Tagen oft vollständig auch die ganze Nacht über offen bleiben.

Man vergleiche hiemit die oben angeführten Beobachtungen an im Wasser stehenden und an abwelkenden Exemplaren.

### b. Beobachtungen an *Stellaria media.*

Die Blätter verhalten sich im Allgemeinen ähnlich wie die gleich anzuführenden von *Chenopodium*, nur sind sie vielleicht noch empfindlicher gegen intensive Besonnung. Des Morgens beginnen sich erst die äusseren zurückzukrümmen, die inneren folgen später nach. Schon um 10 Uhr Vormittags, je nach Besonnung und Windstärke auch oft früher schon, ist unter Abnahme der Prallheit eine Schlussbewegung oder vollständiger Schluss wahrzunehmen. Die jüngsten Blätter krümmen sich hiebei aufwärts, später auch die älteren, oder diese hängen einfach schlaff herab. Dieser Zustand hält bis gegen Abend an; dann nimmt, wie etwa von 5 Uhr Nachmittag an deutlich zu bemerken ist, die Prallheit wieder zu, es kann sogar wieder vollständige Oeffnung eintreten. Um 8 Uhr Abends ist bereits

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0057-1

mehr weniger vollständige Nachtstellung eingetreten. Bei grosser Hitze und Windigkeit, namentlich mehrere Tage hinter einander, bleiben die inneren Blätter den ganzen Tag geschlossen, werden dann allerdings Abends praller, bleiben aber geschlossen und öffnen sich selbst den anderen Tag Morgens nur schwer. So bei länger dauernder Trockenheit und geringem Thaufall des Nachts. Regen hat im Allgemeinen verschiedene Folgen. Waren die Pflanzen vorher stark welk geschlossen, so bleiben sie geschlossen, unter Zunahme der Turgescenz. In anderen Fällen verzögert sich der Eintritt der Nachtstellung oder diese wird ganz unterdrückt. So kann die Stellung selbst über Tag wechseln.

Beispiel eines Tages mit Regenfall.

6h Vorm. Stark nebelig: Pflanzen prall, innere (jüngere) Blätter geschlossen.

10h Vorm. Heiss, windig: Welker, meist Schluss oder wenigstens Neigung hiezu.

5h Nachm. Vorher Regen: Stellung noch ziemlich wie vorher, aber praller.

6h Nachm. Bewölkt, regnerisch: Ziemlich offen.

8h Nachm. Vorher und zur Zeit starker Regen: Weit offen.

### c. Beobachtungen an *Chenopodium album*.

1. Beispiel eines schönen, ziemlich windstillen Tages.

6h Vorm. Pflanzen prall. Aeltere Blätter ausgebreitet, jüngere zum Theil noch geschlossen. Die Ausbreitung ist ringsum gleichmässig bei allen Pflanzen, welche nicht direkt besonnt werden. Bei den insolirten ist die Oeffnung meist einseitig in der Weise, dass die mit der Aussenseite nach Osten sehenden Blätter zurückgekrümmt sind, während die anderen, oberseits stärker beleuchteten mehr weniger aufgekrümmt bleiben. Manche Individuen sind, obwohl besonnt, allseitig geöffnet. Die älteren Blätter reagiren immer zuerst.

10h Vorm. Meist einseitig gegen die Sonne geöffnet, auch die Stengel ausgiebiger als Morgens gegen die Sonne geneigt. Bei vielen Individuen tritt die Neigung hervor, die Blätter sämmtlich aufzurichten, also Nachtstellung anzunehmen. Pflanzen welkend.

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0058-6

1h Nachm. Im Ganzen wie vorher, es hat aber die Neigung der sämmtlichen Blätter zur Aufkrümmung zugenommen, was freilich auch durch den Stand der Sonne befördert werden muss. Aeltere Blätter schlaff hängend.

5h Nachm. Pflanzen wieder praller. Viele Individuen, welche sich über Tag geschlossen hatten, beginnen sich wieder etwas auszubreiten. Die meisten sind übrigens einseitig gegen die Sonne geöffnet, also jetzt gegen Westen, ebenso sind die meisten Stengel gegen Westen gekrümmt.

8h Nachm. Pflanzen praller. Blätter ringsum aufgekrümmt, innerste am stärksten, ältere oft noch gegen Westen gewendet. Die Bewegung umfasst viele Blätter, sie scheint nach einigen Beobachtungen auch Blätter zu umfassen, welche nicht mehr wachsen, wie überhaupt bei älteren, aber noch beweglichen Organen (ganz im Allgemeinen) die Bewegungen nur mehr Variationsbewegungen sein dürften.

2. Beispiel eines schönen, stark windigen Tages.

Die Stellungsänderungen sind im Ganzen die nämlichen wie vorher, aber die Neigung zum völligen Schluss über Tag tritt noch stärker hervor. Manche Pflanzen sind bereits um 5 Uhr Nachm. völlig geschlossen. Diese haben über Tag so sehr an Turgescenz verloren, dass sie sich auch bei abnehmender Beleuchtung des Nachmittags nicht mehr öffnen konnten, sondern unter Zunahme der Prallheit geschlossen blieben.

3. Beispiel eines Regentags.

6h Vorm. Pflanzen prall, ausgebreitet oder vielfach innere Blätter noch geschlossen.

10h Vorm. Aeltere Blätter ausgebreitet, innere vielfach noch aufgekrümmt, prall.

1h Nachm. Wie vorher.

5h Nachm. Wie vorher.

8h Nachm. Völlig geschlossen, prall.

Ich vermag nicht mit Bestimmtheit anzugeben, ob nicht an Regentagen des Abends Tagstellung bleibt; jedenfalls ist dies höchstens bei den älteren Blättern der Fall. Es ist übrigens daran zu erinnern, dass bei Abends im geschlossenen Zustande auf Wasser gesetzten Pflanzen Oeffnung erst am nächsten Tage Nachmittags eintrat.

---

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0059-5

Es wurde Eingangs erwähnt, dass bei den in der Knospenlage gerollten Blättern der Gramineen durch diese Knospenlage eine ausgiebige Verschiedenheit der Aussen- und Innenseite der Blätter in der Querrichtung der Spreite herbei geführt wird. Ich gedenke hier den Nachweis zu liefern, dass auch diese Verschiedenheit Bewegungen der Blätter bei wechselnder Turgescenz zur Folge hat.

Bei der Entfaltung dieser Blätter rollt sich die Spreite auseinander, der bei der Rollung äussere, weniger gerollte Rand zuerst. Zuletzt wird die Spreite flach oder im Querschnitt oberseits convex. So ist das namentlich bei Blättern mit erheblichen Breitenwachsthum z. B. von *Zea, Panicum miliaceum.* Häufiger aber ist der Fall, dass Ober- und Unterseite im Druck und Gegendruck nicht in der ganzen Spreitenfläche gleich sind, sondern es tritt eine Drehung mit convexer Innenseite ein. Zuletzt wird die Spreite wieder flach oder, was häufiger der Fall ist, sie dreht sich und zwar so, dass die Unterseite convex wird. Man findet aber in verschiedenen Höhen des nämlichen Blattes hierin Verschiedenheiten. Die Umkehrung in der Drehungsrichtung beginnt von der Spitze her und greift bald mehr bald weniger weit gegen die Basis abwärts, während die Basis selbst am häufigsten flach oder oberseits concav wird. Bei manchen Gräsern geht die Drehungsrichtung genau abwechselnd an successiven Blättern, bei anderen immer gleichsinnig u. s. w. Die Einzelheiten dieser Drehungen habe ich noch nicht zur Genüge verfolgt, namentlich bedarf die Art und Weise der Entstehung einer bestimmten Drehungsrichtung bezüglich der mechanischen Momente noch der Aufklärung. Es sei dies auf späterhin verspart, da es für den vorliegenden Zweck nebensächlich ist. Hier genügt es, zu constatiren, dass sehr häufig die Blätter von Gramineen mit gerollter Knospenlage bei ihrer Ausbreitung Drehungen zeigen, mit convexer Innenseite, während späterhin diese Drehung ins Gegentheil umschlägt und dann unverändert fortbesteht.

So lange nun die Blätter überhaupt noch eine oberseits convexe Drehungsrichtung anzunehmen vermögen, lässt sich ein durchgreifender Wechsel in der Drehungsrichtung constatiren. Stellt man solche Pflanzen in Wasser oder legt sie auf Wasser, so nimmt sofort die Drehung mit convexer Innenseite zu; lässt man sie abwelken, so drehen sich die Blätter in entgegengesetzter Richtung, was man beliebig oft wiederholen kann.

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0060-6

Es beweist dies, dass auch hier die Oberseite nur bei ausreichender Feuchtigkeit auch ausreichend zu turgesciren vermag, um der Unterseite gegenüber das Gleichgewicht oder Uebergewicht zu erhalten.

Die Beobachtungen im Freien wurden vor Allem mit *Triticum vulgare* angestellt und in der Regel das oberste Blatt von seinem Hervortreten an bis zum Erlöschen der Bewewegungsfähigkeit verfolgt. Es scheint nicht ganz gleich zu sein, welche Varietät man zur Beobachtung wählt, wie denn ja die Ueppigkeit des Blattwuchses nicht überall die nämliche ist. Ich habe es leider versäumt, die Varietät zu notiren, welche von den zahlreichen von mir cultivirten zur Beobachtung diente.

Stets ergab sich eine Aenderung der Drehungsrichtung oder, wenn die Spreite einfach (der Quere nach) gekrümmt war, eine Aenderung dieser Rollung in der Weise, dass Abends oder nach Regen oder an einem Regentage überhaupt die Oberseite convex wurde, während an sonnigen Tagen die Unterseite überwiegt. Die Blätter sind anfangs ziemlich empfindlich, späterhin nimmt die Empfindlichkeit ab. Es scheint, dass sich Blätter, deren Spreiten während einige Tage nach einander dauernder feuchter Witterung oberseits convex rollten, durch geringe Empfindlichkeit auszeichnen, was sich durch die so beförderte Fähigkeit der Oberseite, dauernd zu überwiegen, erklären würde. Als Beispiele für die oft grosse Empfindlichkeit der Blätter mögen die Beobachtungen einiger Tage eine Stelle finden.

6h Vorm. Schön: Aeltere Blätter oberseits concav, jüngere meist noch oberseits convex, jüngste noch nicht ausgebreitete unterseits convex.

10h Vorm. Schön: Jüngere Blätter unterseits convex, ebenso ältere und jüngste.

1h Nachm. Schön, windig: Wie vorher.

8h Nachm. Bewölkt: Oberseite der jüngeren Blätter beginnt zu überwiegen, an der Spitze der Spreite noch nicht oder es ist die Oberseite bereits überall convex. Die übrigen Blätter praller, aber sonst wie über Tag.

An einem anderen Tage ergab sich:

6h Vorm. Bewölkt, regnerisch: Jüngere Blätter oberseits convex.

10h Vorm. Starker Regen: Wie vorher.

Universität Regensburg UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0061-2

Keine weitere Stellungsänderung während dieses Regentags.

---

Obwohl ausserhalb des eigentlichen Themas liegend, will ich mir gestatten, einige Beobachtungen über den Einfluss der Witterung auf die Stellungsänderungen von Blättern mit empfindlichen Polstern anzuführen, da sich hieraus auch die Erklärung für den „Mittagsschlaf" dieser Blätter ergiebt.[1])

a. Beobachtungen an Papilionaceen, deren Blättchen sich Abends heben.

1. *Trifolium pratense, incarnatum* u. s. w. Die Blättchen breiten sich des Morgens aus, bleiben den Tag über ausgebreitet, um sich gegen Abend wieder zu schliessen. Hiebei ist eine Beeinflussung der Stellung der einzelnen Blättchen durch die Richtung des einfallenden Lichts deutlich zu erkennen. An heissen Tagen erheben sich die Blättchen; es tritt eine Art Nachtstellung ein, an der sich die Richtung der stärkeren Beleuchtung kaum mehr erkennen lässt und die von der eigentlichen Nachtstellung dadurch verschieden ist, dass die Blättchen schlaff werden und sogar oberseits concave Spreitchen bekommen. Dies kann allmählig soweit gehen, dass die Blättchen sich ausbreiten, zuletzt herabhängen. Am Nachmittage solcher Tage nimmt die Prallheit wieder zu, die geschlossenen Blättchen breiten sich wieder mehr aus oder sie bleiben praller werdend auch fernerhin geschlossen. Nach heissen Tagen beobachtet man öfter, dass noch Abends 9 Uhr die Blättchen in der Tagesstellung, d. h. wenigstens offen sind.

2. *Lupinus luteus.* Die Blätter neigen sich genau nach der Sonnenstellung. Die pralle Abendstellung ist die nämliche wie die schlaffe Tagesstellung. In beiden Fällen wenden sich die Blättchen aufwärts, einen nach oben offenen Trichter bildend. Die Tagesstellung besteht in einer stärkeren Ausbreitung der Blättchen, in einer Vergrössernng des Winkels, den sie mit einander bilden. Immer ist die Oeffnung des Trichters gegen die Sonne gekehrt. Diese Neigung gleicht sich erst allmählig aus; der Trichter sieht oft noch 9 Uhr Abends nach Westen, wenn auch die Besonnung längst schon vorüber ist. Mit der

[1]) Vergl. Pfeffer, die periodischen Bewegungen etc. pag. 63.

Universität Regensburg UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0062-7

Zunahme der schlaffen Tagesstellung nimmt die Concavität der Oberseite der Blättchen (der Quere nach) zu. Regen, der zur Ansammlung von Wasser in dem Trichter führen kann, scheint die Aufrichtung des Abends hinauszuschieben.

### b. Beobachtungen an Papilionaceen, deren Blättchen sich Abends senken.

1. *Lupinus albus.* Nachts wenden sich die Blättchen prall abwärts, bei grosser Hitze über Tag aber aufwärts. Gegen Abend nimmt die Prallheit und auch die Ausbreitung wieder mehr und mehr zu, was sich fortsetzt bis zur Nachtstellung. Während bei anderen Pflanzen bei Abnahme der Turgescenz Nachtstellung eintritt, ist dies hier im Einklang mit anderweitigen Beobachtungen an Abends sich senkenden Blättchen anders.

Den Uebergang zwischen den beiden sich so entgegensetzt verhaltenden *Lupinus*-Arten bildet *L. angustifolius.* Hier ist der Trichter Nachts weiter offen als bei *L. luteus*, aber die Polster werden oberseits nie convex. In der Morgenstellung sind die Blättchen von *L. albus* ausgebreitet, von *L. angustifolius*, noch mehr von *L. luteus* nach oben gerichtet.

2. *Soja, Phaseolus.* Die Blättchen wenden sich Abends abwärts, über Tag sind sie in ihrer Stellung sehr beeinflusst von der Richtung, in der die Sonne am stärksten wirkt, indem die stärkst beleuchtete Seite der Polster auch am stärksten verzögert wird. Geht die Intensität der Besonnung weiter, so tritt schlaffe Stellung ein unter Aufrichtung, ohne Rücksicht auf die Richtung der stärksten Beleuchtung.

Beobachtungen an *Soja.* Die Blättchen biegen sich Abends abwärts, über Tag gehen sie mehr weniger in die horizontale, bei stärkerer Beleuchtung, an schönen Tagen, in die aufgerichtete Stellung über. Stellung an heissen Tagen: Das Endblättchen steht mit seiner Längsaxe gerade fort mit dem Stiele oder bildet mit demselben oberseits einen Winkel, oft hängt es seitlich über; die Seitenblättchen stehen meist horizontal mit der Längsaxe, vertikal mit der Fläche und zwar so, dass nach jener Seite hin, gegen welche das Endblättchen seine Oberseite kehrt die Seitenblättchen die Unterseite wenden. Der Winkel des Endblättchens mit dem gemeinsamen Blattstiele entsteht auch dann, wenn die Unterseite des Polsters besonnt wird. Es lässt

Universität Regensburg UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0063-3

sich nicht verkennen, dass Besonnung der Oberseite des Endblättchens die Knickung am Grunde beschleunigt.

Ich nehme keinen Anstand, auch für die Gewebspolster, welche die Ausführung periodischer Bewegungen gestatten, zur Erklärung des antagonistischen Verhaltens ihrer Ober- und Unterseite die nämlichen Umstände beizuziehen wie bei Blättern überhaupt. Auch diese Polster besitzen eine von ihrer Entwickelungsweise herrührende Verschiedenheit in der Wachsthumsfähigkeit der Ober- und Unterseite zur nämlichen Zeit, was sich späterhin als eine Verschiedenheit in der Wasseranziehungsfähigkeit, sowie in der Fähigkeit das Wasser unter verschiedenen äusseren Einwirkungen mehr weniger festzuhalten, äussert, auch dann, wenn das Wachsthum vorüber ist. Es findet mit dem Erlöschen des Wachsthums keine Ausgleichung hierin statt, die Polster bleiben vielmehr in dem bezeichneten Sinne entweder immer hyponastisch wie jene von *Lupinus luteus* und *L. angustifolius*, oder die Oberseite überwiegt zwar, aber nicht dauernd (in dem früher bezeichneten Sinne), sondern nur solange die Turgescenz eine volle ist (Gelenke von *L. albus*, *Robinia*). Ein dauerndes Ueberwiegen der Oberseite, welches wenigstens das Concavwerden dieser Seite nicht mehr aufkommen lässt, scheint bei *Oxalis* vorzukommen. Von dieser Pflanze will ich aber vorerst absehen, weil die Mechanik ihrer Bewegungen noch näher zu verfolgen ist.

Gegen Licht ist jene Seite empfindlicher, welche die überwiegende ist. Ist das Polster epinastisch, so ist es bezüglich der Lichtempfindlichkeit gleich, ob es dauernd oder nur bei voller Turgescenz epinastisch bleibt, da die Oberseite in jedem Falle stärker gehemmt wird, auch wenn dies nicht bis zum Ueberwiegen der Unterseite führt; dagegen ist es nicht gleich bezüglich der Stellung bei entsprechend weit gehender Abnahme der Turgescenz. Nimmt diese weit genug ab, so verschwindet die Empfindlichkeit gegen Licht, es treten jene Stellungsänderungen hervor, wie sie sich aus der Verschiedenheit im Verhalten der an Turgescenz verlierenden Zellen an sich schon ergeben. Sie verhalten sich weiterhin einfach ebenso, wie beim Verwelken überhaupt.

Ist, nach Analogie der Spreiten von Laubblättern, zur entsprechenden Dehnung der oberseitigen Zellen eine grössere Druckkraft nothwendig als in den unterseitigen Zellen, so wird sich selbst bei gleicher Abgabe von Wasser die Wirksamkeit

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0064-9

der Expansionskraft in den oberseitigen Zellen rascher vermindern als in den unterseitigen. Es mag ein Zustand eintreten, in welchem die oberseitigen Zellen sich bereits stärker, die unterseitigen weniger verkürzen. Mag nun aber die Unterseite in Folge der früheren Verkürzung der Oberseite oder in Folge noch grösserer Wirksamkeit der Expansionskraft die längere werden, immer wird Aufrichtung der Blättchen eintreten, auch wenn die Polster bei prallem Zustande epinastisch sind.

Wirkt Licht auf noch pralle hyponastische Polster, so wird die Unterseite stärker verzögert, weil diese die überwiegende ist. So lange die Helligkeitszunahme nicht zuweit geht, werden sich die Blättchen ausbreiten, ohne Rücksicht darauf, von welcher Seite her das Licht einfällt, da die Verschiedenheit der Ober- und Unterseite der Polster gross genug ist, um sich auch bei dieser Beleuchtung noch geltend machen zu können. Nimmt die Intensität der Beleuchtung zu, so lässt sich die ohnehin wohl nur geringe Verschiedenheit beider antagonistischer Hälften bezüglich einer verschiedenen Empfindlichkeit in der Beleuchtung nicht mehr erkennen, sondern es reagirt jene Seite stärker, welche stärker beleuchtet wird. In diesem Stadium verhalten sich die Blättchen analog jenen von *Chenopodium*, bei welchen im Schatten oder bei nicht zu intensiver Beleuchtung gleichmässige Ausbreitung eintritt, bei stärkerer Beleuchtung aber der Effekt einseitiger Beleuchtung überwiegt. Geht die Turgescenzabnahme durch Verdunstung oder Besonnung noch weiter, so wird die Empfindlichkeit gegen Licht überhaupt verschwinden, es werden die oben für weitere Turgescenzabnahme dargelegten Stellungsänderungen zu Tage treten, die Blättchen werden sich schliessen ohne Rücksicht auf die Richtung der Beleuchtung, ganz wie dies die Blätter von *Chenopodium*, *Nicotiana*, *Silene* u. s. w. unter gleichen Umständen thun. Geht die Erschlaffung noch weiter, so werden die Blättchen in Folge des eigenen Gewichts sich ausbreiten, scheinbar Tagstellung annehmen, von derselben durch grössere Schlaffheit verschieden, der Vorläufer des Abwärtshängens.

Steigt die Turgescenz des Abends, so werden in Folge des Welkens geschlossene Blättchen sich um so fester schliessen, steigt sie unter Tags, so können sie sich auch wieder öffnen. Waren sie bereits in die welke Ausbreitungsstellung übergegangen, so müssen sie sich erst soweit erholt haben, dass sie

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0065-5

# FLORA.

62. Jahrgang.

№ 5. Regensburg, 11. Februar 1879.

**Inhalt.** Carl Kraus: Beiträge zur Kenntniss der Bewegungen wachsender Laub- und Blüthenblätter. (Fortsetzung.)

## Beiträge zur Kenntniss der Bewegungen wachsender Laub- und Blüthenblätter.

Von Dr. Carl Kraus in Triesdorf.

(Fortsetzung.)

Der Unterschied von sich in der gewöhnlichen Weise verhaltenden Blättern gegenüber den periodisch beweglichen beruht darauf, dass bei ersteren erst die eine, dann die andere Seite ein für allemal überwiegt, während bei den letzteren bald die eine bald die andere convex wird. Es kann daher weniger auffallen, dass selbst Pflanzen nächster Verwandtschaft sich hierin verschieden verhalten, da kein prinzipieller Unterschied zwischen beiden Reihen vorhanden ist.

Freilich setzt der bewegliche Zustand verschiedene besondere Bedingungen voraus. Erstens eine entsprechende Empfindlichkeit gegen Schwankungen in der Beleuchtung, überhaupt in den äusseren Agentien der Bewegung, was ohne Zweifel bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden ist. In Folge der Entwickelungsweise der Blätter ist eine gewisse Verschiedenheit der beiden antagonistischen Gewebscomplexe gegeben bei den periodisch beweglichen ebenso wie bei den nur autonom und nur einmal eine Bewegung ausführenden, eben den ge-



urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0067-6

wöhnlichen Blättern. Bei gleicher Empfindlichkeit darf die Grösse der Differenz in der gleichzeitigen Wachsthumsfähigkeit von Ober- und Unterseite nicht zu gross sein. Dies ist die zweite Bedingung des beweglichen Zustands, falls die Bewegung mit einem Ueberwiegen der vorher concaven Seite verbunden sein soll.

Nach Pfeffer beruhen die Bewegungen periodisch nutirenden Organe unter dem Wechsel der Beleuchtung darauf, dass Aussen- und Innenseite hievon in ungleicher Weise d. h. zwar in identischer Weise, aber ungleich rasch beeinflusst werden. Je grösser nun die Differenz zu Gunsten der einen oder anderen Seite ist, um so schwerer wird bei gleicher Empfindlichkeit und gleicher Intensität der äussern Agentien eine Umkehr in der Stellung stattfinden. Ueberwiegt z. B. die Oberseite, sei es dauernd, sei es nur in Folge des Zustandes voller Turgescenz, sehr energisch, so wird eine Umkehr zu Gunsten der Unterseite selbst dann unterbleiben, wenn Umstände eintreten, welche die Oberseite verzögern, wenn die Verzögerung der vorhandenen Längendifferenz beider Seiten nicht entsprechend weit genug gehen kann. Ist die Oberseite weniger ausgiebig überwiegend, so wird der nämliche Grad der Hemmung Geradestellung der Spreite oder Ueberwiegen der Unterseite herbeiführen können. Gerade bei beweglichen Organen findet man, dass sich oft bei Fernhaltung von Schwankungen in Temperatur und Beleuchtung die antagonistischen Complexe an den vorzugsweise empfindlichen Stellen vollständig oder fast vollständig das Gleichgewicht halten können, während Ueberwiegen der einen Seite erst durch die Einwirkung der bezeichneten Agentien hervortritt. So ist der bewegungsfähige Theil der Perigonalzipfel von *Crocus* an den geschlossenen Blüthen gerade oder schwach gekrümmt, bei *Oxalis* stellt sich die bewegliche Zone im geschlossenen Zustande ziemlich gerade[1]) u. s. w.

Dafür, dass die Differenz von Ober- und Unterseite speziell bei Blättern von *Chenopodium album* nur gering ist, spricht auch der Umstand, dass sich diese Blätter im vorgerückteren Zustande genau nach der Sonne richten, während jüngere Blätter sich bei Zunahme der Beleuchtung einfach zurückkrümmen, ohne Rücksicht auf die Richtung der stärkeren Beleuchtung. Aeltere Blätter verhalten sich hierin wie multilaterale, ringsum gleich-

[1]) Vergl. Pfeffer, physiologische Untersuchungen pag. 165.

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0068-2

wachsende Stengel von *Chenopodium*, *Cannabis*, *Helianthus tuberosus* u. s. w., welche auf jener Seite im Wachsthum stärker verzögert werden, welche von der Sonne zunächst getroffen wird, so dass sie der Sonne folgende Stellungen annehmen. Freilich wohl werden die Blätter späterhin überhaupt empfindlicher, aber es kommt doch auch in Betracht, dass bei jungen Blättern die Differenz zwischen Ober- und Unterseite noch grösser, daher die Krümmung der Spreite gegen die Axe des Abends, ihre Rückkrümmung des Morgens noch stärker ist. Es bedürfen deshalb auch jüngere Blätter zur Ausführung einer Bewegung einer grösseren Beleuchtungsintensität als ältere Blätter, wie aus den bereits oben angeführten Beobachtungen zur Genüge hervorgeht. Bei jungen Blättern vermag die Beleuchtung, auch wenn sie direkt die Oberseite trifft, diese nicht ausreichend zu verzögern, dass die Unterseite das Uebergewicht erhalten könnte.

Wie sich bei *Chenopodium* jüngere und ältere Blätter je nach der Beleuchtungsintensität verschieden verhalten, so gilt dies für andere Pflanzen bezüglich sämmtlicher Blätter. Der Begriff der Empfindlichkeit, der Zustand der Beweglichkeit ist demnach ein sehr relativer. Die Blätter von *Nicotiana latissima* bedürfen zur Ausführung periodischer Bewegungen viel stärkerer Beleuchtung über Tag als jene von *Chenopodium*, sie reagiren daher bei gemässigter Beleuchtung überhaupt nicht. Wir müssen annehmen, dass es für jedes Blatt je nach seinem Alter, dann für die Blätter verschiedener Pflanzen verschiedene Grade der Beleuchtungsintensität giebt, unter denen erst sie im Stande sind, Bewegung auszuführen. Freilich tritt für manche Blätter der Gleichgewichtszustand der antagonistischen Hälften erst dann ein, wenn das Licht vollständig entzogen wird. Aus Pfeffer's Untersuchungen geht auch hervor, dass das Verhältniss der gegenseitigen Ausdehnung von Ober- und Unterseite im Finstern ein anderes ist als im Lichte.

Eine weitere Stütze dafür, dass eine im Verhältniss zur Empfindlichkeit nicht zuweit gehende Differenz von Ober- und Unterseite Bedingung der Bewegungsfähigkeit ist, bietet der Eintritt des Verlusts der periodischen Bewegung bei *Chenopodium*, *Stellaria* u. s. w., auch bei normalem Beleuchtungswechsel, wenn durch reichliche Wasserzufuhr die gerade überwiegende Seite energisch befördert und hiedurch die Wachsthumsdifferenz erhöht wird.



urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0069-0

Die erst hyponastischen, dann epinastischen gewöhnlichen Blätter vollführen eine autonome, einmalige Bewegung. Die Gesammtspreite wächst in die Länge, die Unterseite ist in der Wasseranziehungsfähigkeit voraus; je älter diese Seite wird, je weiter sie der Oberseite vorauseilt, um so mehr vermindert sich die Fähigkeit weiterhin Wasser anzuziehen und das aufgenommene festzuhalten gegenüber der sich steigernden Wasseranziehung der Oberseite. Ueberwiegt letzteres, ist die Wasseranziehung der oberseitigen Zellen ausreichend gestiegen, so wird das stärkere Wachsthum auf die Oberseite übergehen. Beide Seiten verhalten sich hierin zu einander wie ältere und jüngere Zellen überhaupt. Die jüngeren erreichen bei einem gewissen Stadium eine der Art gesteigerte Wasseranziehungsfähigkeit in Folge der fortschreitenden Veränderungen der Protoplasmamicellen durch die Einwirkung der Wachsthumsbedingungen, dass sie jene der älteren Zellen, in welchen die Fähigkeit, Wasser festzuhalten mit zunehmendem Wassergehalte abnimmt, überwiegt, wodurch letztere im Wachsthum herabgesetzt werden.

Es sei hier die Bemerkung eingeschaltet, dass die nämlichen Beziehungen aus dem nämlichen Grunde in einer die grosse Periode des Längenwachsthums beeinflussenden Weise beim Längenwachsthum sich äussern müssen.

An die Region des intensivsten Längenwachsthums stossen nach aufwärts zu solche Zellen, welche in der Wasseranziehungsfähigkeit noch weiter zurück sind, weil sie jünger sind. Alle Zellen streben aber Wasser anzuziehen; die Fähigkeit hiezu nimmt mit der Verkleinerung und Spaltung der Protoplasmamicellen durch den Einfluss der Wachsthumsbedingungen zu, die Fähigkeit Wasser festzuhalten aber ab. Die Zellen trachten einander Wasser zu entziehen. Ueberwiegt nun die Wasseranziehung der jüngeren über die Wasserfesthaltung der älteren, so wird in letzteren das Wachsthum verlangsamt, der Schluss der grossen Periode beschleunigt. Die nächst jüngeren Zellen nehmen aber der Wasseraufnahme aus den älteren entsprechend nicht an Volum zu, weil ihre eigene Wasseranziehung noch nicht so weit ist, dass sie jene der sich anschliessenden noch jüngeren Zellen überwiegen und hiedurch das den älteren Zellen entzogene Wasser allein verwenden könnten. Die Gesammtverlängerung dauert fort, ist aber in diesem Zeitpunkt geringer als im verausgehenden und nach-

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0070-1

folgenden, wegen dieser Ausgleichung der Wasservertheilung. Da auch die Auspressung von Wasser auf der Veränderung der Protoplasmamicellen durch den Einfluss der Wachsthumsbedingungen, auf ihrer grossen Periode, beruht, so müsste sich hier ein ähnliches Verhältniss geltend machen zwischen den älteren, bereits Wasser auspressenden und den jüngeren noch nicht auspressenden, aber wegen der gegenseitigen Beziehungen in der Wasseranziehung. Ich will hier nicht weiter verfolgen, in wieferne diese Verhältnisse bei einer Periodizität des Gesammtwachsthums, des Saftausflusses in Betracht kommen.

Um zu den Blättern zurückzukehren, wird je nach der Differenz von Ober- und Unterseite der Uebergang des Wachsthums von der Unterseite zur Oberseite verschieden früh eintreten. Hiernach muss sich aber auch der Zeitpunkt richten, in welchem die durch das Wachsthum beeinflussende äussere Reize hervorgerufenen Bewegungen beginnen.

Sind die Blätter bereits im hyponastischen Zustande empfindlich, die Differenz zwischen Ober- und Unterseite entsprechend gering, so werden die Blätter bereits in diesem Wachsthumszustande Bewegungen machen: Oeffnungsbewegungen bei Zunahme der Beleuchtung, Schlussbewegung bei Abnahme derselben; weil das Ueberwiegen der Oberseite nicht Folge des gesteigerten Wachsthumszustandes dieser Seite, sondern Folge der relativ stärkeren Verzögerung der empfindlicheren, weil vorgeschritteneren Unterseite ist. Ist die Verzögerung vorüber, so wird auch die Unterseite sofort wieder überwiegen.

Mit zunehmendem Wachsthum steigt die Empfindlichkeit, mindert sich auch oft die Differenz zwischen Ober- und Unterseite, so dass die Bewegung bei verschiedenem Alter der Blätter beginnen kann. Ist die Empfindlichkeit im hyponastischen Zustande zu gering, die Differenz beider Seiten zu gross, so wird bei Zunahme der Beleuchtung wohl die Krümmung gegen den Stamm abnehmen, ohne dass aber dies zu einer Oeffnung führt. Immerhin aber ist die Möglichkeit zu periodischen Bewegungen gegeben, wenn das Blatt epinastisch geworden ist. Vermag Beleuchtung die Oberseite eines Blattes in diesem Zustande ausreichend zu verzögern, so wird bei Steigerung der Beleuchtung die Oeffnungskrümmung sich verflachen und Krümmung nach aufwärts eintreten. Bei epinastischen Blättern ist die

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0071-7

Oberseite die empfindlichere, darum Schluss bei Tag, Oeffnung bei Nacht.

Die nämlichen Umstände sind auch für das Verhalten der Ober- und Unterseite empfindlicher Polster bei Wechsel der Beleuchtung namhaft zu machen; auch hier wird bei Abnahme der Beleuchtung jene Seite überwiegen, welche bei Beginn der Bewegungsfähigkeit in dem bereits früher bezeichneten Sinne die überwiegende war.

Einen Fall periodischer Beweglichkeit, die erst an epinastischen Blättern hervortritt, hier aber die Oberseite nicht bis zur Umkehr der Stellung zu beeinflussen vermag, bieten junge Blätter von *Cannabis sativa*. Diese krümmen sich Abends energisch abwärts, über Tag werden die Stiele mehr und mehr gerade. Die noch hyponastischen Blätter zeigen keine Bewegung. Die Epinastie überwiegt so sehr, dass kein Beleuchtungszustand das Längenverhältniss zu Gunsten der Unterseite umzukehren vermag. Ueber Tag erschlaffen die Blätter, Abends werden sie prall, an sonnigen wie an Regentagen.

Geht man den Ursachen nach, welche bei der Ausbildung der grösseren oder geringeren Differenz von Ober- und Unterseite mitgewirkt haben mögen, so lassen sich deren sehr verschiedener Kategorien ausfindig machen.

1. Wenn wir die Qualität der Zellen vom Gipfel des Vegetationspunkts nach abwärts verfolgen, so finden wir, dass dieselben im Allgemeinen dem energisch wachsenden Zustande um so näher sich befinden, je weiter abwärts wir gehen. Wenn nun eine Neubildung in Form einer Hervorwölbung entsteht, so wird dieselbe nicht in allen Regionen aus gleichwerthigen, weil ungleichaltrigen, Zellen bestehen. Die unteren, der späteren Aussenseite der Blätter angehörigen sind in dem zum Wachsthum führenden Micellarzustande der Protoplasmen bereits weiter vorgeschritten, beginnen daher überwiegend zu wachsen. Möglicher Weise nun ist die Verschiedenheit der Zellen von unten nach oben in der bezeichneten Beziehung bald grösser bald geringer, also auch die Differenz in der Energie des gleichzeitigen Wachsthums beider Seiten.

2. Die von Anfang vorhandene Differenz prägt sich späterhin um so entschiedener aus, je geringer die Energie des Gesammtwachsthums sich gestaltet. Diese ist eine geringere bei geringerer Feuchtigkeitszufuhr, bei stärkerer Beleuchtung, bei niederer Temperatur. Dementsprechend findet man, dass Blätter

Universität Regensburg UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0072-3

z. B. von *Erodium cicutarium* bei freiem Stande ebenso wie bei niederer Temperatur sich energisch an den Boden andrücken, während sie bei gemässigter Beleuchtung, reichlicher Feuchtigkeit und über Sommer sich entweder energisch aufkrümmen oder in der Anlagerichtung fortwachsend gerade Mittelrippen erhalten. Dann zeigt sich die Epinastie nur in den ältesten, bereits in der ersten Zeit gebildeten Blatttheilen. Aehnlich bei vielen anderen Pflanzen. So drücken sich die Blätter der Rosette von *Hypochoeris radicata* Winters so energisch an den Boden, dass sich nach dem Ausziehen der Pflanzen die Rosette fast kugelig zusammenballt. Die Blattstiele von *Geranium molle*, *Trifolium pratense* drücken sich ebenso an den Boden an wie die älteren Blätter von *Conium maculatum* u. s. w. Ist auch bei diesem Andrücken an den Boden analog dem Andrücken vieler Sommers negativgeotropischer Stengel[1]) positiver Geotropismus betheiligt, so beweisen doch die angegebenen Thatsachen auch, dass die Differenz zwischen Ober- und Unterseite sich bei energischem Wachsthum mindert, bei gemindertem steigert.

In wieferne aber solche Umstände bei der Bewegungsfähigkeit massgebend eingreifen, vermag ich für specielle Fälle mit keiner Beobachtung an periodisch beweglichen Blättern zu belegen.

3. Von sehr grosser Bedeutung für die Ausbildung der grösseren oder geringeren Differenz von Ober- und Unterseite der Blattorgane sind Ursachen rein mechanischer Art. Es liesse sich hier ein Kapitel von grosser Ausdehnung einschalten, das späterhin auch eingehende Bearbeitung finden wird. Für den vorliegenden Fall mögen einige einschlägige Beispiele als Andeutungen genügen.

Wenn die Axe, an der ein junges Blatt aufgetreten ist, rasch in die Länge wächst, rasch nach einander neue Blätter anlegt, so wird die Ausbildung der Oberseite sich anders gestalten, als wenn die Axe nicht in die Länge, vielleicht in die Dicke wächst und von den Blattanlagen überragt wird. Ersteren Falls wird der Druck von innen her durch den Stamm auch das sich krümmenwollende Blatt der Innenseite in die Länge zerren, die Differenz zwischen Aussen- und Innenseite vermindern; letzteren Falls wird die Aussenseite so recht Gelegen-

[1]) C. Kraus. Ursachen der Richtung wachsender Laubsprosse. Flora 1878. Nro 21—23.

Universität Regensburg UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0073-9

heit haben zu überwiegen, vielleicht sogar vollständige Einrollung herbeiführen.

Bei Blüthenorganen handelt es sich in ähnlicher Weise um Stellung und gegenseitiges Entwickelungsverhältniss der einzelnen Blüthenorgane. Je rascher und gleichmässiger sämmtliche Blüthentheile heranwachsen, um so geringer kann sich allenfalls die Differenz beider Seiten etwa der Blumenkrone gestalten. Bei Blüthen wie von *Solanum tuberosum*, deren Andröceum und Gynäceum in gleichem Masse wie die Corolle heranwachsend von innen her auf diese geeigneten Druck ausüben, wird die Differenz beider Seiten nicht so beträchtlich ausfallen wie etwa bei Blüthen mit geräumigem Boden, der eine Einrollung gestatten kann. Oder wenn die oberen Ränder einer Corolle geschlossen zusammenstossen, werden sie sich durch den gegenseitigen Druck hindern unterseits stärker zu wachsen, eventuell also den Uebergang in bewegungsfähigen Zustand fördern.

Wie bereits angegeben, stellt sich die empfindliche Region bei Beseitigung äusserer Reize oft gerade. Die Neigung hiezu wird bei manchen Blüthen auf Wasser so energisch, dass dieselbe keine weitere Bewegung zulässt, vielleicht weil die Differenz überhaupt sich ganz ausgleicht. Die oberen Theile, die Ränder solcher Blüthen werden oft dauernd, jedenfalls aber auf Wasser epinastisch, entsprechend der in der Knospenlage vorhandenen grösseren Differenz zu Gunsten der Aussenseite. Jene Blüthentheile, welche in der Knospenlage einerseits ausgiebig concav waren, können späterhin auch auf dieser Seite energisch convex werden z. B. die Zungen von *Calendula pluvialis*, welche in der Knospenlage (der Quere nach) einwärts gekrümmt waren.

Auch die bereits beschriebene Verschiedenheit im Verhalten der Zungenblüthen von *Calendula officinalis* und *C. pluvialis* findet in derlei mechanischen Verhältnissen zur Zeit der Entwickelung ihre Erklärung. Bei beiden Arten wird die empfindliche Basis beim Schluss ausser oder auf Wasser unterseits convex, die Zungen aber werden bei ersterer Species unterseits convex (jüngste Blüthen) oder die Krümmung nimmt ab (ältere Blüthen) oder es tritt oberseits Convexität auf. Bei letzterer Art werden die Zungen der Hauptsache nach gerade.

Die beiderlei Blüthen sind bei ihrer Entwickelung verschiedenen Druckverhältnissen ausgesetzt. Während bei *C. offi-*

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0074-5

*cinalis* die Scheibe des Körbchens energisch in die Breite wächst, ist dies bei *C. pluvialis* nicht der Fall. Hiedurch unterliegen die Randblüthen ersterer Art einem stärkeren Druck zwischen den Deckblättern und der Scheibe, was die Entstehung und Ausbildung der Convexität der Aussenseite befördern muss. Ferner wachsen die Randblüthen von *C. officinalis* sehr langsam, jene von *C. pluvialis* sehr rasch und frühzeitig. Hiedurch kommen die Zungen sehr bald über die Scheibe zu stehen, und es ist die Gelegenheit zur Ausgleichung der Wachsthumsverschiedenheit von Ober- und Unterseite viel eher gegeben. Die Zungen sind schon gerade, wenn sie bei *C. officinalis* noch unterseits stark convex sind. Dafür aber können sie bei ersterer Art der Quere nach sich einkrümmen, bei letzterer aber nicht.

---

Die Mechanik der Vorgänge, welche den vorausgehend behandelten Erscheinungen zu Grunde liegen, ist bezüglich der zur Geltung kommenden inneren Momente zur Zeit, vielfach sicher für immer, nur zugänglich auf dem Wege der Combination.

Ausgehend von der durch Nägeli begründeten Vorstellung von der Micellarconstitution organisirter Gebilde habe ich es versucht[1]), dem bei consequenter Verfolgung dieser Theorie sich ergebenden Zusammenhange zwischen den Veränderungen der Protoplasmen im Verlaufe des Wachsthums, ihrer Selbstbeweglichkeit, ihrer Reizbarkeit u. s. w. nachzugehen. Es ergab sich, dass die verschiedenen im Protoplasma oder durch Vermittelung seiner Micellarconstitution vor sich gehenden Erscheinungen auf ein gemeinsames Princip zurückgeführt werden können. Dies besteht in den Aenderungen der Grösse der Micellen, ihrer Vergrösserung durch Neuauflagerung oder ihrer Verkleinerung durch Spaltung oder Abspaltung anderweitiger Moleküle, dann in den in Folge dieser Vergrösserung oder Verkleinerung, Vermehrung oder Verminderung der Micellen sich ergebenden Aenderungen im Wassergehalte der Protoplasmen. Ganz die nämliche Aenderung der Micellaronnstitution, welche erst zur Theilungsfähigkeit führt, ist es auch, welche im weiteren Verlaufe zum Zustande der vorwiegenden Volumvermehrung führt, die nämliche, welche die grosse Periode des Wachsthums bedingt und die in gleichem Masse fortschrei-

[1]) C. Kraus, Beiträge zu den Prinzipien etc.

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0075-0

tende Bewegungsfähigkeit der Protoplasmen. Ich musste dazu gelangen, der Wasseranziehungsfähigkeit der Protoplasmen als Folge der micellaren Veränderungen eine grosse Bedeutung beizulegen für das Zustandekommen des Druckes des Zellinhalts auf die Membran. Auf diesem Wege konnte man sich eine Vorstellung machen von dem Zustandekommen eines Druckes in der Höhe, wie er in Wirklichkeit bei wachsenden Zellen beobachtet werden kann, ohne dass man im Stande ist, entsprechende Quantitäten entsprechender Stoffe im Zellsafte nachzuweisen, die durch ihre osmotische Wirksamkeit einen entsprechenden Druck zu Stande bringen könnten.[1])

[1]) H. de Vries weist in seinen Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung (pag. 32) auf die sehr geringe Conzentration des Zellsafts in jungen, sich rasch streckenden Zellen hin. „Hieraus folgt also, dass die Stoffe, welche in wachsenden Zellen die Anziehungskraft für Wasser bedingen, solche sind, welche bei geringer Conzentration schon eine bedeutende Anziehung besitzen. Als sicher darf man annehmen, dass hier solche Körper eine Rolle spielen, welche eine ungefähr ebenso starke Anziehung zu Wasser besitzen als die (genannten) salpetersauren Salze und Chlormetalle. Vielleicht sind es diese selbst, vielleicht auch andere, mit ihnen in dieser Eigenschaft übereinstimmende Verbindungen. Die Wahrscheinlichkeit dieser Behauptung können wir durch einige Controlversuche noch bedeutend vergrössern . . . Vielleicht wird es späteren Forschungen gelingen, durch chemische Analysen des isolirten Marks wachsender Pflanzentheile die im Zellsafte vorhandenen Stoffe quantitativ nachzuweisen und so, durch Vergleichung ihrer Wasser anziehenden Kraft, die aufgeworfene Frage endgiltig zu lösen." — Also hierin sind wir über die Grenzen der Wahrscheinlichkeit noch nicht hinausgekommen. Machen die Protoplasmen wirklich eine in der auseinandergesetzten Weise vor sich gehende Aenderung ihrer Micellen durch, so muss auch diesen eine wesentliche Mitwirkung bei Herstellung der Druckkräfte der Zellen zugeschrieben werden. — Nach Pfeffer (Osmotische Untersuchungen pag. 168 ff.; zur vorausgehenden Frage ebendas. pag. 179, 180) wird der zur Dehnung der Wand erforderliche Druck durch osmotische Wirkung des Zellsafts erzeugt. „Die im Protoplasma gelöst enthaltenen Stoffe müssen natürlich auch einen ihrer Leistung innerhalb der Plasmamembran entsprechenden osmotischen Druck zu Stande bringen, doch muss hier auch in Erwägung gezogen werden, ob und wie weit der Protoplasmakörper vermöge seiner spezifischen Struktur und Eigenschaften andere als osmotische Druckkraft zu entwickeln vermag. Solches ist in der That der Fall, doch sind diese Druckkräfte gegenüber der hydrostatischen nur gering und kommen wohl für die Gestaltsänderung des Protoplasmakörpers, aber nicht für den unter Umständen sehr hohen Druck in Betracht, welchen der Zellinhalt gegen die Zellhaut ausübt." Hierauf folgt eine Anführung verschiedener Thatsachen, welche zeigen, „wie nicht nur im Druck hydrostatisch fortgepflanzt wird, sondern auch, dass weder das Innere des Protoplasmas noch seine peripherische Umkleidung einen Widerstand entgegensetzen, welcher dem

Universität Regensburg UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0076-6

Mit fortschreitendem Wachsthume werden die Protoplasmen wasserreicher, ihre Micellen entfernen sich von einander in Folge der Abnahme ihrer Grösse, die Menge des intermicellaren Wassers nimmt zu, hiemit aber die Fähigkeit, dasselbe seiner Gesammtmenge nach mit ausreichender Kraft festzuhalten, ab. Je weiter dieser Zustand vorgeschritten ist, um so leichter wird bei der Spannung, unter der das Protoplasma steht, unter Umständen, welche die Moleküle in energische Bewegung setzen, ein Theil dieses intermicellaren Wassers austreten, die Zelle wird sich contrahiren. Da im Innern Hohlräume mit osmotisch wirksamen Inhalte vorhanden sind, existirt ein steter Druck von Innen her auf den Wandbeleg; wenn einmal das Gleichgewicht der Anziehung zwischen Wasser und Micellen gestört ist, kann auch Wasser aus den Vacuolen austreten, was um so mehr die Volumabnahme befördern muss, da die elastisch gespannte Haut den Wasseraustritt begünstigt. Offenbar stellt sich so auf dem Wege der Veränderung der Protoplasmen im Verlaufe des Wachsthums ein labiler, gegen die Moleküle in Bewegung setzende Einflüsse empfindlicher Gleichgewichtszustand her.

Indessen setzt ein in dieser Weise empfindlicher Zustand durchaus nicht identische Qualität der Micellarconstitution voraus. Es wird vielmehr Alles, was den Druck im Zellinnern erhöht, auch die Möglichkeit, bei Erschütterung des Gleichgewichts Wasseraustritt eintreten zu lassen, begünstigen falls die sonstigen Bedingungen gegeben sind. Zellen im Gewebsverbande werden wohl die Reizbarkeit eher erlangen und länger behalten als solche, welche nicht durch benachbarte Zellen in

---

Cahäsionszustande eines festen Körpers entsprechen würde." Im Allgemeinen wird gefolgert, dass ein irgend erheblicher Druck in Protoplasma nur auf osmotischem Wege zu Stande kommen kann. Hiemit übereinstimmend sind auch die Vorstellungen, welche sich Pfeffer von plötzlichen Druckabnahmen, wie sie bei Reizbewegungen vorkommen, macht. — Ich halte den gesammten Zellinhalt für massgebend bei der Entstehung des Druckes; das Protoplasma selbst verhält sich so zu sagen wie ein in der Zelle befindlicher, sich allmählig auflösender Körper, der sich von einem zähflüssigen Körper in sicherlich sehr wesentlicher Weise durch die immer weiter gehende, zu Wasseranziehung führende Veränderungen der Micellen unterscheidet. Vermöge dieser Veränderungen bildet es eine stete Quelle für Anziehung neuer Wassermengen, auch dann, wenn es bereits zähflüssig geworden ist. Wie sich die Relation zwischen Protoplasma und Zellsaft im Verlauf des Wachsthums innerhalb derselben Zelle gestaltet, will ich nicht weiter verfolgen.

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0077-2

ihrer Vergrösserung gehindert werden. Nehmen wir z. B. an, ein Zellcomplex würde zu Folge der Qualität der Micellen noch wachsen, wird aber durch Verbindung mit anderen Elementen in der entsprechenden Ausdehnung gehindert, so wird der Druck in diesen Zellen um so höher steigen, um so näher die Möglichkeit einer Ueberwindung des Filtrationswiderstandes des Protoplasmas bei äusseren Einwirkungen gerückt erscheinen. Vielleicht spielen die Gefässbündel in den beweglichen Polstern eine solche hemmende Rolle. Nach Pfeffer erreichen die Zellen der Gewebspolster von *Mimosa* niemals das Maximum der Expansionsfähigkeit.

Alle jene Umstände werden zur Auslösung einer Bewegung geeignet erscheinen, welche das labile Gleichgewicht der Wasseranziehung der Protoplasmen zu erschüttern, somit deren Filtrationswiderstand zu überwinden vermögen, freilich so, dass der nämliche Reiz verschiedene Folgen hat je nach der spezifischen Empfindlichkeit der Protoplasmen. Es sei zuerst von den Variationsbewegungen die Rede.

Steigerung der Temperatur erhöht die Molekularbewegung, entfernt die Micellen von einander und erhöht so vorerst die Empfindlichkeit. Ueber einen gewissen Grad hinaus werden aber die Protoplasmen unfähig, die volle Wassermenge zwischen den Micellen und dadurch in den Hohlräumen zurückzuhalten, der Turgor wird abnehmen, die Zellen werden welken, trotz Wasserzufuhr. Nimmt die Temperatur wieder ab, so kann sich auch die frühere Turgescenz wieder herstellen. Wie die Widerstandsfähigkeit der Protoplasmen gegen die Wachsthumsbedingungen überhaupt ist dieselbe auch gegenüber der Temperatur verschieden und hiemit übereinstimmend wird in verschiedenen Zellen bei verschiedenen Temperaturgraden erst die ausreichende Empfindlichkeit, dann die Ueberschreitung des Filtrationswiderstandes eintreten.

Auch Zunahme der Beleuchtung erschüttert das Gleichgewicht der Wasseranziehung durch die Protoplasmamicellen. Wenn die den Zellen hiedurch mitgetheilte Kraft anfangs, analog der anfänglichen Wirkung der Wärme die Entstehung des empfindlichen Zustandes befördern mag, in soferne durch Auseinandertreiben der Micellen die Empfindlichkeit zunimmt, so wird über diesen Zustand hinaus die nämliche Benachtheiligung hervortreten wie durch zu hohe Temperatur: Die Protoplasmen werden unfähig werden, eine grössere Wassermenge

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0078-8

festzuhalten, das Volum der Zellen wird sich verkleinern, zuletzt Welken eintreten. Reagiren die stärker beleuchteten Zellen auch stärker, so tritt positiv heliotropische Krümmung ein ohne Wachsthum der Hinterseite. Der Grad der Beleuchtung, welcher die Empfindlichkeit erhöht, scheint sehr bald einzutreten[1]). Weiterhin nimmt die Expansionskraft ab, stärker in der empfindlicheren Seite.

Jedem Grade der Temperatur und Beleuchtung entspricht ein bestimmter Wassergehalt der Protoplasmen. Treten Aenderungen in ersteren ein, so ändert sich auch der Wassergehalt. Hatte der Zellinhalt Wasser abgegeben bei Zunahme der Beleuchtung, so wird er davon wieder aufnehmen, wenn die Beleuchtung abnimmt, ohne dass sich aber desshalb hiemit sofort ein Gleichgewichtszustand herzustellen braucht. Es mögen die Zellen eine über den Gleichgewichtszustand hinausgehende Wassermenge aufnehmen und sich mehr ausdehnen, als dem Gleichgewichtszustande entspricht, besonders da diese Zellen ohnehin oft ihr Wasserbedürfniss nicht zu befriedigen im Stande sind; dadurch werden die Zellen der antagonistischen Seite beeinflusst, comprimirt, hiedurch der Wassergehalt unter den Gleichgewichtszustand herabgedrückt, was die Neigung zur Wasseranziehung auf dieser Seite um so mehr steigern muss, vielleicht sie deshalb veranlasst, ihrerseits wieder mehr Wasser aufzunehmen, als sie hinterher bei Eintritt des Gleichgewichts in der Wasseranziehung beider antagonistischer Hälften festzuhalten vermögen, was wieder die anatagonistische Seite beeinflusst u. s. w.: Aeussere Anstösse werden eine Reihe von Nachwirkungsbewegungen zur Folge haben können, die sich in mehrmaligen Schwingungen beweglicher Objekte äussern und sich von den Receptivbewegungen dadurch unterscheiden, dass abwechselnd die eine oder die andere gefördert resp. beeinträchtigt wird, nie beide gleichzeitig.[2])

Nach Pfeffer ist die Wiederaufnahme von Flüssigkeit durch die mechanisch gereizten Zellen von *Mimosa* u. s. w.

---

[1]) „Nach verhältnissmässig kurzer Beleuchtung hat die spezifisch verschiedene Empfindlichkeit gegen Verdunkelung ihr Maximum erreicht. Nur bis zu diesem Punkte wächst die paratonische Bewegung mit der Zeit der Beleuchtung." Pfeffer.

[2]) „Expansion resp. Wachsthum ändert sich bei den Nachwirkungsbewegungen in den antagonistischen Complexen in gerade entgegengesetzter Weise." Pfeffer.

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0079-6

unabhängig vom spezifisch reizbaren Zustande: der primäre Blattstiel einer *Mimosa*, dessen Polster auf der Unterseite in nicht zu grossen Intervallen genügend intensive Berührung erfährt, erhebt sich ebenso schnell, als wenn das Polster nach der Reizung in Ruhe gelassen wird.

Da im letzteren Falle das Gelenk nicht reizbar ist, kann die Ursache dieses Verhaltens auch darauf beruhen, dass bei fortgesetzter Erschütterung auch in der Oberseite das nämliche eintritt, wie vorher in der Unterseite, nämlich Austritt von Wasser, Verkürzung der Zellen. Allein anderweitige Angaben Pfeffer's deuten darauf hin, dass dies mindestens nicht in allen Fällen zur Erklärung genügen würde. Mir scheinen die Beobachtungen annehmen zu lassen, dass die plötzliche Erschütterung des labilen Gleichgewichtszustandes eine elastische Contraktion herbei führt, welche zu einem grösseren Wasseraustritt führt als unter den gegebenden Umständen festgehalten werden könnte. Ist diese erste, den Wassergehalt unter die neue Gleichgewichtslage herunterdrückende Erschütterung vorüber, so strebt sich die neue Gleichgewichtslage unter Zunahme des Volums herzustellen, auch bei Fortdauer der Erschüttterung. Es mag hiedurch das nämliche Volum wie vor der Reizung erlangt werden, ohne dass hiemit der reizbare Zustand einzutreten braucht, indem, falls der reizbare Zustand nicht etwa eine bestimmte, erst bei Ruhe eintretende Anordnung der Micellen voraussetzt, immer noch die hiezu nöthige Spannung, die sich ohne besondere Volumvergrösserung herstellt, und in der weiteren Aufnahme von Wasser besteht, fehlt.

Die autonomen Bewegungen finden auch statt ganz im Dunkeln, falls die Temperatur ausreichend ist. Auch Sauerstoff ist nothwendig. Sind auch die Veränderungen, die er in den Zellen hervorruft, geringfügig gegenüber jenen in wachsenden Zellen, so sind sie immerhin vorhanden und werden auch Aenderungen im Wassergehalt der antagonistischen Hälften, in beiden ungleich stark, hervorrufen, hiedurch Bewegung. Es stände dies nicht in Widerspruch mit der Beobachtung Pfeffer's, dass die Expansion sich in beiden Complexen immer entgegengesetzt ändert, da die Bevorzugung der einen Seite direkte Benachtheilung der anderen zur Folge hat. Indessen ist zu erinnern, dass bei so labilem Gleichgewichtszustande Wasser verbrauchende Prozesse irgend welcher Art in beliebigen Theilen der Pflanze selbst Störungen hervorrufen werden, dass überdies

Universität Regensburg UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0080-7

eine Periodizität des Wachsthums aus inneren Gründen in dem früher bezeichneten Sinne möglich ist.

Für die Nutationsbewegungen gilt bis zu einem gewissen Grade das Nämliche wie für Variationsbewegungen; einige Besonderheiten verdienen spezielle Auseinandersetzung.

Bei zu intensiver Besonnung nimmt auch hier die Turgescenz, hiemit das Wachsthum ab, vermuthlich auch dann schon, ehe noch von einem Welken etwas zu bemerken ist, solange nämlich die Contraktion der Membranen noch ausreicht. Der erste Grad dieser Einwirkung des Lichts bestände in einer Verringerung der Expansionskraft in Folge der Unfähigkeit der Protoplasmen, zwischen den Micellen eine ausreichende Wassermenge mit ausreichender Kraft zurückzuhalten.

Das ist aber sicherlich nicht die einzige Beeinflussung des Wachsthums durch Licht, es ist vielmehr wahrscheinlich, dass die Wirkungen desselben verschiedener Art sind, je nachdem es jüngere oder ältere Zellen trifft. Bei noch complizirterem Baue der Micellen wäre ein Einfluss bezüglich der Auseinandertreibung derselben, ihrer Spaltung, hiedurch eine Förderung des Wachsthums durch das Licht anzunehmen. Freilich mag gerade bei einem solchen Zustande der Zellen der Erfolg der Einwirkung ein nur langsamer, deshalb geringer sein. Ferner kommt in Betracht, dass das Licht durch die Verstärkung der Bewegungen der Moleküle das Gleichgewicht der Anziehung zwischen Micellen und Wasser stört, hiedurch seiner eigenen, das Wachsthum fördernden Wirkung entgegenwirkt. Es ist nun denkbar, dass anfangs, bei der grösseren Fähigkeit der Protoplasmen Wasser anzuziehen und festzuhalten, Förderung des Wachsthums überwiegt, während dies späterhin bestimmt ins Gegentheil umschlägt. Nach Pfeffer tritt bei Verdunkelung nach längerer Beleuchtung eine stossweise Beschleunigung des Wachsthums ein: die sämmtlichen Wachsthumsbedingungen, vielleicht auch das Licht selbst haben die Protoplasmamicellen gespalten, zerkleinert, ohne dass aber die Lichtschwingungen gestatteten, die entsprechende Wassermenge festzuhalten, so dass im Dunkeln plötzlich die Wasseranziehung, hiedurch die Volumzunahme steigt.

Je weiter die Zellen im Wachsthumszustande vorschreiten, um so wasserreicher werden die Protoplasmen, um so leichter wird das Licht das Wachsthum verzögern. Im Allgemeinen wäre hiernach die Aussicht für das nämliche Organ, im

Universität Regensburg UNIVERSITÄTSBIBLIOTHEK urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0081-3

späteren Alter sich positiv heliotropisch zu krümmen grösser als anfangs. Wenn gleichwohl das Gegentheil zu beobachten ist *(Tropaeolum, Hedera)*, so ist zu erwägen, dass noch mancherlei mitspielt. Einmal das Verhältniss zwischen dehnenden centralen und gedehnten peripherischen Zellen. Die Differenz zwischen beiden ist späterhin grösser, der Zug auf die Peripherie ausgiebiger. Wird letztere einseitig beleuchtet, hiedurch die Turgescenz vermindert, dabei aber doch der Zerfall der Protoplasmamicellen befördert. so ist Gelegenheit zur stärkeren Verlängerung dieser Seite, weil sie nachgiebiger ist. Ferner wäre darauf hinzuweisen, dass das Licht in der Weise auf die Spaltung der Micellen hinwirken könnte, dass sich bestimmte, zellhautbildende Stoffe abspalten. Dies würde zu einer besseren Ernährung der Wände der beleuchteten Seite führen, hätte aber verschiedene Folgen für die Richtung je nach dem Drucke des Inhalts auf die Wand oder je nach der Ausgiebigkeit der Zerrung durch die dehnenden Gewebe: positiven Heliotropismus bei zu geringem Drucke und zu geringer Zerrung, umgekehrt negativen.

Die von Pfeffer gemachte Beobachtung, dass der Akt des Temperaturfalls vorübergehend eine in der einen Partie der Bewegungszone schneller eintretende Wachsthumsbeschleunigung bewirke, erklärt sich befriedigend in analoger Weise, wie eben für die Wachsthumbeschleunigung bei plötzlicher Verdunkelung angegeben wurde. Temperatursteigerung fördert den Zerfall der Protoplasmamicellen, erhöht so die Fähigkeit zum Wachsthum, hindert aber wegen der intensiveren Bewegung der Moleküle entsprechende Volumzunahme: es kann nicht entsprechend Wasser aufgenommen und festgehalten werden. Sinkt die Temperatur, so wird in Folge der vorhandenen micellaren Aenderungen sofort Vergrösserung eintreten.

(Schluss folgt.)

---

Redacteur: Dr. Singer. Druck der F. Neubauer'schen Buchdruckerei (F. Huber) in Regensburg.

urn:nbn:de:bvb:355-ubr03645-0082-9

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1879

Band/Volume: 62

Autor(en)/Author(s): Kraus Carl

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntniss der Bewegungen wachsender Laub- und Blüthenblätter 54-80