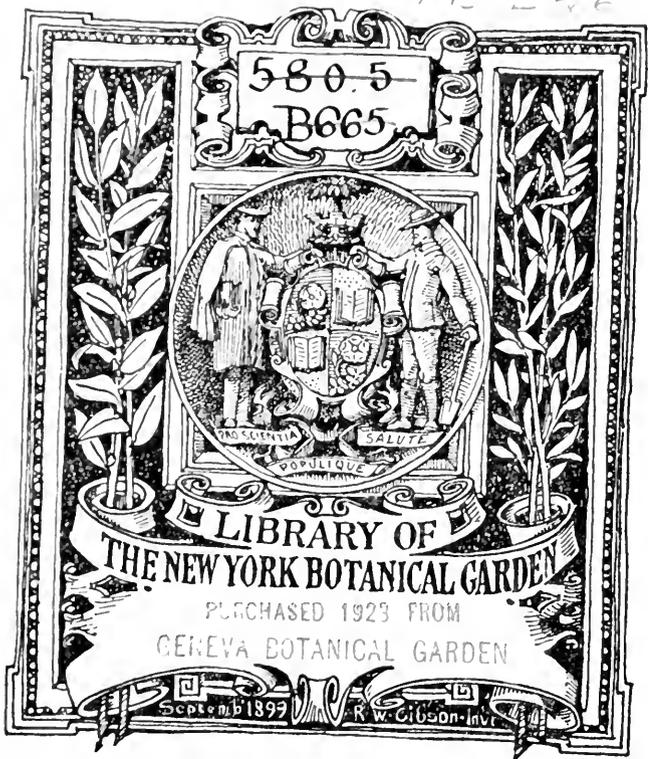


XR E26



580.5
B665

LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN

PURCHASED 1923 FROM
GENEVA BOTANICAL GARDEN

SCOTT 1899 R. W. Gibson Inv.



Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin. in Marburg.

Band XIX.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 9 Tafeln und 170 Abbildungen im Text.

Leipzig

Verlag von Georg Thieme
1906.

Inhalt.

	Seite
Fuhrmann, Morphologisch-biologische Untersuchungen über ein neues Essigsäure bildendes Bakterium. (Mit 1 Tafel und 3 Abbildungen im Text.)	1—33
True, Notes on the Physiology of the Sporophyte of <i>Funaria</i> and of <i>Mnium</i>	34—44
Harz, Amylum, Amylodextrin und Erythrodextrin in ihrem Verhalten gegen Chromsäure.	45—58
Bernard, Sur l'assimilation chlorophyllienne	59—67
Niklewski, Untersuchungen über die Umwandlung einiger stickstofffreier Reservestoffe während der Winterperiode der Bäume	68—117
Ernst, Das Ergrünen der Samen von <i>Eriobotrya japonica</i> (Thbg.) Lindl. (Mit 1 Tafel.)	118—130
Lilienfeld, Über den Chemotropismus der Wurzel. (Mit 23 Abbildungen im Text.)	131—212
Ursprung, Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. (Mit 88 Abbildungen im Text.)	213—285
Beer, On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. (With 3 Plates.)	286—313
Andrews, Die Anatomie von <i>Epigaea repens</i> L. (Mit 3 Tafeln.)	314—320
Lindinger, Zur Anatomie und Biologie der Monokotylenwurzel. (Mit 30 Abbildungen im Text.)	321—358
Schürhoff, Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. (Mit 1 Tafel.)	359—382
Burns and Hedden, Conditions influencing regeneration of hypocotyl. (With 4 images in the text.)	383—392
Ursprung, Untersuchungen über die Festigkeitsverhältnisse an exzentrischen Organen und ihre Bedeutung für die Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums	393—408
Lepeschkin, Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen. (Mit 4 Abbildungen im Text.)	409—452
Schaffnit, Beiträge zur Anatomie der Acanthaceen-Samen. (Mit 18 Abbildungen im Text.)	453—521

Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und **Prof. Dr. F. G. Kohl**
in Berlin. in Marburg.

Band XIX.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

Leipzig
Verlag von Georg Thieme
1905.

Inhalt.

	Seite
Fuhrmann, Morphologisch-biologische Untersuchungen über ein neues Essigsäure bildendes Bakterium. (Mit 1 Tafel und 3 Abbildungen im Text)	1—33
True, Notes on the Physiology of the Sporophyte of <i>Funaria</i> and of <i>Mnium</i>	34—44
Harz, Amylum, Amylodextrin und Erythroextrin in ihrem Verhalten gegen Chromsäure	45—58
Bernard, Sur l'assimilation chlorophyllienne	59—67
Niklewski, Untersuchungen über die Umwandlung einiger stickstoffreier Reservestoffe während der Winterperiode der Bäume	68—117
Ernst, Das Ergrünen der Samen von <i>Eriobotrya japonica</i> (Thbg.) Lindl.	118—130
Lilienfeld, Über den Chemotropismus der Wurzel. (Mit 23 Abbildungen im Text)	131—212

Die Beiträge erscheinen in zwanglosen Heften im Umfange von ca. 35 Druckbogen für jeden Band. Preis des Bandes **16 Mk.**

Die Mitarbeiter erhalten ein Honorar von 30 Mk. pro Druckbogen, außerdem 50 Sonderabdrücke gratis, weitere Exemplare werden zum billigsten Preise berechnet. Arbeiten, welche zugleich als Dissertation erscheinen, werden nicht honoriert!

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Internationale Monatsschrift für **Anatomie und Physiologie.**

Herausgegeben von

E. A. Schäfer

(Edinburg)

L. Testut

(Lyon)

und

Fr. Kopsch

(Berlin).

Die bisher erschienenen Bände kosten:

Bd. I—V. M.	274,50	Bd. XIII. M.	
„ VI. „	77,50	„ XIV. „	
„ VII. „	87,—	„ XV. „	
„ VIII. „	100,—	„ XVI. „	
„ IX. „	76,30	„ XVII. „	
„ X. „	93,50	„ XVIII. „	
„ XI. „	92,60	„ XIX. „	
„ XII. „	79,—	„ XX. „	

Bei Bezug der ganzen Reihenfolge statt 1397,30 nur **M. 1009,—.**

Morphologisch-biologische Untersuchungen über ein neues Essigsäure bildendes Bakterium.

Von

Dr. Franz Fuhrmann.

Mit Tafel I u. 3 Abbildungen im Text.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß es eine Reihe von niedersten pflanzlichen Gebilden gibt, welche die Fähigkeit besitzen, in alkoholischen Flüssigkeiten den Äthylalkohol zu Essigsäure zu oxydieren und diese dann mehr oder minder rasch in Kohlensäure zu verbrennen. Diesen Vorgang pflegt man Essiggärung zu nennen. Schon lange weiß man, daß sich beispielsweise auf Wein, zu dem die Luft ungehinderten Zutritt hat, eine Haut von zäher oder mehr schleimiger Beschaffenheit bildet, und gleichzeitig eine mehr oder weniger starke Essigsäurebildung zu bemerken ist. Von diesen Tatsachen macht man auch heute noch bei der Herstellung des Weinessigs ausgedehnten Gebrauch. Um rasch einen guten Weinessig zu bekommen, ist es üblich, ein Stück der bereits vorhandenen Essigmutter in die zu säuernden Weinportionen zu geben oder auf die alte Essigmutter neuen Wein aufzugießen. Man schätzte auch besonders wirksame Essighäute und suchte andere fernzuhalten, bei deren Anwesenheit der Weinessig einen unangenehmen Geruch oder Beigeschmack erhält.

Bis heute ist die Essigfabrikation noch nicht soweit gekommen, ausschließlich mit Reinkulturen des Essigpilzes zu arbeiten, weshalb dabei noch manche Zufälligkeiten eine böse Rolle spielen. Die moderne Bakteriologie ist durch ihre Untersuchungen bestrebt, diesen Verhältnissen Rechnung zu tragen und die Ausbeute an neuen Kenntnissen nach Tunlichkeit für die Praxis zu verwerten. Gerade über die Essiggärung und Biologie ihrer Erreger wurde in der neueren und neuesten Zeit ziemlich viel gearbeitet, sodaß schon eine umfangreiche Literatur vorliegt, aus

der ich in erster Linie diejenigen Abhandlungen eingehender berücksichtigen werde, die sich mit der Morphologie und allgemeinen Biologie der Essigbakterien befassen.

Über den Chemismus der Weinessiggärung und über die beim Wachstum der Essigbakterien in den Nährsubstraten auftretenden Veränderungen behalte ich mir vor, in der nächsten Zeit eingehende Studien zu veröffentlichen, wobei die Literatur dieses Gebietes gebührende Berücksichtigung finden wird.

Bevor ich auf die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen mit einer neuen Spezies der Essiggärungserreger eingehe, scheint es mir vorteilhaft, den bereits bekannt gewordenen Tatsachen auf dem Gebiete der morphologisch-biologischen Essigbakterienforschungen einen kurzen Abschnitt zu widmen.

Die Chemiker wußten schon lange, daß man durch Oxydation des Äthylalkohols unter Anwendung einer den Sauerstoff verdichtenden Substanz, wie des Platinschwarzes, Essigsäure erhält. Diesen rein physikalisch-chemischen Vorgang nahmen sie auch bei der Essiggärung alkoholischer Flüssigkeiten an und sahen in der Essighaut einen hochzusammengesetzten Körper, dessen Wirksamkeit sie mit der des Platinschwarzes identifizierten. Diese rein physikalisch-chemische Theorie der Essiggärung in alkoholischen Flüssigkeiten hatte in der Gelehrtenwelt derart festen Fuß gefaßt, daß man den ersten Entdeckungen von der vegetativen Natur der Essighäute nicht die geringste Bedeutung beilegte und die Ergebnisse des deutschen Algenforschers Kützing (16) gänzlich nicht berücksichtigte.

Kützing (l. c.) wies im Jahre 1837 nach, daß die Essighaut aus winzig kleinen, kettenartig angeordneten Punkten besteht, die er den Algen zurechnete und mit dem Namen *Ulrina aceti* belegte.

Auch die Forschungsergebnisse Pasteurs (19, 20) änderten an der alten Theorie nicht viel, obgleich der genannte Forscher den Beweis erbrachte, daß die Essiggärung in alkoholischen Flüssigkeiten nur unter dem Einfluß lebender Essighäute stattfinden kann. Für die Kleinlebewesen, die die Essigmutter bilden, gebrauchte er mit Thomson den Namen *Mycoderma aceti*.

Über die Zugehörigkeit des *Mycoderma aceti* im System der Lebewesen war sich Pasteur nicht im klaren und sagt nur an einer Stelle, daß er es den Bakterien nicht zurechnen könne, wie es Stack getan hatte. Trotz dieser Erkenntnis von der Entstehung der Essiggärung durch die Lebensprozesse kleinster Lebewesen änderte Pasteur an der chemischen Theorie nicht viel und behielt sie bei.

Einen wesentlichen Umschwung in der Anschauung von der Essiggärung brachten erst die Untersuchungen von Knierim und Mayer (15). Die genannten Forscher konnten an der Hand von Experimenten nachweisen, daß die Umbildung des Alkohols in Essigsäure ein rein physiologischer Vorgang ist, was sie am Schlusse ihrer Abhandlung in folgenden Sätzen aussprechen:

„1. Die Anwesenheit von *Mycoderma aceti* ist bei der Essigbildung in alkoholischen Flüssigkeiten unumgänglich notwendig.

2. Die Wirkung des *Mycoderma aceti* ist höchstwahrscheinlich eine physiologische, d. h. die Essigbildung ist enge mit dem Gesamtstoffwechsel der Pflanze verknüpft.“

Auch finden wir bei Knierim und Mayer (l. c.) zuerst die Vermutung ausgesprochen, daß der unter dem Namen *Mycoderma aceti* von Pasteur in die Literatur eingeführte Erreger der Essiggärung nicht eine einheitliche Bakterienart ist, sondern aus mehreren Bakterienformen besteht. Die genannten Autoren schreiben hierüber auf Seite 326 ihrer Abhandlung:

„Außerdem dürfen wir die sehr naheliegende Möglichkeit nicht außer acht lassen, daß verschiedene Bakterienformen die Essigbildung aus Alkohol vollziehen können.“

Knierim und Mayer (l. c.) bringen auch einige Notizen über die Morphologie und allgemeine Biologie von *Mycoderma aceti* und fassen die Ergebnisse ihrer diesbezüglichen Untersuchungen in folgendem Satze zusammen:

„Die *Mycoderma aceti* ist allem Anscheine nach eine Bakterienart, die sich durch Querteilung vermehrt und einen unbeweglichen und einen beweglichen Zustand zeigt. Mit dem beweglichen Zustand ist eine rapide Säuerung der Flüssigkeit verbunden.“

Im Jahre 1879 erbrachte Ch. Hansen (7. S. 9) den Beweis, daß das *Mycoderma aceti* eine Gruppe von mindestens zwei Bakterienarten umfaßt, die er als *Bacterium aceti* und *Bacterium Pasteurianum* bezeichnete, und denen er im Jahre 1894 noch als dritte Spezies sein *Bacterium Kützingianum* beifügte. Die drei genannten Arten unterscheiden sich morphologisch und biologisch gut von einander und wir verdanken Hansen genaue Aufzeichnungen über diese Verhältnisse.

Das *Bacterium aceti* Hansen wächst auf Biergelatine als vielstrahlige, sternförmige Auflagerung, ohne den Nährboden zu verflüssigen. Die schon nach 24 Stunden gebildete Kahmhaut auf alkoholarmem Bier bei ungefähr 35 °C ist glatt, mehr schleimig und marmoriert. Die mikroskopische Untersuchung der Häute läßt sofort die kettenförmige Anordnung der Stäbchen in ihren Verbänden erkennen. Die Bakterien messen 1,8–2 μ durchschnittlich in der Länge und halb soviel in der Breite. Häufig zeigen sie eine biskuitförmige Gestalt. Behandelt man die echten

Zoogloen mit Jodlösungen, so werden die Schleimhüllen nicht blau gefärbt, die Zellen aber intensiv gelb. Einwirkungen von Temperaturen um 40 ° C bedingen das Auftreten von teilweise verästelten, bis 500 μ langen, schlanken Fäden, die in niedere Temperaturen gebracht, wieder zu Kurzstäbchen zerfallen.

Bacterium Pasteurianum Hansen bildet auf der Würze- oder Biergelatine scharf konturierte und nicht gebuchtete Auflagerungen, deren Oberfläche reich gefältelt erscheint. Die Stäbchen sind in den Zoogloen auf Bier regelmäßig, kettenartig angeordnet und etwas länger und bedeutend breiter als bei *Bacterium aceti*. Dementsprechend sind die hypertrophischen Wuchsformen des *Bacterium Pasteurianum* auch größer und plumper als bei dem erstgenannten.

Die Oberflächekolonien des *Bacterium Kützingianum* Hansen sind ganzrandig und ungefältelt. Die Kalmhäute auf Bier sind zarter und haben eine ausgesprochene Neigung, an den Wänden des Kulturgefäßes emporzuklettern. Die sie zusammensetzenden Zellen sind mehr rundlich und eiförmig, ungefähr so lang, wie von *Bact. aceti*. Jodlösungen färben die Schleimhülle der Zellen von den beiden zuletzt genannten Spezies intensiv blau, während die Zellen selbst gelb tingiert sind. Die bei hoher Temperatur auftretenden Riesenwuchsformen ähneln denen des *Bacterium aceti*.

Im Jahre 1886 beschrieb A. Brown (3) eine Spezies von Essigbildnern, deren Zoogloen eine enorme Dicke und feste bis knorpelharte Konsistenz zeigten und die Eigenschaft besaßen, die Zellulosereaktion zu geben. Er benannte sie *Bacterium xylinum*. Nach Bertrand (2) vermag ein mit dem genannten Bakterium identischer Spaltpilz den im vergorenen Fruchtsaft von *Sorbus*arten enthaltenen Sorbit durch Oxydation in Sorbose überzuführen. Auch von Wermischeff (25) wurde aus sauer gewordenem Wein ein dem *Bacterium xylinum* sehr nahestehendes Essigbakterium isoliert. Daneben züchtete der genannte Forscher noch eine zweite Art von Essigbakterien, die dem *Bacterium aceti* Hansen sehr nahe steht.

Seifert (23) isolierte aus stark essigstichig gewordenem Weißwein drei differente Spezies von Essigerregern, an deren Kalmhäuten die Unterschiede ohne weiteres zu erkennen waren. Der genannte Autor schreibt:

„a) Die erste Type bildete eine zarte, an den Gefäßwänden emporsteigende Haut,

b) die zweite eine mehr trockene, runzelige Haut, die sich nur wenig über die Flüssigkeitsoberfläche erhob und

c) die dritte eine feste, schleimige Decke von beträchtlicher Dicke.“

Die auf den Platten angegangenen Kolonien zeigten nach Seifert keine großen Verschiedenheiten.

Die morphologischen Detailuntersuchungen Seiferts ergaben für die erste Type folgende Verhältnisse: Die bei 25° gewachsenen Zellen sind dicker als bei *Bacterium aceti* Hansen, meistens vereinzelt oder zu zweien vereinigt, während Kettenverbände nur spärlich auftreten. Beim Züchten auf Bier in einer Temperatur von 34° C treten Fadenbildungen bis zu einer Länge von 140 Mikren in den Vordergrund. Eine Temperatur von 39 bis 40° C bedingt Fadenbildung in der Länge von ungefähr 80 μ und zahlreiche ausgebuchtete Formen. Werden Kulturen mit Langfäden, bei 40° C gewachsen, wieder in eine Temperatur um 30° gebracht, gehen diese innerhalb von 24 Stunden in die Kettenform über, um sich nach 48 Stunden in Einzelindividuen aufzulösen. Überimpft man dagegen die bei 40° C erhaltenen Langfäden auf einen frischen Nährboden und züchtet bei 34° C weiter, so sind nach drei Tagen noch viele Zellen mit Ausbuchtungen vorhanden, die teilweise Zerfallserscheinungen zeigen. Von *Bacterium Kützingianum* Hansen unterscheidet es sich durch die mangelnde Blaufärbung der verschleimten Zoogloäpartien. Seifert stellt es in die Gruppe des *Bacterium aceti* Hansen, ohne es damit zu identifizieren und bringt es in nahe verwandtschaftliche Beziehungen zum *Bacterium aceti* Brown (4, 5) und der von Wermischeff (l. c.) beschriebenen Spezies. Von Schwärmstadien, auf die ich später noch zurückkomme, konnte Seifert bei seinem *Bacterium* nichts beobachten.

Die zweite Type Seiferts ist identisch mit dem *Bacterium Pasteurianum* Hansen. Die Bakterien der dritten Type gaben die gleichen Reaktionen wie das *Bacterium xylinum* Brown.

Es wurde noch eine Reihe von Essigbakterien durch die Untersuchungen von Lafar, Zeidler (36 u. 27) und Peters (21) bekannt, die sich mehr oder minder an das *Bacterium aceti* Hansen anlehnen, und auf die ich deshalb nicht im besonderen eingehe.

Die Arbeiten Hennebergs (10, 11, 12, 13) bereicherten unsere Kenntnisse von den Erregern der Essiggärung in alkoholischen Flüssigkeiten ganz bedeutend. Der genannte Forscher studierte chemisch-biologisch und morphologisch fünf neue Spezies von Essigbakterien, die er *Bacterium oxydans*, *B. acetigenum*, *B. acetosum*, *B. ascendens* und *B. industrium* nannte.

Bacterium oxydans. Die Kolonien auf 7%iger Dextrose-gelatine sind zunächst rundlich, später mit stark ausgebuchteten Rändern. Auf 5%iger Gelatine breiten sich die Auflagerungen über die ganze Oberfläche dendritisch aus, wenn für genügende Feuchtigkeit gesorgt wird. Ähnlich ist die Form der Auflagerung längs des Impfstiches auf der schief erstarrten Gelatine. Auf flüssigen Nährsubstraten ist die Kahmhautbildung nicht sehr ausgesprochen, und die Zoogloen erscheinen aus vielen Inseln zusammengesetzt. Auf sterilem Bier ist die Haut zart und zeigt das Bestreben, etwas an den Gefäßwänden emporzuklettern. Auf Mannit oder Dextrose enthaltenden Nährlösungen entsteht nur

eine sehr zarte Haut. Die diese Häute auf Bier zusammensetzenden Zellen sind $2,4-2,7 \mu$ lang und $0,8-1,2 \mu$ breit und besitzen eine ausgesprochen kettenartige Anordnung. Unter bestimmten Züchtungsverhältnissen treten lange, ungegliederte Fäden auf. In Bier, bei 36°C gehalten, erkennt man nur lange Zellen. Auf etwas mit Alkohol versetzter Würze nach dreitägigem Wachstum bei 30°C oder in sterilem Bier nach zwei Tagen bei 26°C , findet man hypertrophische Formen, Zellfäden mit knopfförmigen, aufgetriebenen Seitenästen.

Durch Zopf (28) wurden für das *Bacterium aceti* Schwärmzustände bekannt. Diese Spezies von *B. aceti* isolierte der genannte Forscher aus deutschem, untergärrigen Bier der Brauereien von Berlin und Halle. Das *Bacterium aceti* Hansen zeigt nach Hansen kein Schwärmstadium. Die ersten Angaben über das Auftreten von Schwärmzuständen bei Essigbakterien finden wir übrigens schon im Jahre 1873 bei Knieriem und Mayer (l. c.). Henneberg (l. c.) konnte für *Bacterium oxydans*, *B. acetigenum* und *B. industrium* mehr oder weniger lang andauernde und verschieden intensiv auftretende Schwärmstadien nachweisen. Die verschiedene Dauer und Intensität der Schwärmfähigkeit hängt nach Henneberg in erster Linie von der Züchtungstemperatur und der Nährflüssigkeit ab. So dauert z. B. das Schwärmstadium bei *Bacterium oxydans* in einer Bierkultur bei 18°C mehrere Tage, während es bei 26°C nur in den ersten 24—36 Stunden zu beobachten ist. Die schwärmenden Zellen sollen paarweise vereint, die Bewegung derselben eine um die Längs- oder Querachse drehende sein. Wahrscheinlich trägt jede Zelle eine polare Geißel, wie auch das *Bacterium aceti* Zeidler abgebildet wird.

Die Zoogloen des *B. oxydans* färben sich mit Jodlösungen nicht blau. Das Temperaturoptimum für die schnellste Entfaltung aller biologischen Eigenschaften liegt bei Zimmertemperatur ($18-21^{\circ} \text{C}$). Die Sterilisierungstemperatur in feuchter Hitze ist zwischen 55 und 60°C , während sie bei trockener Hitze $97-100^{\circ} \text{C}$ beträgt.

Bacterium acetigenum Henneberg: Die Kolonien auf Dextrose-gelatine sind vorspringend, von mehr schleimiger Beschaffenheit und gleichen im großen und ganzen denen des *Bacterium oxydans* und *B. acetosum*. Auf Bier, Hefewasser und Dextroselösungen bilden sich dünne und sehr zähe Kahmläute, die beim Schütteln als einheitlicher Lappen zu Boden sinken. Mit Jod und Schwefelsäure behandelt, zeigen sie deutlich die Zellulosereaktion. Die Anordnung der $1,2-1,4 \mu$ langen und $0,8-1,2 \mu$ breiten, mehr ovoiden Zellen in den Zoogloen ähnelt der bei *Bacterium Kützingianum* Hansen beschriebenen; es ist also keine ausgesprochene Kettenbildung zu beobachten. Sowohl auf festen als auch auf flüssigen Nährsubstraten treten beim *B. acetigenum* Schwärmstadien auf, die sehr lange dauern und gegen den Mangel an Sauerstoff große Empfindlichkeit zeigen. Das Temperaturoptimum liegt bei 33°C . Hypertrophe Wuchsformen werden

durch Wärme, Salze oder vermehrten Alkoholgehalt des Nährsubstrates leicht hervorgerufen.

Bacterium acetosum Henneberg: Die Auflagerungen in Strichkulturen besitzen einen sehr fein zerteilten Rand. Beim Züchten desselben auf Peptonlösungen tritt eine starke Trübung der Nährflüssigkeit auf. Die Kahlhaut auf sterilem Bier ist glatt, fest und weiß und zeigt nur im geringen Grade das Bestreben, an den Wänden des Kulturglases emporzusteigen. Ältere Häute besitzen eine eigentümliche Fältelung ihrer Oberfläche. Die Zoogloen bestehen aus Zellketten, die schwer aus dem Verbinde gelöst werden können, und deren Glieder nach zweitägigem Wachstum 1μ lang und $0,4-0,8 \mu$ breit sind. Die Kahlhäute färben sich mit Jod nicht blau. Hypertrophische, stark aufgeschwollene und spindelige Zellformen treten bei der Zucht dieses Essigbildners auf Gose in einer Temperatur von 30°C schon nach 2 Tagen auf, während derartige Bildungen in Kulturen auf Lagerbier seltener sind. Bei 36°C entstehen Formen, wie sie Hansen (l. c.) für sein *B. Pasteurianum* abbildet. Das Temperaturoptimum liegt für *B. acetosum* bei Zimmertemperatur.

Bacterium industrium Henneberg: Diese Spezies wurde von Lindner aus amerikanischer Hefe isoliert und dann nochmals in heller Bierwürze aufgefunden. Die Kolonien desselben auf festen Nährböden sind schleimig und feucht. Auf Nährflüssigkeiten bildet sich eine schleimige Haut, die beim Schütteln in Flocken zerfällt, welche sich am Boden des Kulturgefäßes ansammeln. Die sie zusammensetzenden Zellen sind in keiner regelmäßigen, kettenartigen Anordnung. Bei der Zucht auf flüssigen Nährsubstraten findet stets eine Trübung derselben statt. Riesenwuchsformen entstehen in alten Kulturen, bei höheren Wärmegraden und stärkeren Konzentrationen der Nährsubstanzen. Es werden meistens lange, dünne, ungegliederte Fäden gebildet, die gewöhnlich keine Seitenäste tragen, oder es treten mehr kugelförmige Gebilde auf, die an Hefezellen erinnern. Schwärmzustände von längerer oder kürzerer Dauer sind stets zu beobachten. Das Temperaturoptimum liegt bei 23°C .

Bacterium ascendens Henneberg: Dieses wurde aus trübem Weinessig und Rotwein isoliert. Auf Traubenzucker entstehen rings um die weißen, trockenen Kolonien weiße Höfe, die nach Zusatz von verdünnter Essigsäure verschwinden. Die Haut, die auf flüssigen Nährsubstraten entsteht, ist sehr zart und klettert sehr hoch an den Wänden des Kulturgefäßes empor. Sie sinkt leicht unter. Am Boden des Gefäßes entsteht ein feinflockiger Niederschlag. Mit Jod werden die Kahlhäute nicht blau gefärbt. Die hypertrophischen Formen ähneln denen von *Bacterium industrium* und werden durch dieselben Züchtungsbedingungen hervorgerufen. Die dünnen, ungegliederten und langen Zellfäden haben nur mäßige Auftreibungen, und die knopfförmig angeschwollenen Seitenäste sind länger gestielt, als bei *B. oxydans*. *Bacterium ascendens* entwickelt sich auf Wein bedeutend besser,

als die übrigen Arten Hennebergs. Das Temperaturoptimum liegt bei 31⁰ C. Der von *Bacterium ascendens* gebildete Essig zeigt einen Geruch nach Essigäther, den auch die Kulturen des *Thermobacterium acetii* Zeidler aufweisen.

Beijerinck (1) teilt die große Gruppe der Essigbakterien in 4 Unterabteilungen und stellt als neue Sammelspezies das *Bacterium rancens* auf, worunter er Bieressigbakterien versteht, „wozu sowohl die Kulturform wie die zahlreichen wilden Varietäten gehören“. Nach einer Fußnote reiht der genannte Verfasser auch das *Bacterium oxydans* und *B. acetosum* Henneberg in die Varietäten des *B. rancens* ein. Einige Spielarten von *B. rancens* bilden in ihren Kalnhäuten Zellulose, andere nicht. Alle der nov. sp. *B. rancens* zugehörigen Formen entwickeln sich in der Pasteurschen Nährflüssigkeit (Ammonphosphat, Chlorkalium und Alkohol in Brunnenwasser) nicht, während die anderen, mit Ausnahme von *B. Pasteurianum* und *B. xylinum*, darauf eine Kalnhaut bilden. Hoyer (14) hatte die unter *B. rancens* von Beijerinck eingeteilten Essigkeime näher untersucht und unterscheidet folgende neuen Varietäten: *B. rancens*, var. *zythi*, var. *colia*, var. *agile* und var. *muciparum*; dazu kommen noch die bereits bekannten Arten, das *Thermobacterium acetii* Zeidler, *Bacterium acetosum* und *oxydans* Henneberg und das *Bacterium acetii* Hansen und Brown. Auf die von Hoyer neu aufgestellten Varietäten des *B. rancens* kann ich nicht näher eingehen, da mir die Originalabhandlung des genannten Autors nicht zur Verfügung steht.

Aus dem bisher Gesagten ist ersichtlich, daß im Laufe der Zeit schon eine große Zahl von Essigbildnern mehr oder minder genau untersucht, in vielen Fällen aber den morphologischen Verhältnissen zu wenig Beachtung geschenkt wurde. Daß für die Praxis die Morphologie einer Bakterienart nur untergeordnetes Interesse besitzt, ist einleuchtend. Für die wissenschaftliche Erkenntnis und Definierung der Spezies ist die morphologische Untersuchung derselben unerlässlich. Diese Überlegungen bewogen mich, in der vorliegenden Abhandlung eine möglichst detaillierte Zusammenstellung einer größeren Anzahl morphologischer Eigentümlichkeiten der von mir reingezüchteten Essigbakterie zu bringen. Da dieselbe in zahlreichen morphologischen und chemisch-biologischen Merkmalen von den bisher beschriebenen und eingangs erwähnten Spezies abweicht, nenne ich sie *Acetobacter plicatum*, wobei das Hauptwort die Stellung im botanischen System als Essig bildendes Bakterium ausdrückt, während sich die nähere Bestimmung *plicatum* auf das morphologische Merkmal der Faltenbildung auf festen Nährsubstraten bezieht.

Acetobacter plicatum.

Da sich die Mehrzahl der bisher bekannt gewordenen Untersuchungen über Essiggärung mit Erregern derselben befaßt,

die aus Bier stammen, unternahm ich es, die Weinessiggärung einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Zu dem Ende entnahm ich einem wohlverschlossenen, vollgefüllten Faß mit sterilen Geräten eine Portion Wein und hielt sie, mit einem Wattebausch verschlossen, in einem Erlenmayerkolben bei Zimmertemperatur. Die entnommene Probe, ein leichter, ziemlich saurer, steirischer Weißwein, war vollständig klar und zeigte nicht die Spur eines Essigstiches. Nach ungefähr 14 Tagen bildete sich eine weißliche, ziemlich derbe Kahlhaut, auf deren Beschaffenheit ich in der Folge noch zurückkommen werde, und gleichzeitig machte sich ein intensiver Essiggeruch bemerkbar. Mich interessierte nun die Frage, wie der Wein infiziert wurde, nachdem ich die Probeentnahme mit peinlichster Sorgfalt vornahm, sodaß dabei eine Infektion ausgeschlossen erscheint. Es wird nun angenommen, daß die Essigkeime bereits ständige Bewohner der Traube seien. Da ich die Untersuchungen gerade zur Zeit der Traubenreife im Oktober begann, stellte ich einige zur Beantwortung dieser Frage dienende Versuche an. Ich sammelte eine größere Menge reifer, vollkommen gesunder Weinbeeren mit einer sterilen Pinzette, verteilte sie in mehrere sterile Erlenmayerkolben, übergoß sie mit sterilisierten Wein und hielt sie teils bei Zimmertemperatur, teils bei 30° C. Die entstehenden Kahlhäute enthielten außer Hefe oder Mycodermazellen keine Keime, was die davon angelegten Plattenkulturen auf Weingelatine oder gewöhnlicher Nährgelatine von der üblichen Zusammensetzung ohne weiteres erkennen ließen. Analoge Versuche stellte ich mit kranken Weinbeeren und mit ganzen Trauben an, ohne jemals Essigbakterien erhalten zu haben.

Die gleichen Versuchsreihen legte ich nun mit eben abgepreßten Weintrestern an und dabei konnte ich ohne Mühe eine Bakterienart reinzüchten, mit der unser *Acetobacter plicatum* identisch ist. Wenn man bedenkt, wie unrein bei den Vorbereitungen der Trauben zum Pressen vorgefahren wird, und daß die Presse selbst ein wahres Eldorado für die verschiedensten Bakterien darstellt, ist es nicht verwunderlich, wenn hier der Herd für die Infektion des Weines mit Essigpilzen liegt. Daß sie sich im luftdicht verschlossenen Faß nicht weiter entwickeln und den Wein säuern, überrascht nicht, da ja bei Ausschluß des Sauerstoffes keine Essigbildung statthaben kann. Immerhin muß unser Essigpilz sehr widerstandsfähig sein, da er augenscheinlich den ganzen Alkoholgärungsprozeß und eine jahrelange Einkerkerung im Wein ohne Schaden überdauert. Die mitgeteilten Versuche sind mir deshalb um so wertvoller, weil sie unter möglichst einheitlichen Bedingungen ausgeführt wurden. Der verwendete Wein stammt von denselben Weinstöcken, mit deren Trauben die Züchtungsversuche gemacht wurden, und war auf der gleichen Presse gepreßt, mit der die Trauben abgepreßt wurden, aus deren Trebern ich den nämlichen Essigpilz isolierte, welcher spontan im Weine anging.

Wachstum des *Acetobacter plicatum* auf festen Nährböden.

Wie schon erwähnt, entstand auf der steril entnommenen und ebenso aufbewahrten Weinprobe eine Kahlhaut, die innerhalb von 3 Wochen eine Dicke von 3—4 mm aufwies. Sie bestand aus 3—6 mm im Durchmesser messenden, weißgrauen Inseln, die durch eine mehr durchsichtige Masse miteinander verbunden waren. Ihre Oberfläche war feuchtglänzend und glatt. Die selbst klare Flüssigkeit durchzogen zusammenhängende Bänder von gallertiger Beschaffenheit und kaum sichtbarer, weißlicher Farbe. Beim Schütteln blieb die Haut vollständig erhalten und senkte sich zu Boden. Sie zeigte nicht die mindeste Neigung, an den Gefäßwänden emporzuklettern.

Die mikroskopische Untersuchung derselben ergab folgende Verhältnisse: Im gefärbten Ausstrichpräparat waren Stäbchenbakterien zu erkennen, die sich in der üblichen Färbezeit mit wässrigen Lösungen von Fuchsin oder Gentianaviolett gut färbten, meistens zu zweit vereinigt waren und die Form schlanker, regelmäßiger, an den Enden leicht abgerundeter Stäbchen zeigten. Die zähe und gallertige Grundsubstanz, von der die Zellen umgeben waren, färbte sich nur sehr wenig in den angewendeten Anilinfarben und gab, mit Jod und Schwefelsäure behandelt, keine Zellulosereaktion. Hier und da sah ich dazwischen Zellformen, die unzweifelhaft dem Genus *Mycoderma* oder *Saccharomyces* angehörten, die ich aber nicht näher untersuchte. Die erwähnten gallertigen, fast durchsichtigen Bänder in der Flüssigkeit ergaben den gleichen mikroskopischen Befund.

Ich zerrieb nun ein Stück von der Kahlhaut in sterilem Wein mit einem sterilen Glasstab, infizierte damit Weingelatine¹⁾ und goß davon, nach Herstellung der üblichen Verdünnungen, Platten in Petrischalen, die ich bei einer Temperatur von 22° C hielt. Nach zwei Tagen waren die ersten Kolonien unter dem Mikroskop zu sehen. Nach weiteren zwei Tagen waren sie auch makroskopisch sichtbar, und man konnte erkennen, daß ausschließlich eine einzige Art von Mikroorganismen gewachsen war, wofür die Gleichheit sämtlicher Kolonien sprach. Zu der Zeit verbreiteten die Kulturen bereits einen starken Geruch nach Essigsäure.

Der von einer Kolonie angefertigte Ausstrich ergab unter dem Mikroskop eine Zusammensetzung aus gleichförmigen Stäbchen von 1.5—1.7 μ Länge und 0.5 μ Breite. Färbt man mit alkalischem Methylenblau nach Löffler, so sind die Stäbchen nicht gleichmäßig gefärbt, sondern an den Enden schwarz-

¹⁾ Die Weingelatine fertigte ich mir folgendermaßen an: 10 g Gelatine wurden in 100 ccm Wein gelöst, dann mit Ei geklärt und in Proberöhrchen abgefüllt, um dann noch einer 3maligen fraktionierten Sterilisierung unterworfen zu werden. Nach dem Erkalten fielen Kristalle von weinsäuren Salzen aus, was aber die Verwendbarkeit des Nährbodens nicht beeinträchtigte.

blau, während ihre Mitte in einem helleren blauen Ton tingiert erscheint. Bei sehr starken Vergrößerungen kann man feststellen, daß die dunkel gefärbten Zellpartien eine ausgesprochen körnige Struktur besitzen, während die helleren Teile Vakuolen gleichen.

Abklatschpräparate von jungen Kolonien lassen sehr schön die Anordnung der Stäbchen im Kolonieverband erkennen. Diese liegen meistens zu zweit vereint, niemals in kettenartigen Reihen. Die am Rande der Auflagerung befindlichen Zellen sind selten radiär, meistens tangential gestellt.

Die Oberflächenkolonien des *Acetobacter plicatum*, auf Weingelatine bei 22° C gezüchtet, sind nahezu kreisrund oder leichtoval, kuppenförmig erhaben und besitzen fast keine Eigenfarbe, höchstens einen Stich ins Gelbe. Die kuppenförmige Erhöhung fällt gegen die Gelatinefläche steil ab, ist ganzrandig und scharf konturiert. Die Auflagerungen sind feuchtglänzend, schleimig und können mit einem Tautröpfchen verglichen werden. Eine Peptonisierung der Gelatine findet auch nach Wochen nicht statt. Beim Abimpfen erweisen sich die Kolonien als stark fadenziehend; auch sind sie in Flüssigkeiten schwer aufschwemmbar.

Die tiefliegenden Kolonien bieten ein eigenartiges Aussehen. Nach den ersten 12 Stunden des Keimens sind die eingepfhten Bakterien zu kugelförmigen Kolonien ausgewachsen, deren Durchmesser im Mittel 20 μ beträgt. Nun breiten sich dieselben nach der Fläche aus und gleichen linsenförmigen Scheibchen, deren längerer Durchmesser parallel oder nur wenig geneigt zur Gelatineoberfläche liegt. Die feinere Struktur dieser flächenhaften Gebilde gleicht, bei starken Vergrößerungen betrachtet, der feinen Äderung eines Moireestoffes.

Interessant ist der Entwicklungsgang der oberflächlichen Kolonien aus den tiefliegenden. Bei den meisten Bakterien findet dieser Vorgang in der Weise statt, daß sich aus dem in der Tiefe gelagerten Keime eine kugelförmige Kolonie bildet, von der ein Ansläufer zur Oberfläche strebt und, wenn er sie erreicht hat, zur charakteristischen Auflagerung auswächst. Natürlich hängt die Raschheit des ganzen Vorganges von der Beschaffenheit des gallertigen Nährbodens ab. Je zäher er ist, umso langsamer verläuft im allgemeinen der Prozeß. Zum Studium der Bildung von Oberflächenkolonien aus tiefliegenden verwendete ich eine Weingelatine von 7—8% Gelatinegehalt, da ein höherer Gehalt an Leim verzögernd auf den ganzen Vorgang wirkt. In einer solchen dünnen Weingelatine wachsen die eingesäten Keime in den ersten 12 Stunden zu kleinsten, kugelförmigen Kolonien aus, die sich nun flächenhaft in der Tiefe ausbreiten und die erwähnten Scheibchen bilden. An der der Gelatineoberfläche zugekehrten Seite dieser Scheibchen entstehen an beliebigen Stellen und in variabler Anzahl neue Scheibchen.

Dieser Vorgang wiederholt sich solange, bis die Gelatineoberfläche von einem oder mehreren Scheibchen getroffen wird, wo sich dann die typische knopfförmige Auflagerung bildet. Erreichen mehrere Scheibchen in unmittelbarer Nähe die Oberfläche, so entstehen sehr hübsche, zusammengesetzte Auflagerungen von den verschiedensten Formen, deren Relief, in halbverdunkelter Beleuchtung gesehen, einer Mondlandschaft täuschend ähnlich sieht.

In Textfigur 1 habe ich versucht, den Entwicklungsgang von der eingimpften Zelle bis zur fertiggebildeten Oberflächenkolonie-

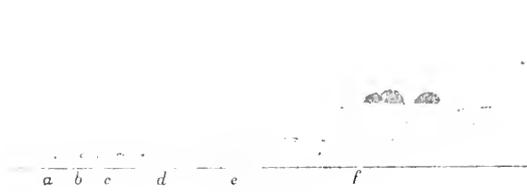


Fig. 1.

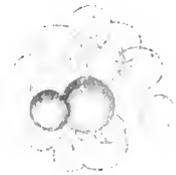


Fig. 2.

nie an der Hand von Querschnitten schematisch wiederzugeben. a bedeutet den Keim, b die entstandene kugelförmige Kolonie, c, d, e und f die weiteren Stadien der Scheibchenbildung bis zur ausgebildeten Oberflächenkolonie, deren Durchschnitt schwarz gehalten ist.

Textfigur 2 zeigt uns, ebenfalls schematisiert, zwei oberflächliche Weingelatinekolonien, die hier schattiert sind, im Zusammenhang mit den durch Kreise angedeuteten, tiefliegenden Kolonien, von oben betrachtet.

Auf neutraler Fleischwassergelatine mit 2% Pepton-, 1% Traubenzucker- und 1% Chlornatriumgehalt, ist das Wachstum etwas langsamer und die tiefliegenden Kolonien zeigen keine Neigung, rasch gegen die Oberfläche zu wachsen. Sie entwickeln sich in der verhältnismäßig schlecht durchlüfteten Gelatine ganz gut, nehmen zuerst eine mehr kugelförmige Gestalt an, um sich später nur in geringem Maße flächenhaft auszubreiten. Sie besitzen eine weißgelbe Eigenfarbe und sind sehr durchsichtig. Die auf der Oberfläche derartiger Gelatineplatten gelagerten Keime entwickeln sich langsamer als die tiefliegenden. Die Kolonien sind mehr flach und niedrig und nur wenig weißgelb gefärbt. Beim Abimpfen gewinnt man den Eindruck, als wären sie wie mit Wurzeln in der Gelatine festgewachsen. Hebt man gewaltsam eine ab, so geht immer ein wenig des darunter gelegenen Leimes mit. Fig. 10 stellt eine junge, drei Tage alte Oberflächenkolonie auf neutraler Fleischwassergelatine bei starker Vergrößerung dar.

Ausstrichpräparate junger, auf Fleischwassergelatine bei 22 ° C gezüchteter Kolonien zeigen 1,40–1,60 μ lange und 0,4–0,6 μ breite Stäbchen, die durch alkalisches Methyleneblau

fast vollständig homogen gefärbt erscheinen. Die Formen sind im allgemeinen kleiner als auf Weingelatine, zeigen aber außer den eben erwähnten färberischen Unterschieden keine Verschiedenheiten (vergl. Fig. 8).

Strichkulturen auf schief erstarrter Weingelatine, bei 22 °C gehalten, haben ein ganz eigenartiges Aussehen. Längs des Impfstriches gewahrt man nach 24—36 Stunden eine Reihe punktförmiger Auflagerungen, die glänzenden Tautropfen gleichen. Diese kleinen Kolonien verschmelzen nach 2—3 Tagen miteinander und bilden ein zusammenhängendes Band von 1,5 bis 2 mm Breite. Die Oberfläche ist feuchtschimmernd und regelmäßig quer gefaltet. Nach 5—6 Tagen mißt die Breite der Auflagerung im Mittel 4 mm und zeigt, von der Rückseite gesehen, eine ungemein feine und zierliche Struktur. Fig. 6 gibt uns, von der Gelatine aus betrachtet, ein Bild von einer solchen Auflagerung bei Lupenvergrößerung. Längs des ursprünglichen Impfstriches gewahren wir eine helle Leiste, die einer kontinuierlichen Verdickung der Auflagerung entspricht, von der aus in zierlichen Bogen und Falten, die kunstvoll gerafften Vorhängen vergleichbar sind, Ausläufer ausgehen, am Rande wieder umbiegen und sich mit den Nachbarfalten vereinigen. Den Rand der Kultur bilden zwei mäßig breite, verdickte Streifen mit wenigen und nicht tief einschneidenden Falten, gegen die Gelatinefläche mit leicht gebuchteten, scharfen Konturen abgesetzt. Beim Abheben der ganzen Auflagerung in toto bleibt ein Abdruck derselben auf der Gelatine zurück.

Die Kultur auf schief erstarrter Fleischwassergelatine sieht der eben beschriebenen ähnlich, doch die gebildeten Falten sind gröber und die sich rasch in die Tiefe der Gelatine einsenkenden Trübungen machen das Bild undeutlich. In Fig. 11 habe ich eine fünftägige Gelatinestrichkultur im Durchschnitt abgebildet. Wir sehen an der Oberfläche die wellenförmige, mit regelmäßigen Bergen und Tälern wechselnde Auflagerung von mäßiger Dicke, die entsprechend den von oben gesehenen Wellentälern, schleierartige, zur Oberfläche fast senkrecht stehende Ausläufer in die Nährgelatine sendet.

In der Fleischwassergelatine-Stichkultur findet in den ersten Tagen nur in den oberen Teilen des Stichkanals ein Wachstum statt. War die Gelatine neutral und enthielt kein Fleischwasser, sondern nur Pepton, Kochsalz und Traubenzucker, bildet sich in den ersten 4—5 Tagen überhaupt keine Auflagerung; unmittelbar unter der Oberfläche entsteht um den Impfstich eine kreisförmige Trübung, der nach einiger Zeit, immer entfernter von der Oberfläche, eine zweite, dritte usw. in konzentrischer Anordnung folgt. Sie sind sämtlich annähernd kreisrund und nehmen im Durchmesser gegen die Oberfläche und gegen die Tiefe ab. Weiter als beiläufig 1,5 cm in die Tiefe reichen diese Scheibenbildungen nicht. Fig. 4 gibt uns das Bild einer 14 Tage alten, bei Zimmertemperatur gewachsenen Stichkultur in neu-

traler Peptongelatine. Nach dieser Zeit haben sich an der Oberfläche schon höckerige Auflagerungen gebildet, während in der Tiefe die ebenerwähnten Scheibenbildungen sehr schön zu sehen sind. In den untersten Partien des Impfstiches finden sich nur punktförmige Kolonien, die kleine, kaum 1 mm lange, nadelartige Ausläufer radiär entsenden. Verwenden wir an stelle der neutralen Pepton- oder Fleischwassergelatine Weingelatine, entwickeln sich die Ausläufer vom Stichkanal nur ganz allmählich, während die Auflagerung an der Oberfläche in den Vordergrund tritt. Nach den bisher bekannt gewordenen Tatsachen aus der Biologie der Essigbakterien können wir für diese Erscheinungen keine genügende Erklärung finden. Der Sauerstoffbedarf muß ja allerdings ein ganz verschiedener sein, jenachdem unser Bakterium nur wächst, sich vermehrt und so den Nährboden verändert, oder überdies noch aus Alkohol durch Oxydation Essigsäure bildet.

Letztere Arbeit wird aber nicht unmittelbar von der Bakterienzelle geleistet, denn wir wissen jetzt, daß den Vorgang der Oxydation ein Enzym¹⁾ vermittelt. Es ist nun nicht einzusehen, warum gerade bei der Anwesenheit des vergärbaren Alkohols das Bakterium bestrebt ist, möglichst an der Luft zu wachsen und so dem entstehenden Enzym den zur Verbrennung nötigen Sauerstoff zu beschaffen. Es bietet für die Zelle gewiß Vorteile, wenn beim Wachstum derselben auf alkoholhaltigen Substraten der Sauerstoff ungehinderten Zutritt hat. Unser Bakterium bildet in alkoholischen Nährsubstraten Essigsäure, die den Nährboden durchsetzt und schließlich derartig säuert, daß die Wachstumsbedingungen für die Zelle wahrscheinlich immer ungünstiger werden würden, wenn nicht durch weitere Oxydation der letzteren zu Kohlensäure eine Verbesserung einträte. Ob die Verbrennung der Essigsäure auch durch ein Enzym vor sich geht, wissen wir nicht. Jedenfalls ist es für diese Verbrennungen notwendig, daß unser Bakterium mit der Luft in innige Berührung kommt und an der Oberfläche sich ausbreitet. Beim Fehlen des Alkohols in den Nährsubstraten entfallen diese Umstände, und es genügt zum Leben eine verhältnismäßig geringe Sauerstoffzufuhr.

Wie weit diese teleologischen Auseinandersetzungen richtig sind, wird vielleicht die Zukunft lehren. Bevor wir über die Wirkungsweise des Buchnerschen Essigbakterienenzym nicht vollständig orientiert sind, sowie bezüglich der Oxydierung der

¹⁾ Durch die Untersuchungen von Buchner u. Meisenheim wurde nachgewiesen, daß die Essigbakterien ein oxydierendes Enzym bilden. Auf dem V. internationalen Kongreß für angewandte Chemie in Berlin demonstrierte Buchner ein Daueressigbakterienpräparat, von dem 10 g 0.4 g Essigsäure bildeten. Hergestellt wurde es durch Abtöten von Essigbakterien, die auf alkoholhaltigen Nährsubstraten gewachsen waren, mit Azeton. Eine längere Einwirkung einer Temperatur von 90° macht es unwirksam. Buchner nannte das Enzym der Essiggärung Essigbakterienoxydase.

Essigsäure zur Kohlensäure darüber im unklaren sind, ob auch hier ein eigentümlicher Enzymvorgang wirksam ist, und wir über den Grad der schädlichen Einflüsse der gebildeten Essigsäure auf die Zelle nicht vollständig unterrichtet sind, können nur Vermutungen ausgesprochen, aber keine experimentell festgestellte Erklärung gegeben werden.

Auf Biergelatine¹⁾ ist das Wachstum bei 22° C gut. Längs des Impfstreiches entsteht in den ersten 24 Stunden eine gelbweiße, sehr feucht und glänzend aussehende Auflagerung von ungefähr 2 mm Breite; die Ränder sind scharf abgesetzt und mäßig gebuchtet. Die Konsistenz der Auflagerung ist mehr schleimig, weshalb das Abimpfen und Verreiben derselben in Flüssigkeiten viel leichter gelingt, als bei Weingelatinekulturen. Die Oberfläche zeigt nur eine geringe Faltenbildung. Wenn die Kulturen älter werden, nimmt die Auflagerung an Dicke zu und ihre Farbe bekommt einen rötlichen Stich. Fig. 2 zeigt eine derartige Kultur, bei 22° C gewachsen.

In den von Biergelatineulturen unseres Bakteriums angefertigten Ausstrichpräparaten sieht man unter dem Mikroskope meistens paarweise vereinigte Stäbchen, die sich mit alkalischem Methyleneblau nur partiell färben. Einzelne liegende Zellen messen 1,55—2 μ in der Länge und 0,5—0,7 μ in der Breite, haben abgerundete Enden, die tief dunkelblau gefärbt erscheinen, während die mittleren Partien der Bakterienzelle ein oder zwei heller gefärbte Areolen erkennen lassen. Diejenigen Stäbchen, die sich zur Teilung angeschickt haben, sind etwas länger und ihre Enden etwas zugespitzt, während in der Zellmitte eine leichte Einziehung zu beobachten ist. In diesem Stadium sind die färberischen Erscheinungen etwas anders. Die leicht zugespitzten Pole der Zelle sind sehr dunkel gefärbt, während die Zellmitte ein mäßig breites dunkelgefärbtes Band quer durchzieht. Von den Polen und dem Band schattiert sich die dunkle Färbung gegen die hellen Areolen, die immer in der Zweifzahl vorhanden sind, sukzessive ab. In dem dunklen Mittelbande findet die vollständige Durchschnürung der Zelle statt. Die Teilungsvorgänge lassen sich sehr gut lebend im hängenden Tropfen untersuchen, wo die einzelnen oder zu zweien zusammenhängenden, vollständig unbeweglichen Stäbchen, einen oder zwei kleine, runde und stark lichtbrechende Pünktchen zeigen. Bei Zellen, die sich zur Teilung vorbereiten, findet man stets zwei solche Körperchen. Diese rücken auseinander, während die Zelle etwas in die Länge auswächst und an den Polen sich zuspitzt. Es bildet sich nun eine Einschnürung, die sich langsam vertieft. Inzwischen ist die Kontur der stärker lichtbrechenden Punkte unscharf geworden. Dann

¹⁾ 10 g Gelatine werden in 100 g untergäurigem Märzenbier gelöst, dann mit Ei geklärt, in Proberöhrchen ausgefüllt und in eintägigen Intervallen dreimal in strömenden Wasserdampf fraktioniert sterilisiert. Der Nährboden hatte eine saure Reaktion.

erfolgt die totale Durchschnürung. Die entstandenen Tochterzellen bleiben solange aneinander haften, bis sie sich zu einer neuen Teilung anschicken.

Diese partielle Färbung der Stäbchen und die helle, fast ungefärbte Areole tritt in der eben beschriebenen, deutlich sichtbaren Größe und Form nur dann auf, wenn auf alkoholhaltigen Nährsubstraten gezüchtet wurde. Nur sehr wenig gewahrt man davon, wenn man auf alkoholfreien Nährsubstanzen kultiviert. Die bei der Teilung angegebenen Erscheinungen sind hier nur in geringem Maße zu sehen. Überhaupt ist die Gesamtgröße der Stäbchen auf letzterem Nährboden etwas geringer und der ganze Zelleib sieht kompakter und fester gefügt aus. Selbst die Anwendung von Differenzierungsfärbungen gewährt uns keinen besseren Einblick in die Strukturverhältnisse, die bei den auf alkoholischen Substraten gezüchteten Zellen ganz deutlich hervortreten. Ob zwischen dem Auftreten dieser vakuolenartigen Bildungen in der Zelle und der Oxydation des Alkohols zu Essigsäure eine bestimmte Relation besteht, muß ich einstweilen dahingestellt lassen.

Um nun den Einfluß der Reaktion des Nährbodens auf das Wachstum festzustellen, machte ich eine Reihe von Versuchen mit saurer und verschieden alkalischer Bier- und Fleischwassergelatine. Dabei diente mir die Breite der in einer bestimmten Zeit auf der schief erstarrten Gelatine gewachsenen Auflagerung als Maß für das Wachstum. Natürlich ist diese Methode der Bestimmung des Wachstums nicht absolut genau, doch gibt sie immerhin ganz brauchbare Vergleichsergebnisse. Ich füllte zehn Proberöhrchen mit je 10 ccm Biergelatine. Ein Röhrchen blieb unverändert, ein zweites erhielt soviel konzentrierte Sodalösung zugesetzt, bis die Biergelatine eine neutrale Reaktion zeigte. In die übrigen Röhrchen kamen in gleichen Intervallen steigende Sodamengen, sodaß die ganze Reihe je ein Röhrchen mit neutralem, mit 1 2 3 4 5 6 7 und 8 Tropfen konz. Sodalösung versetzten Inhalt umfaßte. Ebenso stellte ich die verschieden alkalische Fleischwassergelatine her. Beim Sterilisieren fielen in den alkalischen Portionen Salze aus, die den Nährboden stark trübten, was aber die Verwendbarkeit desselben nicht im geringsten beeinträchtigte.

Nun verrieb ich eine Öse voll junger Weingelatinekultur unseres Bakteriums in steriler, 0,75% iger Chlornatriumlösung, tauchte die ausgeglühte Platinnadel vor jeder Impfung 1 cm tief in diese Aufschwemmung ein und legte damit in einem Zuge unter Drehen der Nadel die Impfstrieche auf der schief erstarrten Gelatine an. Dadurch gelang es wenigstens bis zu einem gewissen Grade die einzelnen Röhrchen mit einer annähernd gleich großen Menge von Bakterien zu beschicken.

Nach zwei Tagen waren nur auf der sauren und neutralen Biergelatine und neutralen Fleischwassergelatine Auflagerungen zu sehen. Nach 4 Tagen hatten sich solche auch in der Bier-

gelatine mit 1 und 2 Tropfen konz. Sodalösung gebildet. Nach 5 Tagen zeigten auch die stärker alkalischen Biergelatineulturen Wachstum, und gleichzeitig wurden die Salzniederschläge in der nächsten Umgebung der Auflagerungen gelöst, wodurch diese von einem hellen Hof umgeben erschienen. Dieser breitete sich immer mehr aus und nach Verlauf von 10 Tagen war der ganze Nährboden glasklar. Nach 5tägigem Wachstum hatten die Auflagerungen auf alkalischer Gelatine die zuerst gebildeten an Größe übertroffen. Nach 7 Tagen zeigt das Röhrechen mit einem Alkaligehalt von 5 Tropfen die größte Auflagerung, deren Breite ungefähr dreimal so groß ist als diejenige von den Auflagerungen auf neutraler oder saurer Biergelatine. Eine Kurve bei der als Maß der Wachstumsintensität die Breite der angegangenen Auflagerungen im vergrößerten Maßstab als Ordinaten, die Anzahl der Tropfen Natriumkarbonatlösung als Abszissen aufgetragen sind, wird die Verhältnisse am besten illustrieren.

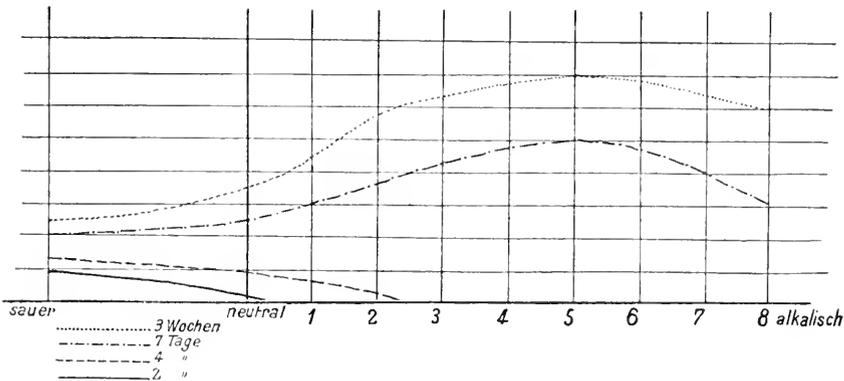


Fig. 3.

Der Abstand zwischen neutral und sauer ist dreimal so groß genommen, als zwischen neutral und 1, u.s.f., weil zur Neutralisierung von 10 ccm saurer Biergelatine 3 Tropfen konzentrierte Sodalösung nötig sind. Die punktierte Linie entspricht einem dreiwöchentlichen Wachstum, die strichpunktierte einem 7tägigen, die gestrichelte einem 5tägigen und endlich die vollausgezogene einem 2tägigen Wachstum bei 22° C.

Vergleicht man nun die zu gleicher Zeit unter denselben Bedingungen auf neutraler und alkalischer Fleischwassergelatine angelegte Versuchsreihe nach gleichlangen Wachstumszeiten bei gleich hoher Temperatur, so findet man, daß nur auf dem neutralen Nährboden eine Auflagerung nach 2 Tagen zu sehen ist, wie die auf neutraler Biergelatine. Erst nach drei Wochen gewahrt man auch in dem Röhrechen mit 1 Tropfen Zusatz von Sodalösung einen sehr kleinen Belag.

Früher erwähnte ich, daß nach 5tägigem Wachstum unseres Bakteriums sich die Trübungen der alkalischen Biergelatine in

der Umgebung der Auflagerung aufhellen. Die Aufhellung schreitet immer weiter und nach ungefähr 14 Tagen ist auch in den Röhren mit dem größten Alkaligehalt keine Trübung mehr zu bemerken. Die Trübungen wurden, wie schon erwähnt, durch Salzniederschläge hervorgerufen, die sich in Säuren lösten. Nun kann unser Bakterium in der alkoholhaltigen Biergelatine Essigsäure bilden, die Trübungen dadurch aufhellen und den Nährboden gleichzeitig neutralisieren und ansäuern, kurz, ihm eine Reaktion verleihen, bei der das Wachstum gut vor sich gehen kann. Der Mangel an Alkohol verhindert dagegen jegliches Wachstum auf stärker alkalischen Nährsubstraten. Der Versuch zeigt auch, daß unser Bakterium in neutraler und alkalischer Fleischwasser- oder Peptongelatine ohne Alkohol keine Säure zu bilden vermag, nachdem keine Aufhellung der Trübungen dieser Nährböden eintritt. Fügt man aber Alkohol zu, so wird Säure gebildet. Übrigens lehrt uns auch die einfache Lakmusedelatinezucht mit und ohne Alkoholzugabe das gleiche. Nur die mit Alkohol versetzten neutralen Lakmusröhren zeigen einen Farbumschlag ins Rot. Die alkoholfreien Kulturen behalten die Farbe des neutralen Lakmus; nach einigen Wochen findet dann eine Reduktion des Farbstoffes in der Tiefe statt.

Die Form und Farbe der Auflagerungen auf Biergelatine wird durch die Alkaleszenz nicht beeinflusst. Die Konsistenz der Kolonien ist dagegen bei verschiedenem Alkaligehalt variabel. Je mehr Alkali in der Gelatine, um so schleimiger sind die Kolonien, und um so leichter kann man sie abimpfen und in Flüssigkeiten aufschwimmen. Die Ausstrichpräparate enthalten die schon beschriebenen typischen Formen. Der vermehrte Alkaligehalt hat auf die Form und auf die färberischen Erscheinungen der Stäbchen augenscheinlich keinen nachweisbaren Einfluß.

Um nun die morphologischen Verhältnisse bei der Zucht in höheren Temperaturen auf festen Nährböden zu untersuchen, verwendete ich Bier-, Fleischwasser- und Peptonwasser-Agar. Agarlösungen in Wein erstarren nur bei niedrigem Säuregehalt wieder. Nachdem ich mit neutralisiertem Wein keine Versuche machte, auf Wein überhaupt nur bei der natürlichen Reaktion züchtete, unterließ ich die Herstellung von Weinagar. Sämtliche Agarnährböden enthielten 2% Agar-Agar und 1% wasserfreies Glycerin. Letzterer Zusatz ist sehr zweckmäßig, da er das Herabgleiten des Agars von der Unterlage bei Platten- und Strichkulturen hintanhält und einer allzurassen Austrocknung vorbeugt.

Auf schieferstarrem Fleischwasseragar wächst das *Acetobacter plicatum* gut und bildet sehr dicke und vielfach gefaltete, feuchtglänzende Auflagerungen, die nur eine kaum sichtbare, weißgelbe Eigenfarbe besitzen. Fig. 3 zeigt ein Stück einer derartigen Kultur bei Lupenvergrößerung nach 14tägigem Wachstum bei 25° C. Diese Formation erinnert an die Gehirnoberfläche mit ihren zahlreichen Windungen und Einschnitten.

Der beschriebene Belag läßt sich sehr leicht in toto abheben und kann nur sehr schwer in Flüssigkeiten aufgeschwemmt werden. Zieht man die Auflagerung ab, hinterläßt sie auf dem Agar keine Eindrücke. An ihrer Stelle gehen nach einiger Zeit frische Kolonien an und bilden neuerdings einen dicken Belag.

Das schnellste Wachstum findet bei 28—30° C statt. Die Temperatur beeinflußt nur die Wachstumsschnelligkeit, nicht aber die Form der Auflagerung.

Die Form der Stäbchen (vgl. Fig. 13) in derartigen, bei 20—30° C gezüchteten Kulturen ist oval. Die Bakterien messen 0,75—0,90 μ in der Länge und 0,55—0,70 μ in der Breite. Sie erinnern im ersten Augenblick an Kokken, die einzeln oder zu zweit in einer Schleimhülle liegen. Kettenbildungen konnte ich nicht beobachten. Jede Zelle oder jedes Zellenpaar ist von einem mit Anilinfarben schwach tingierten Hof umgeben, der durch eine ungefärbte Zone von den Zellen getrennt ist. Diese gallertigen Bildungen geben weder die Zellulosereaktion, noch färben sie sich mit Jodlösungen blau. Die färbereichen Erscheinungen mit Löfflers alkalischem Methylenblau sind dieselben, wie ich sie für die Stäbchen aus Fleischwassergelatinekulturen beschrieb, nur sind die genannten Erscheinungen wegen der gedrunghenen Form der Zellen noch weniger deutlich sichtbar.

Die Stiehkultur in Fleischwasseragar ähnelt in jeder Beziehung der in Fleischwassergelatine, nur vermag unser Bakterium sich in diesem verhältnismäßig festen Nährsubstrat sehr wenig auszubreiten.

Die Striehkultur auf Bieragar bietet gegen die eben beschriebene keine besonderen Verschiedenheiten und kann das von der letzteren Gesagte ohne weiteres für erstere gelten. Die färbereichen Erscheinungen der Bakterien sind mit jenen der auf Weingelatine gezüchteten identisch, wenn auch hier die Stäbchen in den Längen- und Breitendimensionen kleiner sind. Züchtet man bei 32—34° C, bekommt man etwas längere und dickere Formen, die 1,40—1,60 μ in der Länge und 0,7—0,8 μ in der Dicke messen. An diesen Stäbchen läßt sich die partielle Färbung sehr schön sehen und ich kann dafür das von den auf Weingelatine gewachsenen Bakterien Gesagte nur ausnahmslos wiederholen.

Es erübrigt noch, auf die Wachstumsverhältnisse bei der Zucht unseres Bakteriums auf der gekochten Eischeibe und der Kartoffel in Kürze hinzuweisen.

Auf der Scheibe von gekochtem Hühnerrei, deren Eiweißbrand infiziert wurde, scheint unser Bakterium nicht zu wachsen. Die nach verschiedenen Zeiten abgenommenen Proben enthielten nur eine spärliche Anzahl von Keimen, die augenscheinlich von der Aussaat herrührten. Eine Vermehrung derselben in erheblicherem Maße konnte ich nicht feststellen. Auf dem genannten Nährsubstrat erhielten sich die Stäbchen aber sehr

lange Zeit entwicklungsfähig, da damit angelegte Kulturen ein gutes Wachstum zeigten. An der Eischeibe selbst waren keine sichtbaren Veränderungen zu beobachten.

Das Wachstum auf der sauer reagierenden Kartoffel-scheibe ist sehr schwach. Auch hier gewahrt man dabei keine sichtbaren Veränderungen des Nährsubstrats. Das Ausstrichpräparat zeigt jedoch eine deutliche Vermehrung der Bakterien. Von den für andere Nährböden beschriebenen färberischen Erscheinungen war nichts zu sehen, denn die Stäbchen erschienen vollkommen homogen gefärbt.

Wachstum des *Acetobacter plicatum* auf flüssigen Nährsubstraten.

Zu den Züchtungsversuchen auf flüssigen Nährsubstraten verwendete ich in erster Linie sterilisierten Wein, dann alkoholhaltiges und alkoholfreies Bier, allein oder mit Zusätzen von verschiedenen Zuckerarten. Die Alkoholmenge, welche die Wein- oder Bierportionen nach der Sterilisierung enthielten, unterliegt kleinen Schwankungen, die durch die Dauer des Erhitzens in strömenden Dampf bedingt sind. Das von mir verwendete Bier hatte nach zweimaliger, je 20 Minuten dauernder, fraktionierter Sterilisation im Mittel einen Alkoholgehalt von 2,5 Gewichtsprozenten. Der zu den Versuchen verwendete Wein enthielt nach dreimaliger Sterilisierung im Durchschnitt 3,5 Gewichtsprocente Alkohol. Einige Versuchsreihen mit Pepton-, Zucker- und Asparaginslösungen wurden angelegt, dienten aber lediglich als Vorversuche für spätere chemisch-biologische Untersuchungen, weshalb ich hier darüber weiter nichts berichte.

Sowohl auf Wein als auch auf Bier bildet das *Acetobacter plicatum* eine dicke und sehr zähe, feste Kahlhaut, deren Dicke auf Wein 8—10 mm erreichen kann.

Verimpft man eine ganz geringe Menge¹⁾ einer jungen Gelatine- oder Agarkultur in sterilen Wein, so sieht man in den ersten 36 Stunden kein Wachstum, bei welcher Temperatur man die Kultur auch halten mag. Für das schnellste Wachstum habe ich durch zahlreiche, ziemlich fein abgestimmte Versuche eine Temperatur von 28—29° C bestimmt. Hielt man die beimpfte Probe bei dieser Temperatur, gewahrte man am dritten Tage, in der Flüssigkeit schwebend, kleine schleierartige Trübungen, die, herausgefischt, sich als gallertige Massen entpuppten. Erst am 4. Tage haben einzelne Ausläufer derselben die Flüssigkeitsoberfläche erreicht und erscheinen nun als kleine, linsenförmige und grauweiß gefärbte Inseln. Am fünften Tag ist die ganze Oberfläche von einer großen Anzahl derartiger Inseln bedeckt, die durch eine durchsichtige, gallertige Masse verbunden sind. Jetzt macht sich auch ein deutlicher Essiggeruch bemerkbar, wenn unter 24° C gezüchtet wurde. Kultiviert man beim Temperatur-optimum, tritt er erst viel später auf. In der Folge nimmt die

¹⁾ Je mehr Keime man einimpft, desto rascher spielen sich die Entwicklungsvorgänge der Kahlhaut ab.

Dieke der Kahlhaut zu, die grauweißen Inseln werden größer, rücken näher aneinander und die durchsichtigen Brücken verschwinden mehr und mehr. An einer alten Haut erkennt man ihre Spuren nur an einer feinen Äderung der Oberfläche. Schüttelt man das Kulturgefäß, sinkt die Haut unter die Oberfläche und an ihrer Stelle bildet sich eine neue.

Etwas anders verläuft der ganze Prozeß der Kahlhautbildung, wenn man ein kleines Stückchen einer Zooglöa verimpft. Dieses bleibt nahe der Oberfläche, und schon am nächsten Tag gewahrt man eine Anzahl von größeren und kleineren Ausläufern, die in kürzester Zeit eine zusammenhängende Decke über die ganze Flüssigkeitsoberfläche bilden. Unter allen Umständen bleibt die Flüssigkeit stets vollständig klar.

Das Ausstrichpräparat zeigt die schon beschriebenen Stäbchen mit ihren bekannten färberischen Erscheinungen.

In sterilem Bier konnte ich bei der Hautbildung die gleichen Vorgänge beobachten. Figur 1 stellt eine junge Bierkultur dar, an der man die Zusammensetzung der Zooglöa aus kleinen Inseln deutlich sehen kann. Im allgemeinen erreichen die Häute auf Bier keine so große Dicke als auf Wein und ihre Konsistenz ist schleimiger. Die Ausstrichpräparate ergaben keine wesentlich verschiedenen Verhältnisse.

Verwendet man zur Zucht ein durch Destillation alkoholfrei gemachtes Bier, das durch Zusatz von destilliertem Wasser auf das ursprüngliche Volumen gebracht wurde, findet die Kahlhautbildung nur sehr langsam statt. Erst nach 8 Tagen gewahrte ich eine dünne, vollkommen homogen und weißgelb aussehende Zooglöa, die glatt und derb war. Des Vergleiches wegen fertigte ich sowohl von der Kahlhaut auf Wein (Fig. 5) als auch von der auf alkoholfreiem Bier (Fig. 9) dünne Paraffinschnitte an, nachdem ich sie zuvor in verdünnter Formaldehydlösung (4%ig) härtete und in allmählich steigenden Alkohol entwässerte. Die Unterschiede zwischen beiden sind augenfällig. Mit Karbolfuchsin gefärbt, zeigen beide Schnitte ein rot tingiertes Netzwerk feinsten Fäden, deren Dicke nur Bruchteile eines Mikrons mißt. Bei der auf Wein gewachsenen Kahlhaut verlaufen die Fäden gewunden, sich vielfach überkreuzend und größere und kleinere Spalten und Lücken bildend. Darin eingebettet liegen unregelmäßig verteilt oder zu Nestern gruppiert die Bakterien (vgl. Figur 4). Viel regelmäßiger ist die Struktur der auf alkoholfreiem Bier entstehenden Kahlhäute. In Figur 9, die das Bild eines Durchschnittes von einer solchen Zooglöa bei Lupenvergrößerung gibt, sind deutlich mehrere ungleich breite, parallel verlaufende Schichten sichtbar, die von den Bakterien erfüllt und in der Zeichnung durch dunkle Schattierung hervorgehoben sind. Die Zellen selbst liegen nicht wirr durcheinander, sondern sind in der überwiegenden Mehrheit so orientiert, daß ihr längerer Durchmesser entweder senkrecht oder steil geneigt gegen die parallel zur Oberfläche verlaufenden

Schichten gerichtet ist. Die in der Zeichnung hell gehaltenen Zwischenschichten werden von einem feinen Netzwerk, wie ich es früher beschrieb, gebildet. Die Anzahl der Schichten ist von dem Alter der Kultur abhängig. Färbt man ohne Vorbehandlung getrocknete Kahlhautstücke mit Karbolfuchsin oder Gentianaviolett, so liegen die Bakterien in einer rötlich oder schwach violett gefärbten Masse. Nach der Behandlung mit Formol und Alkohol wird aber von den genannten Farben nur mehr ein Netzwerk tingiert, während die davon ungeschlossenen Räume ungefärbt bleiben. Nach einer Behandlung der Schnitte mit Jod und Schwefelsäure sind die Netze dunkelbraun gefärbt. Es macht hiernach den Eindruck, daß diese Netze Reste der Zellinhalte sind, eingeschlossen in den verquollenen Zellwandmassen.

Um die Kahlhautbildung nach Zusatz von Traubenzucker, Rohrzucker und Mannit zu untersuchen, legte ich in Erlenmeyerkolben eine Versuchsreihe an, deren Resultate aus der folgenden Tabelle ersichtlich sind:

Nr. der Probe	Nährflüssigkeit	Zusatz	Wachstumserscheinungen nach 4 Tagen bei einer Temperatur von 28° C.
I	25 cem alkoholfreies Bier	0,5 g Mannit	Nur sehr mäßiges Wachstum und dünne Kahlhaut. In der klaren Flüssigkeit sind wolkenartige Trübungen zu erkennen, die sich beim Herausnehmen als gallertigerweisen.
II		0,5 g Rohrzucker	Gutes Wachstum mit Kahlhautbildung, die allerdings schwächer ist, als bei Nr. VI. Die Flüssigkeit erscheint klar.
III		0,5 g Traubenzucker	Gutes Wachstum unter Bildung einer Kahlhaut, deren Dicke ungefähr jener bei II entspricht. Flüssigkeit klar.
IV		—	Mäßiges Wachstum ohne Kahlhautbildung. In der Flüssigkeit gallertige Massen nur in geringer Menge, erstere selbst vollständig klar.
I	25 cem alkoholphaltiges Bier	0,5 g Mannit	Gutes Wachstum unter Bildung einer dicken Kahlhaut auf der klaren Flüssigkeit.
II		0,5 g Rohrzucker	Sehr gutes Wachstum mit starker Kahlhautbildung. Auch hier ist die Flüssigkeit vollständig klar.
III		0,5 g Traubenzucker	Sehr gutes Wachstum mit etwas geringerer Zoogloenbildung wie bei VI. Flüssigkeit klar.
IV		—	Sehr reichliches Wachstum unter Bildung einer mächtigen Kahlhaut auf klarer Flüssigkeit.

Jede der Proben wurde durch eine möglichst gleichgroße Menge einer Aufschwemmung von junger Weingelatinekultur des *Acetobacter plicatum* in 0,75 %iger Natriumchloridlösung infiziert und beim Temperaturoptimum von 28° C. gehalten. Eine identische Versuchsreihe wurde gleichzeitig bei Zimmertemperatur belassen.

Bei den in Zimmertemperatur gehaltenen Proben sind ungefähr 3 Tage später die gleichen Erscheinungen zu sehen, weshalb ich darauf nicht besonders eingehe.

Nach einer Beobachtungsdauer von 10 Tagen, nach welcher Zeit die Probe IV eine deutliche, die Probe I eine kaum merkbare Kahmhaut aufweist, haben sich die Verhältnisse nur durch eine Dickenzunahme der Zooglöen absolut geändert, relativ aber nicht.

Wir finden die derbsten und dicksten Häute auf den Proben V, VI und VIII, die also mit alkoholhaltigem Bier allein oder mit Zusatz von Mannit und Rohrzucker angelegt wurden, während die Probe VII mit dem Traubenzuckerzusatz eine bedeutend kleinere und zartere Kahmhaut aufweist. Auf alkoholfreiem Bier begünstigt Rohrzucker und Traubenzucker die Kahmhautbildung, wie aus den Proben II und III ersichtlich ist.

Die mit den Häuten sämtlicher Proben angestellte Zellulosereaktion ergab negative Befunde.

In den von obigen Zooglöen angefertigten Ausstrichpräparaten waren im allgemeinen nur die durch die Anwesenheit oder das Fehlen von Alkohol bedingten Unterschiede zu erkennen, die ich bereits früher eingehend behandelte.

Versuche zum Nachweis eventueller Schwärmzustände.

Schon der Umstand, daß bei der Zucht des *Acetobacter plicatum* auf flüssigen Nährsubstraten zu keiner Zeit des Wachstums eine Trübung derselben zu erkennen ist, legt die Annahme nahe, daß unser Bakterium keine Schwärmzellen bildet, wie solche durch die Untersuchungen von Zopf (l. c.), Henneberg (l. c.) und anderen Forschern bei einzelnen Essigbakterien bekannt wurden. Um mich von dem Fehlen eines Schwärmzustandes in Wein und Bier bei der Zucht in verschiedenen Temperaturen zu überzeugen, beobachtete ich eine Reihe hängender Tropfenkulturen in der feuchten Kammer auf dem heizbaren Objektisch, dessen Tischplatte durch Zuleiten von warmem Wasser auf verschiedene Temperaturen dauernd erwärmt werden konnte. Die bei Zimmertemperatur (17° C) durch 2 Tage untersuchten, mit Wein oder Bier und frischem Bakterienmaterial angelegten hängenden Tropfen zeigten eine langsam verlaufende Teilung der eingimpften Stäbchen, ohne daß ich bewegliche Formen sehen konnte. Erhöhte ich die Temperatur auf 22° C, erfolgten die Teilungen rascher, doch fehlten auch diesmal Schwärmzellen.

Da es bekannt ist, daß die Schwärmfähigkeit durch den Mangel an Sauerstoff herabgesetzt und aufgehoben werden kann, lüftete ich in kurzen Zwischenräumen das Deckgläschen und sorgte so für genügenden Luftwechsel, ohne dadurch andere Resultate zu erzielen.

Ich machte noch eine Reihe von Zuchtversuchen bei 25, 30 und 35 ° C, ohne auch nur eine bewegliche Zelle gesehen zu haben. Um ganz sicher zu sein, hielt ich bei einer andern Versuchsreihe die Tröpfchenkulturen im Finstern, da es ja ganz gut möglich wäre, daß die Schwärmfähigkeit unseres Bakteriums durch Licht beeinträchtigt würde. Aber auch im Dunkeln traten keine Schwärmzustände auf.

Die zu verschiedenen Zeiten von Strichkulturen des Bakteriums in Flüssigkeiten aufgeschwemmten Portionen enthielten keine beweglichen Keime, einerlei, welche Flüssigkeit dabei verwendet wurde (Wein, Bier, Wasser und physiologische Kochsalz-Lösung.)

Ich untersuchte auch die mit Mannit, Traubenzucker und Rohrzucker angelegten Bierkulturen auf das Vorhandensein von Schwärmzellen, jedoch mit negativem Erfolge.

Demnach darf mit Recht angenommen werden, daß das *Acetobacter plicatum* kein Schwärmstadium besitzt.

Formveränderungen bei der Zucht in höheren Temperaturen.

Wie uns die grundlegenden Arbeiten Hansens (l. c.) zeigen, hat die Züchtungstemperatur auf die Form der Essigbakterien einen großen Einfluß. Auch die Versuchsergebnisse anderer Forscher lehren uns diese Tatsache. Bei den bisher näher untersuchten Erregern der Essiggärung zeigten die verschiedenen Spezies derselben auch differente Formveränderungen bei den verschiedenen Temperaturen zwischen 30 und 41 ° C, sodaß diese Merkmale sehr wohl für die Unterscheidung der einzelnen Arten herangezogen werden können. Die Untersuchungen Henneberg's (l. c.) lehrten uns auch, daß nicht nur eine erhöhte Temperatur zur Bildung hypertropher, mitunter auch als Involutionsformen bezeichneter Wuchsformen Anlaß gibt, sondern auch größere Zusätze gewisser Salze, wie Chlornatrium, Kaliumnitrat und andrer ähnliche oder gleiche Veränderungen in der Form der Bakterien hervorbringen. La far (l. c.) zeigte, daß diese Formveränderungen in alten Kulturen, bei normaler Temperatur gezüchtet, ohne irgend welche Zutaten von selbst entstehen. Ebenso soll ein vermehrter Alkoholgehalt des Nährsubstrates wirken.

Das *Acetobacter plicatum* zeigt nur eine geringe Neigung hypertrophische Wuchsformen bei höheren Temperaturen zu bilden. Auch der vermehrte Alkoholgehalt in Wein- und Bierkulturen vermag nur geringfügige Änderungen in der Form

unseres Bakteriums hervorzurufen. Riesenwuchsformen vermisse ich auch in Monate alten Kulturen auf flüssigen oder festen, alkoholfreien oder alkoholhaltigen Substraten.

Der ganze Kreis der Formveränderungen auf Bieragar ist ein kleiner. Ich züchtete das *Acetobacter plicatum* auf diesem Nährboden 24 Stunden bei einer Temperatur von 28—30 °C, hob den nach dieser Zeit sichtbaren Belag ab und beschickte damit ein neues Röhrchen mit Bieragar, welches dann einer Temperatur von 40,2 °C ausgesetzt wurde. Nun wurden stündlich Proben entnommen und davon Ausstrichpräparate und hängende Tropfen angefertigt. Nach der ersten Stunde zeigt die überwiegende Mehrzahl der meistens zu zweit verbundenen Stäbchen ihr normales Aussehen, während eine sehr geringe Anzahl derselben eine Vergrößerung der Längendimension aufweist: eine merkliche Vergrößerung in der Breite ist nicht zu sehen. Die verlängerten Stäbchen messen im Maximum das 3—4 fache der normalen Länge und sind meist leicht gekrümmt. Die Enden erscheinen etwas verschmälert, sodaß ihre Gestalt einer langen, schmalen Spindel ähnelt. Das Färbvermögen ist nicht wesentlich verändert, hier und da zeigt ein Stäbchen schwächer tingierte Pole.

Nach einer weiteren Stunde hat sich das Bild nicht sonderlich verändert. Nach 4—5 stündigem Aufenthalt in der höhern Temperatur gewahrt man in dem einen und andern Gesichtsfeld einen längeren Faden von gleichmäßig zylindrischer Gestalt, mit stumpfen Enden. Die Länge dieser Fäden, an denen man noch eine Gliederung an dem Auftreten dunkler gefärbter Punkte in gleichen Abständen wahrnehmen kann, mißt bis zu 50 μ . Ich betone aber, daß derartig lange Fäden ein sehr seltener Befund sind. Die Mehrzahl der langen Formen mißt höchstens das 4 bis 5 fache der normalen Länge. Die Dicke der Fäden ist nicht bedeutend und erreicht nicht das doppelte der normalen Zeldicke. Ausbauchungen und Hervortreibungen fehlen stets, ebenso auch Verzweigungen. Diese nach 5 stündigem Aufenthalt bei 40,2 °C erhaltenen Formen sind in allen Präparaten zu sehen, ob die hohe Temperatur nur diese kurze Zeit über einwirkte oder durch 48 Stunden. Eine weitere Veränderung trat nicht ein. Fig. 7 zeigt die gewöhnlich auftretenden hypertrophischen Zellformen in einem Präparate aus einer Kultur, die 24 Stunden bei 30 °C gezüchtet wurde und dann 8 Stunden einer Temperatur von 40,2 °C ausgesetzt war.

Nach einem Aufenthalt von 24 Stunden bei 40,2 °C, kam die Bieragarkultur in den Thermostaten mit 30 °C. Nach 4 Stunden war von den durch Hansen (l. c.) bekanntgewordenen Auftreibungen und dem Zerfall in Kurzstäbchen noch nichts zu bemerken. Selbst nach 24 Stunden traten die Erscheinungen nicht in deutlicher Form zutage. Die Ausstrichpräparate von Proben, die nach verschieden langer Einwirkungsdauer der niederen Temperatur entnommen waren, ließen eigenartige färberische Erschei-

nungen erkennen. Wurde mit alkalischem Methylenblau gefärbt, erschienen die verlängerten Stäbchen und Fäden ungleich dunkel tingiert, fast schwarz die nicht verlängerten Formen. Zahlreiche Langstäbchen sind diffus lichtblau gefärbt, andere wieder haben eine mehr körnige Struktur. Die dunkel gefärbten Stäbchen oder Fäden zeigen eine oder mehrere scharf begrenzte, kleine, helle, vakuolenartige Bildungen, die z. B. in einem Faden in gleichen Abständen angeordnet sind, in der einzelnen Zelle aber nur in der Mitte derselben in der Einzahl liegen oder zu zweit in gleichmäßigen Abständen von den Polen. Die Größe derselben ist variabel, immer sind sie kreisrund und liegen in sonst dunkel gefärbten Zellen oder Fäden.

Wenn wir diese Erscheinungen mit dem früher beschriebenen färberischen Verhalten unserer auf alkoholhaltigen Nährsubstraten gezüchteten Bakterien vergleichen, so finden wir eine Analogie, die sehr dafür spricht, daß die in die Länge gewachsenen Zellen, welche noch deutliche Färbungen annehmen, sich in der niederen Temperatur wieder in kürzere Stäbchen von der normalen Form umbilden, nachdem sie die eben beschriebenen vakuolenartigen Gebilde erzeugt haben.

Daneben finden wir aber zahlreiche Zellen, die sich nur mehr schattenhaft färben und sich durch dieses Verhalten als nicht mehr entwicklungs- und lebensfähig erweisen, denn wir wissen, daß absterbendes Protoplasma sich nur mehr diffus und schwach färbt. Auch diese Zellen enthalten meistens eine ungefärbte, helle Stelle, aber nicht im Zentrum, sondern in der Nähe eines Poles: bei zusammenhängenden Zellpaaren befindet sich diese farblose, immer etwas ovale Lücke in der Nähe der einander zugekehrten Pole. Im allgemeinen sind diese Gebilde umso kleiner, je besser die Zelle noch gefärbt ist.

Ich habe derartige Bildungen in großer Anzahl gesehen und sie jedesmal von den vakuolenähnlichen Gebilden ohne weiteres unterscheiden können, denn diejenigen Zellen, welche letztere enthalten, sind besonders an den Polen intensiv gefärbt und gegen die vakuolisierte Stelle mehr ausgebläht, während die Stäbchen mit ersteren gerade in der nächsten Umgebung des lichten Fleckes eine dunklere Färbung aufweisen. Das untere Zellenpaar in Fig. 12 zeigt uns die einseitig polare Lage der leicht ovalen, hellen Flecke. Der Zellkörper selbst ist nur schwach gefärbt, etwas dunkler in der Umgebung der ungefärbten Partien. Ab und zu sah ich Bilder, wie eines in der oberen Zeichnung der Fig. 12 wiedergegeben ist. Nahe den zusammenhängenden Polen des fast ungefärbten Zellenpaares liegen zwei ungefärbte, ovale Gebilde, mit ihrem längeren Durchmesser parallel zur Zellachse orientiert und von einem schmalen, stark gefärbten Ring umgeben. Diese beiden Körper ragen etwas über die Zellgrenze hervor und bauchen anscheinend die Zelle an diesen Stellen aus. Wir haben ein Bild vor uns, welches sofort an Sporen erinnert. Ob das *Acetobacter plicatum* in der Tat echte Sporen bildet und

unter welchen Bedingungen dies geschieht, vermag ich zur Zeit nicht zuzusagen. Ich fand noch nicht Zeit, mich mit dieser Frage näher zu beschäftigen, doch einige entsprechende Versuche, die noch im Gange sind, sprechen sehr für eine Sporenbildung. Sobald ich die diesbezüglichen Untersuchungen beendigt habe, werde ich sofort darüber eine kurze Mitteilung veröffentlichen und begnüge mich vorderhand, die Tatsache festzustellen, daß sporenähnliche Gebilde unter mir noch wenig bekannten Umständen auftreten. Ich beobachtete sie in Bier- und Fleischwasseragarkulturen, die bei niedriger Temperatur gezüchtet wurden, dann auf mindestens 24 Stunden in eine Temperatur von $40,2^{\circ}\text{C}$ gebracht wurden und nachher wieder in eine niedrigere Temperatur kamen. Falls sich die beschriebenen Gebilde als echte Sporen herausstellen, wäre dies die erste diesbezügliche Beobachtung bei Essigbakterien.

Die Versuche zur Feststellung einer eventuell auftretenden Formveränderung der Zellen bei höheren Temperaturen machte ich auch mit Fleischwasseragar, bekam aber keine abweichenden Resultate.

Die Züchtungsversuche auf sterilem Wein und Bier bei höheren Temperaturen zeigten, daß auch dabei nur in geringer Zahl längere Fäden entstanden, wenn auch etwas mehr als auf festen Nährsubstraten.

Ich modifizierte diese Versuche nun in der Weise, daß ich eine frische infizierte Wein- oder Bieragarkultur durch 24—36 Stunden bei 25 oder 30°C züchtete und dann auf 24 Stunden in den Thermostaten mit 40°C brachte. Auch in diesen Fällen bekam ich keine stärker hypertrophischen Formen als sonst. Die hohe Temperatur bewirkte jedesmal einen sofortigen Wachstumsstillstand.

Züchtungsversuche bei verschiedenem Alkoholgehalt der Nährflüssigkeit.

Es soll noch eine Reihe von Versuchen aufgeführt werden, die den Zweck hatten, festzustellen, welcher Alkoholgehalt vom *Acetobacter plicatum* ohne Schädigung des Wachstums vertragen werden kann. Zu dem Ende wurden 10 Proberöhrchen mit je 10 ccm sterilem Bier und Wein gefüllt und der Alkoholgehalt durch Zugabe von absolutem Alkohol vermehrt. Eine Tabelle der mit Bier angestellten Versuche wird die Befunde am übersichtlichsten darstellen.

(Siche S. 28 und 29).

Tabelle der Bierkulturen mit

No. der Kultur	Alkoholgehalt in Gew. Proz.	Wachstum bei 30° C nach		
		24 Stunden	48 Stunden	72 Stunden
I.	2.5	Wachstum in der Tiefe.	Kahmhaut bereits gebildet.	Kahmhaut mächtig entwickelt
II.	3.5	Wachstum in der Tiefe gleich gut wie in I.	Die ersten An- fänge einer Kahmhaut zeigen sich.	Die Oberfläche ist von einer dünnen Kahm- haut bedeckt.
III.	4.5	Sehr spärliches Wachstum in der Tiefe.	Beginn der Kahmhaut- bildung.	sehr dünne Kahmhaut.
IV.	5.5	—	—	geringe Spur einer Kahmhaut
V.	6.5	—	—	—
VI.	7.5	—	—	—
VII.	8.5	—	—	—
VIII.	9.5	—	—	—
IX. u. X.	10.5 u. 11.5	—	—	—

verschiedenem Alkoholgehalt.

Wachstum bei 25° C nach				
5 Tagen	24 Stunden	48 Stunden	72 Stunden	5 Tagen
sehr dicke Kalmhaut	Spärliches Wachstum in der Tiefe	Die ersten Anfänge einer Kalmhaut sind sichtbar.	dünne Kalmhaut	mächtige Kalmhaut
dicke Kalmhaut	Besseres Wachstum in der Tiefe als bei I.	dünne Kalmhaut auf der Oberfläche.	dicke Kalmhaut.	mächtige Kalmhaut wie bei I.
dicke Kalmhaut.	Wachstum in der Tiefe etwas weniger als bei II.	dünne Kalmhaut auf der Oberfläche.	dicke Kalmhaut.	mächtige Kalmhaut wie bei I.
sehr dünne Kalmhaut.	Wachstum in der Tiefe eben bemerkbar.	Wachstum in der Tiefe.	Geringe Spuren einer Kalmhaut.	dünne Kalmhaut von schleimiger Beschaffenheit
—	Wachstum in der Tiefe fast wie bei IV.	Wachstum in der Tiefe ungefähr w. b. IV nach 24 Stdn.	Spur einer Kalmhaut.	größere Inseln an der Oberfläche.
—	Wachstum in der Tiefe.	Wachstum in der Tiefe, ungefähr d. 4. Tl. wie in V.	Spur einer Kalmhaut.	1 kleine Insel an der Oberfläche.
—	—	—	Spur Wachstum in der Tiefe.	Wolken in der Flüssigkeit.
—	—	—	—	Spur Wachstum in der Tiefe.
—	—	—	—	Auch nach Wochen kein Wachstum.

Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß unser Bakterium in Bier mit einem Alkoholgehalt von 9,5 Gewichtsprozenten eben noch zu wachsen vermag. Hier werden aber keine Kalmhäute mehr gebildet und es entsteht in der Nährflüssigkeit nur ein kleines Wölkehen einer gallertigen Substanz, die die gewachsenen Keime enthält. Auffallend ist die Tatsache, daß bei mäßigem Alkoholgehalt in höherer Temperatur ein besseres oder rascheres Wachstum statthab als bei 25°. Gerade das umgekehrte gilt bei Kulturen mit hohem Alkoholgehalt, wo wieder bei niedriger Temperatur ein besseres Wachstum stattfindet. Steigt der Alkoholgehalt über 5,5 Prozent, findet überhaupt nur Wachstum bei 25° C statt. Erniedrigt man die Temperatur noch mehr, so bekommt man Resultate, die denen bei Zucht um 30 Grad gleichen. Bei einer Temperatur unter 8° C vermehrt sich unser Bakterium nicht mehr.

Ich legte eine analoge Versuchsreihe mit Wein an, deren Resultate kurz folgende sind: Die Proben enthielten 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 und 12 Gewichtsprocente Alkohol. Nach 4 Tagen war in den Röhren von 4 bis 8% eine Kalmhaut sichtbar, in den Proben bis 10% gutes Wachstum in der Tiefe. In letzteren Kulturen bildete sich nach Verlauf von weiteren 5 Tagen ebenfalls eine Kalmhaut. Das Röhren mit 11% zeigte nur spärliches Tiefenwachstum, während die Probe mit 12% steril blieb. So liegen die Verhältnisse, wenn bei 25° C gezüchtet wurde. War die Temperatur 30° oder unter 20°, findet ein Wachstum mit Kalmhautbildung nur in den Proben mit weniger als 8% Alkoholgehalt statt.

Zusammenfassung.

Acetobacter plicatum ist ein Bakterium im Sinne Migulas. Es bildet auf festen Nährböden zusammenhängende, schwer abziehbare, reichgefaltete und nur schwach weißgelb gefärbte Auflagerungen.

Auf Weingelatine gezüchtet, entstehen die oberflächlichen Kolonien aus den tiefliegenden dadurch, daß sich aus den eingesäten Keimen sehr kleine kugelförmige Kolonien bilden, die sich dann in der Fläche ausbreiten. Derartige Scheibchenkolonien lagern sich solange übereinander, bis die Oberfläche erreicht ist, worauf dann die typische, knopfförmige, scharf konturierte Auflagerung entsteht.

Wird auf verschieden alkalischer Bier- und Fleischwassergelatine kultiviert, so vermag *Acetobacter plicatum* nur in der alkoholhaltigen Biergelatine bei höherem Alkaligehalt zu wachsen, während auf der alkoholfreien Nährgelatine nur bei sehr mäßigem Alkaligehalt ein Wachstum statthab. Im ersteren Falle wird Säure gebildet, da die in der alkalischen Biergelatine ausgefallenen Salze gelöst werden.

Auf alkoholfreier, neutraler Pepton- und Fleischwassergelatine wird keine Säure gebildet, da mit Lakmus gefärbte Proben derselben keine Farbenveränderung zeigen, wenn man darauf das *Acetobacter plicatum* züchtet.

An der Oberfläche von Bier und Wein erzeugt es derbe, dicke, von vielen Inseln zusammengesetzte Kahmhäute, die sich weder in Jodlösungen blau färben, noch die Zellulosereaktion geben. Die sie zusammensetzenden Stäbchen bilden keine Ketten und sind meist zu zweit vereint.

Die auf alkoholphaltigem und alkoholfreiem Bier gewachsenen Kahmhäute unterscheiden sich von einander, denn in letzteren liegen die Keime in parallel zur Oberfläche verlaufenden, regelmäßigen Schichten, die durch eine gallertige Masse mit Resten von Zellinhalten von einander getrennt werden. Die Bakterien sind mit ihrer Längsachse entweder senkrecht oder steil geneigt gegen die Oberfläche orientiert.

Die geraden, an den Enden leicht abgerundeten Stäbchen zeigen eine ausgesprochene bipolare Färbung und besitzen, wenn auf alkoholphaltigen Substraten gezüchtet, größere und kleinere, zentral gelegene, vakuolenartige Bildungen. Je nach dem verwendeten Nährboden schwankt die Länge der Bakterien zwischen 1 und 2,5 μ , ihre Breite zwischen 0,5 u. 0,9 μ .

Die Zellen sind stets unbeweglich und besitzen kein Schwärmstadium.

Höhere Temperaturen und vermehrter Alkoholgehalt vermögen nur in sehr geringem Maße die Bildung hypertrophischer Wuchsformen hervorzurufen.

Unter gewissen Bedingungen, die noch nicht erkannt sind, bildet das *Acetobacter plicatum* an Sporen erinnernde Gebilde, deren Sporennatur sehr wahrscheinlich, aber noch nicht vollkommen festgestellt ist.

Acetobacter plicatum gedeiht in Wein bei einem Alkoholgehalt von 11 Gew.-Prozenten, in Bier bei einem Gehalt von 9,5 % , wenn die Temperatur 25 Grade nicht oder nur unbedeutend überschreitet.

Im allgemeinen verlangt unser Bakterium zum besten Wachstum auf viel Alkohol enthaltendem Wein oder Bier eine niedere Temperatur (um 25 ° C), während es auf alkoholarmen Substraten bei höherer Temperatur am besten gedeiht.

Literaturverzeichnis.

1. Beijerinck, M. W., Über die Arten der Essigbakterien. (Zentrabl. f. Bakt. u. Paras. Abt. II, Bd. IV, 1898, p. 207 u. f.)
2. Bertrand, G., Préparation biochimique du sorbose. (Compt. rend. T. CXXII, 1896, p. 900.)
3. Brown, A. L., On an acetic ferment, which forms cellulose. (Journ. of the Chem. Soc. Vol. 49, 1886.)
4. —, The chemical action of pure cultivations of Bacterium aceti. (Journ. of the Chem. Soc. Vol. 49, 1886.)

5. Brown, A. L., Further notes on the chemical action of *Bacterium aceti*. (Journ. of the Chem. Soc. 1887.)
6. Duchaux, E., Traité de microbiologie. Paris 1901, T. IV.
7. Hansen, E. Chr., *Mycoderma aceti* (Kütz.) et *Myc. Pasteurianum*, nov. sp. Compt. rend. des travaux du labor. de Carlsberg, Bd. I. 1879.)
8. —, Botanische Untersuchungen über die Essigsäurebakterien. (Ber. der deutsch. botan. Gesellsch. 1883.)
9. —, Recherches sur les bactéries acétifiantes. (Compt. rend. etc. Carlsberg, T. III. 1894.)
10. Henneberg, W., Zur Unterscheidung der Essigbakterien. (Zwei neue Arten: *Bacterium industrium* und *B. ascendens*.) (Zeitschr. „Die dtsh. Essigindustrie“, Jahrg. II. 1898.)
11. —, *Bacterium industrium* und *B. ascendens* und Ergänzungen zu den bisherigen Untersuchungen über Essigbakterien. (Ztschr. „Die dtsh. Essigindustrie“, 1898.)
12. —, Weitere Untersuchungen über Essigbakterien. (Zentralbl. f. Bakt. u. Paras. Abt. II. Bd. IV. 1898.)
13. —, Beiträge zur Kenntnis der Essigbakterien. (Zentralbl. f. Bakt. und Paras. Abt. II. Bd. III. 1897.)
14. Hoyer, Dirk Pieter, Bijdrage tot de kennis van de azijnbacterien. (Proefschrift ter Verkrijging van den Graad van Doctor in de Scheikunde van de Rijks-Universiteit te Leiden. Delft (Waltmajr) 1898. Ref. (Zentralbl. f. Bakt. u. Paras. Abt. II. Bd. IV. 1898. p. 867 u. f.)
15. Knierim und Mayer, Über die Ursache der Essiggärung. (Landwirtschaftliche Versuchsstationen. Bd. XVI. 1873. p. 305 u. f.)
16. Kützing, Fr., Mikroskopische Untersuchungen über die Hefe u. Essigmutter, nebst mehreren anderen dazu gehörigen vegetabilischen Gebilden. (Journ. f. prakt. Chemie. Bd. II. 1837.)
17. Lafar, F., Über einen Sproßpilz, der kräftig Essigsäure bildet. (Zentralblatt f. Bakt. u. Paras. Bd. XIII. 1893.)
18. —, Physiologische Studien über Essiggärung u. Schnell-essigfabrikation. (Zentralbl. f. Bakt. u. Paras. Abt. II. Bd. I. 1895.)
19. Pasteur, L., Mémoire sur la fermentation acétique. (Annal. scientif. de l'École norm. sup. T. I. 1864.)
20. —, Études sur le vinaigre. Paris 1868.
21. Peters, W., Die Organismen des Sauerteiges und ihre Bedeutung für die Brotgärung. (Botan. Zeitung. 1889.)
22. Rothenbach, Wochenschr. f. Brauerei. 1898.
23. Seifert, W., Beiträge zur Physiologie u. Morphologie der Essigsäurebakterien. (Zentralbl. f. Bakt. u. Paras. Abt. II. Bd. III. 1897.)
24. Steinmetz, O., Neuerungen auf dem Gebiete der Essigindustrie. (Chemik. Ztg. 1892. p. 1723.)
25. Wermischoff, Recherches sur les microbes acétifiants. (Annal. de l'Institut. Pasteur. 1893. p. 213.)
26. Zeidler, A., Beiträge zur Kenntnis einiger in Würze und Bier vorkommender Bakterien. (Wochenschr. f. Brauerei. 1890.)
27. —, Über eine Essigsäure bildende Thermobakterie. (Zentralbl. f. Bakt. u. Paras. II. Abt. Bd. II) u. (Wochenschr. f. Brauerei. 1890.)
28. Zopf, W., Die Spaltpilze. III. Ausgabe. Breslau 1885.

Tafelerklärung.

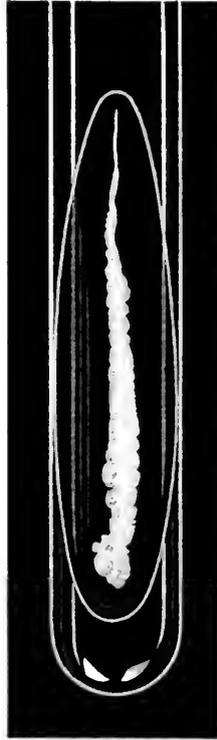
Fig. 1 stellt eine junge Kultur des *Acetobacter plicatum* auf sterilem Bier mit ungefähr 2,5% (Gewichts) Alkoholgehalt bei 25°C gezüchtet, dar. Die gebildete Kalmhaut besteht aus Inselchen von weißgrauer Farbe, die durch eine durchsichtige, gallertige Masse verbunden sind.

Fig. 2 gibt uns ein Bild einer 12 Tage alten, bei 22°C gehaltenen Strichkultur auf saurer Biergelatine. Der Belag hat eine rötlichgelbe Farbe, eine feuchtglänzende Oberfläche und ist mehr schleimig.

1.



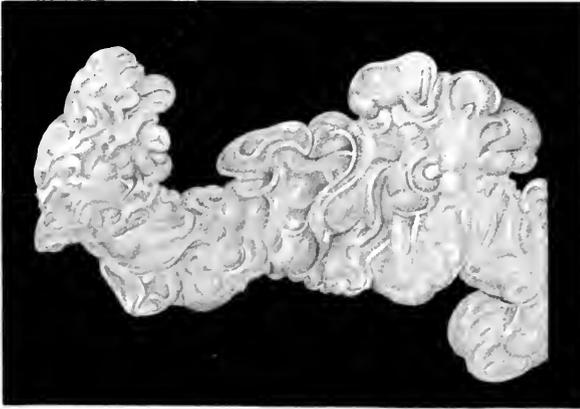
2.



4.



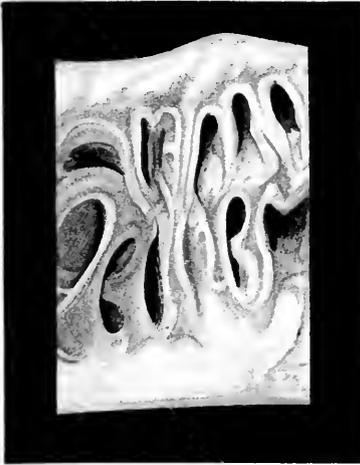
3.



5.



6.



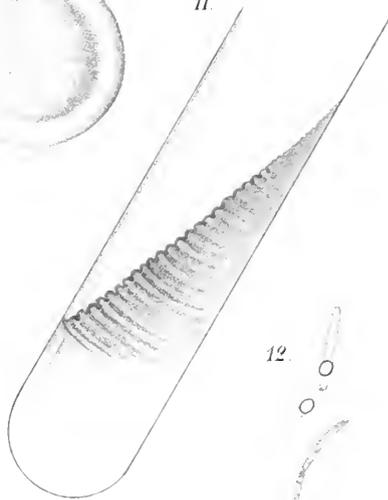
9.

1888. Die Naturgeschichte der Pflanzenwelt in Deutschland. Von Dr. J. G. Reichenow. Band 1. Die Pflanzenwelt der Nordsee- und Ostsee-Küste. Leipzig, Verlag von G. B. Metzger & Poeschl. 1888. 1888. Die Naturgeschichte der Pflanzenwelt in Deutschland. Von Dr. J. G. Reichenow. Band 1. Die Pflanzenwelt der Nordsee- und Ostsee-Küste. Leipzig, Verlag von G. B. Metzger & Poeschl. 1888. 1888. Die Naturgeschichte der Pflanzenwelt in Deutschland. Von Dr. J. G. Reichenow. Band 1. Die Pflanzenwelt der Nordsee- und Ostsee-Küste. Leipzig, Verlag von G. B. Metzger & Poeschl. 1888.

10.



11.



12.



7.

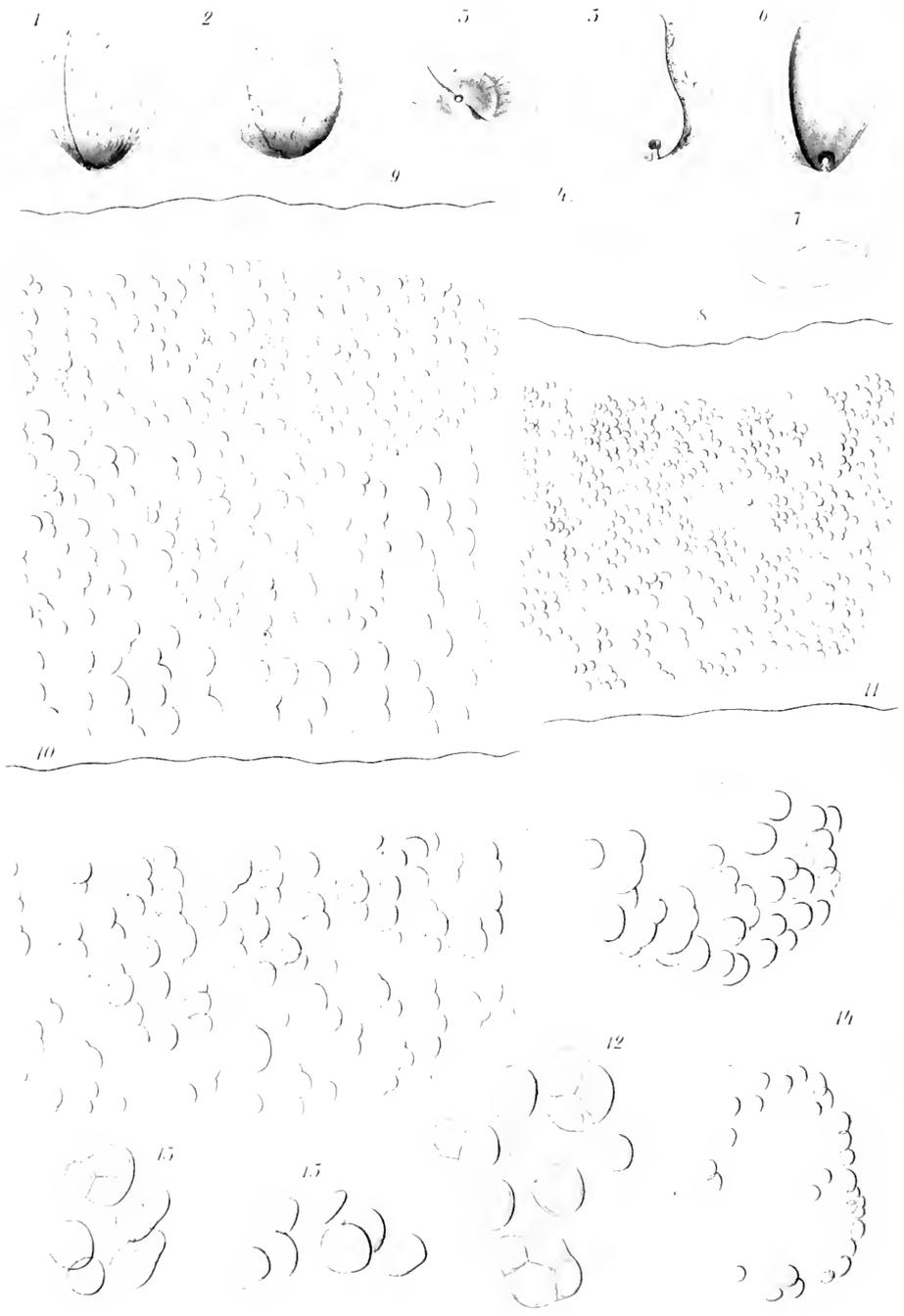


15.



8.





- Fig. 3 stellt ein Stück einer 14tägigen Fleischwasseragarkultur, bei 25° C gezüchtet, in vergrößertem Maßstab gezeichnet dar.
- Fig. 4 gibt uns das Bild einer 14 Tage alten Strichkultur in neutraler Pepsongelatine mit Kochsalz und Traubenzuckerzusatz.
- Fig. 5. Querschnitt durch die auf Wein gebildete Kahlhaut des *Acetobacter plicatum* bei ca. 900 facher Vergrößerung gesehen. Die Zeichnung stellt natürlich nur ein sehr kleines Stück der dicken Kahlhaut dar und entspricht den mittleren Partien derselben.
- Fig. 6. Bild des Belages einer 10 Tage alten Weingelatine-Strichkultur, von der Gelatine aus gesehen, bei Lupenvergrößerung.
- Fig. 7. Photogramm eines gefärbten Bieragarkultur-Ausstriches bei ca. 850-facher Vergrößerung. Die Kultur des *Acetobacter plicatum* wurde durch 24 Stunden bei 30° C gezüchtet und dann 8 Stunden einer Temperatur von 40,2° C ausgesetzt.
- Fig. 8. Photogramm eines Ausstriches einer bei 22° C durch 24 Stunden gezüchteten Fleischwassergelatinekultur.
- Fig. 9. Bild eines Querschnittes von der nach 12 Tagen beim Temperatur-optimum gebildeten Kahlhaut auf sterilem, alkoholfreiem Bier, bei ganz schwacher Vergrößerung (ca. 50 fach). Der Schnitt war mit Karbolfuchsin gefärbt. Die dunkelpunktierten Schichten entsprechen den bakterienhaltigen Partien, während die weißen Zwischenschichten die verquollenen Zellwandmassen mit den eingeschlossenen Resten von Zellinhalten wiedergeben.
- Fig. 10. Junge Oberflächenkolonie des *Acetobacter plicatum* auf Fleischwassergelatine bei sehr starker Vergrößerung.
- Fig. 11. Bild einer 10 tägigen Strichkultur auf Fleischwassergelatine.
- Fig. 12 zeigt uns die sporenhähnlichen Gebilde, die nach der Zucht auf festen Nährböden in höheren Temperaturen, beim Zurückbringen in niedrigere Temperaturen entstehen. Vergrößerung ca. 1200.
- Fig. 13. Photogramm eines Ausstriches von einer 48 stündigen Fleischwasseragarkultur, beim Temperaturoptimum gezüchtet.

Notes on the Physiology of the Sporophyte of *Funaria* and of *Mnium*.

By

Dr. Rodney H. True,
Washington, DC.

Introductory.

The results presented in these notes are the outcome of experiments performed by the writer at the University of Wisconsin a number of years ago and supplemented by other studies of more recent date.

Although the curvature of the seta of many common mosses and the unsymetric growth of the capsules of not a few others are matters of common observation, students of plant physiology appear to have given but very little attention to the phenomenon. But one author, Wichura (1), seems to have given the subject close study and his conclusions were reached without any considerable amount of experimentation. By observing the conduct of developing sporophytes of *Bryum argenteum* L. with reference to the direction of the strongest illumination when placed in various positions, Wichura came to the conclusion that the position assumed by the capsules of this species is due to the influence of the direction of the incident light rays. After a few experiments with *Bryum argenteum*, he ventured the conclusion that the direction assumed by the shoots and leaves of *Fissidens*, the second *Hypnum*, *Dicrana* and others is likewise determined by their relation to the direction and intensity of illumination. A marked sensitiveness of the sporophyte to light is also asserted. The possible influence of still other factors in shaping the development of the mosses seems not to have occurred to this author.

Goebel (2), however, points out that our knowledge of the influence of factors of the environment on the development of the mosses is in a very unsatisfactory state.

Experimental.

I have given attention especially to the development of the sporophyte of two of our commoner species. *Funaria hygrometrica* Sibth., characteristically found in exposed, sunny spots, and *Mnium cuspidatum* Hedw., one of the shade-loving mosses of the woods. In its mature form, the capsule of *Funaria* is bilaterally symmetrical and decidedly arcuate, being convex in its upper outline, concave beneath. In addition to this curvature of the capsule, the seta shows a very pronounced bend some distance below the capsule. The capsule of *Mnium cuspidatum* is nearly radially symmetrical and takes a pendant position by means of a sharp curvature of the seta formed very the capsule.

Early in April, turfs of both species were transplanted into pots and removed to the laboratory for study. The general course of development is much the same in both species. Following the fertilization of the egg, both the archegonium and the young sporophyte begin growth, the latter as a slender body enclosed in the rapidly enlarging archegonium. At this stage the tip of the calyptra may just be seen among the perichaetial leaves. Soon the growth of the archegonium ceases, and this organ is torn away from its attachment by the elongation of the sporophyte enclosed within it. Goebel (3) suggests that the line at which the archegonium separates from the receptacle is marked by a zone of modified, weakened tissues to facilitate the rupture. In a number of instances, specimens of *Funaria* were seen in which the calyptra failed to separate as usual at the base, and the sporophyte pierced it, growing up through it in a manner recalling the Hepaticas. This would seem to indicate that occasionally the specialized, weakened zone may still fail to tear with the required readiness. The sporophyte continues to grow in length for about a fortnight under laboratory conditions, keeping an erect position. Finally, as the seta reaches nearly the normal length, the curvature begins to appear at the base of the calyptra. Before the curvature of the seta is complete, but usually not until it is well under way, the rudimentary capsule can be detected as a small swelling just below the distal extremity of the sporophyte. This structure now enlarges rapidly while growth in the seta rapidly diminishes and soon altogether ceases. The calyptra is finally ruptured by the expansion of the growing capsule and falls away. The capsule of necessity retains permanently the position assumed at the time the narrow, elongating zone below the capsular rudiment loses the power of growth.

It was first necessary to become oriented in regard to the rate and distribution of growth in the sporophyte at the different stages of its development. For this purpose, *Funaria* was given most study since it is known to bear hard treatment more easily than many other species. India ink dots were placed at intervals along the sporophytes and the intervening distances

were measured from time to time. Since, even when carefully carried out, the small size of the objects under study and the interference by the calyptra stood in the way of the highest accuracy, only an approximation to the true relations was obtained. I believe, however, that the chief features of the rate and the distribution of growth were distinctly to be seen. No attempt was made to ascertain the growth rate in the stages prior to the emergence of the tip of the archegonium from among the perichaetial leaves.

Measurements initiated as soon as the appearance of the growing archegonium above the perichaetium would permit indicated that the growth rate was very slow, about 0.13 mm. in twenty-four hours in a temperature ranging between 20° C. and 25° C. Perhaps this slowness was in part due to the restraining action of the archegonium which was still attached to the gametophyte and probably not keeping pace in growth rate with the included sporophyte. At all events, as soon as the archegonium was torn loose at its base, a rapid increase in the growth rate of the sporophyte was observed. When the edge of the calyptra presented itself above the perichaetium, the growth rate seen to have risen from 0.2 to to 2.0 2.5 mm in twenty-four hours. Subsequent measurements showed that this rate of elongation was slowly and steadily increased until the sporophytes reached a total length of from 10 to 12 mm, the stage preceding the first indication of the curvature. As the curvature became more pronounced, the growth rate fell off rapidly, and when, in about forty-eight hours, the rudimentary capsule became distinguishable, growth of the seta sank to nearly zero and, as the growing capsule became increasingly prominent, soon ceased altogether. The growth made during this period of declining elongation in the seta was unequally distributed and, being more rapid on the convex side of the seta, served to bring about the curvature noted. That this curvature was a permanent feature connected with growth, rather than a result of unequal turgor pressure, appeared on placing the young sporophytes in plasmolizing solutions. No changes in form was seen to accompany the loss of osmotic pressure.

Thus the growth curve in its chief features is plainly not widely different from that characteristic of many other plant structures that have been studied. The regularity of the ascent during the earlier stages it somewhat interferred with by the mechanical restraint prior to the breaking away of the archegonium from the gametophyte. The elongation of the seta is completed in about ten days from the appearance of the calyptra. Experiments were made for the purpose of ascertaining the location and extent of the growing zone. By observing the movement of the edge of the calyptra from dots placed near it on the seta, it soon appeared that the entire zone of elongation was situated inside the calyptra. Further experiments showed

that in all stages of growth open to study this was true. Accordingly, to more accurately define this zone, it was necessary to remove the calyptra. After a number of failures due to the great delicacy of the tissues in the end of the young sporophyte, it was found possible to remove this structure and fix dots of India ink at close intervals along the apical region. Measurements made at intervals of twenty-four hours thereafter showed that the zone of elongation was limited to a space within 2 mm from the apex, most rapid growth being found about 0.8 mm from the tip. The young seta was found to have reached its complete diameter at any given point as soon as its growth in length was completed. The diameter near the base averages about 0.15 mm and about 0.14 mm near the base of the capsule.

In a number of young sporophytes from which the calyptrae had been removed, sharp curvatures appeared, resembling very strongly the traumatropic curves seen in roots (4). These curvatures were probably due to slight unavoidable injuries inflicted in removing the calyptrae. To slightly inflict a wound near the apex was found to produce similar results in erect sporophytes from which the calyptrae had been successfully removed. Decapitation experiments seemed to show that the perceptible region lies in the immediate apex of the sporophyte.

Having traced roughly the course of the elongation of the sporophyte and its distribution as seen in *Funaria*, attention was directed toward determining the influences bringing about the well-known curvature of the seta seen in *Funaria* and of *Mnium*.

Mnium showed itself very sensitive to conditions of light in its natural habitat as indicated by the uniformity with which the individual sporophytes of a turf assume their positions with regard to their environment. Since *Funaria* shows itself to be less accurately directed, *Mnium* was selected for these experiments. Pot cultures were exposed in various positions to the action of gravity and light in the hope of ascertaining whether light is the sole directive influence, as indicated by Wichura.

On April 11 at 11:45 a. m. a pot of *Mnium* having 30 young, erect sporophytes was placed in a dark box in such a manner that the perpendicular sporophytes were subjected to lateral illumination through a hole two inches wide by four inches long at the level of the culture. The box was placed near a south window in strong diffused light.

Twenty-four hours later, eight of the sporophytes were inclined about 20° from the perpendicular toward the source of light, by means of a bend within or at the base of the calyptra.

After another twenty-four hours, fifteen individuals had made similar curves toward the light. On April 16, about 120 hours from the beginning of the experiment, all but three showed plain inclination. It was noted that in every case, the more advanced

sporophytes performed this reaction, indicating that for a time, the young sporophytes are not very sensitive to light, becoming increasingly so until they react through a distinct change in the distribution of growth, resulting in the inclination seen.

A *Mnium* culture in which only erect sporophytes were seen was placed on April 11, at 12:00 m, in a horizontal position and illuminated with light reflected from the sky in a direction parallel with the long axes of the sporophytes. After 20 hours several showed slight bends near the tips, in different directions, some upwards, two laterally, others downwards. On April 13, five out of twenty-two individuals were inclined downwards, three upwards, two laterally, the remainder maintaining the horizontal position, presumably not yet having reached that stage in their development at which they became sensitive to gravity. On April 16, eight showed a downward curvature, three pointed obliquely downward, two pointed upward, nine were still horizontal. Three had become capable of perception and motion since April 13, and had responded by a downward curvature. On April 17, ten curved downward, the two laterally directed individuals had changed position so as to point downward, two still pointed upward. On April 19, all had taken a position in which the sporophytes pointed downward.

From this experiment, it appears that for a time the young sporophytes are not perceptive to gravity and maintain for days in a horizontal position an „Eigenrichtung“ derived possibly from the relation to the sporophyte. As they become capable of perception and reaction, in spite of illumination parallel with their long axes, the rudiments respond by curvatures directing the apices toward the earth.

Thus it appears probable that *Mnium* sporophytes take on the curvature characteristically made in response to geotropic induction.

In the hope of getting further light on the question of the part played by gravitation and light, a culture of *Mnium* was placed in a perpendicular position, illuminated from above by diffused light.

On April 12, all sporophytes were perpendicular, on April 13, thirteen out of thirty showed a distinct curvature near the base of the calyptra. On April 15, fifteen were still erect, the others showing curvatures varying from a few degrees to as high as 90° from the perpendicular. On April 18, all were more or less inclined, and in various radii, indicating no marked directive influence. Here, as before, a period of inability to perceive or react is followed by perception and reaction.

From the experiments sketched here in scant outline, it appears probable that the curvature of the seta in the species is due to a growth reaction on the part of the young sporophyte to the stimulus of gravity. It appears probable, also, in view

of the directive influence of lateral illumination and the absence of uniformity in symmetric illumination, that the radius in which the sporophyte falls in carrying out this curvature is determined by the direction of the strongest illumination.

In the hope of getting further light on the question, several attempts were made to carry through to maturity cultures in a horizontal position on the klinostat, but unfortunately I was balked each time by the occasional failure of the apparatus to perform its duty. In spite of these discouraging features, a pot of *Mnium* capsules was obtained in which, instead of the usual pendulous position, an average inclination of 30° from the perpendicular was seen at maturity.

Experiments with *Funaria* gave results very similar to those above described. The *Funaria* sporophytes showed themselves more quickly responsive to lateral illumination than *Mnium*. An unknown species of *Webera*, found on a somewhat exposed hillside, was more sensitive to the directive influence of light than either *Funaria* or *Mnium*.

In view of the partial failure of the klinostat experiments, it was deemed desirable to supplement the observations described with some further evidence to show the relative effectiveness of light and gravity in calling forth responses in the sporophyte, and the following studies were made in the spring of 1901, at Harvard University.

Two experiments were carried out with *Mnium cuspidatum*, a form found in great abundance in the open woods near Arlington Heights. Colonies of this moss were transplanted March 22 with the least possible disturbance to flower pots filled with wood-soil and taken to the greenhouse laboratory at the Botanical Garden. The sporophytes had already made considerable progress but were still erect and showed no indication of a capsular enlargement.

In the first experiment, the desire was to ascertain the behaviour of the growing sporophytes when placed in a horizontal position with perpendicular illumination. These conditions were obtained by sinking the pot containing the *Mnium* culture on its side in a larger pot filled with sphagnum which was held away from the plants by another flower pot placed with its mouth over the open end of that containing the moss. Light was admitted by breaking out a piece of the empty pot 1 inch wide by about 3—12 inches long. After placing the moss tuft in the position described, the containing pot was put in bright diffused light. After forty-eight hours, nearly all of the sporophytes had made a more or less marked curvature upwards toward the light. This curvature was some distance from the free end of the sporophyte and seemed to be clearly located in its growing zone. Another curvature much sharper and more localized was also noted, especially in the more advanced individuals.

immediately below the calyptra or perhaps partly within it. This second curvature was, like the first, in the plane of the incident rays, but in the opposite direction, depressing the tip of the sporophyte. In many cases, the capsular rudiment was maintained by those two exposed curvatures in an approximately horizontal position. In the more advanced cases, the ends of the sporophytes were pointed nearly downward, that is, away from the light.

Twenty-four hours later, the long upward curve of the setal portion was somewhat more marked, and in the older individuals in which the capsular rudiments were furthest advanced, and constituted a very well developed, narrowly elliptical body, the sharp curve just below the calyptra had so far progressed as to bring the capsular rudiments into a nearly perpendicular position. In the younger sporophytes the general upward curve brought the distal ends of the sporophytes into a nearly perpendicular position. Immediately below the calyptra no curve was seen.

On March 29, about 170 hours after the beginning of the experiment, every capsular rudiment, now in most cases about one-half the mature size, hung in a perpendicular position through a sharp curve immediately at the base, near the edge of the calyptra. This curvature, in the plane of the incident rays, directed the apex of the rudiment away from the light, toward the center of the earth. The general upward curve was found to have remained as before.

On April 1, about 240 hours after the beginning of the experiment, the capsules, normal and nearly full sized, were seen in every case to have the sperculum directed downward. The general setal curve had been made permanent by the internal tissue development.

Further observations showed that normal capsules developed without any further changes in position.

From the data described, it seems justifiable to draw the following conclusions: The young sporophyte, prior to the development of a distinct capsular rudiment, is either positively heliotropic or negatively geotropic, and tends to assume a perpendicular position which is fixed by the further development of the tissues. When in the young sporophyte a capsular rudiment has begun to develop, this setal curvature is not marked, possibly because of the rigidity of the seta through the development of mechanical tissue. A sharp curvature appears just below the capsule, turning the capsular rudiment into the perpendicular position as a result of either a positively geotropic or of a negatively heliotropic reaction. It appears that these two opposed responses seen in the two curvatures can for a time take place synchronously. The question of the part played by light and by gravity is, however, not settled.

In the second experiment, an attempt was made to make this clear. On March 27, a healthy culture of *Mnium cuspidatum* was potted and packed as above described and placed with the sporophytes in a horizontal position. Illumination from below was secured by means of a mirror placed about 8 inches below the culture which reflected light from the eastern sky upon the horizontal sporophytes. Light was admitted through an opening $1\frac{1}{4}$ inches wide and 2 inches long, made by breaking a place in the pot opposite the sporophytes. Except in the forenoon, when some direct sunlight was reflected upon the plants, strong diffused light was supplied.

On March 29, the young sporophytes in many cases showed a slight gradual bend in the distal half in an upward direction, in a manner not markedly different from that seen in the preceding experiment. At the distal end a slight downward direction is noticeable, brought about by a curvature of smaller radius near the lower edge of the calyptra. In a few cases, the sporophytes were practically horizontal except at the distal end, where a downward curve was seen.

On April 1, no increased curvature in the seta was noticed. A sharp downward curvature at the lower edge of the calyptra, however, was conspicuous, bringing the now clearly enlarged capsular rudiments into a position approaching the perpendicular. With but three exceptions in about thirty-five individuals, the tips of the calyptrae pointed almost directly downwards, therefore, against the incident light rays.

On April 10, the capsules were found to have developed normally and were approaching their full size. In every case, the long axis of the capsule was perpendicularly directed, and stood at approximately a right angle to the axis of the seta. The plants seemed to be entirely healthy.

The experiments above described seem to make it clear that in the case of *Mnium*, and probably of *Funaria* also, the „nodding“ of the capsules is brought about by the stimulating action of gravity, since the direction of the illumination does not interfere with the tendency of the capsules to assume the „nodding“ or, in the case of *Mnium*, the pendulous position, seen in nature. The partial success of the klinostat experiments points in the same direction.

The directive influence of illumination is clearly marked in determining the plane in which the capsular rudiment shall fall. Sometimes the apex of the capsule falls toward the source of light, sometimes against it. This conclusion has been tested many times by the study of *Mnium* in its usual habitat, and, with very rare exceptions, it is possible to parallel the results seen in the laboratory. Occasional exceptions may be accounted for by considering the foliage conditions and the position of the sun in the heavens during the day at the time of the year when the sporophytes are developing. Various obstacles interfering with light may thus be located.

In an early growing stage, the young sporophytes seem to react somewhat to gravity in a negative sense, tending to bend upward toward the perpendicular whether lighted from above or from below.

In the course of the study of the sporophyte, as above sketched, a number of interesting relations were observed pertaining especially to the calyptra.

In *Fumaria*, the calyptra is a more highly developed structure than in *Mnium* and seems to perform so much more perfectly the protective function which has been assumed for the calyptra. This appears reasonable when one bears in mind the nature of the dangers incident to these two types of moss. *Fumaria* grows on the ground in dry, exposed situations, in the full blaze of the direct sunlight and is exposed during the fortnight or three weeks required for the maturation of the spores to the danger of desiccation. During the first week after the appearance of the growing archegonium among the perichaetial leaves, desiccation is fatal to the young sporophyte, and it is only after the capsular rudiment has reached about one-half of its mature bulk that it is able to survive the degree of desiccation resulting from a few days of hot, dry weather. Hence, the season for sporophyte formation falls in the moist season of the year when the temperature is sufficiently high to allow rapid growth.

The calyptra is an added factor of great ecological significance for this moss.

The archegonium after the fertilization of the egg, grows until a length of about 4.2 mm is reached. Separation from the gametophyte results at this stage, and measurements at subsequent stages showed that it makes no further growth. It consists of three distinct parts: (1) a long, slender, beak-like distal portion comprising, about one-half of the total length which passes by a somewhat abrupt expansion into (2) an enlarged sac-like portion which in the younger stages is traversed lengthwise by longitudinal folds. This sac contracts sharply at the base of the calyptra into (3) a short, basal, collarlike portion which clasps the seta very tightly.

The calyptra is a loose bag, drawn together tightly at its mouth in which the entire dividing and growing regions of the young sporophyte are enclosed. Young, still erect, sporophytes from which the calyptrae were removed with the greatest care rarely succeeded in developing into mature sporophytes, even though giving no evidence of injury in the removal. It was not until the capsular rudiment had reached about half its mature size that the removal of the calyptra failed to produce untoward effects on the sporophytes. All this seems to point to the great importance of the protection afforded by the calyptra, from mechanical injury as well as from undue desiccation. It seems probable that the removal of the calyptra at the later stages is less detrimental because of the increased cuticular development and

because of the greater resisting action of the solid masses of tissue formed.

Another fact observed may serve to explain the great efficiency of this protecting structure. Although torn away from its place of growth at an early stage in the life of the sporophyte, the cells of the calyptra are found to be living until shortly before it is ruptured by the increased size of the enclosed capsule. Having no organic connection during this long period with any source of food supply, it must maintain itself independently. Since each cell contains a good number of chloroplasts, this method of support is easily surmised. The source of the necessary steady water supply is doubtful. On removing the calyptra from the sporophyte, minute drops of water were usually seen adhering to the sporophyte, and the examination under low magnification of the sporophyte bearing the calyptra in position revealed the presence of water more or less filling the upper part of the calyptra. Whether this water is excreted by the sporophyte and maintained in place by the calyptra, or whether the calyptra itself has the ability to condense or absorb water through its much folded outer surface, can hardly be said. At all events, the calyptra is doubtless supplied with the substances and conditions necessary for carbohydrate formation, and for its nearly independent, temporary nutrition. Thus in the developing sporophyte, three organically unconnected structures are present, each to a considerable extent capable of independent nutrition.

In *Mnium*, growing on the damp leaf-mould in the woods, the danger of desiccation is minimal and the calyptra seems to reflect this in its structure. It is pointed at the distal end and widens somewhat rapidly toward the base. There is no close clasping of the seta at the base, and the calyptra fall off at a much earlier stage than in *Funaria*. It seems to me that a thorough study of the structure of the calyptra and its ecological relations to the sporophyte offers an interesting problem in ways and means in Archegoniates.

Another question of some interest was raised in connection with this study. It was noted that in the young stages of the *Funaria* sporophyte, the distal end, containing the regions of cell division and most of the zone of elongation, was thrust into the calyptra to the very extreme of the long, beak-like portion and was not withdrawn to the capacious sac-like part until the enlargement of the capsular rudiment was about to begin or was already to be traced. This withdrawal of the end of the sporophyte to the more roomy portion of the calyptra could be seen in progress before any noticeable enlargement of the latter had taken place. Usually, however, the curvature of the seta began contemporaneously with the beginning of the withdrawal. In what way this withdrawal was effected was not easily explained. It seems probable that the inner surface of the beak-like portion of the calyptra is moist and offers little friction to the smooth surface of the slender sporophyte. (5) As the cur-

vature in response to the stimulus of gravity is formed in the growing zone, therefore, in the sac-like portion of the calyptra, a leverage is gradually exerted by the bending zone against the shoulder marking the point of the sudden transition between the upper regions of the calyptra. This taken in connection with the action of the tightly clasping base has the effect of slowly pulling that part of the sporophyte in which the capsular enlargement is seen to take place back into the roomy bag-like part of the calyptra where growth may go on until all danger from desiccation is past before the increasing bulk of the capsular rudiment ruptures the calyptra and interferes with its efficiency as a protection against the loss of water.

The true relations of the curvature formation seem to suggest that the formation of this bond in the seta may serve a purpose quite different from that traditionally ascribed to the curvature. It may aid in advantageously arranging the relations of sporophyte to calyptra as well as later when it assumes the nodding position, aiding in spore dissemination.

The conduct of the calyptra in forms having erect capsules would be of interest in this connection.

Bibliography.

- 1) Wichura, M., Beiträge zur Physiologie der Laubmoose. (Jahrb. f. wiss. Bot. III. 1860, p. 193.)
- 2) Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Tl. I. Jena 1898, p. 203.
- 3) —: Organographie der Pflanzen. Tl. II. 1898, p. 372.
- 4) Spalding, V. M., The traumatropic curvature of roots. (Annals of Bot. Vol. VIII. 1894, p. 423.)
- 5) Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Tl. II. p. 372.
see also
Goebel, K., Flora. 1895, p. 474.

Amylum, Amylodextrin und Erythroextrin in ihrem Verhalten gegen Chromsäure.

Von

Professor Dr. C. O. Harz.

(München).

H. Schacht führte die Chromsäure in die mikroskopische Technik ein und benutzte sie in heißer Lösung zur Entfernung der Interzellulärsubstanz.¹⁾ Seit dieser Zeit bis heute spielt diese Säure in der Mikroskopie eine hervorragende Rolle. Im Jahre 1866 ermittelten A. Weiß und J. Wiesner die Wirkung dieser Säure auf verschiedene Stärkearten.²⁾ Sie verwendeten nicht die reine Säure, sondern das mit H_2SO_4 versetzte Kaliumbichromatpulver, dem so viel Wasser zugesetzt wurde, als zur Auflösung der abgetrennten Chromsäure erforderlich war. Sie erhielten bei Behandlung verschiedener Stärkearten mit dieser Säure zunächst prachtvolle Schichtenbildung (Kartoffel, Weizen, Arrow-root, Curcuma, Mais, Iris), wie man solche in reinem Wasser niemals zu sehen bekommt; sodann schalige Zerklüftung, zuletzt Zerfall und Auflösung. Während dieser Vorgänge höhlt sich gewöhnlich der Kern aus und wird von einer granulösen Materie erfüllt. Schließlich wird durch Jod keine Bläunung, sondern Gelbung oder Bräunung, nach Zusatz von Schwefelsäure aber wieder Blaufärbung bewirkt. Endlich sehen sie infolge der lockernden und lösenden Wirkung der Chromsäure vom Kern ausgehende, radial verlaufende Linien, die beim Weizen genau senkrecht auf den Schichten stehen oder bei Körnern mit exzentrischem Kerne) bündel- oder fächerförmig gegen die Peripherie verlaufen.

Veranlassung zu den nachfolgenden Untersuchungen gab mir eine Beobachtung, die ich gelegentlich einiger Mazerationsversuche mit Chromsäure machte.

Nach der Zerstörung der Interzellulärsubstanz wusch ich die isolierten Zellenmassen erst mit kaltem, später mit heißem Wasser

¹⁾ Schacht, H., Das Mikroskop, 1862, S. 120.

²⁾ Weiß, Dr. A. und Wiesner, Dr. J., Botanische Zeitung, 1866, S. 97.

aus und bemerkte dabei, daß die von den Zellmembran eingeschlossenen, von Jodlösung nicht mehr blau gefärbten Stärkekörner zugleich auch ihre Quellbarkeit verloren hatten, was durch eingehende Versuche bei einer größeren Zahl verschiedener Stärkearten weiter festgestellt wurde.

Ich benutzte zu meinen Versuchen meistens reine Chromsäurelösungen von bestimmtem Gehalt, welchen ich in mehreren Fällen denselben Prozentsatz Schwefelsäure beifügte. Dies Gemenge werde ich hier „Chromschwefelsäure“ nennen, und wenn dieselbe als 2 etc. prozentig bezeichnet ist, so ist damit gemeint, daß auf 100 Teile Lösung 2 etc. Teile Chromsäure und ebensoviel H_2SO_4 von 1,840 spez. Gew. genommen wurden. Zeitdauer der Einwirkung waren — wofem nichts anderes angegeben — 24 Stunden. Nach dieser Zeit wurde die Säure entfernt und das resultierende Produkt mit kaltem Wasser ausgewaschen.

Die mit Chromschwefelsäure behandelten Stärkesorten waren infolge Reduktion der Chromsäure zu Chromoxyd graugrün oder blaßgrün, die nur mit Chromsäure behandelten je nach der Konzentration der Chromsäurelösung gelblichgraugrün bis olivgrün, zuletzt goldgelb.

Bei den minderprozentigen Säurelösungen geschah der Zusatz zur Stärke unter laufendem Wasser auf einmal in der ganzen Quantität; bei der höherprozentigen aber wurde die Stärke erst mit Wasser allein gemischt, sodann unter Eiswasser das erforderliche Säurequantum vorsichtig nach und nach, stets erst nach eingetretener vollständiger Abkühlung, hinzugefügt.

Bei Abschluß des Versuches und nach Auswaschen des Produktes wurde mit „Jod“¹⁾ im Überschuß versetzt. Die Ergebnisse sind folgende:

I. Stärkemehl.

a) Roggenstärke.

Es wurde reines Roggenmehl des Handels verwendet; die größten Körner hatten 45—52 μ Durchmesser. Neben den normalen und intakten finden sich stets mechanisch verletzte Körner in geringer Anzahl, auch hin und wieder solche, welche, sehr dünn und durchscheinend, wohl schon im Endosperm von Enzymen etwas angegriffen sind.

1. 1% CrO_4H_2 -Lösung bewirkt keine bemerkenswerte Veränderung; alle Körner sind farblos. Mit Jod färben sich die meisten schwarzblau, nur wenige lila oder blaßviolett.

Mit Wasser aufgeköcht, findet schwache Kleisterbildung statt, die meisten Körner verquollen und deformiert, eine kleine Zahl bleibt unverändert und zeigt einen granulierten Aufbau.

¹⁾ Als „Jod“ schlechthin bezeichne ich hier die Auflösung dieser Substanz bei Jodüberschuß in einer 1%,₆igen Jodkaliumlösung.

[Nach 14tägiger Einwirkung sind vereinzelte Körner gelblich. Schichtungen und Kern nicht erkennbar. Durch Jod werden die meisten schwarzblau, wenige braun und rotbraun.]

2. Mit 1% Chromschwefelsäure erhält man ein schmutzig-weißes Produkt: die Körner werden durch Jod schwarzblau, einige wenige rotbraun. Mit Wasser gekocht, bleiben fast alle unverzerrt, sie behalten trotz einer mäßigen Quellung ihre normale Form bei. Durchmesser bis zu 60–75 μ .

3. Die 2% Säure wirkt derart ein, daß etwa 33% der Körner durch Jod nur mehr lila, die übrigen schwarzblau werden.

Beim Aufkochen mit Wasser findet keine Kleisterbildung statt. Die weißen Körner sind gequollen und verbogen, die größten 60–75 μ groß, aber nicht geplatzt: alle scharf umschrieben, daneben viele nicht gequollene granulirte Körner.

[Nach 14tägiger Einwirkung der 2%igen Säure sind vereinzelte Körner gelblich, die meisten farblos. Jod färbt sie meist schwarzblau, wenige braun und rotbraun.]

4. Die 2% Chromschwefelsäure liefert ein blaßblaugraues Produkt. Jod färbt etwa 50–60% schwarzblau, die übrigen rotviolett bis rotbraun.

Mit Wasser gekocht Quellung bis auf 52–67 μ bei wohl-erhaltenen unverzerrten Umrissen.

5. 3% CrO_4H_2 -Lösung verhält sich fast wie die 2%: da und dort erkennt man eine sehr feine aber scharfe Schichtung der farblosen Körner: ihr Kern ist heller, gelockerter, die bekannten Kreuzspalten erweitert und verlängert. Mit Jod färben sich etwas unter 50% rotviolett, die übrigen schwarzblau.

Mit Wasser gekocht, werden wenige Körner deformiert, fast alle sind in ihren Formen wohl erhalten, die größten 52–62 μ , jedoch sah ich einzelne bis zu 150 μ bei übrigens vollständiger Erhaltung der typischen Formen.

[Nach 14tägiger Einwirkung sind vereinzelte Körner gelblich; Jod färbt die meisten braun bis rot- und schwarzbraun, nur wenige werden schwarzblau.]

6. 3% Chromschwefelsäure gibt ein blaßblaugraues Produkt. Jod färbt wenige Körner schwarzblau, die meisten werden rot violett bis rötlichbraun.

Mit Wasser gekocht, findet Quellung auf 45–67 μ ohne Deformation statt.

7. 4% CrO_4H_2 liefert ein zitrinfarbiges Produkt: viele Körner zeigen feine konzentrische Schichtungen und sind durch Lockerung (hauptsächlich Lösung und Oxydation der Granulose) durchscheinend geworden; nur wenige Körner sind blaßgelb bis goldgelb. Jod färbt etwa 75% rotviolett oder braunviolett, der Rest schwarzblau.

Nach dem Aufkochen mit Wasser messen die größten Körner 50–55 μ , vereinzelte 66 μ ; Deformationen derselben nicht wahr-

nehmbar, überall ist die typische Gestalt erhalten. Der Kern ist da und dort erweitert, oft sternförmig.

[Nach 14 Tagen sind fast alle Körner sehr blaßgelblich, vereinzelte dunkelgelb. Jod färbt die meisten braun bis dunkelbraun, eine kleine Anzahl wird schwarzblau.]

8. 1% Chromschwefelsäure liefert wiederum ein blaugraues Produkt. Die konzentrische Schichtung bei vielen Körnern sehr deutlich, ihre Umrisse scharf und normal. Jod färbt die meisten rotviolett, vereinzelte werden blau und schwarzblau.

Mit Wasser gekocht, zeigen die Körner normales Aussehen und vielfach sehr scharfe und feine Schichtungen bei 48—52 μ größten Durchmessern; also noch minimale Quellung.

9. 5% CrO_4H_2 färbt zahlreiche Körner gelb; Schichtung selten deutlich. Mit Jod färben sich nur wenige Körner schwarzblau, viele sind gelblich, die meisten lila, graubraun, rotviolett und violettbraun.

Mit Wasser gekocht zeigen die Körner normales Aussehen, die größten messen 45—52 μ .

[Nach 14tägiger Einwirkung sind die Körner gelb, ohne sichtbare Schichtungen und Kern. Mit Jod färben sich die meisten hell- bis dunkelbraun, die übrigen, insbesondere die kleineren, graublau, grau violett bis schwarzblau.]

10. Mit 5% Chromschwefelsäure bleiben die Körner scharf umschrieben, ihre Schichtung meist sehr deutlich. Jod färbt fast alle rotbraun und rotviolett, nur vereinzelte werden blau und blauviolett.

Beim Aufkochen mit Wasser haben die größten Körner 45—52 μ Durchmesser, sind also nicht oder kaum gequollen. Kernhöhle und oft auch die Schichtungen sehr scharf.

11. 6% H_2CrO_4 färbt die Mehrzahl der Körner gelblich und tiefgelb. Kernhöhle oft gelockert, Schichtungen selten scharf. Mit Jod färben sich nur wenige schwarzblau, fast alle sind graublau, violettgrau und blaßbräunlichgrau.

Nach dem Kochen mit Wasser haben die größten Körner 45—52 μ Durchmesser, viele Körner zeigen scharfe konzentrische Schichtungen.

[Nach 14tägiger Einwirkung der Säure sind die Resultate wie bei 5% Säure.]

12. 6% Chromschwefelsäure lockert die Körner, welche zumal nach dem Aufkochen mit Wasser bei schöner Schichtung durcheinander geworden sind; die größten zeigen dabei 40—45 μ . Mit Jod werden alle rotviolett.

13. 10% H_2CrO_4 liefert ein olivbraunes Produkt. Die unter dem Mikroskop grünlichgelben Körner sind nicht gequollen, ihre Umrisse und die Schichtungen meist scharf. Jodlösung färbt sie gelb und gelbbraun.

Mit Wasser gekocht, zeigen die Körner 45—52 μ D., sind also nicht gequollen, oft sehr schön geschichtet, Kernhöhle erweitert, oft derb radiärrissig. Jod färbt alte Körner rotviolett bis rotbraun.

14. 10 % Chromschwefelsäure gibt ein blaßlilafarbenes Produkt. Unter dem Mikroskop erscheinen die Körner fast farblos, oft sehr schön geschichtet, die bekannten Radialrisse sehr häufig und meist stark erweitert. Jod färbt sie rotviolett, dann violettbraun.

Mit Wasser gekocht, keine Quellung, das Filtrat färbt Jod tief violettrot. Schichtung oft sehr deutlich.

b) Weizen.

1. 2 % H_2CrO_4 : Körner farblos bis blaßgelblich, Schichtungen und Kern selten scharf. Jod färbt sie blauviolett und braun, z. T. schwarzblau, wenige bleiben gelb.

2. 3 % H_2CrO_4 : Körner vorwiegend gelb, Schichtungen selten scharf. Jod färbt wenige Körner schwarzblau, die meisten violett- und rotbraun, viele bleiben gelb.

3. 4 % H_2CrO_4 : Alle Körner sind goldgelb, Schichtung und Kern meist unklar. Jod färbt viele grauviolett, braun und rotbraun, manche bleiben gelb.

4. 5 % H_2CrO_4 : Alle Körner goldgelb, manche stark korrodiert, im Zentrum häufig eine stralig-sterbförmige Höhlung, Körner nicht selten von außen nach innen radiärrissig und zerklüftet. Jod färbt sie meist braun bis rot- und schwarzbraun, viele grau- violett und graublau, wenige goldgelb.

5. 7 % H_2CrO_4 : Ähnlich wie bei der 5 %-Säure. Jod färbt hell- bis dunkelbraun, viele werden grau- violett bis graublau, wenige goldgelb.

c) Reis.

1. 2 % H_2CrO_4 : Körner blaß grünlich oder farblos, sonst keine sichtbare Veränderung; alte Bruchkörner werden durch Jod blau, schließlich dunkelblau. Die im Zusammenhange gebliebenen zusammengesetzten Körner tief schwarzblau und so undurchsichtig, daß sich die einzelnen Bruchkörner nicht unterscheiden lassen.

2. 3 % H_2CrO_4 : Fast wie vorhin, Körner unter dem Mikroskop farblos bis grünlichweiß, ein geringer Teil der Bruchkörner färbt sich mit Jod braun.

3. 4 % H_2CrO_4 : Kaum dunkler gefärbt; äußerlich keine Veränderung zu erkennen; etwa 50 % der Körner werden mit Jod braun, darunter viele, welche an der Oberfläche dunkel-, innen hellerbraun gefärbt sind; ungefähr die Hälfte der Körner wird schwarzblau.

4. 5 % H_2CrO_4 : Nahezu wie oben; fast alle Körner werden durch Jod braun, rotbraun, grau- und schwarzbraun; bei vielen zeigt sich eine große, scharfumschriebene Kernhöhle.

5. 7% H_2CrO_4 : Produkt chromgrün bis grünlichbraun. Bei fast allen Körnern eine große scharfumschriebene Höhlung; durch Jod färben sich die Bruchkörner erst grauviolett bis graubraun, zuletzt hell- bis dunkelbraun.

6. 15% H_2CrO_4 : Es resultiert nach 24 Stunden ein hell olivgrünes Produkt. Bruchkörner in den Formen unverändert, scharf umschrieben und im Gegensatz zum Hafer sehr gleichartig gestaltet. Die Kernhöhle ist meist radiär feindrüssig. Mit Jod verfärben sich die Körner schwach violett bis braun. Beim Kochen mit Wasser tritt weder Verzerrung noch Quellung auf.

7. 15% Chromschwefelsäure liefert nach 24 Stunden ein blaßgrünes Produkt. Kernrisse zahlreicher, erstrecken sich oft bis zur Peripherie; Jod färbt die Körner, welche oft klumpenweise zusammenhängen, tief rotbraun bis dunkelbraun.

Mit Wasser gekocht, findet keine Quellung statt, die Körner im Innern oft granuliert. Jod färbt sie rotbraun, das Filtrat aber dunkelviolett.

8. 20% H_2CrO_4 gibt nach 24 Stunden ein zitrinfarbiges Produkt. Die Körner sind äußerlich unverändert, im Innern stark ausgehöhlt, mit Jod werden alle gelbbraun. Mit Wasser gekocht, keine Quellung, mit Jod werden sie violettbraun.

9. 20% Chromschwefelsäure gibt nach 24 Stunden ein blaß graugrünliches Pulver. Die Körner werden durch Jod zuerst dunkelviolett, dann rotbraun gefärbt. Beim Kochen mit Wasser kleben die Körner meist klumpenweise zusammen, wenige sind in den Formen intakt geblieben.

d) Hafer.

1. 2% H_2CrO_4 : Die zusammengesetzten Körner sind goldgelb, die Bruchkörner blaßgelb. Mit Jod verfärben sich alle dunkelgrauviolett, nicht schwarzblau wie bei dem Reis, und an den nichtzertrümmerten zusammengesetzten Körnern lassen sich die Abgrenzungen der Bruchkörner meist leicht voneinander unterscheiden.

2. 3% H_2CrO_4 : Alle Körner gelb, eine Höhlung im Innern meist nicht erkennbar. Jod färbt alle grauviolett bis graubraun und braun; auch die zusammengesetzten bleiben durchscheinend.

3. 4% H_2CrO_4 : Alle Körner dunkelgelb gefärbt. Jod färbt sie graubraun bis dunkelbraun.

4. 5% H_2CrO_4 : Alle Körner gelb, sonst äußerlich unverändert. Jod färbt sie grau, graublau und graubraun; sie bleiben dabei hell und durchscheinend. Eine Höhlung meist nicht erkennbar.

5. 7% H_2CrO_4 : Alle Körner gelblichgrau bis blaßoliv, ein kleiner rundlicher bis spaltenförmiger Kern meist leicht sichtbar. Jod färbt die Körner hellbraun bis durchscheinend violettbraun, einige wenige bleiben gelb.

e) Erbse.

1. 2% H_2CrO_4 : Einige Stärkekörner sind goldgelb, die meisten farblos. Schichtungen und Kern oft sehr klar. Jod färbt einige rotviolett bis rotbraun, sonst schwarzblau.

Mit Wasser gekocht, verquellen die Körner sehr stark, jedoch ohne Kleisterbildung: sie färben sich jetzt mit Jod rasch blau.

2. 3% H_2CrO_4 : Wie oben noch starke Verquellung beim Kochen mit Wasser, die Körner bleiben isoliert, verkleben nicht. Mit Jod werden sie nun ebenfalls rasch blau.

3. 4% H_2CrO_4 : Keine wesentliche Veränderung, Jod färbt die meisten Körner schwarzblau. Mit Wasser gekocht, findet noch starke Quellung statt, Jod färbt alle Körner rasch blau.

4. 5% CrO_4H_2 : Körner teils farblos, teils gelb, mit Jod werden sie zunächst bläuviolett oder rotviolett, oft ungleich heller und dunkler rotbraun und schwarzblau, also scheckig gefärbt; vielleicht eine Folge verschiedener Dichte oder verschiedener Verteilung von Farinose und Granulose. Schließlich werden alle Körner tief schwarzblau. Mit Wasser gekocht, tritt noch Quellung ein und durch Jod rasche Blaufärbung.

5. 7% CrO_4H_2 : Fast alle Körner gelb. Jod bewirkt häufig eine sehr ungleiche Verfärbung: viele Körner werden dadurch wie bei Nr. 4 erst fleckig. Zuletzt werden viele schwarzblau, ein kleinerer Teil dunkelbraun, rotbraun oder violettbraun.

Mit Wasser gekocht, verquellen nicht mehr sämtliche Körner, auch wird jetzt nur ein Teil derselben mit Jod blau, etwa die Hälfte wird braun oder schwarzbraun.

Es beginnt somit bei der 7%-Säure ein energischeres Eindringen derselben zwischen die Stärkemizellen der Erbse.

f) Kartoffelstärke.

Die verwendete Rohstärke enthält neben den mittleren und kleinen Körnern solche von 75–100 μ Länge und 45–65 μ Breite. Neben den intakten normalen fanden sich nicht wenige mechanisch beschädigt oder durch Fäulnisorganismen angegriffen.

1. Mit 1% H_2CrO_4 erschienen die Schichtungen nach 24 Stunden im allgemeinen deutlicher als bei der unbehandelten. Der Kern ist da und dort pferdeschweifartig strahlig gelockert, auch gekreuzspaltig oder kurz radialrissig. Die Körner selbst sind farblos. Mit Jodlösung werden 1–2% rötlich-violett, alle übrigen schwarzblau. Die größten einer Probe sind 50–65 μ dick, 90 μ lang.

Mit Wasser gekocht, findet keine Verkleisterung, wohl aber starke Quellung statt auf 150–210 μ Länge und 100–150 μ Breite, wobei sämtliche Körner scharf umschrieben und voneinander getrennt, nicht verklebt sind. Jod färbt jetzt alle blau und schwarzblau.

2. Mit je 1% Chromschwefelsäure werden die Körner blaßgraubläulich; Jod färbt über 50% schwarzblau, die übrigen teils gelb, teils hellbraun. Mit Wasser gekocht, quellen sie bis 75–105 μ br. und 135–157 μ l. auf, ohne zu verkleistern und ohne sich zu verzerren; sie zeigen im Innern eine große, oft sternförmige und radiärstrahlige Höhlung.

3. 2% H_2CrO_4 : Dieselben Erscheinungen wie bei 1; alle Körner sind farblos. Jodlösung färbt etwa 10% braun, rotbraun und braunviolett, die übrigen ca. 90% schwarzblau. Größte Körner ca. 60:90 μ . Mit Wasser gekocht, tritt geringere Quellung ein, als bei 1; die größten Körner sind 40–60 μ br. und 120–150 μ l. geworden; Jod färbt alle schwarzblau.

[Nach 14-tägiger Einwirkung sind alle Körner weißlichgelb bis intensivgoldgelb; etwa 20% der Körner werden durch Jod geжелt, kaum 5% schwarzblau, die meisten braun und rotbraun. Die Schichtungen sind häutig sehr deutlich.]

4. 2% Chromschwefelsäure: Es werden die blaugrauen bis grüngrauen Körner mit Jod fast in gleicher Zahl gelb, rotbraun, blau und schwarzblau.

Beim Kochen mit Wasser quellen sie auf 75–105 μ br. und 135–161 μ l. Fast alle zeigen die oben angeführte sternförmige große Kernhöhle bei nicht verzerren Umrissen, trotz der teilweise bedeutenden Quellung. Jod färbt fast alle schwarzblau.

5. 3% H_2CrO_4 : Die vom Kern ausgehende Schweifbildung und Radiärrisse sehr zahlreich; Schichtungen meist sehr scharf. Viele Körner geжелt.

Mit Jodlösung bleiben wenige Körner gelb, viele werden braun, gelbbraun, violettbraun und dunkelbraun; etwa 70% blau und schwarzblau.

Beim Kochen mit Wasser tritt noch Quellung ein auf 40–65 μ br., 120–150 μ l. Jodlösung färbt nahezu alle sofort schwarzblau, ein kleiner Bruchteil erscheint violett bis rot- und braunviolett.

[Nach 14-tägiger Einwirkung der 3% Säure sind alle Körner gelblich bis intensiv gelb, die kleinsten meist blasser, die größten dunkler; Schichtungen und Kern oft sehr schön. Mit Jod färben sich nur mehr wenige schwarzblau, etwa $\frac{1}{5}$ gelb, die größere Anzahl rotbraun.]

6. 3% Chromschwefelsäure: Die blaugrünen bis grünlichgrauen Körner zeigen oft sehr deutliche Schichtung und häufige Pferdeshweifbildung im Innern. Jod färbt etwa 10% blau und schwarzblau, die meisten sind gelb, gelbbraun und rotbraun.

Kochendes Wasser läßt die größten auf 90–115 μ br. und 120–164 μ l. aufquellen, wobei die Umrisse scharf und klar, sowie unverzerrt bleiben. Jod färbt fast alle blau und schwarzblau, nur vereinzelte werden rotbraun und braun.

7. 4% H_2CrO_4 : Etwa 10% der Körner sind gelb. Mit Jod bleiben manche gelb, viele verfärben sich lila, andere gelbbraun, grünlich, braun und dunkelbraun, etwa 50—60% werden schwarzblau.

Beim Kochen mit Wasser erfolgt Quellung auf 140—150 μ l. und 45—70 μ br. In fast allen Körnern ist eine oft 20—50 μ weite sternförmige Kernhöhle vorhanden. Jod färbt etwa 12% der Körner rot-, braun- oder gelblich-violett, die übrigen schwarzblau.

[Nach 14tägiger Einwirkung sind sämtliche Körner der Form nach unverändert, goldgelb. Jodlösung färbt etwa 25% rotbraun bis dunkelbraun, in 75% bleiben unverändert goldgelb. Kern und Schichtungen oft nicht mehr erkennbar.]

8. 4% Chromschwefelsäure: Körner grünlichgrau bis blaßgrau. Kern oft rissig und spaltenförmig. Schichtungen oft sehr deutlich. Äußerlich keine wesentliche Veränderung zu sehen.

Mit Jod werden ca. 8—10% blau und schwarzblau, die Mehrzahl erscheint gelb oder gelbbraun bis rotbraun.

Beim Kochen mit Wasser scheint keine Quellung mehr einzutreten. Kernhöhle wie bei 7.

9. 5% H_2CrO_4 : ca. $\frac{1}{4}$ der Körner sind gelb und grünlichgelb: die meisten größeren sind sehr schön geschichtet. Schweifbildung und Kernrisse kaum zahlreicher als bei der Einwirkung der 3% Säure. Mit Jod färben sich etwa 40—50% schwarzblau, die übrigen oliv, braun, gelbbraun und dunkelbraun, kaum 1% bleibt goldgelb.

Beim Kochen mit Wasser tritt bei fast allen Körnern die große sternförmige Höhlung auf: die ansehnlichsten Körner sind 135—150 μ l. Quellung ist kaum bemerkbar. Mit Jod färben sich die meisten schwarzblau, ein geringer Teil wird braun und gelbbraun.

[Nach 14tägiger Einwirkung der H_2CrO_4 sind alle Körner gelb oder gelbbraun, Schichtung und Kern meist schwierig erkennbar. Jodlösung färbt ca. 20—25% rotbraun, die übrigen bleiben gelb.]

10. 5% Chromschwefelsäure: Körner blaugrau bis grünlichgrau, im Innern oft mit großer, strahlig-rissiger und sternförmiger Höhlung, Schichtung oft sehr deutlich. Jod färbt wenige blau und schwarzblau, fast alle erscheinen gelb, gelbbraun und rotbraun.

Mit Wasser gekocht, quellen sie nicht mehr: ich fand die Körner 60—67 μ D., 84—97 μ l. Im Innern ist überall die oben mehrfach bezeichnete Sternhöhle vorhanden.

11. 6% CrO_4H_2 : ca. 50% der Körner sind grünlichgelb und gelb geworden. Die Lockerung des Innern nebst Pferdeschweifbildung oft sehr deutlich. Nach der Jodbehandlung erscheinen etwa 50% der Körner gelb, gelbbraun, braun und rotbraun, die übrigen violett, blau und schwarzblau.

Kochendes Wasser bewirkt keine Quellung, in fast allen Körnern tritt die bekannte große Sternhöhle auf; mit Jod verfärben sich ca. 50% schwarz und schwarzblau, die übrigen sind gelb, gelbbraun, braun bis braun- und rotviolett.

12. 6% Chromschwefelsäure: Körner blaugrau bis grünlichblaugrau; viele sind hell und durchscheinend geworden. Schichtung oft sehr deutlich. Nach der Jodbehandlung erscheinen fast alle gelb und gelbbraun bis rotbraun, wenige blau und schwarzblau.

Mit Wasser gekocht, zeigt sich keine Verquellung, die größten Körner sind 60—90 μ br. und 110—150 μ l. Höhlung im Innern wie bei 5%.

13. 7% CrO_4H_2 : Fast alle großen und mittelgroßen Körner gelb und grünlichgelb gefärbt. Kern öfters gelockert und erweitert; Jod färbt ca. 25% violett, blau bis schwarzblau, der Rest ist gelb, gelbbraun, braun und oliv bis schwarzbraun.

Mit Wasser gekocht, zeigen die meisten Körner eine blaß-gelbliche Färbung, ohne jede Spur von Quellung. Jod färbt nur einen geringen Teil schwarzblau, die übrigen sind lila, violett, braun, oliv und gelb.

[Nach 14tägiger Einwirkung der 7% Säure sind die Körner gelb bis gelb- und rotbraun, besitzen im Innern eine große Höhlung. Jodlösung bewirkt keine wesentliche Farbenveränderung.]

14. 7% Chromschwefelsäure: Körner blaugrau bis grünlichgrau, im Innern mit großer sternförmiger Höhlung; es dürften schätzungsweise ca. 10% der Substanz verloren gegangen sein. Jod färbt fast alle Körner gelb und gelbbraun, eine geringe Anzahl blau und blauschwarz.

Mit Wasser gekocht, ist keine Quellung bemerkbar

15. 10% CrO_4H_2 : Produkt olivbraun. Unter dem Mikroskop erscheinen alle Körner gelb bis grünlichgelb. Mit Jod bleiben die meisten gelb oder werden gelbbraun, nur etwa 1—2% färben sich blaugrau. Kern wenig erweitert, Schichtungen oft sehr deutlich.

Mit Wasser gekocht, keine Quellung, im Filtrat keine Verfärbung durch Jod. Die Körner mit weiter, großer Höhlung, nicht gequollen; Jod färbt fast alle tief rotbraun.

16. 10% Chromschwefelsäure: Produkt blaß lilafarbig. Die Körner sind unter dem Mikroskop bläulich weiß, Umriß normal, Schichtung oft sehr klar, Kern oft erweitert, sternförmig, rissig und pferdeschweifartig. Jod färbt die meisten gelb und gelbbraun, etwa 20% werden blau, blaugrau, grau violett bis schwarzblau.

Mit Wasser gekocht, werden sämtliche Körner durch Jod gelbbraun bis rotbraun; das Filtrat wird durch Jodlösung gelbbraun bis rotbraun gefärbt.

17. 15% CrO_4H_2 : Produkt chromgrün; unter dem Mikroskop sind die Körner blaß- bis dunkelgelb, oft sehr schön geschichtet; ihr Kern vielfach stark angegriffen und granuliert, ausgehöhlt

rissig und strahlig. Mit Jodlösung werden ca. 70—80% goldgelb, wenige oliv und braunviolett, der Rest blau. Nach dem Aufkochen mit Wasser keine Quellung, mit Jod im Filtrat schwache Rötung, während ca. 90% der Körner rotgelb, der Rest dunkelbraun wird.

18. 15% Chromschwefelsäure: Produkt lilafarbig, in Wasser sich nicht leicht verteilend. Ein großer Teil der Körner zerfällt in Fragmente, oder er wird oxydiert, zerstört gelöst; der Rest zeigt bei teilweise wohl erhaltener Form im Innern Höhlungen, Risse und Zerklüftungen mannigfaltigster Art. Mit Jod färben sich einige wenige noch violett, die meisten rotbraun und gelbbraun; nicht wenige zeigen den peripherischen Teil des Kornes gelb, den innern dunkelviolet bis rotviolett.

Mit Wasser gekocht, entsteht im Filtrat durch Jodlösung keine Färbung. Das lilafarbige Produkt verteilt sich schwer in Wasser und zeigt neben strukturlosen Trümmern noch zahlreiche, in den Umrissen wohl erhaltene Körner, welche aber insgesamt innen ausgehöhlt und mannigfaltig rissig sind. Durch Jodlösung werden sie gelb, gelbbraun bis braun und rotviolett.

19. 20% H_2CrO_4 : Produkt olivgrün. Alle Körner erscheinen unter dem Mikroskop blaßgrünlichgelb; sie sind in Form und Größe wohl erhalten und zeigen vielfach schöne Schichtungen. Im Innern sind sie stark ausgehöhlt, rissig, granuliert. Jod färbt nur noch vereinzelte kaum 1% oliv oder grünlichblau, alle übrigen sind goldgelb.

Mit Wasser aufgeköcht, findet keinerlei Quellung der jetzt blaßgrünen Körner statt, die durch Jod gelbbraune bis rotbraune Färbung annehmen. Die inneren Höhlungen, Risse, Granulationen sind noch schärfer als vor dem Aufkochen sichtbar. In dem Filtrat gibt Jod keine Reaktion.

20. 20% Chromschwefelsäure: Produkt lilafarben. Die Körner sind stark ausgehöhlt, geschichtet, oft zertrümmert oder schalig zerklüftet, stellen meist einen mit großer Höhlung versehenen Schlauch dar. Mit Jod wurden sie blauviolett, rotviolett oder rotbraun gefärbt, wobei nicht selten eine farblose äußere Schicht das Innere umfaßt.

Mit Wasser gekocht, tritt keine Quellung ein. Das Filtrat wird durch Jod indigoblau; die Körner, in den Umrissen wohl erhalten, werden z. T. im Innern rot, rotbraun oder violett, während sie außen meist farblos sind; die Mehrzahl färbt sich hell- und dunkelblau.

Aus diesen Untersuchungen ergibt sich, daß zunächst nicht nur die verschiedenen Stärkearten sich gegen die Chromsäure ungleich verhalten, sondern daß auch die Stärkekörner einer und derselben Sorte ein sehr voneinander abweichendes Verhalten zeigen. Die einen haben ihre Moleküle und Mizellen dichter, die anderen lockerer aufgebaut, die einen mögen auch mehr oder weniger Granulose enthalten als die andern.

Es wird hierdurch die von mir schon früher geäußerte Ansicht wiederum bestätigt, daß die Stärkearten sich nicht so gleichartig wie andere organische Substanzen: Glykose, Laevulose, Glykogen, Inulin und dergl. verhalten, daß vielmehr jedes einzelne Korn innerhalb gewisser Grenzen sich physikalisch von einem anderen, selbst des gleichen Pflanzenorgans, unterscheiden kann. Daher rührt es auch, daß verschiedene Stärkearten verschiedene Jodmengen binden, und daß dieser Unterschied durch Verkleisterung mehr oder weniger wieder ausgeglichen wird.¹⁾

Aus demselben Grunde widersprechen sich auch häufig die Angaben über die Quellungs- und Verkleisterungstemperaturen der Stärkearten, weil eben die dichteren Körner derselben Stärkeart oft um 5 und mehr Celsiusgrade zum Quellen verlangen, als die lockeren. Reisstärke z. B. verkleistert nach Lippmann bei 58,7° C bis 61,2° C, nach Dafert²⁾ jedoch erst bei 73° C.

Ob wir es nun bei der Einwirkung der Chromsäure auf Stärke und dem Produkt, der „Chromsäurestärke“, mit einer chemischen Verbindung oder, wie bei der Jodstärke, nur mit einer Art von Mischung zu tun haben, muß zur Entscheidung der Chemie überlassen bleiben.

Herr Dr. W. Siebert in dem bekannten Wittsteinschen Laboratorium, dahier, fand für die obige neue Verbindung, gewonnen aus Kartoffelstärke mit 20% Chromsäure:

Chromoxyd: 14,21 %.

Stärke: 85,79 %.

Aus diesen erhaltenen Werten berechnet sich nach ihm ein Verhältnis von Chromoxyd (Cr_2O_3) zur Stärke wie 1 : 5,7, sodaß für die vorliegende Verbindung die Formel $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_6\text{Cr}_2\text{O}_3$ angenommen werden muß.

II. Amylodextrin oder lösliche Stärke.

Dieses, man kann sagen, erste Abbauprodukt der Stärke stellte zuerst Lintner³⁾ aus Kartoffelstärke mittels 7,5–7,8% Salzsäure dar. Dasselbe geht mit Chromsäure gleichfalls Verbindungen ein, die erst grau, dann violett, braun und zuletzt goldgelb gefärbt sind. Jod färbt diese, entsprechend den stattgefundenen Einwirkungen, erst rot, dann violettbraun bis oliv und dunkelbraun. Die gelbe Verbindung erleidet durch Jod gleich der Chromstärke keine Farbenveränderung.

1. 5% H_2CrO_4 : Wenige Körner⁴⁾ werden mit Jod gelb, viele sind rot, rotviolett und rotbraun bis dunkelbraun. Durch

¹⁾ Harz, C. O., Über Jodstärke. („Alkohol“, Allgem. Zeitschr. etc. 1898, Nr. 8.)

²⁾ In Arth. Meyer, Untersuchungen über die Stärkeköerner. 1895. S. 134.

³⁾ Lintner, K. Journ. f. prakt. Chem. Bd. 34. S. 378. 1886.

⁴⁾ Lintners Amylodextrin unterscheidet sich unter dem Mikroskop nach Form, Kern, Schichtung nicht von der gewöhnlichen Kartoffelstärke; es ist leicht löslich in heißem Wasser. Die Lösung fluoresziert blau, ähnlich einer Chininsulfatlösung.

Kochen mit Wasser findet weder Lösung noch Quellung statt. Die wassergekochten Körner werden fast alle durch Jod schwarzblau gefärbt, ein kleiner Rest erscheint gelb und gelbbraun.

2) 5% Chromschwefelsäure bewirkt bei unveränderter Form Gelbung und Gelbbraunung durch Jod fast aller Körner; nur wenige, etwa 0,5%, sind dunkelbraun und vereinzelte schwarzblau.

Wassergekocht, sind sie weder gequollen noch gelöst und werden durch Jod (ausgenommen wenige gelbe) schwarzblau gefärbt.

3. 7% H_2CrO_4 : Fast wie bei der 3% Säure.

4. 7% Chromschwefelsäure: Durch Jod werden fast alle Körner gelb und gelbbraun; im Innern des Kernes zeigt sich meist ein linienförmiger, oft granulierter oder wolkiger Streifen.

Mit kochendem Wasser behalten die Körner im allgemeinen ihre Form bei, aber sie sind etwas erweicht, gestreckter und häufig mehr oder weniger unter sich verklebt, manchmal auch etwas zerflossen. Jod färbt sie braun und gelbbraun bis gelb.

5. 10% CrO_4H_2 : Fast alle Körner sind nach Jodzusatz braun, violett und violettrot; gelb und gelbbraune finden sich nicht wesentlich mehr als bei der Behandlung mit der 5% Säure.

Mit Wasser gekocht, findet weder Quellung noch Lösung statt. Jod färbt (die wenigen gelben und gelbbraunen ausgenommen) fast alle Körner schwarzblau.

6. 10% Chromschwefelsäure: Etwa 25—40% der Körner zeigen noch unveränderte Umrisse, die übrigen sind zum Teil etwas zerflossen; Schichtungen nicht zu erkennen; das ganze Korn ist scheinbar homogen geworden. Jod färbt alle gelb- und rotbraun.

Mit Wasser gekocht, zerfließt wohl über die Hälfte der Körner, ein Teil derselben löst oder verteilt sich im Wasser, ein Rest behält nahezu die ursprüngliche Gestalt bei. Alle Körner sind der Länge oder der Breite nach hell- und dunkelstreifig, namentlich häufig ist die Mediane stark aufgehell.

Diese Versuche zeigen, daß auch das Amylodextrin mit H_2CrO_4 eine unlösliche Verbindung bilden kann und es gleich der normalen Stärke keine einheitliche, sondern eine wohl noch aus einigen Arten hochmolekularer Gruppen bestehende Substanz darstellt, die sich namentlich durch verschieden dichte Molekularstruktur voneinander unterscheiden.

III. Erythroextrin II. β Lintner.

Dargestellt aus Kartoffelstärke mittels 5% Salzsäure in Alkohol von 98%; nachher mit Alkohol ausgewaschen.

Die Körner sind zum Teil schön geschichtet, meist aber scheinbar homogen mit gewöhnlich stark vergrößertem Kern, dieser häufig spaltenförmig, einfach oder doppelt gekreuzt rissig. In warmem Wasser leicht löslich. Durch Schütteln mit kaltem

Wasser werden die Körner rissig, zerfallen in Fragmente und lösen sich schließlich auf.

Jodlösung färbt sie dunkelbraunrot.

1. 5% CrO_4H_2 : Körner blaßgrünlich bis graugelblich, vielfach rissig und zertrümmert, werden durch Jod gelbrötlich bis gelbbraun.

Mit Wasser gekocht, löst sich ein Teil, nur wenige Körner bleiben intakt in den Umrissen, viele sind halb zerflossen.

2. 10% CrO_4H_2 : Körner grüngelblichgrau, größtenteils scheinbar intakt, teilweise zerklüftet. Jod färbt braun.

Mit Wasser gekocht, lösen sich wohl gegen 70%, die übrigen sind zerflossen und bilden einen zähen, durch Jod sich braunfärbenden Brei.

3. 5% Chromschwefelsäure: Körner blaßbläulichgrün, weiß längs- und querrissig. Jod färbt sie hell- bis dunkelrot. Heißes Wasser löst sie nahezu vollständig auf. Ähnlich, nur noch energischer, wirken 7% und 10% Chromschwefelsäure.

Es ergibt sich aus diesen Versuchen, daß auch das Erythroextrin II. β . gleich dem Amylodextrin und der Stärke noch keine ganz einheitliche Substanz ist: wahrscheinlich wird erst im Achrodextrin ein gleichmäßiger beschaffenes Stärkeabbauprodukt erzielt.

Sur l'assimilation chlorophyllienne

(Nouvelles recherches.)

par

Ch. Bernard,

Docteur ès Sciences.

Dans une note publiée l'an dernier¹⁾, j'indiquais le résultat de mes recherches sur l'assimilation en dehors de l'organisme. Après avoir relevé l'importance prise en ces derniers temps par les ferments, je rappelais brièvement que Friedel avait obtenu une décomposition de CO_2 accompagnée d'un dégagement corrélatif d'O, tandis qu'au contraire ces expériences, répétées par Harroy d'une part et Herzog de l'autre, n'avaient donné que des résultats négatifs. Friedel lui-même, reprenant ses recherches, n'eut pas de résultats bien convaincants: seul Macchiati prétendit avoir réalisé les conditions nécessaires pour que des quantités notables d'O soient dégagées par suite de la décomposition de CO_2 .

J'ai résumé et discuté les données de ces auteurs dans ma précédente note, et je n'y reviendrai pas ici, pas plus qu'aux méthodes que j'utilisai et dont j'ai déjà exposé le détail: ce furent, outre les méthodes quantitatives de Friedel et de Macchiati, des méthodes qualitatives (par les réactifs de Schützenberger et d'Engelmann) permettant de déceler des traces d'O. Les résultats que j'obtins, en variant les conditions d'expérience et en travaillant sur diverses plantes, furent toujours négatifs: je ne pus jamais constater le moindre dégagement d'O.

A peu près au moment où paraissait mon premier travail, M. Molisch²⁾ publiait un mémoire sur ce sujet et aboutissait aux mêmes conclusions que moi. Ayant reconnu la nécessité de travailler avec un réactif très exact, il appliqua à ses recherches la méthode de Beijerinck, basée sur l'emploi de bactéries phosphorescentes: celles-ci, très vivement aérobies, ne sont lumi-

¹⁾ Bernard, Beihefte z. Bot. Zentralbl. XVI, 1904, I, p. 36.

²⁾ Molisch, Bot. Zeitung, 1904, Heft V.

neuses qu'en présence d'O. Cette méthode serait si sensible, dit Beijerinck, qu'elle pourrait déceler la molécule d'Oxygène.

Le *Micrococcus phosphoreus*, obtenu facilement de la viande, trié en milieu solide et inoculé dans un bouillon qu'il rend lumineux, devient obscur si on le prive d'O. Mais si le bouillon contenait une feuille vivante et si on l'exposait quelques instants à la lumière, la luminosité des bactéries réapparaissait, très intense.

Molisch, ayant ajouté au bouillon de la poudre chlorophyllienne (avec ou sans extrait glycérimé) retirée de diverses plantes, et ayant exposé le mélange à la lumière, ne put jamais constater le retour de la luminosité des bactéries. Il ne se dégageait donc pas les moindres traces d'O. Cependant des feuilles de *Laminum album*, séchées à température ordinaire dans un exsiccateur, ou plus rapidement dans l'étuve à 35^o, puis réduites en poudre, provoquaient, il est vrai très faiblement, la luminosité du bouillon bactérien. L'expérience était négative si les feuilles avaient été séchées à plus haute température. Molisch conclut donc que l'assimilation est liée à la présence du plasma vivant. Pourtant le résultat positif, quoique peu convaincant, fourni par *Laminum*, permet d'espérer que l'avenir réalisera cet important problème de l'assimilation en dehors de l'organisme sous l'influence d'un ferment et par l'intermédiaire de la chlorophylle et de la lumière. Mais tous les efforts faits jusqu'ici pour isoler ce ferment ont été infructueux.

A la fin de ma précédente publication, je résumais en note les résultats positifs obtenus par Macchiati¹⁾ dans ses dernières recherches et qui semblaient plus concluants encore que les faits constatés antérieurement. Cet auteur attribuait à la température trop basse les résultats négatifs obtenus par plusieurs expérimentateurs. Il prépara en mars 1902 de la poudre de feuilles d'*Arum italicum* et en juillet 1902 de la poudre d'*Acanthus mollis*: en mars 1903, il exposa à la lumière des mélanges de poudre et d'eau et il obtint des dégagements considérables de gaz (22 cm³ pour *Acanthus* et 25 cm³ pour *Arum*). Mais ces dégagements n'avaient lieu que lorsque la température ambiante devenait assez élevée, et lorsque la poudre avait séjourné quelque temps dans l'eau. En outre, de la poudre mélangée à de l'extrait glycérimé, ne donnait aucun résultat positif.

Je veux citer ici l'opinion de Pollacci²⁾ qui se refuse à admettre les conclusions de Macchiati comme prouvées. Sans nier que Macchiati ait constaté un dégagement de gaz, Pollacci se demande si des corps organiques ayant séjourné 3 jours dans l'eau à 22^o ne dégageraient pas des gaz en abondance, par suite de fermentations. Le fait que l'extrait glycérimé ne donne aucun résultat ne pouvait qu'appuyer cette supposition, la glycérine

1) Macchiati, Bull. soc. bot. ital. 1903, p. 196.

2) Pollacci, Bull. soc. bot. ital. 5—6. 1903, — Nuovo Giorn. bot. ital. X. Nr. 1. 1903.

pouvant fonctionner comme liquide antiseptique. En outre, tant qu'il n'est pas prouvé irréfutablement que le gaz dégagé est de l'O et que cet O correspond à un volume égal de CO₂ décomposé, on ne peut affirmer que le dégagement gazeux soit en relation avec des phénomènes d'assimilation. Quoiqu'il en soit, conclut Pollaci, si la photosynthèse chlorophyllienne par des ferments est une hypothèse qui ne peut être repoussée *a priori*, elle est restée jusqu'ici dans le domaine des suppositions. La résolution de ce problème est de toute importance pour la physiologie, et les auteurs, avant de tirer des conclusions certaines et définitives, doivent opérer avec des appareils plus délicats, étudier attentivement les conditions d'expériences, et surtout augmenter le nombre de leurs observations.

D'autre part, M. Macchiati¹⁾ m'écrivait, peu après la publication de mon travail, pour m'adresser certaines objections et pour me conseiller de reprendre ces recherches en tenant compte exactement de ses indications. Il pensait que mes résultats négatifs dépendaient peut-être des plantes étudiées ou de l'époque de la récolte; la réaction pouvait être empêchée par la présence d'antiseptiques; quant à la modification que j'ai apportée à la manière de disposer l'expérience, il admettait bien qu'elle pût être avantageuse en principe, mais il pensait que j'aurais été prudent si, au moins pour une partie de mes expériences, je m'en étais tenu strictement à sa méthode; il insistait sur la nécessité d'utiliser seulement de l'eau distillée et de la poudre desséchée à moins de 100°. Il reconnaît encore que son appareil est quelque peu primitif; mais il lui a semblé bon de laisser les plantes dans des conditions aussi voisines que possible des circonstances naturelles. Il terminait en me disant que ses expériences avaient été suivies et contrôlées par des personnes compétentes et qu'il avait bon espoir de voir des résultats positifs venir sous peu confirmer ses observations.

J'ai donc suivi le conseil de M. Macchiati, et de Mars 1904 à Mars 1905, j'ai refait toute une série d'expériences²⁾. Je n'ai pas cru nécessaire de reprendre en détail les recherches dont j'ai déjà publié le résultat: je me suis contenté de tenir compte des objections qui me furent adressées et de faire en outre quelques expériences en appliquant la méthode préconisée par Möllisch.

Je préparai, en mars-avril 1904, de la poudre d'épinard, de *Lamium album*, d'*Acanthus mollis*: je vérifiai toujours le pouvoir assimilateur des plantes vivantes au moment de la récolte, et je conservai aseptiquement la poudre verte, obtenue par dessiccation à des températures toujours inférieures à 100° (généralement à 50—80°; pour avoir une dessiccation rapide, comme je l'ai

¹⁾ Macchiati in litteris, Janvier 1904.

²⁾ Bernard, Voir Bull. Herb. Boissier 1905 et Comptes Rendus Acad. Sc. Paris 1905. J'ai effectué ces nouvelles recherches à Genève et utilisé les appareils que M. le Prof. Chodat a aimablement mis à ma disposition.

indiqué dans ma précédente note, je plaçais les plantes dans des feuilles de papier buvard entre lesquelles passait un courant d'air chaud, dispositif adopté à Leiden pour sécher les plantes d'herbier).

Au mois d'avril, j'appliquai à ces poudres, mélangées à de l'eau et exposées à la lumière solaire, les méthodes que j'avais utilisées déjà pour mes recherches antérieures: je fis plusieurs expériences, soit par les méthodes de Friedel, de Macchiati, soit par les réactifs de Schützenberger, d'Engelmann, mais sans plus de succès que précédemment. Puisque ces procédés me donnaient toujours les mêmes résultats je n'ai pas continué à les employer et je m'en suis tenu aux indications de Macchiati.

Comme cet auteur l'avait fait, j'ai conservé aseptiquement la poudre de chlorophylle et je ne l'expérimentai de nouveau qu'après quelques mois: au mois d'août, alors que la température atteignait 22—25° et même plus.

Je mélangeais à 100 gr. d'eau distillée¹⁾ 2—3 gr. de poudre verte obtenue de l'une ou l'autre des plantes indiquées et j'ai disposé mes expériences comme suit:

16 août. Dispositif de Macchiati: éprouvettes surmontant des entonnoirs retournés dans de grands vases, le tout plein des liquides à étudier: eau + poudre verte d'épinard, d'*Acanthus* ou de *Lamium*.

Dispositif de Macchiati modifié: les entonnoirs sont retournés sur des cristallisoirs, de façon que tout le liquide prenne part à la réaction.

L'éprouvette et l'entonnoir contenaient au total 75—125 cm³ de liquide.

J'exposai les six appareils à la lumière directe du soleil: après quelques heures, je ne remarquai aucun changement; mais après 6 ou 7 heures, je pouvais voir dans l'un ou dans l'autre (plus rapidement dans ceux contenant le *Lamium*), des bulles de gaz se dégager. Ce pouvait être de l'oxygène; mais à première vue, il me semblait étrange que l'assimilation — si assimilation il y avait — ne se manifestât qu'après plusieurs heures d'exposition à la lumière.

Je pus constater que ce dégagement gazeux, peu considérable au début, continuait pendant la nuit. Après 24 heures, j'ai arrêté l'expérience: les éprouvettes contenaient, selon les mélanges mis en expérience, de 10 à 25 cm³ de gaz. Ayant retourné les éprouvettes et y ayant introduit une allumette incandescente, celle-ci s'éteignait; une flamme approchée du gaz l'allumait en produisant une petite détonation. L'éprouvette contenait donc non de l'oxygène, mais des gaz inflammables, sans doute H et

¹⁾ Dans toutes mes expériences, j'ai toujours utilisé de l'eau distillée; cela allait tellement sans dire que je n'avais pas cru devoir insister là-dessus et que je ne m'attendais pas à ce que M. Macchiati m'en fit l'objection.

CH_4 , souvent constatés dans les fermentations de substances organiques végétales. La teinte jaunâtre que prenait la chlorophylle durant l'expérience et la mauvaise odeur que dégagait le liquide, venaient encore confirmer l'idée qu'il s'agissait bien de fermentations. Dans toutes mes expériences précédentes, je n'avais que des faits négatifs: ceci me semble être un fait positif à opposer à ceux obtenus par Macchiati: en effet, travaillant dans les mêmes conditions que cet auteur, j'obtiens des dégagements gazeux comparables à ceux qu'il a obtenus: mais en les analysant, je vois qu'ils ne peuvent concorder avec sa théorie.

Le *Lamium* reste plus longtemps vert, mais développe une bonne quantité de gaz: l'épinard semble plus résistant à la fermentation: le gaz qu'il développe est généralement peu considérable, mais suffisant cependant pour permettre de reconnaître qu'il consiste en un gaz inflammable et non en O.

Des expériences semblablement disposées faites du 17—20 août me donnent des résultats identiques pour les diverses plantes étudiées. (*Lamium* entre autres me fournit 20 cm^3 de gaz pour 75 cm^3 du liquide mis en expérience).

Une nouvelle série établie du 18—22 août me donne toujours de forts dégagements de ce même gaz inflammable.

Mais je devais établir des expériences comparatives pour corroborer ces résultats:

Le 22 août je plaçai au soleil une série de trois entonnoirs contenant l'un de la poudre d'*Acanthus* + eau (toujours 2 gr. de poudre pour 100 gr. d'eau distillée) le 2^e de la poudre d'épinard + eau, le 3^e de la poudre de *Lamium* + eau.

Une deuxième série d'entonnoirs contenant respectivement les mêmes liquides, fut exposée à la lumière diffuse. Une 3^e série fut placée à l'obscurité: une 4^e fut exposée au soleil, mais j'avais ajouté au liquide 5 $\%$ de glycérine: une 5^e enfin fut exposée au soleil et contenait $\frac{1}{2} \%$ de camphre pulvérisé.

Après quelques heures, un faible dégagement gazeux pouvait être constaté dans quelques tubes: (la température était de 22^o à l'ombre). Après un jour, et surtout après deux jours, il y avait une quantité considérable de gaz dégagé, et autant dans les appareils placés à la lumière solaire directe ou diffuse que dans ceux placés à l'obscurité et que dans ceux contenant de la glycérine. Par contre, ceux contenant du camphre ne montraient pas trace de fermentation. Après 3 jours, j'interrompis l'expérience pour les 4 premières séries: toutes les éprouvettes contenaient 13—20 cm^3 de gaz pour 75—100 cm^3 de liquide mis en expérience. Dans certaines éprouvettes, j'ai traité le gaz dégagé par KOH, puis par le pyrogallol: la potasse me décela généralement de faibles quantités de CO_2 , le pyrogallol ne me montra jamais d'O. Dans tous ces tubes, le gaz éteignait l'allumette incandescente et détonnait à l'approche d'une flamme.

Après 3—4 jours, il n'y avait pas encore de gaz dans les éprouvettes contenant du camphre, mais au bout de 5 jours l'an-

tiseptique n'était plus assez actif et la fermentation commençait.

Je répétais à plusieurs reprises ces mêmes expériences et toujours les résultats furent identiques: quand la température commença à baisser, au milieu de septembre, je pus constater que le fermentation se faisait beaucoup plus difficilement, et que le dégagement gazeux diminuait, jusqu'à cesser tout-à-fait.

Comme je l'ai dit plus haut, cela m'intéressait de poursuivre ces recherches dans le sens indiqué par Molisch et d'appliquer aux plantes que j'ai étudiées le réactif qu'il préconise. J'ai dû tout d'abord préparer des cultures pures de *Micrococcus phosphoreus* (Cohn) Molisch, et j'en ai obtenu en me basant sur les données très complètes fournies par Molisch dans son livre sur les plantes lumineuses¹⁾ et aussi sur des indications spéciales qu'il m'a très aimablement communiquées. Pour tous les détails de la méthode et pour tous les renseignements nécessaires sur les bactéries lumineuses, je renvoie le lecteur aux très intéressantes publications de M. Molisch.

J'ai donc préparé des bouillons très lumineux et où les bactéries montraient très vivement leur sensibilité vis-à-vis de l'oxygène: dans les tubes de cultures, les ménisques seuls étaient lumineux, mais la luminosité gagnait tout le liquide si j'agitais très faiblement le tube. Dans des flacons complètement remplis de bouillon lumineux et hermétiquement clos, la luminosité disparaissait assez rapidement, mais réapparaissait dès que j'ouvrais le flacon.

Avec ces cultures, j'ai fait les expériences suivantes; Septembre 1904: j'ai mélangé à de l'eau distillée de la poudre d'épinard, (4 gr. de poudre pour 100 cm³ d'eau) et j'ai mis dans de petits flacons bouchés à l'émeri 1 partie de ce mélange + 1 partie d'un bouillon très lumineux.

J'ai préparé d'autres flacons avec de la poudre d'*Acanthus* et de *Lamium*. (C'était toujours de la poudre séchée à 50—80° en Mars 1904). J'avais constaté au préalable que le bouillon bactérien n'est pas préjudiciable aux plantes vivantes: j'avais exposé au soleil des flacons contenant du bouillon lumineux et des feuilles d'épinard, d'*Acanthus* ou d'*Elodea*; les flacons étant bouchés hermétiquement, et pour plus de sûreté ayant été paraffinés, les bactéries s'éteignaient très vite à l'obscurité. Mais, exposées quelques minutes à la lumière du soleil, l'O dégagé par le phénomène assimilateur leur rendait une très vive luminosité.

Les flacons contenant la poudre furent laissés à l'obscurité jusqu'à ce que leur luminosité eût complètement disparu, puis exposés plus ou moins longtemps à la lumière solaire. Dans aucun, pas plus dans ceux contenant de la poudre de *Lamium* que dans les autres, le réactif ne me montra le moindre dégagement d'O.

¹⁾ Molisch, Leuchtende Pflanzen. Jena. 1904.

Les mêmes expériences, répétées à 3 reprises et dans les mêmes conditions en octobre 1904, janvier et mars 1905, me donnèrent toujours des résultats identiques.

En Septembre 1904, je préparai de nouvelles poudres, en séchant à 80° pendant plusieurs heures, de l'Épinard et du Raiponce. Ces poudres, expérimentées de suite, dans les mêmes conditions que ci-dessus, ne dégagèrent pas trace d'O. Cependant les plantes fraîches assimilaient très vivement.

En Décembre 1904, j'ai broyé des feuilles d'Épinard avec du sable et un peu de glycérine, puis j'ai exprimé le suc, que j'ai filtré aussitôt au filtre de porcelaine.

J'ai préparé de même un extrait glycéринé de feuilles de Raiponce et j'ai d'autre part fait sécher des feuilles de l'une et l'autre plantes à 80° pour en obtenir de la poudre.

J'ai mis dans des flacons:

	Raiponce vivant	+	bouillon lumineux			
	Épinard	..	+	
poudre	de Raiponce	+	1 partie	extrait	+	1 partie bouillon
..	d'Épinard	+	+
..	de Raiponce	+	..	eau	+
..	d'Épinard	+	+

Un flacon de chaque série était placé à la lumière solaire, l'autre à l'obscurité. Les deux flacons contenant des plantes vivantes donnèrent seuls un dégagement d'O, constaté par le retour de la luminosité des bactéries.

Tous les autres me donnèrent des résultats négatifs: qu'ils aient été exposés à la lumière ou qu'ils soient restés à l'obscurité, dans aucun les bactéries ne redevinrent lumineuses.

En Mars 1905, j'ai préparé comme ci-dessus de l'extrait glycéринé d'Épinard et d'*Elodea* et de la poudre de ces mêmes plantes, séchées à moins de 80°. J'ai disposé mes expériences comme celles du mois de décembre et elles m'ont donné des résultats identiques: tandis que les plantes vivantes exposées à la lumière rendaient une très vive luminosité aux bactéries, les mélanges de poudre et d'eau, ou de poudre et d'extrait ne montraient pas le moindre dégagement d'oxygène.

L'expérience plusieurs fois répétée me donna toujours les mêmes résultats.

En somme, je crois pouvoir, sur ces nouvelles expériences, discuter les objections que M. Macchiati m'a adressées. Je ne pense pas que les résultats négatifs obtenus dépendent des plantes utilisées ou de l'époque de la récolte, puisque j'ai travaillé avec diverses plantes, un peu à toutes les saisons de l'année et à toutes les températures: en outre, si la fonction chlorophyllienne est le résultat d'une action diastatique, du moment que les feuilles vivantes fonctionnaient, elles devaient posséder le ferment présumé.

Macchiati pense que les antiseptiques peuvent avoir été désavantageux pour mes expériences: mais j'ai dit¹⁾ que je n'en utilisais pas lorsque mes essais étaient faits de suite, mais seulement quand je devais attendre un jour ou deux pour employer le suc. D'ailleurs, nombre d'auteurs qui ont travaillé sur les ferments ont utilisé des antiseptiques, et notamment le camphre ou le toluol, sans que les ferments aient été gênés dans leurs actions. D'autre part, si l'on veut faire des expériences de cette nature en été, il est absolument nécessaire d'ajouter aux liquides à étudier un antiseptique faible, afin que des fermentations ne viennent pas fausser les résultats.

Je ne mets pas en doute que Macchiati ait obtenu des dégagements gazeux. Mais, comme j'ai essayé de le montrer ci-dessus, je me demande si ces gaz étaient bien conformes à ceux que la théorie exigerait. Car cet auteur n'a pas recherché quelle était la composition du gaz avant et après l'expérience, il n'a pas indiqué comment, avec son appareil par trop simple, il arrivait à récolter les gaz pour les soumettre à une analyse rigoureuse. Macchiati me dit que s'il a utilisé un appareil peu compliqué, c'était pour s'éloigner le moins possible des conditions naturelles. Je ne suis pas de cet avis, et je pense que ce n'est pas avec un appareil très primitif que nous nous rapprochons le plus des circonstances où se trouve la chlorophylle pour assimiler dans la plante vivante: je crois au contraire que, si les expériences faites pour réaliser la photosynthèse en dehors de l'organisme, n'ont donné que des résultats négatifs, c'est que nous n'avons pas encore réussi à soumettre la chlorophylle aux conditions complexes qu'elle rencontre dans une cellule.

Molisch, il est vrai, a eu, avec une méthode très précise, un résultat qu'on pourrait opposer à ceux que j'ai obtenus: Molisch lui-même considère comme douteuse cette donnée positive; dans ce cas, dit-il, il semble qu'on puisse parler d'une assimilation *post-mortem*: car les feuilles de *Lamium album* qui ont servi dans cette expérience étaient certainement mortes.

Comme je suppose que tous les insuccès sont dûs au manque d'une méthode convenable pour extraire le ferment — car je suis partisan de l'hypothèse de l'assimilation par un ferment — il se pourrait que nous fussions là en présence d'une méthode, qu'il faudrait perfectionner pour la rendre convenable. Mais est-il bien certain qu'on puisse vraiment parler d'assimilation *post-mortem*?

Ces feuilles, séchées à la température ordinaire ou en tout cas à moins de 35°, étaient-elles bien décidément mortes? Et si les cellules étaient tuées, n'est-il pas possible qu'il soit resté dans les cellules des parties qui n'aient pas été atteintes par la chaleur ou la dessiccation? par exemple le stroma protoplasmique des grains de chlorophylle n'aurait-il pas pu rester vivant?

¹⁾ Bernard, Beihefte p. 45.

Ne cite-t-on pas des exemples de plantes soumises à de grands froids, à des températures assez élevées, ou à une dessiccation complète et qui, replacées dans les conditions normales de température et d'humidité, reprenaient toutes leurs fonctions? Il se pourrait que le *Lamium album*, que toute sa biologie caractérise comme une plante très résistante, fût dans le même cas, et que ses grains de chlorophylle, tués en apparence par une forte dessiccation, reprissent, quand on les remet dans l'eau, une partie de leur fonction: (car Molisch remarque que le dégagement d'oxygène est en tout cas très affaibli). Ce cas isolé n'est donc pas encore convaincant.

En résumé, je crois pouvoir placer, à la fin de ce travail, des conclusions identiques à celles que j'ai formulées précédemment et que mes nouvelles expériences viennent appuyer d'arguments nouveaux: Des résultats négatifs ne peuvent pas fournir de preuve contre l'hypothèse de l'intervention d'un ferment dans le processus assimilateur; au contraire, il est permis de supposer que, par d'autres méthodes, par d'autres réactifs, on arrivera à démontrer que l'assimilation a lieu par un procédé diastatique et qu'on réussira à réaliser en dehors de l'organisme la décomposition de CO_2 . Mais on peut dire que, dans l'état actuel de nos connaissances, cette donnée n'est encore qu'une hypothèse, et que certains auteurs ont hâtivement homologué des dispositifs expérimentaux trop simplistes à cet appareil compliqué qu'est une cellule assimilatrice.

Untersuchungen über die Umwandlung einiger stickstoffreier Reservestoffe während der Winterperiode der Bäume.

Von

Bronislaw Niklewski,
Leipzig.

I. Einleitung.

Die in den Blättern der Bäume durch Kohlensäureassimilation hergestellten Kohlenstoffverbindungen werden nicht vollständig sofort zum weiteren Aufbau oder zu Energiezwecken verwandt. Ein Teil wird in die perennierenden Organe der Pflanze geleitet, wo er den Winter über verbleibt, um im Frühjahr für die jungen, rasch sich entfaltenden Knospen das notwendige Material zu liefern.

Die Wanderung der Nährstoffe in den Bäumen war Gegenstand vielfacher Forschung.¹⁾ Was aber die Verteilung und Umwandlung der stickstofffreien organischen Substanzen betrifft, so ist neben Gris, Schröder und Russow besonders Alfred Fischer²⁾ zu nennen, dessen eingehende Untersuchungen grundlegend geworden sind für die Ansichten, die jetzt über diesen Gegenstand vorherrschen.

Die Assimilate werden, wie Fischers Ringelungsversuche u. a. an *Prunus* und *Betula* ergaben, durch die Rinde hinabgeleitet. Bereits Ende Mai sind ansehnliche Mengen neugebildeter Stärke in 5 bis 6 jährigen Ästen bemerkbar. Später erst füllen sich die jüngeren Zweige mit Stärke. Während der Assimilationsperiode finden wir in der Rinde stets reichlich Glukose. Aus den Rindenzellen wird nach Fischer ein Teil der Substanzen durch die Markstrahlen in den Holzkörper geführt und dort deponiert. Im Herbst findet sowohl in der Rinde als

¹⁾ Von einer Behandlung der einschlägigen Literatur über die Stoffwanderung in Bäumen habe ich abgesehen, indem ich auf Pfeffers Physiologie, 2. Aufl. Bd. I. p. 617 verweise.

²⁾ Pringsheims Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. 22. 1891. p. 73.

auch in den lebenden Zellen des Holzes eine reichliche Stärkeansammlung statt, wie u. a. die an *Tilia*, *Betula* und *Prunus* gemachten Beobachtungen lehren. Der Glukosegehalt ist zu dieser Zeit in den Gefäßen des Holzes anscheinend derselbe wie im Sommer. Doch ist er bei den verschiedenen Bäumen durchaus verschieden. Während Fischer im Sommer in den Gefäßen von *Betula* und *Prunus* viel Glukose gefunden hat, wird *Tilia* als glukosearm bezeichnet. Wenn auch im Herbst in dieser Beziehung keine Wandlungen eintreten, so ändert sich das Bild mit anbrechendem Winter. In den Gefäßen des Holzes ist dann stets eine Abnahme an Glukose im Vergleich zu den Sommerstadien bemerkbar, wenn auch im Winter z. B. in *Betula* und *Syringa* immer noch die Gefäße als glukosereich zu bezeichnen sind. Eine Zunahme an Glukose in den toten Elementen des Holzes während des Winters ist jedoch bei keinem einzigen Baume beobachtet worden. Ein besonders gutes Beispiel hat Fischer in *Prunus* gefunden, dessen Gefäßglukose nach dem Laubfall so stark zurückgeht, daß nun die Gefäße als glukosearm zu bezeichnen sind. Den Winter über bis zum Februar bleibt im allgemeinen der Glukosegehalt der Gefäße ungeändert. Was die übrigen Gewebe anbetrifft, so schwindet im Spätherbst die Glukose aus den Kambiumzellen, wo sie im Sommer reichlich vorhanden war, so bei *Tilia* und *Prunus*; sehr reichlich tritt sie aber z. B. bei *Tilia* im Mark auf, in welches sie durch die Markstrahlen aus der Rinde hergelaugt. Dieser Vorgang findet ungefähr zu derselben Zeit statt, wann in der Rinde die Stärke ihre vollständige Lösung erfährt. Stärkeumwandlungen während des Winters wurden schon von älteren Autoren beobachtet und auch von Fischer bestätigt. Der Stärkegehalt nimmt im Winter stark ab, bei den Weichhölzern (*Tilia*, *Betula*) bis zum völligen Verschwinden, bei den Harthölzern (*Prunus*, *Syringa*) nur zum Teil. Die Stärke verschwindet in der Rinde schneller als im Holz. Bei der Frage nach dem Verbleib der Stärke ist entweder an eine Umwandlung oder Fortleitung zu denken. Letztere ist wohl nicht als Ursache des Verschwindens dieses Körpers anzusehen, da die Regeneration durch Temperaturerhöhung genau in denselben Zellen erfolgt, in denen die Stärke vorher vorhanden war, selbst in Schnitten, die von den übrigen Teilen getrennt sind. Bei dem Studium der Stärkeumwandlungen in den Fettbäumen kam Russow zu der Anschauung, daß in der Kälte sich die Stärke in Öl umwandle, während bei Temperaturerhöhung der Prozeß in umgekehrter Richtung verlaufe.¹⁾ In dieser Annahme stützte er sich auf die Beobachtung, daß im Winter reichliche Mengen von Fett auftreten, welche dann im Frühjahr teilweise wieder gelöst werden. Allerdings wurde der endgültige Beweis nicht geliefert; der Autor konnte nämlich nicht entscheiden, ob die Fettlösung in demselben Maße vor sich geht, als die Zunahme der Stärke

¹⁾ Sitzungsberichte der Naturforscher-Gesellschaft bei der Universität Dorpat, Bd. VI. Dorpat 1884, p. 368, 494.

erfolgt. Auch Fischer hat eine sehr starke Fettlösung bei *Tilia* und *Betula* im März und April beobachten können¹⁾ Er ist daher geneigt, bei Fettbäumen eine Umwandlung von Stärke in Fett anzunehmen. Doch haben Beobachtungen, die er an der Rinde von *Tilia* und *Betula* anstellte, in ihm den Eindruck erweckt, als ob nicht alle Rindenstärke trotz des Fettreichtums an Ort und Stelle in Fett verwandelt worden sei. Während die Stärkebildung, wie dies Versuche mit mikroskopischen Schnitten beweisen, eine lokale Erscheinung ist, kann dennoch in den sonst stärkestrotzenden farblosen Zellen der Rindenstrahlen von *Tilia* eine erhebliche Fettzunahme nicht beobachtet werden. Vollends rätselhaft erscheint die Stärkemwandlung in den Harthölzern, die ja verhältnismäßig sehr wenig Fett enthalten.

Aber eine gewisse Abhängigkeit der Stärkeregeneration von der Glukose hat Fischer beobachten können. An Schnitten, die von Wasser benetzt waren, blieb die Reaktion aus. Darnach scheint eine gewisse Glukosekonzentration für die Stärkebildung notwendig zu sein. Wurde z. B. in unbenetzten Schnitten von *Prunus* Stärke regeneriert, so war deutlich ein Rückgang von Glukose zu beobachten. Doch in normalem Zustande wurden die Zellen trotz der Stärkeregeneration immer glukosereich gefunden. Fischer nimmt an, daß noch andere Körper in diesen Stoffumsetzungen eine Rolle spielen.²⁾

Diese Verhältnisse sind also nicht klargelegt. Es wird sogar in einer Arbeit Vaudeveldes, auf die ich erst, als meine Resultate bereits fertig vorlagen, durch das Zitat Bertholds³⁾ aufmerksam wurde, die Teilnahme des Fettes an den Stärkemwandlungen bestritten. Der Fettgehalt soll (die Arbeit ist mir leider nicht zugänglich) beim Schwinden der Stärke im Winter im wesentlichen unverändert bleiben.

Die im Frühjahr anfangs langsam, später schnell erfolgende Regeneration der Stärke führt zu einem Maximum: im späten Frühjahr schwindet wieder allmählich die Stärke. Im engsten Zusammenhange damit steht wohl das reichliche Auftreten von Glukose in den Markstrahlen und besonders den Gefäßen. So wird auch der hohe Glukosegehalt der Blutungssäfte verständlich. Julius Schröder, dem wir die näheren Untersuchungen über diesen Gegenstand verdanken,⁴⁾ läßt den verschiedenen Zuckergehalt des Blutungssaftes der Birke und des Ahorns auf dem verschiedenen Stärkegehalt dieser Bäume be-

¹⁾ l. c. 104.

²⁾ l. c. 98.

³⁾ Berthold: Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. II. Tl. 1904 p. 222; Vaudeveld: Bijdrage tot de scheikundige physiologie van den stam der boomen. Gent 1895.

⁴⁾ Untersuchungen der chemischen Konstitution des Frühjahrsaftes der Birke. (Archiv für die Naturkunde Liv-, Esth- und Kurlands. II. Serie Bd. 7. p. 1). Im Auszuge Jahresbericht der Agrikulturchemie, 1865. p. 157.

Beitrag zur Kenntnis der Frühjahrsperiode des Ahorns. (Pringsheims Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. VII. 1869—70. p. 276.)

ruhen. So werden die aufgespeicherten Kohlenhydrate in Form von Zucker in bequemen Leitungsbahnen den Knospen im Frühjahr zugeführt.¹⁾

Auf Veranlassung des Herrn Geheimrat Pfeffer habe ich versucht, festzustellen, welche Rolle bei den in den Bäumen während der Winterperiode erfolgenden Stoffumwandlungen das Fett spielt. Zugleich habe ich meine Aufmerksamkeit auf das Verhalten der reduzierenden und invertierbaren Körper bei diesen Prozessen gerichtet. Meine Untersuchungen sind an zwei Repräsentanten der Fettbäume, an *Tilia parvifolia* und *Betula alba*, und an zwei Harthölzern, *Prunus arium* und *Syringa vulgaris* angestellt, es sind das alles Objekte, die vielfach auch Fischer zu den Untersuchungen dienten. Ich habe mich fast lediglich auf die Winterperiode beschränkt, wo also die Stoffwanderung wohl auf das Minimum reduziert ist; dagegen versuchte ich durch Variieren der Temperatur den Einfluß dieses Faktors auf die Stoffumwandlung zu präzisieren. Bei meinen Untersuchungen habe ich mich der makrochemischen Methode bedient, in der Hoffnung, vielleicht auf diesem Wege einige Ergänzungen zu den Resultaten Fischers besonders betreffs der wasserlöslichen invertierbaren Substanzen, die sich der mikrochemischen Methode entziehen, bringen zu können. Zwar haben makrochemische quantitative Bestimmungen im Vergleich zu mikrochemischen Beobachtungen den großen Nachteil der Schwerfälligkeit, auch sind sie weniger geeignet, lokale Veränderungen festzustellen, doch bieten sie vielfach ein gutes Mittel, eine Gesamtbilanz der an den Umwandlungen teilnehmenden Stoffe aufzustellen. Leider war es nicht möglich, die in diesem Falle so wünschenswerten Stärkebestimmungen mit genügender Genauigkeit auszuführen.

Zunächst will ich über die Methodik und die Resultate meiner Untersuchungen berichten.

II. Über die Vorbereitung des Materials für die Analysen.

Für die Untersuchungen wurden bei *Betula*, *Prunus* und *Syringa* 5–6-jährige, bei *Tilia* 7–8-jährige Zweige verwandt. Es wurde stets darauf geachtet, möglichst gleichmäßiges Material auszuwählen. Bei *Prunus* und *Tilia* stammten sämtliche Proben von einem und demselben Exemplare ab. Bei *Betula* habe ich von zwei nebeneinanderstehenden Bäumen das Material gesammelt. Von *Syringa* hingegen mußten sehr viele Exemplare

¹⁾ Die jüngst publizierten Untersuchungen über die Reservestoffe der Bäume von Leclerc du Sablon: „Revue générale de Botanique, Tome seizième, Livraison du 15. septembre, du 15. octobre 1904, p. 341, 386“ konnten keine Berücksichtigung mehr finden, da die vorliegende Arbeit bereits abgeschlossen war. Doch sei hier besonders auf die dort zusammengestellten jährlichen Schwankungen des Gehaltes an löslichen wie unlöslichen Kohlenhydraten der Bäume verwiesen.

in Anspruch genommen werden. Doch scheinen auch in diesem Falle, wie es aus den Resultaten hervorgeht, die individuellen Abweichungen nicht besonders groß zu sein. Proben, welche durch Eis gekühlt werden sollten, wurden in offene Glaszylinder gelegt; zur längeren Aufbewahrung wurden diese Zylinder zwischen Eisstücke gestellt, die sich in einem großen Kupfergefäß befanden. Dieses stand in einer Kiste von Holzspänen umgeben und mit Strohmatten zugedeckt. Zwischen den Gefäßen stieg die Temperatur nicht über $+1^{\circ}$. Proben, die einer höheren Temperatur ausgesetzt wurden, waren unter einer Glasglocke aufgehängt, in der die Luft durch nasses Fließpapier, das der Wandung anlag, feucht gehalten wurde. Um den Luftzutritt zu ermöglichen, war entweder die Glocke auf die Unterlage nicht ganz aufgelegt, oder, wenn dies der Fall war, so befand sich ein Schälchen mit Kalilauge für die Kohlensäureabsorption, während ein Nachstrom von Luft durch eine Quecksilbersperre ermöglicht wurde.

Für die Analysen wurde bei *Prunus* und *Betula* die Borke abgelöst. Stets wurde bei allen Objekten die Rinde sorgfältig von dem Holzteil abgeschabt, um besonders eine Zunahme des geringen Zuckergehaltes des Holzes durch anhaftende Rindenteilchen, die meistens bedeutend zuckerreicher sind, zu verhüten. Holz und Rinde wurden nämlich gesondert analysiert. Anfangs pflegte ich Holz und Rinde sofort nach dem Trennen im Schwefelsäureexsikkator zu trocknen. Doch als im Dezember mehrere Proben zugleich getrocknet werden mußten, wurde dies auf einem Ofen vorgenommen, wo eine Temperatur von $50-60^{\circ}$ herrschte. Diese Temperatur war insofern günstig, als sie verhältnismäßig schnell, oft schon nach 3—4 Stunden, das Austrocknen des bloßgelegten Holzes und der Rinde bewirkte. Auch stand die Temperatur schon über dem Temperaturoptimum der Stärkeregeneration. Nie habe ich unter diesem Einflusse irgendwelche Stärkeumwandlungen an *Tilia* oder *Betula*, wo sie am leichtesten sichtbar gewesen wären, beobachten können. Andererseits war die Temperatur wohl nicht hoch genug, um irgendwelche Inversion hervorzurufen, zumal die Säfte der Objekte nur äußerst schwach sauer reagierten. Nach zwölfstündigem Trocknen wurden die Proben in Gefäße gebracht, in denen sie verschlossen aufbewahrt wurden, da es mir meistens nicht möglich war, sofort die Analyse auszuführen.

Die in einen Schraubstock eingeklemmten Holzstücke wurden mittelst einer Raspel zerkleinert, und die Teile, welche auf einem mit 1 mm großen Löchern versehenen Siebe zurückblieben, wurden gemahlen, bis alles durch das Sieb durchging. Die Rinde wurde nach dem Zerschneiden mittelst einer Schere in einer größeren Kaffeemühle gemahlen. Zur Zerkleinerung der Rinde von *Tilia* und *Syringa* mußte eine mit einem Elektromotor betriebene Kugelmühle benutzt werden. Das Pulver war so fein, daß es durch Siebe von 1 mm Weite durchging. Die zur Ana-

lyse notwendige Menge wurde stets mindestens 24 Stunden lang in einem evakuierten Schwefelsäureexsikkator getrocknet. Die sehr hygroskopischen Holz- und Rindenpulver wurden in verschlossenen Gefäßen gewogen. Die Analysenresultate sind sämtlich auf das exsikkatortrockene Material berechnet.

III. Das Fett der Bäume.

1. Allgemeines über die Quantität und Qualität der Ätherextrakte.

Für die Fettbestimmungen wurden 2,5—8,0 g Substanz verwandt. Es wurde in der üblichen Weise im Soxhletapparat ca. 6 Stunden mit wasserfreiem Äther extrahiert. Das Extrakt wurde filtriert, der Rückstand nach dem Abdestillieren des Äthers ca. 3 Stunden bei 70° getrocknet, sodann für einige Stunden in einen Chlorkalziumexsikkator gestellt und gewogen. Darauf wurde nach einiger Zeit zur Kontrolle die Wägung wiederholt.

Wie aus den Tabellen I—III, in denen die von mir ausgeführten Fettbestimmungen zusammengestellt sind, hervorgeht, ist im allgemeinen der Fettgehalt der vier untersuchten Bäume sehr verschieden. Am fettreichsten ist *Tilia*. Im Holze schwankt der Gehalt zwischen 6,3—9,2%, in der Rinde von 7,9—10,3%. Die verhältnismäßig großen Mengen lassen vermuten, daß dieser Körper wohl als Reservestoff fungiert. Doch auch *Betula* ist ebenfalls als fettreich zu bezeichnen. Der Fettgehalt des Holzes beträgt 1,5—2,3%. Im allgemeinen ist der Fettgehalt etwas höher in der Rinde, er bewegt sich zwischen 1,9—2,6%. Dagegen ist das Holz von *Prunus* und *Syringa* viel ärmer an löslichen Substanzen. Sie bewegen sich bei *Syringa* um den Wert von 0,3% bei *Prunus* um 0,5%. Dagegen ist das Ätherextrakt der Rinde beider Bäume bedeutender. Bei *Prunus* erreicht es bisweilen den Wert von 3,0%, bei *Syringa* 3,2%.

Doch auch in der Qualität weichen die Ätherextrakte der vier Bäume durchaus voneinander ab. Zwar habe ich keinen der von mir quantitativ bestimmten Körper auf seine Zusammensetzung hin untersucht, doch will ich einiges über das äußere Aussehen der Extrakte angeben, zumal schon dies für die Beurteilung der Resultate mir wichtig erscheint. Das Ätherextrakt von *Tilia*, sowohl der Rinde wie des Holzes, scheint ziemlich reines Fett zu sein, dem wohl nur geringe Mengen von Farbstoffen beigelegt sein mochten. Dagegen bestanden die geringen Mengen des Ätherextraktes des Holzes von *Prunus* und *Syringa* zum großen Teil aus Körpern, die in Äther schwer löslich, in Alkohol leicht löslich waren. Auch das äußere Aussehen sprach dafür, daß die Ätherextrakte nicht aus reinem Fett bestanden. Es sind wohl in den Extrakten Lezithin, Cholesterin u. a. Körper zur Wägung gekommen, die bei dem Fehler der Fettbestimmung unsomewhat ins Gewicht fallen, je geringer der Fettgehalt ist. Gewiß sind es keine Reservestoffe, zumal ihre

Menge gering ist und sie stets zu jeder Zeit konstant um denselben Wert innerhalb der Fehlergrenze schwanken. Ähnliche Körper waren auch in der Rinde dieser beiden Bäume vorhanden neben gewissen Mengen von Fett. Auch bei *Betula* war anscheinend das Ätherextrakt sowohl des Holzes wie der Rinde ein Gemisch beider Arten von Körper; doch habe ich angenommen, daß die großen Schwankungen im Ätherextrakt stets auf Änderungen im Fettgehalt zurückzuführen sind.

So sind *Tilia* und *Betula* mit Rücksicht auf das reichliche Vorkommen des Fettes in ihrem Holze mit Recht als Fettbäume von Fischer bezeichnet worden im Gegensatz zu *Prunus* und *Syringa*, deren Holz nahezu fettfrei ist. Doch will ich die Rinden dieser Stärkebäume in die Betrachtungen über den Fettgehalt hineinziehen, da sie beträchtliche Mengen Fett enthalten und es daher von vornherein nicht möglich ist, zu entscheiden, ob nicht diese Substanzen ähnliche Umwandlungen erfahren wie das Fett in *Betula* oder *Tilia*.

2. Die Fehlerquellen.

Für die Beurteilung der Resultate ist es zunächst nötig, sich über die Fehlergrenzen zu orientieren.

Die Fettbestimmungen von *Tilia* stimmen bei weitem besser überein als die der anderen Objekte. Es ist dies auf den vorher erwähnten qualitativen Unterschied der Ätherextrakte zurückzuführen. Während das Extrakt von *Tilia* fast lediglich aus reinem Fett bestand, welches leicht herausgelöst und ohne größere Fehler bestimmt werden konnte, wurden bei den anderen Objekten während der langdauernden Extraktion beträchtliche Mengen jener in Äther schwer löslichen Körper herausgelöst, welche nachher wieder ausfielen. Beim Abfiltrieren wurde je nach der Menge des angewandten Äthers (für gewöhnlich ca. 125 ccm) und noch abhängig von anderen Umständen eine geringere oder größere Menge jener Körper in Lösung gehalten, die dann zur Wägung kamen. Der dadurch entstandene Fehler tritt desto mehr hervor, je geringer verhältnismäßig die Fettmengen waren. Während daher die Werte des Ätherextraktes des Holzes von *Prunus* und *Syringa* großen Schwankungen unterliegen, sind bei der Rinde dieser Bäume die Fettwerte genauer, doch auch nur annähernd; bei einer Doppelbestimmung z. B. weichen die Werte vom Mittelwerte um 6,87 % desselben ab. Aber auch bei *Betula* weichen in einem Falle die Werte bis um 3,13 % des Mittelwertes, in einem anderen um 2,98 % ab. Dagegen betragen bei *Tilia* die Fehler in drei Doppelbestimmungen nur 1,87, 0,64, 0,16 % des Mittelwertes, wie dies bei der Reinheit des Fettes zu erwarten war.

Doch noch eine weit mehr ins Gewicht fallende Fehlerquelle muß berücksichtigt werden. Da die Vergleichsbestimmungen nicht an ein und demselben Objekte ausgeführt werden konnten, sondern für eine jede Analyse stets andere Zweige nötig waren, so war es notwendig, festzustellen, wie sehr man mit in-

dividuellen Verschiedenheiten rechnen muß. Derartige Parallelbestimmungen wären bei jeder einzelnen Analyse notwendig gewesen, da ja spezifische Schwankungen zu verschiedener Zeit verschieden groß sein könnten. Doch habe ich nur einmal an *Tilia* am 29. Januar und einmal an *Betula* am 9. Februar je vier Parallelversuche ausgeführt. Allein die verhältnismäßig geringen Differenzen, die hierbei gefunden wurden, sowie eine gewisse Gesetzmäßigkeit, die in den Schwankungen des Fettgehaltes bei allen vier Objekten zum Ausdruck kommt, machen diesen Mangel weniger fühlbar.

Besonders an *Tilia* zeigt es sich, daß trotz der hohen Fettwerte die Abweichungen vom Mittelwerte 2,98 % desselben nicht überschreiten. Es ist dieses Resultat an und für sich interessant, indem es zeigt, daß anscheinend der Gehalt an diesen festen Körpern genau reguliert wird, trotzdem die äußeren Verhältnisse, namentlich was die Beleuchtung anbetrifft, durchaus nicht gleich günstig waren. Das Fett wäre hiernach nicht als ein Körper anzusehen, welcher den Überschuß der Reservestoffe darstellt, sondern vielmehr als ein durch den Stoffwechsel reguliertes Zwischenprodukt aufzufassen. Auch die Parallelanalysen von *Betula* stimmen, wenn auch nicht so gut wie bei *Tilia*, doch leidlich miteinander überein. Es fallen hier wohl mehr die analytischen Fehler ins Gewicht. Bei den Holzproben erreichen die Abweichungen vom Mittelwerte 9,2 % desselben. In der Rinde sind sie etwas niedriger. Hierbei sind nur drei Resultate angegeben. Die vierte Probe enthielt erheblich mehr Fett. Es wurde nämlich bei dieser Entfernung der Borke unterlassen, was sonst bei allen *Betula*proben stets getan wurde. Ich habe daher dieses Resultat gestrichen.

3. Der Fettgehalt der Bäume bei Änderung der Temperatur (Tab. I)

Fischer hat bereits die Wahrnehmung gemacht, daß bei den Fettbäumen der Stärkeabnahme gegenüber durchaus nicht eine entsprechende Fettzunahme in den betreffenden Zellen wahrnehmbar ist¹⁾ und doch ist die Stärkeumwandlung eine lokale Erscheinung. Trotzdem herrscht vielfach die Annahme einer direkten Beziehung zwischen Stärke und Fett vor. So habe ich denn zunächst festzustellen versucht, ob in der Tat irgendwelche unmittelbaren Korrelationen zwischen beiden Körpern bestehen. Bei einer Temperaturerhöhung, wo also alsbald eine Stärkeregeneration erfolgt, müßte man eine entsprechende Fettabnahme beobachten. Ein derartiger mit *Tilia* am 30. Dezember angesetzter Versuch, zu einer Zeit, wo die Stärke aus Rinde und Holz im Freien völlig geschwunden war, zeigte, daß nach einem fünf-tägigen Aufenthalte bei 19°, als nunmehr Rinde und Holz von Stärke strotzten, der Gehalt an Fett — entgegengesetzt den Er-

¹⁾ l. c. p. 98.

wartungen -- entschieden um ein bedeutendes zugenommen hatte. Das Holz, welches ursprünglich 6,42 % Fett enthielt, wies darauf 8,46 % auf. Eine gleiche Reaktion machte sich auch in der Rinde bemerkbar. Der Gehalt stieg von 7,87 auf 8,78 %. Das sind Unterschiede, welche weit über die Grenze individueller Verschiedenheiten hinausgehen. Während diese bei *Tilia* den Wert von 3 % nicht überschritten, weichen die bei dem Versuche gefundenen Resultate vom Mittelwerte um 13,71 % desselben ab, bzw. bei der Rinde um 5,47 %. Ein ähnlicher Versuch, welcher drei Wochen später angesetzt wurde, wies aber ein ganz anderes Resultat auf. Nach neuntägigem Aufenthalte bei 19° fiel der Fettgehalt sowohl im Holze wie in der Rinde, und zwar von 9,16 auf 7,61 % bzw. von 10,28 auf 9,51. Also auch dieser Versuch ist eindeutig: die Differenzen überschreiten die Fehlergrenze, da die Abweichungen ca. 9,3 % des Mittelwertes betragen. Ein noch später, und zwar am 29. Januar ausgeführter Versuch zeigte hingegen nur geringe Schwankungen, die sich vollständig innerhalb der Fehlergrenze bewegen.

Andererseits haben auch Versuche mit Temperaturerniedrigung zu Resultaten geführt, die sich schwer mit der bisher herrschenden Ansicht in Einklang bringen ließen. Die Versuche wurden so ausgeführt, daß ein Teil der Objekte, welche mehrere Tage bei Zimmertemperatur standen, analysiert wurde, während der Rest in den Eiskasten kam, wo die Temperatur + 1° C nicht überschritt. Während in einem Falle *Tilia* nach einem neuntägigen Aufenthalte bei Zimmertemperatur eine Abnahme an Fett aufwies, vergrößerten sich die Verluste noch mehr, als das Objekt einer niedrigeren Temperatur ausgesetzt wurde. Nachdem die Zweige vom 31. Januar bis 16. Februar im Eisschrank also bei 4° C, sodann bis zum 15. März zwischen Eis aufbewahrt wurden, beobachtete ich im Holze eine Abnahme an Fett von 7,61 auf 7,10 %, in der Rinde von 9,21 auf 8,95 %. Es sind also wenn auch geringe Verluste an Fett eingetreten, trotzdem eine deutliche Stärkeabnahme infolge der Temperaturerniedrigung beobachtet wurde. Auch in einem anderen Versuche, wo das Objekt acht Tage im Eisschrank war und dann zwei Monate und zwar vom 16. Februar bis 23. April zwischen Eis aufbewahrt wurde, fand im Vergleich zu dem nach vorherigem zehntägigen Aufenthalte bei Zimmertemperatur erhaltenen Werte eine Abnahme des Fettes von 7,74 auf 7,10 % im Holze und von 8,64 auf 8,59 % in der Rinde statt.

Ähnliche Versuche, sowohl mit Temperaturerhöhung wie -erniedrigung sind auch mit *Betula* zu verschiedenen Zeiten angesetzt worden. Leider bewegen sich die erhaltenen Unterschiede meistens innerhalb der an sich weiten Fehlergrenzen. An einem am 14. Januar angesetzten Versuche sehen wir den Fettgehalt im Holz und in der Rinde im entgegengesetzten Sinne schwanken. Der Fettgehalt des Holzes nimmt nach neuntägigem Aufenthalte bei 19° ziemlich bedeutend ab von 2,29 auf 1,98 %, während er in

der Rinde von 2,40 auf 2,61 % zunimmt. Dagegen ist bei einem am 11. Februar angestellten Versuche nach neun Tagen bei 22° sowohl im Holze wie in der Rinde eine nur unbedeutende Abnahme erfolgt, von 1,64 auf 1,59 %, bezw. von 2,40 auf 2,29 %. Größere Unterschiede zeigen zwei Versuche, in denen *Betula*-zweige in eine niedrigere Temperatur gebracht wurden. Am 30. Oktober wurden Zweige für drei Wochen einer Temperatur von + 0,5° ausgesetzt, was damals eine Temperaturerniedrigung bedeutete. In dieser Zeit fand eine Fettzunahme von 2,16 auf 2,32 % im Holz, von 2,10 auf 2,41 % in der Rinde statt. Hingegen wiesen *Betula*-zweige, welche am 20. Februar nach einem neuntägigen Aufenthalte bei 22° in den Eiskasten gebracht wurden, nach 25 Tagen eine bedeutende Fettabnahme in der Rinde auf, und zwar von 2,23 auf 1,81 %, während der Fettgehalt des Holzes annähernd konstant blieb.

Wenn wir nun alle diese Resultate der an *Betula* und besonders an *Tilia* ausgeführten Versuche überblicken, so scheinen sie sehr miteinander im Widerspruch zu stehen. Temperaturerhöhung ruft bald eine Fettzunahme bald eine Fettabnahme hervor. Auch die Wirkung einer Temperaturerniedrigung ist nicht in allen Fällen gleich. Dazu kommt noch der Umstand, daß die Ausschläge bald unbedeutend sind, bald aber weit die Fehlergrenze überschreiten. Nur zufällig also scheint ein Teil der Resultate mit der vorherrschenden Ansicht zu harmonisieren, ein anderer Teil steht mit ihr vollständig im Widerspruch. Durch Temperaturerhöhung ist bei *Tilia* Ende Dezember eine bedeutende Fettzunahme erzielt worden. Doch auch eine Temperaturerniedrigung erzielte bei *Betula* im Oktober denselben Effekt. Nach Mitte Januar wird aber bei *Tilia* und *Betula* sowohl bei erhöhter wie erniedrigter Temperatur eine Fettabnahme beobachtet. Unter diesen Umständen erscheint es vielleicht nicht zufällig, daß um Mitte Januar bei einem Versuche mit *Betula* im Holze und in der Rinde eine entgegengesetzte Reaktion sich geltend machte.

Wenn wir nun der Frage nach der Ursache der bei diesen Versuchen beobachteten Schwankungen im Fettgehalt näher treten, so sehen wir vor allem zwei Faktoren in den Versuchen variiert: die Temperatur und den physiologischen Phasenzustand. Die Temperatur allein konnte nicht die ausschlaggebende Rolle bei den Resultaten gespielt haben. Es muß also unbedingt der Phasenzustand hierbei von Einfluß gewesen sein. Versuche, bei denen dieser Faktor allein in Betracht kommt, sind im nächsten Abschnitte behandelt. Auf diese Weise wird es dann möglich sein, den Anteil der Temperatur an den Änderungen des Fettgehaltes aus der Kombination beider Versuchsreihen zu bestimmen.

4. Der Fettgehalt der Bäume in den verschiedenen Phasen der Winterperiode. (Tab. II u. III).

Die in diesem Kapitel zusammengestellten Resultate sind zwar nicht vollständig frei von dem Einflusse der Temperaturänderung, jedoch tritt dieser Faktor besonders im Vergleich zu den im vorigen Abschnitt beschriebenen Versuchen so stark zurück, daß in den Resultaten besonders die Wirkung des Phasenunterschiedes sich geltend macht.

Bei *Tilia* ändert sich der Fettgehalt innerhalb einer Winterperiode bedeutend. Während am 30. Dezember das Holz 6,42 % Fett enthielt, war der Gehalt am 14. Januar auf 7,07 % gestiegen, um am 22. Januar den Maximalwert von 9,16 % zu erreichen; dann fand eine starke Abnahme statt, sodaß schon am 29. Januar der Gehalt nur noch 7,68 % betrug. Ganz entsprechend schwankte der Fettgehalt der Rinde. Von 7,87 % am 30. Dezember stieg er auf 8,35 % am 14. Januar und erreichte am 22. den Maximalwert von 10,28 %; doch sind schon am 29. Januar wieder nur 8,91 % Fett beobachtet worden. Ein ganz ähnliches Verhalten weist *Betula* auf. Der Fettgehalt stieg vom August an, wann er im Holze 1,74 %, in der Rinde 1,91 % betrug, zum Oktober zu den Werten 2,16 bzw. 2,10 % an, erreichte am 14. Januar das Maximum, im Holze mit 2,29, in der Rinde mit 2,40 % und betrug am 9. Februar im Holze nur noch 1,64 % während sich der Fettgehalt in der Rinde annähernd konstant erhielt. Doch sehen wir auch bei den Harthölzern den Fettgehalt in der Rinde sich periodisch ändern. Die Unterschiede sind keineswegs gering, sodaß eine fundamentale Verschiedenheit zwischen beiden Arten von Bäumen im Verhalten des Fettes nicht zu bestehen scheint. Das Ätherextrakt von *Prunus*rinde betrug im Juli 1,93 %, im Dezember 2,17 % und ist im Januar auf 2,99 % gestiegen, um im Februar wieder auf 2,56 % zu fallen. Ähnlich betrug das Ätherextrakt von *Syringa* im November 2,33, im Dezember 3,16 %. Doch hat schon Mitte Januar eine bedeutende Abnahme stattgefunden, auf 2,25 %, die sich auch im Februar auf ungefähr gleichem Niveau erhält, auf 2,36 %.

Bei allen vier Bäumen sehen wir also den Fettgehalt im Laufe einer Winterperiode außerordentlichen Schwankungen unterliegen. Diese sind ganz periodisch und wohl bei den Bäumen sehr verbreitet; denn nicht nur die Fettbäume, sondern auch die beiden untersuchten Harthölzer folgen, soweit sie Fett enthalten, der gleichen Regel. Stets wurde im Anfang der Winterperiode eine Fettzunahme beobachtet, bis ungefähr Mitte Januar ein Maximalwert erreicht wurde. So haben diese Resultate die Beobachtung Fischers und Russows, daß nämlich der Fettgehalt im Winter zunehme, vollständig bestätigt. Alsbald geht aber der Fettgehalt zurück und erreicht im Februar schon Werte, welche dem Maximalwerte ziemlich weit nachstehen. Doch identifiziert sich diese Abnahme wohl nicht mit derjenigen, die Fischer und Russow zur Zeit des Frühjahrs beobachteten.

Es wird wohl im Stadium der Mobilisierung der Stoffe ein noch bedeutend größerer Rückgang an Fett zu beobachten sein. Leider fehlen mir hierfür die diesbezüglichen Analysen.

In Anbetracht der vorliegenden Resultate wird es klar, daß die im vorigen Kapitel beschriebenen Fettschwankungen nicht im wesentlichen auf die Wirkung der Temperatur zurückzuführen sein, sondern es findet vielmehr die Änderung des Fettgehaltes auch bei konstanter Temperatur statt. Die Ausschläge sind im wesentlichen durch den Phasenzustand bedingt. Der Fettgehalt ändert sich, gleichgültig welcher Temperatur — innerhalb bestimmter Grenzen — die Objekte ausgesetzt werden, derart, daß im Anfange des Winters sich ein Zustreben nach dem Fettmaximum geltend macht, während nach einer bestimmten Zeit, in die das Stadium des Fettmaximums fällt, eine Abnahme des Fettgehaltes stattfindet.

Nummehr wird es möglich sein, den Einfluß zu präzisieren, den die Temperatur auf die Schwankungen des Fettgehaltes auszuüben imstande ist.

5. Der Einfluß der Temperatur auf den Fettgehalt.

Wie aus den vorigen Kapiteln hervorgeht, vermag eine Temperaturänderung den Gleichgewichtszustand des Fettgehaltes nicht zu beeinflussen. Die bei Temperaturänderung beobachteten Fettschwankungen sind vielmehr im wesentlichen auf die Wirkung des Phasenzustandes zurückzuführen. Doch bleibt es noch zu untersuchen, ob die Temperatur, die ja sonst auf die Lebensvorgänge der pflanzlichen Zelle von so hoher Bedeutung ist, wenigstens die Reaktionsgeschwindigkeit des Prozesses beeinflußt. Dies mag durch weitere, eingehendere Vergleiche entschieden werden.

Der Fettgehalt bei *Tilia* hat unter dem Einflusse einer Temperatur von 19° binnen fünf Tagen im Holze einen Wert von 8,46%, in der Rinde denjenigen von 8,78% erreicht, während an den im Freien befindlichen Objekten noch nach 15 Tagen diese Werte nicht beobachtet wurden. Sie betragen nämlich am 14. Januar 7,07 bzw. 8,15%. Es hat also offenbar die Temperaturerhöhung auf 19° den Prozeß der Fettzunahme bedeutend beschleunigt. Dieser Einfluß scheint auch in den normalen Schwankungen des Fettgehaltes von *Tilia* zum Ausdruck zu kommen. Gegen Ende Dezember hatte die Kälte eingesetzt, am 30. Dezember war die niedrigste Temperatur des Monats mit -11,0°C. erreicht.¹⁾ Die Temperatur war noch im Januar niedrig; sie betrug am 4. Januar -9,4°C. Es ist der Fettgehalt vom 30. Dezember bis 14. Januar infolge der Kälte nur langsam gestiegen. Der Hauptanteil ist wohl sogar den letzten beiden Tagen zugefallen, als es wärmer zu werden begann. Am 13. Januar war die Temperatur auf +8,7°C gestiegen. Mehrere Tage hindurch

¹⁾ Die Notizen bezüglich der Temperaturschwankungen habe ich aus dem königl. sächs. meteorologischen Institut erhalten.

hielt die warme Witterung an. Darauf ist wohl das rapide Steigen des Fettgehaltes in der Zeit vom 14. bis zum 22. Januar zurückzuführen.

Wie die Fettabnahme von der Temperatur beeinflusst wird, vermag ich auf Grund meiner Versuche nicht anzugeben. Die Differenzen sind hier im allgemeinen ziemlich gering, namentlich wenn das erste Stadium der Fettabnahme vorüber ist. Im allgemeinen sinkt der Fettgehalt nicht auf den ursprünglichen Wert, der im Herbst beobachtet wurde. Das Fett in der Rinde von *Betula* hält sich z. B. längere Zeit hindurch vom 14. Januar bis zum 9. Februar ganz konstant. Auch bei der sonst so gut reagierenden *Tilia* vermag eine Temperaturerhöhung von 19° vom 29. Januar bis zum 8. Februar keine erhebliche Wirkung hervorzurufen. Doch auch eine weitere Temperaturniedrigung die über zwei Monate dauerte, hat den Fettgehalt nur wenig verändert. Ein Einfluß der Temperaturänderung konnte also hier wegen der an und für sich geringen Ausschläge nicht beobachtet werden. Der Grund für diese Erscheinung scheint mir darin zu liegen, daß unter den gegebenen Bedingungen ein gewisser Grenzwert in der Fettabnahme schnell erreicht wurde, welcher vielleicht durch die Anhäufung der Bildungsprodukte bedingt wird. Ein derartiges Verhalten wäre für den Organismus durchaus als zweckmäßig zu bezeichnen, da eine möglichst lange Dauer des Fettreichtums im Organismus zur Zeit der winterlichen Kälte die Zellen wirksam vor dem Erfrieren zu schützen vermag. Eine weitere starke Fettabnahme wird wohl erst bei der Mobilisierung der Stoffe während des Austreibens bewirkt, wie dies Russow und Fischer¹⁾ hervorheben.

IV. Die Stärkeumwandlung während des Winters.

Wenn wir nun zu der Frage, von der wir ausgingen, zurückkehren, ob nämlich zwischen Fett und Stärke unmittelbare Korrelationen bestehen, so wollen wir die Natur beider Prozesse, der Stärke- und Fettumwandlung, insbesondere ihre Abhängigkeit vom Phasenzustand und von der Temperatur, miteinander vergleichen. Bezüglich der Stärke ist festgestellt, daß zu jeder Zeit der Winterperiode die Stärke unter dem Einflusse der niedrigen Temperatur zum Verschwinden gebracht werden kann, während eine Temperaturerhöhung binnen kurzer Zeit eine Stärkeregeneration bewirkt. Die Stärkeumwandlung erscheint somit als eine durch die Temperatur bedingte Verschiebung gewisser Gleichgewichtszustände. Doch auch der Phasenzustand macht sich bei diesem Prozesse geltend, insofern als das Verschwinden der Stärke infolge von niedriger Temperatur wohl nur innerhalb der Winterperiode zustande kommt. Dagegen ist die Fettumwandlung eine in der Periodizität begründete Erscheinung, bei welcher die Temperatur lediglich die Geschwindigkeit des Pro-

¹⁾ l. c. p. 104.

zelsverlaufes zu ändern vermag. Beide Prozesse folgen also ganz verschiedenen Gesetzen. Allerdings können unter normalen Verhältnissen beide Prozesse ziemlich komplementär verlaufen, wenn gerade in der Zeit des Fettmaximums eine tiefe Temperatur herrscht, wodurch das Verschwinden der Stärke bewirkt wird. Eine Temperaturerhöhung im Dezember vermag aber deutlich die Unabhängigkeit beider Prozesse zu zeigen. So wird es erklärlich, wie einerseits Fett und Stärke in engsten Zusammenhang miteinander gebracht, andererseits aber Bedenken gegen eine solche Annahme besonders von Fischer erhoben wurden.

Da also keine unmittelbaren Korrelationen zwischen Stärke und Fett nachgewiesen werden konnten, so wollen wir uns nunmehr zu den Zuckerarten wenden und untersuchen, ob diese Körper die Stärke in ihrem Verhalten ergänzen. Zunächst mögen die während der Winterperiode auftretenden Umwandlungen der löslichen Kohlenhydrate erörtert werden. Da diese, wie es sich zeigen wird, nicht gegen einen innern Zusammenhang zwischen Zucker und Stärke sprechen, so wird der Einfluß der Temperatur, der ja für die Stärkeumwandlungen von so entscheidender Bedeutung ist, auf das Verhalten des Zuckers geprüft. Nachdem durch diese Versuche der Zusammenhang zwischen Stärke- und Zuckerumwandlung festgestellt wird, werden Betrachtungen darüber angestellt, ob beide Körper nicht mit anderen Stoffen Umsetzungen erfahren. Da die für die Lösung dieser Frage notwendigen Stärkebestimmungen nicht ausgeführt werden konnten, so wird der durch die Atmung bedingte Zuckerverbrauch berücksichtigt, wodurch gewisse Schlußfolgerungen ermöglicht werden.

V. Die während des Winters in den Bäumen auftretenden Zuckerumwandlungen.

1. Die Methodik der Zucker- und Stärkebestimmungen.

Für die Zuckerbestimmungen habe ich anfangs geringere Mengen, später meistens 10—20 g verwandt. Das Pulver wurde mit ungefähr 200 ccm Wasser angerührt, nur bei der Rinde von *Tilia* wurde zur Extraktion Alkohol von 70 % genommen. Nach zwölfstündigem Stehen im Eisschrank wurde die Flüssigkeit auf einer Nutsche abgesaugt. Noch etwa dreimal wurde die Substanz auf je $\frac{1}{2}$ Stunde mit Wasser bezw. Alkohol in Berührung gebracht. Die Flüssigkeit wurde in einen $\frac{1}{2}$ l-Meßkolben gegossen und schließlich bis zur Marke aufgefüllt. In wenigen Fällen wurden dazu 250 ccm-Kolben verwandt. Die letzten Mengen des Filtrats zeigten fast stets, mit Fehlingscher Lösung gekocht, gar keine oder nur eine sehr geringe Zuckerreaktion. Nach dem Umschütteln der Extraktionsflüssigkeit ließ ich nunmehr 50 ccm langsam zu einem siedenden Gemisch von je 25 ccm beider Teile der Fehlingschen Lösung zufließen. Die Fehlingsche Lösung war folgendermaßen zusammengesetzt: I. 69,28 g

krystallisiertes Kupfersulfat in 1 l Wasser. II. 346 g Seignettesalz + 50 g Natriumhydrat in 1 l Wasser. Die Methode schreibt zwar vor, daß die Zuckermenge in 25 cem gelöst sein soll, doch bin ich aus praktischen Gründen davon abgewichen, zumal es mir nicht sowohl auf absolute als vielmehr auf relative Werte ankam. In den Kolonnen Nr. 2 der Tab. IV und V und in der Kolonne Nr. 3 der Tab. VI ist die Menge der Extraktions- und der zur Analyse verwandten Flüssigkeit in Form eines Bruches angegeben. In den Fällen, wo nicht 50 cem verwandt wurden, ist das Fehlende durch Wasser ersetzt worden, so daß also die Reaktion stets in 100 cem Flüssigkeit vor sich ging. Es wurde 2 Minuten lang gekocht, darauf das Kupferoxydul in ein Allihn'sches Röhrchen durch Asbest abfiltriert. Das Röhrchen war in der üblichen Weise vorbereitet.¹⁾ Auf ein Stückchen konisch zusammengelegtes Platinblech, welches in den sich verjüngenden Teil des Röhrchens gebracht wurde, goß ich zuerst grobes, in Wasser aufgeschlemmtes Asbest; darauf wurde feines Asbest heraufgebracht, Wasser mehrere Male scharf durchgesaugt; schließlich wurde das Filter mit Alkohol, dann mit Äther gewaschen. Darauf wurde das Röhrchen an der Luft und schließlich im Wasserstoffstrom kurze Zeit geglüht. Nach dem Abkühlen in der Wasserstoffatmosphäre wurde das Röhrchen in den Exsikkator gebracht und nicht früher als nach 1 Stunde gewogen. Nachdem nun in das so vorbereitete Röhrchen der Kupferniedererschlag gebracht wurde, erfolgte Waschen mit heißem Wasser, um das Alkali zu entfernen, dann wurde Alkohol und schließlich Äther durchgesaugt; es wurde nun in der vorher angegebenen Weise weiter verfahren. Zur Bestimmung der invertierbaren Substanzen wurden meistens 200 cem in einem 250 cem Kolben mit 12 cem $\frac{1}{2}$ norm. HCl-Lösung 30 Minuten lang gekocht. Nach dem Abkühlen wurde bis zur schwach sauren Reaktion mit Kalilauge bekannter Konzentration neutralisiert, zur Marke mit Wasser aufgefüllt, und nach dem Umschütteln wurden 50 cem zur Analyse verwandt; diese Menge entspricht 40 cem der ursprünglichen Lösung. Diese für die Berechnung notwendigen Zahlen finden sich in den Kolonnen 6 der Tab. V und den Kolonnen 8 der Tab. IV u. VI. Bei der Besprechung der Analysen werde ich, soweit etwas anderes nicht ausdrücklich angegeben wird, die Resultate in % Cu angeben, weil es mir willkürlich erscheint, mit Umrechnungen zu operieren, zumal ich keine Untersuchungen über die Natur dieser Körper anstellte. Dies würde übrigens für die richtige Berechnung des Zuckergehaltes aus der Menge des gefällten Kupfers auch noch keine Gewähr leisten, weil die Fällung durch den Einfluß verschiedener Zuckerarten sowie durch die Anwesenheit anderer Stoffe in hohem Maße beeinflußt wird. Dennoch habe ich, um mit einiger Annäherung die wirklichen Verhältnisse zu demonstrieren, ferner um einige Vergleiche mit der Atmungsgröße anzustellen, auch Umrechnungen auf Trauben-

¹⁾ Lippmann, Die Chemie der Zuckerarten. 1895. p. 296.

zucker aus den direkt reduzierten Kupfermengen und auf Invertzucker aus den nach der Inversion reduzierten Mengen ausgeführt. Die entsprechenden Rohrzuckermengen erhält man, indem man die Werte des Invertzuckers mit 0,95 multipliziert. Es haben mir für diese Umrechnungen folgende Tabellen gedient: Tab. III Bestimmung des Traubenzuckers (Dextrose) nach F. Allihn, Tab. IV Bestimmungen des Invertzuckers nach E. Meißl¹⁾. In Wirklichkeit ist wohl das Verhältnis der invertierbaren und nicht invertierbaren Zuckerarten etwas verschoben, da wohl im Laufe der Extraktion ein Teil sich von selber invertiert. Wenigstens weist ein mit *Betula* ausgeführter Versuch darauf hin. Es wurden drei Proben von *Betula*holz mit Wasser angerührt. Die eine Probe wurde bereits nach 12 Stunden extrahiert und analysiert. Es waren 1,40 % reduzierender Substanz, 1,57 % invertierbarer Substanz, zusammen 2,97 %. Die beiden anderen Proben wurden unter Toluolzusatz vom 18. März bis zum 21. April stehen gelassen und zwar die eine im Eisschrank bei ca. 4° C, die andere im Zimmer bei ca. 18° C. Die erste Probe wies 2,61 % reduzierender und 0,35 % invertierbarer Substanz, zusammen 2,96 % auf. Die zweite Probe, welche im Zimmer stand, enthielt 2,93 % reduzierender und 0,16 % invertierbarer Substanz, zusammen 3,09 %. Die Menge des Gesamtzuckers nach der Inversion ist also trotz der langen Zeit des Extrahierens konstant geblieben. Eine etwaige Lösung fester Kohlehydrate wie Stärke ist also bei der Analyse nicht zu befürchten. Wohl ändert sich aber während des Extrahierens das Verhältnis von reduzierender zu invertierbarer Substanz. Es tritt Inversion ein. Eine Zunahme an reduzierender Substanz wurde schon binnen fünf Tagen beobachtet, wie dies folgende beiden Versuche, ebenfalls an Holzproben von *Betula* vom 9. Februar angestellt, zeigen. Nach zwölfstündigem Stehen wurde folgender Gehalt an reduzierender Substanz festgestellt: I. Probe 1,34, II. Probe 1,46 Proz. Nach fünftägigem Stehen bei Toluolzusatz war der Gehalt gestiegen: I. Probe 1,81, II. Probe 1,98 %. Die invertierbaren Substanzen wurden hierbei nicht bestimmt. In Wirklichkeit also wird, wenn es sich bei den drei anderen Objekten ebenso verhält, wie bei *Betula*, das Verhältnis von reduzierender zu invertierbarer Substanz stets größer sein als es die Kolumne 14 der Tab. IV, die Kolumne 10 der Tab. V und die Kolumne 13 der Tab. VI angeben.

Die weitere Ausführung der Analysen bot keine größeren Schwierigkeiten. Durch das zwei Minuten lange Kochen wurde alles Kupfer gefällt. Ein abermaliges Kochen des Filtrates bewirkte, wie ich mich mehrmals überzeugte, keine weitere Fällung mehr. Eine schädliche Wirkung etwaiger Gerbstoffe war also nicht bemerkbar. Unangenehm war nur das Ausfallen gewisser Stoffe bei der Zuckerbestimmung in dem Extrakte der Linde

¹⁾ König, J., Die Untersuchungen landwirtschaftlich und gewerblich wichtiger Stoffe. 1891. p. 706—708.

Die beigemengten geringen Substanzmengen konnten nur schwer weggeglüht werden und machten diese Bestimmungen etwas unsicher. Es bereiteten die Zuckerbestimmungen im Extrakte von der Lindenrinde außerdem noch insofern Schwierigkeiten, als die Gegenwart des Alkohols, der die Auflösung der Schleimstoffe verhindern sollte, bei der Kupferfällung schädlich wirkte. Eine derartige Wirkung habe ich an einer Probe von Lindenholz beobachtet. Während sich bei der Wasserextraktion ein Wert von 3.47 % Cu ergab, fiel in Gegenwart von Alkohol nur der 7. Teil der Kupfermenge aus. Es mußte daher in den Rindenextraktionen vor der Fällung der Alkohol stets abdestilliert werden. Für die Proben, die zur Bestimmung der invertierbaren Substanz genommen wurden, wurde dies nach dem Zusatz der Säure ohne weiteres auf dem Wasserbade ausgeführt. Aus den Proben aber, welche zur Bestimmung der unmittelbar reduzierenden Substanzen dienten, wurde, um die Inversion möglichst zu verhüten, der Alkohol bei 60 ° C unter vermindertem Druck (25—40 mm) abdestilliert. Die Proben wurden dann in Meßkölbchen mit Wasser aufgefüllt.

Neben den Zuckeranalysen habe ich es versucht, Stärkebestimmungen auszuführen, um das quantitative Verhältnis dieser beiden Körper zu bestimmen. Es ist mir zwar nicht gelungen, die Stärke mit genügender Sicherheit zu bestimmen, doch will ich über meine, wenn auch nicht große Erfahrungen, die ich bei dieser Arbeit sammelte, kurz berichten.

Für die quantitativen Bestimmungen der Stärke haben sich bisher noch keine makrochemischen Reaktionen gefunden, welche sich mit den mikrochemisch verwendeten vollständig decken. Die Blaufärbung mit Jod, welche neben der charakteristischen Struktur der festen Stärke diesen Körper am besten von anderen unterscheidet, wird wohl schwerlich als kolorimetrische Analyse für quantitative Zwecke verwandt werden können, da sie schon bei geringen Mengen sehr scharf auftritt. Dagegen vermag die Überführung von Stärke in Zucker sie nur schwer von Körpern zu differenzieren, die in ihren Molekeln gleichfalls reduzierende Atomkomplexe haben.

Dennoch sind die auf dieser Eigenschaft beruhenden Methoden die gebräuchlichsten. Es sind besonders zwei Wege möglich, eine Aufschließung durch gespannten Dampf oder Lösung mittelst Diastase. Doch beide Methoden haben den Nachteil, daß zugleich mit der Stärke auch noch andere Körper wie Pentosane und vielleicht auch andere Hexosane in einfache löslichen Verbindungen übergeführt werden: Die gefundenen Werte sind also stets zu hoch. Der Fehler hängt von der Beschaffenheit und Menge der übrigen anwesenden Körper, welche die Aufschließung erleiden, ab; er ist in beiden Methoden nicht gleich. Im allgemeinen ist die Anwendung der Diastase¹⁾ vorzuziehen, weil hier-

¹⁾ König, Untersuchungen landwirtschaftlich und gewerblich wichtiger Stoffe. 1891. p. 233.

bei der Fehler geringer wird. Leider konnten diese Methoden bei meinen Objekten nicht angewendet werden, weil die Diastase nicht genügend durch die Membranen des toten Holzes hindurchging, und doch ist es kaum möglich, die Substanz so zu pulverisieren, daß alle Stärkekörner aus den Zellen herausgerissen werden. Jedoch nicht alle Zellmembrane scheinen bezüglich der Undurchlässigkeit für Diastase gleich beschaffen zu sein. Verhältnismäßig am besten drang die Diastase, nach der Auflösung der Stärke zu schließen, durch die Membrane des Holzes von *Syringa* hindurch, jedoch war auch in diesem Falle die Stärkelösung nicht vollständig. Die Schwierigkeiten bezügl. der Stärkelösung war bei Anwendung von gespanntem Dampf¹⁾ gehoben, doch war hierbei der Fehler, der von der Lösung der Pentosane herrührte, sehr groß. Es war nicht möglich, diesen Fehler mit genügender Genauigkeit zu bestimmen und eine entsprechende Korrektur anzubringen, etwa nach der Methode von S. Weiser und A. Zaitschek²⁾. Die aufgeschlossenen Pentosen wurden zwar nach Tollens³⁾ und Rimbach⁴⁾ bestimmt, ihre Natur wurde aber nicht näher festgestellt. Da nun aber die Reduktionsfähigkeit der Arabinose und Xylose sehr verschieden ist, so ist die Methode sehr unsicher, zumal die Menge dieser Körper im Verhältnis zu den aufgeschlossenen Hexosen sehr groß ist. Es mußte daher diese Methode für Stärkebestimmung in den Hölzern verworfen werden.

Schließlich sei noch die letzte von mir geprüfte Methode von Baumert und Bode⁵⁾ und Behrend und Wolff⁶⁾ erwähnt. Sie beruht darauf, daß die Stärke, welche nach dem Aufschluß mit gespanntem Dampf in die lösliche Form übergeführt ist, nach dem Zusatz von Alkali und nach erfolgter Filtration, durch die Säure in Freiheit gesetzt, durch Alkohol wieder gefällt wird. Dieser Niederschlag wird nach dem Abfiltrieren und Waschen durch Differenzwägung bestimmt. Diese Methode hat sich nach Angabe der Autoren bei der Bestimmung der Kartoffelstärke bewährt. Doch bei der Stärkebestimmung im Holz von *Betula* konnte ich nicht die zur Fällung notwendige Alkoholmenge bestimmen. Trotz einer verhältnismäßig großen Menge Alkohol fiel immer noch bei weiterem Alkoholzusatz eine verbrennbare Substanz aus. So scheiterte auch dieser Versuch, eine zuverlässige Stärkebestimmung zu finden.

2. Die Fehlerquellen in den Zuckerbestimmungen.

Die Abweichungen zwischen zwei Parallelanalysen bei den Zuckerbestimmungen waren im allgemeinen, wie ich mich öfters

¹⁾ König. l. c. p. 231.

²⁾ Landwirtsch. Versuchsst. Bd. LVIII. 1903. Heft III u. IV. p. 219.

³⁾ Zeitschr. d. Vereins für Rübenzuckerindustrie d. D. R. Bd. 46. H. 480.

⁴⁾ Göttinger Dissertation. 1898.

⁵⁾ Zeitschr. f. anorgan. Chemie. 1900. p. 1074.

⁶⁾ " " " " 1901. p. 461.

davon überzeugte, nicht groß. Manche Beispiele sind in die Tabelle eingetragen. Die Differenzen betragen höchstens 3 mg, so daß die Extraktion stets sehr vollständig war. Auch die Fällung und Bestimmung des Kupfers bot meistens keine größeren Schwierigkeiten als die Bestimmung von Zucker in einer reinen Lösung. Der Einfluß der analytischen Fehler hängt also wesentlich wohl nur von der Menge des Kupfers ab, welches zur Wägung kam. Ich habe daher stets die gefundene Kupfermenge in die Tabellen eingezeichnet, damit der Leser in jedem Falle die Zuverlässigkeit der Resultate beurteilen kann. Nur für *Tilia* sind die Bestimmungen weit unsicherer als bei den übrigen Objekten, weil durch das Alkali Substanzen gefällt wurden, welche das Kupfer verunreinigten, so daß dieses trotz des Glühens nicht ganz rein erhalten werden konnte. Namentlich bei geringen Werten machte sich dieser Fehler unangenehm bemerkbar.

Über die individuellen Eigentümlichkeiten geben je vier Analysen von Holz und Rinde von *Betula* und *Tilia* Aufschluß. Eine Analyse von der *Betularinde* ist weggelassen, weil in diesem Falle die Borke nicht entfernt war, was jedoch auf den Zuckergehalt nur von unbedeutendem Einfluß zu sein schien. Bei den Analysen von *Tilia* treten oft beträchtliche Abweichungen hervor. Doch scheinen diese zum großen Teil auf analytischen Fehlern zu beruhen. Am geringsten sind sie nämlich bei der Bestimmung der invertierbaren Substanzen der Rinde, wobei auch die analytischen Fehler wegen der verhältnismäßig hohen Werte viel weniger ins Gewicht fallen. Doch im allgemeinen scheinen die individuellen Abweichungen im Zuckergehalte nicht allzu bedeutend zu sein, wie dies an *Betula* ausgeführten Bestimmungen zeigen. Im Holze betragen die Fehler bei den Analysen der reduzierenden Substanzen nicht über 5,3 % des Mittelwertes. Bei den invertierbaren Substanzen erreichen sie den Wert von 12,3 %; in der Rinde sind in beiden Fällen die größten Abweichungen 6 %. Es ist daraus ersichtlich, daß der Gehalt an gelösten Kohlehydraten unter konstanten Bedingungen ziemlich gleich ist. Es muß also für diese Körper eine sorgfältige Regulation herrschen, weil ja sonst die Differenzen wegen der verschiedenen assimilatorischen Tätigkeit der einzelnen Teile des Baumes viel größer sein müßten, wie es nach der ungleichen Beleuchtung zu erwarten ist.

3. Der Zuckergehalt der Bäume in den verschiedenen Phasen der Winterperiode. (Tab. IV u. V).

Das Verhalten der reduzierenden Zuckerarten hat Fischer auf Grund seiner mikrochemischen Beobachtungen eingehender erörtert. Er hat sich jedoch fast ausschließlich mit der in den Gefäßen vorkommenden Glukose beschäftigt. Bezüglich dieser stellt er fest, daß sie im Herbste meistens sehr stark zurückgeht und sich auf diesem Minimum bis zum Frühjahr erhält. Aus

meinen Untersuchungen an *Betula* geht allerdings hervor, daß eine aus dem Juni stammende Probe im Holz bedeutend mehr reduzierende Substanz enthielt (nämlich 4,21 % Cu) als im Winter beobachtet wurde. Doch ein Minimum fällt in den Monat August mit 0,95 % Cu. In den folgenden Monaten steigt der Gehalt an Glukose und erreicht im Januar einen Wert von 3,77 % Cu. Bei *Prunus* enthält das Holz im Juli 2,3 % Cu, im Dezember dagegen 5,5 %. In diesen Fällen ist also der Gehalt an reduzierender Substanz im Winter bedeutend höher als im August bezw. Juli. Doch während der Winterperiode selbst ist der Glukosegehalt durchaus nicht konstant. Es enthält z. B. *Prunus* im Dezember 5,5 % Cu, im Januar 4,0 %, *Betula* im Oktober 2,43 %, im Januar 3,77 %. Daraus geht hervor, daß während die Beobachtungen Fischers sich lediglich auf die Gefäßglukose beziehen, bei meinen Untersuchungen die Gesamtglukose und zwar besonders, da nach Fischer die Gefäße in dieser Jahreszeit wenig davon enthalten, die Glukose der lebenden Zellen in Betracht kommt. Übrigens erwähnt auch Fischer gelegentlich die Beobachtung, daß im Spätherbst und Winter Glukose bei *Tilia* im Mark und in den Markstrahlen auftritt.

Während also im Frühjahr und Frühsommer die Gefäße viel Glukose enthalten, nimmt im Spätsommer der Gehalt ab. Das Minimum an Glukose im Juli und August deutet darauf hin, daß, während die Gefäße Glukose bereits verloren haben, in den lebenden Zellen sich noch kein Zucker gebildet hat. Im Herbste erst beginnen sich die lebenden Zellen des Holzes mit Glukose zu füllen. Auf diese Veränderungen offenbar beziehen sich die Resultate meiner Analysen.

Aus den in Tab. IV und V zusammengestellten Resultaten ersieht man, daß der Zuckergehalt der Bäume Schwankungen unterliegt, in welchen man eine gewisse Gesetzmäßigkeit beobachten kann, wenn auch die Zahl der Analysen beschränkt ist.

Was zunächst die reduzierenden Zuckerarten anbetrifft, so sehen wir im Holze von *Betula* deren Gehalt vom 30. Oktober bis zum 14. Januar von 2,43 % auf 3,77 % Cu steigen, ähnlich macht sich in der Rinde eine Zunahme von 12,47 % auf 15,29 % bemerkbar. Darauf folgt aber am 9. Februar eine Abnahme, im Holz auf 2,66 %, in der Rinde auf 14,94 %. Ähnlich nimmt auch die Menge der reduzierenden Substanzen im Holz von *Syringa* vom November bis zum Dezember von 1,29 auf 1,69 % Cu zu, fällt aber am 14. Januar auf 1,32 % und beträgt im Februar nur noch 0,98 % Cu. In der Rinde dagegen findet schon vom November an ein fortwährendes Fallen statt, und zwar von 14,80 am 22. November auf 10,52 % am 16. Dezember; am 14. Januar wurde ungefähr der gleiche Wert beobachtet, nämlich 10,70 %. Am 20. Februar ist eine weitere Abnahme auf 9,34 notiert. Bei *Prunus* ist am 23. Dezember im Verhältnis zum Juni stadium im Holz eine bedeutende Zunahme an reduzierender Substanz festgestellt worden, von 2,30 auf 5,54 % Cu. Am 14. Januar hat

eine Abnahme auf 4,02 % stattgefunden und am 20. Februar auf 3,59 %. Auch in der Rinde ist der Gehalt an reduzierender Substanz vom August bis zum Dezember bedeutend gestiegen von 13,30 % auf 17,25 %. Es findet darauf eine Abnahme auf 16,50 am 14. Januar und 15,97 % am 20. Februar statt. Auch in der Rinde von *Tilia* nimmt die Glukose im Winter zu von 2,66 % am 30. Dezember auf 3,45 % am 22. Januar. Am 29. Januar ist ein Fallen auf 2,85 % bemerkbar. Im Holz ist das Verhalten des reduzierenden Zuckers anders. Am 30. Dezember wurden 7,55 % beobachtet. Am 14. Januar 7,65 %. Am 22. Januar machte sich eine Abnahme auf 6,82 % bemerkbar, während am 29. Januar wieder 7,98 % gefunden wurden. Doch diese vier Resultate sind infolge der weiten Fehlergrenzen unsicher.

Was nun die invertierbaren Substanzen betrifft, so macht sich gleichfalls im Winter eine Zunahme sowohl im Holze wie in der Rinde bemerkbar. Im Holz von *Betula* betrug der Gehalt am 30. Oktober 0,08 % Cu, am 14. Januar 2,44 %, in der Rinde ist der Gehalt ebenfalls gestiegen von 2,85 auf 3,16 % Cu. In *Tilia* ist ebenfalls eine Zunahme beobachtet worden, im Holz von 0,92 am 30. November auf 2,40 am 22. Januar, in der Rinde entsprechend von 9,23 % auf 14,45 % Cu. Das gleiche Verhalten sieht am Holz von *Prunus*; am 23. Dezember wurden 0,37 % Cu, am 14. Januar 1,01 % gefunden. In der Rinde dagegen findet merkwürdigerweise im Winter stets eine Abnahme an invertierbarer Substanz statt, selbst im Verhältnis zum Auguststadium, wo der Gehalt 4,76 % betrug; im Dezember betrug er 3,90 %, im Januar fällt er auf 2,92 % und hält sich bis zum Februar konstant auf 2,79 %. Das umgekehrte Verhalten zeigt das Holz von *Syringa*. Am 22. November wurde 2,43 % notiert, am 16. Dezember 3,01 %, am 14. Januar 3,63 %, am 20. Februar sogar 4,68 %. Ungefähr entsprechende Resultate wurden bei den Rindenanalysen beobachtet: 3,27 %, 8,69 %, 7,96 %, 10,60 %. Der Gehalt an invertierbarer Substanz ist also sogar im Februar gestiegen zu einer Zeit, wo bei der immer wärmer werdenden Witterung der Gehalt an reduzierenden Substanzen in allen Objekten abnimmt. Doch ein ähnliches Verhältnis finden wir im Holz und in der Rinde von *Betula*. Am 14. Januar wurden 2,44 % im Holz und 3,16 % in der Rinde gefunden, am 9. Februar 3,17 % bzw. 3,64 %. An beiden Objekten sieht man also das Verhältnis von reduzierender zur invertierbaren Substanz sich zugunsten letzterer ändern. Bei *Syringa* ist es im November im Holze: 1 : 1,9, in der Rinde 1 : 0,22, im Januar 1 : 2,8 bzw. 1 : 0,74, im Februar 1 : 4,8 bzw. 1 : 1,14. Ähnlich ändert sich das Verhältnis beim Holz von *Betula*. Im Oktober ist es 1 : 0,03, im Januar 1 : 0,65, im Februar 1 : 1,19.

Im allgemeinen geht aus den Resultaten wohl zur Genüge hervor, daß in den lebenden Zellen des Holzes und der Rinde im Winter der Gehalt an Zucker zunimmt, sodaß in der kältesten Zeit ein Maximum besonders an reduzierender Substanz

sich bemerkbar macht. Die invertierbaren Substanzen scheinen derselben Gesetzmäßigkeit zu folgen. Nur findet eine Abweichung insofern statt, als, wie an zwei Objekten festgestellt wurde, im Februar, wenn schon eine wärmere Witterung eingesetzt hat, eine noch weitere Zunahme an invertierbarer Substanz stattfindet, während der Gehalt an reduzierender Substanz bereits zurückgegangen ist.

Ob der Prozeß dieser Zuckerschwankungen eine periodische Erscheinung ist oder in direkter Abhängigkeit von der Temperatur steht, darüber sollen die Resultate meiner weiteren Versuche, welche auf der Variierung dieses Faktors beruhen, Aufschluß geben.

4. Der Zuckergehalt der Bäume bei Änderung des Temperatur. (Tab. VI).

Zunächst mag untersucht werden, ob die Zuckerrückgang im Winter lediglich durch die niedrige Temperatur veranlaßt ist. In diesem Falle müßte eine Temperatursteigerung den Prozeß rückgängig machen. Eine Reihe derartiger Versuche finden sich in Tabelle VI. So haben Proben von *Tilia*, welche vom 18. Dezember bis zum 5. Januar einer Temperatur von 18° C ausgesetzt waren, nicht wie im normalen Zustande an Zucker zugenommen, sondern es fand eine bedeutende Abnahme statt. Im Holz ist der Gehalt an reduzierender Substanz von 7,55 % auf 6,44 % Cu zurückgegangen; die invertierbare Substanz, von der ursprünglich 0,92 % Cu herrührten, ist vollständig verschwunden. Auch in der Rinde macht sich ein bedeutender Rückgang bemerkbar von 2,66 auf 0,11 % und von 9,23 auf 4,96 % Cu. Ebenso hat *Syringa* in der Zeit vom 16. bis zum 31. Dezember in einer Temperatur von 19° im Holz an reduzierender Substanz von 3,06 auf 1,35 % Cu abgenommen; in der Rinde ist ein entsprechender Verlust von 10,52 auf 8,97 % bzw. von 8,69 auf 5,53 % erfolgt. Bei *Prunus* zeigen zwei Versuche, welche am 23. Dezember auf fast gleich lange Zeit ausgesetzt wurden, daß die größere Temperaturerhöhung auf 19° einen bedeutenderen Rückgang an Zucker hervorruft, als eine Temperaturerhöhung auf 4°. Während von 5,31 % Cu bei 19° nur 1,86 % zurückgeblieben sind, wurden in den bei 4° gehaltenen Objekten 2,31 % Cu gefunden. Ein ähnliches Verhalten zeigt die invertierbare Substanz. Doch auch in der vorgerückten Winterperiode findet die gleiche Reaktion der Zuckerabnahme bei Steigerung der Temperatur statt. Zweige von *Prunus*, welche vom 20. Februar bis zum 5. März bei 19° standen, verloren an Zucker von 3,59 bis 1,63 % Cu, auch die invertierbare Substanz ging zurück von 0,59 auf 0,18 %. Auch ist in der Rinde der Gehalt an beiden Körperarten zurückgegangen von 15,97 auf 10,06 % Cu reduzierender Substanz und von 2,79 auf 1,74 % Cu. invertierbarer Substanz. Das gleiche Verhalten ist im Februar an *Syringa* und auch *Tilia* beobachtet worden. Ich will hier nicht alle diesbezüglichen Resultate, die

übrigens in der Tab. VI enthalten sind, angeben, da sie nichts wesentlich Neues bieten; doch will ich erwähnen, daß bei keinem einzigen Versuche eine Zunahme oder auch nur ein Konstantbleiben im Zuckergehalt festgestellt wurde. Stets findet bei Temperaturerhöhung eine Abnahme an reduzierender und, wenn die Temperaturdifferenz nicht sehr gering ist, auch an invertierbarer Substanz statt, und zwar zu jeder Zeit der Winterperiode. Jedoch scheint die Periodizität einen gewissen Einfluß auf den Verlauf des Prozesses auszuüben; darauf scheint wenigstens ein mit der Rinde von *Betula* ausgeführter Versuch hinzuweisen. Während eine am 14. Januar angesetzte Probe nach neuntägigem Aufenthalte bei 22° C 0,91 % Cu verlor, fand am 11. Februar bei gleicher Temperatur und gleicher Versuchsdauer ein Verlust an Gesamtzucker statt, der 5,98 % Cu entsprach, und doch war bei beiden Proben der Unterschied im ursprünglichen Zuckergehalt nicht sehr bedeutend. Da aber die Reaktion im Holze in beiden Fällen gleichmäßig stark verlief, so erscheint mir der Versuch nicht sehr überzeugend, sonst wäre das ganz verschiedene Verhalten des Holzes und der Rinde nicht uninteressant.

Die in normalen Zustände erfolgende Zuckerzunahme kann also durch Temperaturerhöhung rückgängig gemacht werden, ist also durch die niedrige Temperatur verursacht. Mit künstlicher Temperaturniedrigung angestellte Versuche stützen in der Tat diese Ansicht. Nicht in allen Fällen tritt zwar diese Reaktion scharf hervor, weil die Differenzen bei diesem infolge niedriger Temperatur langsam verlaufenden Prozesse klein sind und leicht durch die unvermeidlichen individuellen Fehler verdeckt werden. Nur in einigen Fällen treten die Unterschiede etwas schärfer hervor. In *Betula* ist nach einer Aufbewahrung zwischen Eis in der Zeit vom 30. Oktober bis zum 20. November eine Zunahme an invertierbarer Substanz von 0,08 bis zu 0,90 % Cu. im Holz und von 2,85 bis 4,29 % in der Rinde beobachtet worden, während der Gehalt an reduzierender Substanz annähernd konstant blieb. Auch wurde beim Holz von *Prunus* durch eine Temperaturniedrigung auf 1° in der Zeit vom 7. bis zum 28. Juli die Bildung von 0,49 % Cu invertierbarer Substanz beobachtet. Auch an mehreren Objekten, welche im Februar bei Zimmertemperatur einen Teil der löslichen Kohlehydrate verloren haben, wurde nach einer mehrere Wochen dauernden Temperaturniedrigung eine Zuckerzunahme beobachtet. So ist an Birkenzweigen, welche am 20. Februar aus einer Temperatur von 22° ins Eis kamen und dort bis zum 16. März verblieben eine Zunahme an invertierbarer Substanz in der Rinde von 1,74 auf 2,40 % Cu hervorzuheben. Auch bei *Tilia* ist in der Zeit vom 31. Januar bis zum 16. März der Gehalt an reduzierender Substanz in der Rinde von 1,07 bis 1,65 % Cu gestiegen. Die übrigen Unterschiede an diesen Objekten treten nicht so scharf hervor. An *Syringa*, welches aus der Zimmertemperatur ins Eis gebracht wurde, in dem es vom 29. Februar bis zum 23. April verblieb, trat überall eine

zum Teil bedeutende Zunahme an Zucker ein. Im Holz ist der Gehalt an reduzierender Substanz von 0,66 auf 0,80, an invertierbarer Substanz von 2,05 auf 2,44 % Cu gestiegen, in der Rinde an reduzierender Substanz von 7,54 auf 8,53 %, an invertierbarer Substanz von 7,80 auf 9,32 % Cu. Auch an *Prunus* ist überall, wenn auch zwar etwas geringere Zunahme bemerkbar. Allerdings ist bei allen diesen Versuchen der ursprüngliche Gehalt an löslichen Kohlehydraten nicht erreicht worden; doch wurden die Versuche in vorgerückter Jahreszeit ausgeführt. Dieser Umstand mag wohl hemmend auf den Verlauf des Prozesses gewirkt haben.

Was noch besonders den Unterschied der Reaktionen der reduzierenden und invertierbaren Substanzen betrifft, der in den normalen Schwankungen bereits zum Ausdruck kam, so ist es schwer, darin ein bestimmtes Urteil zu fällen, da bei diesen Resultaten mit noch größeren Fehlern gerechnet werden muß, insofern als das Verhältnis der reduzierenden zu invertierbaren Substanzen in Betracht gezogen wird: hierbei können sich ev. die Fehler beider Resultate summieren. Trotzdem können gewisse Vermutungen ausgesprochen werden. Nicht alle vier Objekte erscheinen mir für die Erörterung dieser Frage geeignet. Besonders die Resultate von *Tilia* möchte ich hier ausschließen wegen der allzu großen Fehler. Auch sind bei *Prunus* nicht alle Versuche leicht zu erklären. Doch zeigen die Resultate von *Syringa* und *Betula* gewisse Gesetzmäßigkeiten, die ich erwähnen will, zumal die verhältnismäßig großen Mengen beider Körperarten eine gewisse Zuverlässigkeit dieser durch Kombination entstandenen Resultate verbürgen. Infolge der Temperaturerhöhung auf ca. 20° C nehmen zwar beide Zuckerarten ab, doch nicht in gleicher Weise. Das Verhältnis der reduzierenden zur invertierbaren Substanz ändert sich zu gunsten ersterer, im Holz von *Betula* z. B. 1 : 0,65 in 1 : 0,48, oder in einem anderen Falle 1 : 1,19 in 1 : 0,50. In der Rinde ist eine ähnliche Umwandlung eingetreten von 1 : 0,21 zu 1 : 0,17 und von 1 : 0,24 zu 1 : 0,16. Das gleiche Verhalten wurde auch bei *Syringa* beobachtet. Im Holze hat sich bei der durch erhöhte Temperatur veranlaßten Zuckerabnahme das Verhältnis von reduzierender zur invertierbaren Substanz in folgender Weise geändert:

- | | | | |
|--------|----------|-------|----------|
| 1. aus | 1 : 1,63 | wurde | 1 : 1,50 |
| 2. „ | 1 : 2,76 | „ | 1 : 1,99 |
| 3. „ | 1 : 4,80 | „ | 1 : 3,13 |

in der Rinde entsprechend:

- | | | | |
|--------|----------|-------|-----------|
| 1. aus | 1 : 0,83 | wurde | 1 : 0,62 |
| 2. „ | 1 : 0,74 | „ | 1 : 0,90 |
| 3. „ | 1 : 1,14 | „ | 1 : 1,03. |

Es zeigt allerdings Nr. 2 der Rinde ein abweichendes Verhalten. Doch, um nach allen übrigen Versuchen von *Syringa* und *Betula* zu urteilen, nimmt bei einer Temperaturerhöhung, welche eine

rasche Zuckerabnahme bewirkt, besonders stark der invertierbare Zucker an dieser Reaktion Anteil.

Wenn aber das Gleichgewicht nicht derartig rapide gestört ist, sondern nur eine geringe Temperaturerhöhung den Prozeß der Abnahme des reduzierenden Zuckers langsam verlaufen läßt oder wenn sogar die Bedingungen für eine allmähliche Bildung von reduzierendem Zucker gegeben sind, dann wird besonders die Darstellung von invertierbarer Substanz angestrebt. Selbst wenn aber eine nur langsame Abnahme der invertierbaren Substanzen erfolgt, so ändert sich doch das Verhältnis der Menge der reduzierenden zu derjenigen der invertierbaren Substanz zu gunsten der letzteren. Für jeden dieser drei Fälle finden sich in Tab. VI Beispiele. Zweige von *Betula* haben vom 30. Oktober bis zum 20. November bei ca. 1° im Holz sowohl wie in der Rinde an reduzierender Substanz abgenommen von 2,43 auf 1,55 % Cu bzw. von 12,47 auf 12,30 % abgenommen, dagegen hat der Gehalt an invertierbarer Substanz stark zugenommen von 0,08 auf 0,90 % bzw. von 2,85 auf 4,29 % Cu. Die Zweige von *Prunus* haben im Eis vom 5. März bis zum 23. April im Holz an beiden Zuckerarten zugenommen, doch ist verhältnismäßig mehr invertierbare Substanz gebildet worden. Im Holz von *Prunus* hat sich infolge von Temperaturerhöhung auf 4° das Verhältnis von 1 : 1,63 zu 1 : 3,31 geändert, wobei aber die absoluten Werte beider Zuckerarten zurückgegangen sind. Ein ähnliches Beispiel bietet das Holz von *Prunus*, welches am 23. Dezember einer Temperaturerhöhung von 4° ausgesetzt war. Noch einige andere passende Beispiele könnte ich aus der Tabelle hier anführen, doch will ich andererseits nicht verschweigen, daß einige Resultate nicht mit diesen Schlüssen zu vereinbaren sind. Da jedoch diese Unterschiede, vielfach wenigstens, gering sind und diese Fälle den anderen an Zahl bei weitem nachstehen, so neige ich der oben ausgesprochenen Annahme zu, die sehr wohl mit den normalen Veränderungen der Zuckerarten in Einklang steht.

Diese Resultate zeigen also, daß die Bildung und der Verbrauch der invertierbaren und reduzierbaren Substanzen nicht in gleicher Abhängigkeit von der Temperatur stehen. Bei Zimmertemperatur verschwinden die invertierbaren Substanzen in stärkerem Maße als die reduzierenden Zuckerarten. Dagegen wird bei niedriger Temperatur, etwa 1°, besonders die Bildung von invertierbarer Substanz angestrebt. Am auffälligsten kommt aber der Unterschied beider Prozesse bei einer Temperatur von etwa 5° zum Ausdruck, wo die reduzierende Substanz abnimmt, während eine Bildung an invertierbaren Körpern stattfindet.

5. Die Rolle des Zuckers im Stoffwechsel.

Wenn ich die Schwankungen der Mengen des gefällten Kupfers mit dem wechselnden Gehalt an Zucker identifiziere, so ist dies allerdings eine unbewiesene Annahme. Allein die Re-

aktionsfähigkeit jener Körper, welche in den stets sich ändernden Kupfermengen zum Ausdruck kommt, sowie die später zu besprechenden Korrelationen, die zwischen der Atmungsfähigkeit und jenen Körpern bestehen, lassen darauf schließen, daß jene reduzierenden Stoffe ein wichtiges Glied im Stoffwechsel des Organismus bilden und höchst wahrscheinlich in die Reihe der Zuckerarten gehören. Auch erscheint mir ein etwaiger Einwand unbegründet, daß die Änderung der gefällten Kupfermengen auf bloße molekulare Umlagerungen der Stoffe zurückzuführen wären. Da ja auch Änderungen der Kupfermengen, welche nach der Inversion gefällt werden, vorkommen, so könnte bei gleicher Menge der Kohlehydrate eine starke Änderung der Reduktionsfähigkeit nur dadurch herbeigeführt werden, daß auf eine bestimmte Anzahl von Kohlenstoffatomen bald mehr oder weniger reduzierende Gruppen fielen. Etwa eine Umwandlung von Hexosen in Nnonosen könnte eine solche Änderung der Reduktionswerte bewirken. Nach allen bisherigen Erfahrungen ist aber dies unwahrscheinlich.

Wenn wir nun nach jenen Stoffen suchen, mit denen jene wechselnden Mengen von Zucker im engsten Zusammenhang stehen, so ist vor allem an das unlösliche Kohlehydrat die Stärke zu denken, welche aus Glukosemolekeln aufgebaut ist, wie auch alle sonstigen Erfahrungen der Physiologie dafür sprechen, daß beide Körper im engsten Zusammenhang miteinander stehen. Andererseits ist aber auch die Atmungstätigkeit zu berücksichtigen; da für diesen Prozeß höchst wahrscheinlich der Zucker als Verbrauchsquelle dient. Für die Aufstellung einer genauen Bilanz sind Bestimmungen aller drei Faktoren erforderlich. Leider fehlen mir vollständig die Stärkebestimmungen. Doch auch die qualitativen Beobachtungen Russows und besonders Fischers sowie eine annähernde Schätzung der Atmungsgröße in Verbindung mit den Resultaten meiner Zuckeranalysen geben einige Aufschlüsse über den Verlauf der Prozesse.

Bezüglich der Stärke ist festgestellt worden, daß ihre Abnahme im Winter auf die Wirkung der Kälte zurückzuführen ist. Bei den Fettbäumen geht diese Lösung soweit, daß schließlich alle Stärke aus Holz und Rinde verschwindet. Auch habe ich mich überzeugt, daß in diesem Winter Ende Dezember (1903) *Betula* und *Tilia* vollständig stärkefrei waren. Dieser Prozeß der Stärkeumwandlung ist aber durch eine Temperaturänderung unkehrbar. Ein mehrstündiger Aufenthalt der Objekte bei Zimmertemperatur genügt, um eine Stärkeregeneration hervorzurufen. So füllten sich auch bei meinen Versuchen die Objekte durch Temperaturerhöhung auf 20° rasch mit Stärke. Stets bis zu Ende dieses Versuches waren sie mit Stärke reichlich gefüllt. Eine künstliche Temperaturniedrigung während der Winterperiode hatte wieder, wie auch Fischer feststellte, eine Stärkelösung zur Folge. So habe auch ich besonders an Proben von *Tilia* und *Betula*, welche nach einem mehrtägigem Aufenthalte

im Zimmer ins Eis für längere Zeit gebracht wurden, eine bedeutende Stärkelösung beobachten können.

Beide Prozesse, die Stärke- und Zuckerumwandlung, die normal während der Winterperiode erfolgen, sind in ihrer Verlaufsrichtung von der Temperatur abhängig. Dieser Faktor übt einen umgekehrten Einfluß auf beide Körper aus. Es ist daher bei der sonstigen physiologischen Verwandtschaft beider Körper höchst wahrscheinlich, daß beide Prozesse in einem innern Zusammenhang miteinander stehen. Dieses Verhältnis könnte nun zweierlei Art sein. Es könnte zwischen Zucker und Stärke eine völlige Wechselwirkung herrschen, oder aber der Prozeß könnte nur in einer Richtung verlaufen, insbesondere derart, daß unter dem Einflusse der Kälte Zucker auf Kosten der Stärke entstünde, während bei Temperaturerhöhung der Zucker durch die gesteigerte Atmung beseitigt, Stärke aber aus anderen Stoffen regeneriert wird. Zunächst will ich an eine ähnliche Erscheinung, wo Beziehungen zwischen Zucker und Stärke bestehen, insbesondere an die Verhältnisse, welche an der Kartoffel von Müller-Thurgau¹⁾ beobachtet wurden, anknüpfen. Der Autor dieser Arbeit hat beobachtet, daß zur Zeit der winterlichen Ruheperiode unterhalb einer gewissen Temperaturgrenze, welche für die verschiedenen Objekte verschieden ist, in der Kartoffel eine Zuckeranhäufung stattfindet, welche anfangs wenig ausgiebig ist, allmählich, etwa nach acht Tagen, energischer, aber ungefähr nach vier Wochen wieder langsamer wird. Der Prozeß verläuft besonders schnell bei etwa 0°. Zugleich mit der Anhäufung von Zucker macht sich ein Schwinden von Stärke bemerkbar, welches vollständig hinreicht um die Zuckerbildung zu erklären. Den Prozeß der Zuckeranhäufung sieht der Autor als eine Resultante zweier Vorgänge, der „chemischen“, unter dem Einflusse der Diastase erfolgenden Stärkelösung und der den gebildeten Zucker verbrauchenden „vitalen“ Atmung. Da der erste Prozeß mit steigender Temperatur nur wenig an Geschwindigkeit zunimmt, wie Müller-Thurgau an seinen Versuchen gezeigt hat, dagegen die Atmungskurve bei Temperaturzunahme sehr steil steigt, so treffen bei einer bestimmten Temperatur beide Kurven zusammen, und unterhalb dieser Grenze findet eine Zuckeranhäufung statt, welche desto intensiver wird, je mehr die Zuckerbildung die Atmung übertrifft. Natürlich gibt es auch eine unterste Grenze, unterhalb welcher die Zelle geschädigt wird, so daß dann auch die Zuckerbildung aufhört. Gegen die Annahme, daß der Zucker der verschiedenen Abhängigkeit jener beiden Prozesse von der Temperatur seine Anhäufung verdankt, ist wohl nichts einzuwenden. Nur ist der Vorgang der Zuckerbildung wohl nicht als ein ausschließlich enzymatischer zu bezeichnen, da unter

¹⁾ Über die Zuckeranhäufung in den Pflanzenteilen infolge niedriger Temperatur. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels der Pflanze. (Landwirtschaftl. Jahrbücher Bd. XI. 1882. p. 751.)

den Bildungsprodukten Rohrzucker auftritt¹⁾), obwohl doch eine Ketongruppe in dem Stärkemolekel nicht vorkommt. Ein solcher Vorgang kann also nur auf eine tiefer greifende Umsetzung zurückgeführt werden. Ferner weisen die komplizierten Vorgänge, die offenbar beim Zuckerschwinden auftreten, darauf hin, daß die Zuckerbildung auf einer Regulation der pflanzlichen Zelle beruht. Das Verschwinden des Zuckers wird nämlich nicht durch die bloße Atmungstätigkeit bedingt. Es wird nur, wie der Autor nachgewiesen hat, $\frac{1}{5}$ des verschwundenen Zuckers durch die gesteigerte Atmung verbraucht, der Rest dagegen erfährt eine Rückwandlung in Stärke.

Daß ähnlich wie in der Kartoffel auch in den Bäumen durch niedrige Temperatur die Bildung von Zucker aus Stärke bedingt wird, darf wohl aus all den vorher besprochenen Beobachtungen angenommen werden. Ob aber der umgekehrte Prozeß, der an der Kartoffel von Müller-Thurgau beobachtet wurde, daß nämlich bei Temperaturerhöhung die für die Zelle störende Zuckeranhäufung nicht nur durch erhöhte Atmung, sondern sogar zum größten Teil durch Rückbildung in Stärke beseitigt wird, auch in den Zellen der Bäume stattfindet, diese Frage kann auf Grund der bisherigen Beobachtungen noch nicht entschieden werden. Für die Aufklärung dieser Verhältnisse scheint es mir am vorteilhaftesten zu sein, von der Bestimmung der Atmungsgröße auszugehen. So soll denn im folgenden untersucht werden, in welchem Verhältnis der durch die Atmung bedingte Zuckerverlust zu der beobachteten Zuckerabnahme steht.

6. Die Bestimmung der Atmungsgröße.

Zunächst will ich darauf hinweisen, daß dem Vergleiche der Zuckerschwankungen und der Atmungsintensität der Fehler anhaftet, daß beide Größen nicht gleichzeitig bestimmt wurden, und doch hätten beide Bestimmungen sogar an demselben Objekte ausgeführt werden können. Leider sind mir derartige Analysen verunglückt. Jedoch ist bei den Versuchen mit *Tilia*, *Prunus* und *Syringa*, deren Atmungsintensität im März bestimmt wurde, der Phasenunterschied nicht allzu groß. Nur für *Betula* wurde die Atmung erst im August bestimmt. Die Atmungsgröße wurde besonders bei höherer Temperatur gemessen, also für den Fall, wo infolge der Temperatursteigerung der Zuckergehalt abnimmt und Stärke regeneriert wird. Der Vergleich kann nur sehr oberflächlich ausfallen infolge einer methodischen Schwierigkeit. Für die Zuckerbestimmung sind Rinde und Holz getrennt analysiert worden. Die Unterschiede sind hierbei bedeutend. Eine solche Trennung für die Atmungsanalysen hätte dagegen andere erhebliche Fehler verursacht. Sie ist daher nicht

¹⁾ Über die Natur des in süßen Kartoffeln sich vorfindenden Zuckers. (Landwirtsch. Jahrb. von Thiel. Bd. 14. 1885. pag. 909.)

ausgeführt worden. Der Vergleich darf also nur mit Vorsicht durchgeführt werden.

Für die Bestimmung der Atmungsintensität wurden Objekte von derselben Beschaffenheit gewählt, wie ich sie zu den übrigen Untersuchungen verwandte. Es wurden 150 g Zweige zusammengebunden und in eine tubulierte Glocke, welche verdunkelt war, gebracht: sie wurden an einem Stabe aufgehängt, der sich in einem doppelt durchbohrten, zum Verschlusse des Tubus dienenden Gummistopfen befand. Die andere Durchbohrung füllte ein Glasrohr aus, welches zweimal rechtwinklig gebogen war, andererseits durch einen kleinen doppelt durchbohrten Gummistopfen hindurchging und unmittelbar unter diesem endete. Dieser Stopfen verschloß ein sog. Präparatgläschen, an dessen Boden sich etwa 2 ccm Quecksilber befanden, welches mit Wasser überschichtet war. In das Quecksilber tauchte ein dünnes etwa 15 cm langes Röhrchen ein, welches durch die andere Durchbohrung des kleinen Stopfens hindurchging. Durch diese Sperre konnte leicht Luft in die Glocke hineindringen, die sonst mit dem geschliffenen Rand auf einer geschliffenen Glasplatte luftdicht aufgesetzt war; Fett diente als Dichtungsmittel. Die Quecksilbersperre verhinderte aber ein Austreten der Luft, welches sonst leicht durch Temperaturschwankungen etc. hätte hervorgerufen werden können. Zur Absorption und Bestimmung der produzierten Kohlensäure dienten 100 ccm titrierter Kalilauge (etwa doppelt normal), welche sich unter der Glocke in einer Porzellanschale befand. Für genügende Feuchtigkeit war durch nasses Fließpapier, das an die Wandung der Glocke angelegt wurde, und durch eine weite Kristallisierschale mit Wasser, in der die Schale mit Kalilauge stand, gesorgt. Nach abgelaufener Versuchsdauer wurde die Kalilauge in ein 500 ccm Meßkolben gespült, dazu wurden 50 ccm 25% BaCl₂-Lösung hinzugegeben und zur Marke aufgefüllt. Nach dem Umschütteln ließ ich in dem mit einem Stopfen gut verschlossenen Kolben den Niederschlag sich absetzen, und es wurden 50 ccm der klaren ev. filtrierten Flüssigkeit mit halbnormaler Salzsäure titriert. Die Titration wurde noch ein- bis zweimal wiederholt. Eine gleiche Titration wurde unter entsprechender Verdünnung und Zusatz von Baryumchlorid mit reiner Kalilauge, die bei der Herstellung der Lösung doch etwas Kohlensäure aus der Luft absorbiert hatte, angestellt. Bei diesen Versuchen sind die Konzentrationen zu beachten. Die Kalilauge muß so reichlich vorhanden sein, daß alle CO₂ als einfaches Karbonat gebunden werden kann, weil aus Bikarbonaten unter Zusatz von BaCl₂ freie CO₂ entweicht, ein Vorgang, der wohl durch folgende Formel schematisiert werden kann: $2\text{KHCO}_3 + \text{BaCl}_2 = \text{BaCO}_3 + 2\text{KCl} + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$. Auch das BaCl₂ muß in genügender Menge vorhanden sein. Es muß sich die klare über dem abgesetzten Karbonat stehende Flüssigkeit bei weiterem Kohlen säurezusatz trüben können. Doch muß man mit dem BaCl₂-Zusatz vorsichtig sein, weil ein allzugroßer Überschuß ein Aus-

fallen des schwerlöslichen $\text{Ba}(\text{OH})_2$ bewirken würde; in diesem Falle würde man in der Flüssigkeit zu wenig Alkali finden. Eine gesättigte wässrige Baryumhydroxydlösung enthält nämlich nur 1,3 % $\text{Ba}(\text{OH})_2$ bei 0° und 3,2 % $\text{Ba}(\text{OH})_2$ bei 18° C.¹⁾ Als Indikator verwandte ich Methylorange, welches gegen CO_2 sehr wenig empfindlich ist, so daß also etwa geringe während der Titration absorbierte Kohlensäuremengen keinen erheblichen Fehler verursachen konnten.

Alle diese Umstände fanden bei meinen Analysen, wie aus Tab. VII ersichtlich ist, Berücksichtigung. Die zum Titrieren verwandte Salzsäurelösung enthielt, wie ich durch Titrationen mit geglühter Soda (Na_2CO_3) feststellte, in 1 cem 0,019099 g HCl. 100 cem Kalilauge konnten nach dem Ausfällen der CO_2 mit BaCl_2 durch 330,0 cem HCl neutralisiert werden, zur Titration wurde stets der zehnte Teil dieser Mengen verwandt. Es konnten also durch 100 cem Kalilauge 3,804 g CO_2 zu einfachem Karbonat gebunden werden, ein Wert, wie er in keiner Analyse erreicht wurde, wie dies die Kolonnen 3 der Tab. VII zeigen. Auch genügten stets 50 cem der 25 % BaCl_2 -Lösung, da eine solche sich mit 2,295 g CO_2 umzusetzen vermag. Durch Einleiten von Kohlensäure in eine Probe überzeugte ich mich stets, ob das Baryumsalz im Überschusse vorhanden war. Auch war bei den Konzentrationsverhältnissen, die ich anwandte, ein Ausfallen von $\text{Ba}(\text{OH})_2$ ausgeschlossen, da der Gehalt an Baryum ohne Fällung 1,75 % berechnet auf $\text{Ba}(\text{OH})_2$ betrug. Dafür, daß unter den obwaltenden Verhältnissen kein Ausfallen zu befürchten war, spricht mit großer Wahrscheinlichkeit der Umstand, daß im ungünstigsten Falle, wo reine Kalilauge titriert wurde, dasselbe Resultat bei Anwendung von nur 25 cem BaCl_2 -Lösung erreicht wurde. Es wurden stets 50 cem titriert, dies geschah zwei- ev. dreimal, und aus den Resultaten wurde das Mittel gezogen. Für die Berechnung mußte also die erhaltene Zahl der cem mit 10 multipliziert und von 330,0 subtrahiert werden; die erhaltene Zahl wurde mit 0,011527 multipliziert, da dieser Anzahl g CO_2 1 cem der HCl-Lösung entspricht. Auf diese Weise sind die Zahlen der 3 Kolonnen berechnet worden. Die letzte Kolonne ist deshalb hergestellt worden, weil auch die Zuckerbestimmungen auf Trockensubstanz berechnet sind. Die Trockengewichtsbestimmungen sind doppelt ausgeführt worden, und aus beiden Resultaten ist der Mittelwert berechnet. Diese Analysen sind so ausgeführt worden, daß entsprechende Proben von 20—30 g zwei Tage bei 70° getrocknet und dann für ein Monat in den Exsikkator gestellt wurden.

Bei den höheren Temperaturen, 19° und 22°, sind stets Doppelbestimmungen ausgeführt worden, deren Abweichungen auf individuelle Unterschiede zurückzuführen sind. Diese Differenzen sind nicht allzu groß. Bei *Tilia* sind die Abweichungen

¹⁾ Kohlrausch, Lehrb. der praktischen Physik. 9. Aufl. 1901. p. 583. Tab. 15.

vom Mittelwerte nicht größer als 5^oo. Auch bei *Prunus* stimmen die Parallelwerte ziemlich überein. Jedoch sind die zufällig gleichen Atmungswerte bei 19^o und 22^o auf größere individuelle Verschiedenheiten zurück zu führen. Weniger gut stimmen die Werte bei *Betula* überein, wo die Abweichungen vom Mittelwerte 12,07 bzw. 16,67^oo desselben betragen. Bei *Syringa* ist im ersten Stadium eine gute Übereinstimmung der Resultate erzielt worden. Die größeren Unterschiede im zweiten Stadium sind wohl auf eine ungleiche Schädigung durch die Versuchsdauer zurück zu führen. Besonders auffallend ist übrigens der Umstand, daß die Atmungsintensität stets in der zweiten Periode bei höherer Temperatur bis fast auf die Hälfte fällt, während sie bei niedriger Temperatur steigt. Diese Änderung ist allzu groß und allzu regelmäßig, als daß sie etwa auf eine Minderung der Folgen des Wundreizes oder irgend welche zufälligen Umstände zurückzuführen wäre; vielmehr ist es wohl dieselbe Erscheinung, die Müller-Thurgau an der Kartoffel beobachtet hat, daß nämlich die Atmungsintensität durch den Zuckergehalt beeinflusst wird. Bei Zuckerabnahme wird die Atmung auch dann schon stark herabgedrückt, wenn noch bedeutende Zuckermengen vorhanden sind.

Eine sehr erhebliche Fehlerquelle ist schließlich noch in dem Umstande zu suchen, daß eine Umrechnung auf Trockensubstanz notwendig wurde. Wiewohl diesen Resultaten also eine große Ungenauigkeit anhaftet, so scheinen sie mir dennoch zu genügen, um einige Schlußfolgerungen zu ziehen.

7. Der durch die Atmung bewirkte Zuckerverbrauch. (Tab. VIII.)

Um nun den durch die Atmung bedingten Verbrauch mit der Zuckerabnahme zu vergleichen, ist noch die Umrechnung von Kohlensäure auf Zucker notwendig. 100 Gewichtsteile CO₂ entsprechen 68,18 Gewichtsteilen Glukose. Der Übersicht halber sind die beiden zu vergleichenden Größen in Tab. VIII zusammengestellt. Vor allem ist besonders das Resultat auffällig, daß der durch die Atmung bedingte Verlust für die Bilanz des Stoffwechsels eine keineswegs zu vernachlässigende Größe ist, vielmehr fast durchweg größer ist als die Zuckerabnahme des Holzes, jedoch im allgemeinen geringer als der Zuckerverlust der Rinde. Man kann sich angesichts dieser, wenn auch noch so ungenauen, Resultate doch nicht der Annahme erwehren, daß der während der Versuchsdauer eingetretene Verlust an Zucker sehr wohl vollständig mit dem durch die Atmung bedingten Verbrauch zu erklären sei. Danach ist es verständlich, daß die Größe des Atmungsverlustes zwischen der Zuckerabnahme der Rinde und derjenigen des Holzes steht. Die Atmungsgröße ist als Resultante der Atmung des Holzes und der Rinde aufzufassen. Die an lebenden Zellen reiche Rinde atmet wohl stärker als das Holz, welches zahlreichere tote Elemente in sich

schließt. Beide Größen sind außerdem noch von dem Verhältnis der Rinden- und Holzmassen — hierbei spielt das Alter der Zweige eine Rolle — und, sofern wir Umrechnungen auf die Trockensubstanz ausführen, auch von dem Wassergehalt beider Teile abhängig. Daß in zwei Fällen bei *Syringa* der aus der Atmung berechnete Zuckerverlust größer ist als der selbst bei der Rinde festgestellte, ist wohl auf den Fehler zurückzuführen, daß beide Größen zu verschiedener Zeit bestimmt wurden. Die Annahme erscheint um so wahrscheinlicher, als der dritte Versuch, der nur etwa 20 Tage vor der Bestimmung der Atmungsgröße ausgeführt wurde, den bei den andern Objekten gemachten Beobachtungen sich anschließt.

Wenn nun der Atmungsverlust im Verhältnis zum Zuckergehalt so bedeutend ist, anderseits aber während der Dauer des Versuches die Stärke nicht abnimmt, sondern sogar zunimmt und besonders bei den Fettbäumen in ihrer ganzen Menge erst während der Versuchsdauer entsteht, so muß in Anbetracht dessen der Schluß gezogen werden, daß noch andere Quellen in den Bäumen vorhanden sind, aus denen die Kohlenhydrate das Material zu ihrer Bildung schöpfen, sei es, daß Stärke aus diesen Stoffen gebildet wird, oder daß Zucker entsteht, der den Atmungsbedarf deckt und die Stärkeregeneration ermöglicht. So ist es auch wohl zu erklären, daß im Frühjahr lange Zeit hindurch eine gesteigerte Atmung unterhalten wird und gelöste Kohlenhydrate in großen Mengen durch die Gefäße lange Zeit emporgeleitet werden, ehe eine erhebliche Stärkelösung auftritt¹⁾.

Was die Stoffe, aus denen die Kohlenhydrate entstehen, betrifft, so wäre an verschiedene Möglichkeiten zu denken. Bei den Fettbäumen könnte daran das Fett beteiligt sein. Eine unmittelbare Umwandlung beider Stoffe erscheint mit Rücksicht auf die im ersten Teile der Arbeit erwähnten Beobachtungen wenig wahrscheinlich. Der Übergang könnte allerdings durch Zwischenprodukte vermittelt sein. Auch nicht undenkbar ist die Beteiligung solcher hochmolekularer Kohlenhydrate, wie Hemizellulose oder Pentosane, Stoffe, denen gerade von diesem Gesichtspunkte aus Stover besonders in einer seiner Arbeiten²⁾ seine Aufmerksamkeit zugewandt hat. Ferner dürfen wir aber auch die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, daß die Kohlenhydrate aus Körpern gebildet werden, die bis jetzt überhaupt in der Lehre über den Stoffwechsel keine genügende Berücksichtigung gefunden haben. Dies erscheint mir um so wahrscheinlicher, als die Analysen einiger Reservestofforgane sehr auffallend darauf hindeuten, daß im Stoffwechsel noch Körper eine wichtige Rolle spielen, über deren Natur wir noch gar nicht genügend aufgeklärt sind.

¹⁾ Fischer, l. c. pag. 101, 102.

²⁾ Stover, F. H., Observations on some of the chemical substances in the trunks of trees. (Bulletin of the Bussey Institution Harvard University Cambridge, 1897, Vol. II, Part. VI.)

Ich will einige der vielen Analysen herausgreifen, die sich im Handbuch von König¹⁾ finden:

	Was- ser	N- sub- stanz	Fett	Zuk- ker	Son- stige N- freie Ex- trak- tiv- stoffe	Roh- faser	Asche
Rotrüse <i>Beta vulg. conditira</i>	88,05	1,05	0,10	0,50	7,88	1,07	1,00
Teltower Rübe <i>Brassica rapa telt.</i>	81,90	3,52	0,14	1,24	10,10	1,82	1,28
Kohlrabi <i>Brassica oleracea cau- lorapa</i>	85,89	2,87	0,21	0,38	7,80	1,68	1,17
Zwiebel <i>Allium cepa rosea</i>	86,51	1,60	0,15	2,70	7,68	0,71	0,65
Zuckerrübe <i>Beta vulg.²⁾</i>	82,79	1,12	—	10,56	+ Fett 0,45	4,07	1,01

Aus diesen Analysen geht wohl zur Genüge hervor, daß mit dem geringen Prozentsatz an Zucker und Fett nicht die Masse der Stoffe erschöpft sein kann, die für die austreibenden Sprosse das Bildungs- und Atmungs-material liefern sollen, für die jene Organe überhaupt gebildet wurden. Vielmehr werden gerade jene unbekanntes als „sonstige stickstofffreie Extraktivstoffe“ angegebenen Körper die Hauptmasse des Reservematerials bilden. Sie sind bei der Zuckerrübe auf das Minimum beschränkt; in diesem Objekt ist ja das Reservematerial in Form von Rohrzucker gespeichert. Welcher Art die fraglichen Stoffe sind, ist schwer zu sagen.

Mit dem Hinweis auf diese Verhältnisse habe ich zeigen wollen, daß die Annahme, daß bisher noch nicht berücksichtigte Körper im Stoffwechsel der Bäume eine wesentliche Rolle spielen, nicht unbegründet ist.

VII. Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse.

Die vorliegende Arbeit schließt sich an die von Fischer in den „Beiträgen für Physiologie der Holzgewächse“ niedergelegten mikrochemischen Beobachtungen eng an. Zunächst wurde makrochemisch untersucht, ob direkte Beziehungen zwischen Stärke und Fett bestehen. Es wurde zwar die Beobachtung Russows

¹⁾ König, J., Chemische Nahrungs- und Genußmittel. Aufl. IV. 1903. Bd. I. p. 777.

²⁾ l. c. p. 758. Nr. 66, Analyse nach Völker.

und Fischers bestätigt, daß im Winter der Fettgehalt der Bäume zunimmt, um dann wieder zurückzugehen. Allein der Prozeß ist in seiner Verlaufsrichtung durch die Temperatur nicht umkehrbar, nur übt dieser Faktor auf die Reaktionsgeschwindigkeit einen Einfluß aus; und zwar wirkt eine Temperaturerhöhung beschleunigend auf die Fettbildung. Bezüglich der Fettlösung konnte der Einfluß der Temperatur noch nicht festgestellt werden. Der Prozeß der Fettumwandlung kann also nicht direkt mit dem Prozesse der Stärkeumwandlung zusammenhängen.

Vielmehr kann mit großer Wahrscheinlichkeit behauptet werden, daß die Stärke unter dem Einflusse der Kälte sich in Zucker umwandle, ähnlich wie bei dem Süßwerden der Kartoffeln. Verwickelter liegen die Vorgänge bei einer Temperaturerhöhung. Der hierbei infolge der Atmung gesteigerte Zuckerverlust ist eine nicht zu vernachlässigende Größe. Eine so genau, als es die Umstände erlaubten, ausgeführte Schätzung dieser Größe führte zu dem Schlusse, daß noch andere Körper durch Bildung von Kohlenhydraten sich an dem Stoffwechsel der Bäume beteiligen.

Vorliegende Untersuchungen wurden von Ostern 1903 bis Herbst 1904 im Botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Dem Leiter dieses Instituts, Herrn Geheimen Hofrat Prof. Dr. W. Pfeffer, fühle ich mich für die vielfachen Anregungen und die freundliche Unterstützung, die er mir stets gewährte, zu tiefstem Danke verpflichtet. Dem Assistenten, Herrn Dr. A. Nathansohn spreche ich für das lebhafteste Interesse, welches er dem Fortschreiten meiner Untersuchungen entgegenbrachte, und für die Ratschläge, die er mir erteilte, den besten Dank aus.

Leipzig, November 1904.

Tab. I. Der Fettgehalt der Bäume bei Änderung der Temperatur.

1	Bei Temperaturerhöhung.							
	2	3	4	5	6	7	8	
Bezeichnung des Versuchsobjektes	Ursprünglicher Fettgehalt %	Versuchsdauer und Temperaturangabe in °C.	Angewandte Substanzmenge g	Gefundene Fettmenge g	Fettgehalt in %	Mittelwert der Vergleichsresultate	Abweichung vom Mittelwert in %	
<i>Tilia parvifolia</i>								
Holz	6,42	Vom 30. XII. 03 bis	2,7775	0,2349	8,46	7,41	13,71	
Rinde	7,87	4. I. 04 bei 19°	6,9448	0,6095	8,78	8,325	5,47	
Holz	9,16	Vom 22.—31. I.	3,1335	0,2386	7,61	8,385	9,24	
Rinde	10,28	bei 19°	6,2911	0,5710	9,21	9,745	9,37	
Holz	7,68	Vom 29. I. bis	4,8797	0,3778	7,74	7,71	0,39	
Rinde	8,91	8. II. bei 19°	4,9906	0,4312	8,64	8,775	1,54	
<i>Betula alba</i>								
Holz	2,29	Vom 14.—23. I.	6,6222	0,1310	1,98	2,135	7,26	
Rinde	2,40	bei 22°	6,1704	0,1608	2,61	2,505	4,20	
Holz	1,64	Vom 11.—20. II.	3,5822	0,0568	1,59	1,615	1,55	
Rinde	2,40	bei 22°	7,7849	0,1732	2,23	2,315	3,67	

Tab. I. Der Fettgehalt der Bäume bei Änderung der Temperatur.

Bei Temperaturerniedrigung.							
1	2	3	4	5	6	7	8
Bezeichnung des Versuchsobjektes	Ursprünglicher Fettgehalt %	Versuchsdauer und Temperaturangabe in ° C.	Angewandte Substanzmenge g	Gefundene Fettmenge g	Fettgehalt in %	Mittelwert der Vergleichsresultate	Abweichung vom Mittelwert in %
<i>Tilia parrifolia</i>	Holz	Vom 31. I. bis 16. II. bei 4°, dann bis 15. III. bei 1°	3,6348	0,2581	7,10	7,355	3,47
	Rinde		3,7652	0,3369	8,95	9,08	1,43
	Holz	Vom 8. II. bis 16. II. bei 4°, dann bis 23. IV. bei 1°	5,0680	0,4025	7,10	7,405	4,12
	Rinde		4,4176	0,3793	8,59	8,615	0,28
<i>Betula alba</i>	Holz	Vom 30. X. bis 20. XI. bei 1°	1,8411	0,0427	2,32	2,24	3,57
	Rinde		2,6178	0,0631	2,41	2,255	6,87
	Holz	Vom 20. II. bis 16. III. bei 1°	5,6064	0,0880	1,57	1,58	0,63
	Rinde		6,8825	0,1246	1,81	2,02	10,40

Tab. II. Der Fettgehalt der Bäume in den verschiedenen Phasen der Winterperiode.

Versuchszeit	Holz				
	1	2	3	4	5
	Ange- wandte Substanz- menge g	Gefundene Fett- menge g	Fett- gehalt in %	Durch- schnitts- wert von Parallel- proben	Abwei- chung v. Durch- schnitts- wert in %
<i>Tilia parvifolia.</i>					
30. XII. 1903	5,8389	0,3677	6,30	6,420	1,87
	2,9872	0,1955	6,54		
14. I. 1904	3,2665	0,2321	7,11	7,065	0,64
	3,3074	0,2332	7,02		
22. I.	3,6129	0,3312	9,17	9,155	0,16
	6,2361	0,5697	9,14		
29. I.	a. 6,3280	0,4774	7,54	7,683	- 1,86
	b. 3,8367	0,3026	7,89		+ 2,69
	c. 4,0498	0,3041	7,51		- 2,25
	d. 5,5131	0,4292	7,79		+ 1,39
<i>Betula alba.</i>					
5. VIII. 1903	2,5468	0,0441	1,74	—	—
30. X.	2,5770	0,0556	2,16	—	—
14. I. 1904.	6,0356	0,1383	2,29	—	—
	a. 4,5314	0,0770	1,70	1,641	+ 6,95
4,4588	0,0808	1,81			
9. II.	b. 6,9828	0,1098	1,57		- 4,33
	c. 4,2794	0,0637	1,49		- 9,20
	d. 6,8549	0,1165	1,70		+ 6,64
	4,4054	0,0793	1,80		

Tab. II. Der Fettgehalt der Bäume in den verschiedenen Phasen der Winterperiode.

Versuchszeit	Rinde				
	1	2	3	4	5
	Ange- wandte Fett- menge g	Gefundene Substanz- menge g	Fett- gehalt in %	Durch- schnitts- wert von Parallel- proben	Abwei- chung v. Durch- schnitts- wert in %
<i>Tilia parvifolia.</i>					
30. XII. 1903	3,7568	0,2955	7,87	—	—
14. I. 1904	5,9698	0,4982	8,35	—	—
22. I.	3,9366	0,4045	10,28	—	—
29. I.	4,0792	0,3582	8,78	8,905	— 1,40
	3,8414	0,3393	8,83		— 0,84
	3,8218	0,3380	8,84		— 0,73
	3,8369	0,3518	9,17		+ 2,98
<i>Betula alba.</i>					
5. VIII. 1903	3,5227	0,0845	1,91	—	—
30. X.	2,3808	0,0500	2,10	—	—
14. I. 1904	7,3000	0,1748	2,40	2,403	—
	7,5760	0,1813	2,39		— 0,54
9. II.	5,9677	0,1344	2,25		— 6,37
	7,8832	0,2025	2,57		+ 6,95

Tab. III. Der Fettgehalt der Bäume in den verschiedenen Phasen der Winterperiode.

Versuchszeit	Holz				
	1	2	3	4	5
	Ange- wandte Substanz- menge g	Gefundene Fett- menge g	Fett- gehalt in %	Mittel- wert	Ab- wei- chung in %
<i>Prunus avium</i>					
7. VII.	4,6306	0,0283	0,61		
12. VIII.					
23. XII.	4,2368	0,0170	0,40	0,53	24,53
	4,2912	0,0282	0,66		
14. I.	5,4242	0,0368	0,68		
20. II.	6,9513	0,0368	0,46		
<i>Syringa vulgaris</i>					
22. XI.	3,5702	0,0111	0,31		+ 13,55
	3,4766	0,0090	0,26	0,273	- 4,76
	6,9744	0,0174	0,25		- 8,43
16. XII.	4,1058	0,0142	0,35	0,355	1,41
	3,5811	0,0130	0,36		
14. I.	6,0900	0,0235	0,39		
20. II.	5,5077	0,0288	0,52		

Tab. III. Der Fettgehalt der Bäume in den verschiedenen Phasen der Winterperiode.

Versuchszeit	Rinde				
	1	2	3	4	5
	Ange- gewandte Substanz- menge g	Gefundene Fett- menge g	Fett- gehalt in %	Mittel- wert	Ab- wei- chung in %
<i>Prunus acium</i>					
7. VII.					
12. VIII.	3,8431	0,0740	1,93		
23. XII.	4,6512	0,1010	2,17		
14. I.	6,8311	0,2043	2,99		
20. II.	4,2924	0,1099	2,56		
<i>Syringa vulgaris</i>					
22. XI.	3,9466	0,0858	2,17		
	3,2493	0,0808	2,49	2,33	6,87
16. XII.	4,6150	0,1458	3,16		
14. I.	5,7234	0,1285	2,25		
20. II.	6,0151	0,1420	2,36		

Tab. V. Der Zuckergehalt der Bäume in den verschiedenen Phasen der Winterperiode.

D a t u m	R u n d e									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Angewandte Substanzmenge	Vor der Inversion			Nach der Inversion			Umwandlung a. d. Inv.		
	ccm ang. extr.	Gefundene C _u	% C _u	Umwandlung a. d. Inv.	ccm ang. extr.	Gefundene C _u	% C _u	Umwandlung a. d. Inv.	% C _u	Umwandlung a. d. Inv.
<i>Syringa vulgaris</i>										
22. XI.	6,2161	50 500	0,1816	14,85						
	5,1661	50 500	0,0762	14,75	7,53	40 500	0,0715	3,27	1,74	0,22
16. XII.	12,7229	50 500	0,1339	10,52	5,36	40 500	0,1956	8,69	4,64	0,83
14. I.	17,1100	50 500	0,1830	10,70	5,48	40 500	0,2553	7,96	4,16	0,71
20. II.	18,8232	50 500	0,1758	9,34	4,78	40 500	0,3003	10,60	5,59	1,14
<i>Prunus avium</i>										
7. VII.										
12. VIII.	3,7586	50 500	0,0500	13,30	6,90	40 500	0,0543	4,76	2,53	0,36
23. XII.	4,8523	50 500	0,0837	17,25	8,80	40 500	0,0821	3,90	2,07	0,23
14. I.	17,1169	50 500	0,2825	16,50	8,58	40 500	0,2660	2,92	1,96	0,18
20. II.	17,1092	50 500	0,2730	15,97	8,28	40 500	0,2766	2,79	1,49	0,17

Tab. VI. Der Zuckergehalt der Bäume bei Änderung der Temperatur.

		H o l z											
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Angewandte Substanzmenge	Vergleichswert % C ₁₂ H ₂₂ O ₁₁	Vor der Inversion			Nach der Inversion			Vergleichswert % C ₁₂ H ₂₂ O ₁₁	Gehaltene Menge %	Umwandlung %	Invertzucker	der Vergleichswert	N ₂ v. d. Inv. u. d. Inv. v. d. Inv.
		cem.	ang.	extr.	cem.	ang.	extr.						
<i>Betula alba</i>	11,9851	3,77	50 500	0,0227	1,84	1,03	2,11	10 500	0,0208	0,90	0,18	0,65	0,58
	11,2742	2,66	50 500	0,0220	1,51	0,81	3,17	40 500	0,0233	0,76	0,41	1,19	0,50
								33,33					
<i>Tilia parvifolia</i>	9,9393	7,55	50 500	0,0610	6,11	3,30	0,92	500	0,0390	0,00	0,00	0,12	0,00
	11,8488	6,82	50 500	0,0837	5,82	2,97	2,40	40 500	0,0720	0,22	0,12	0,35	0,04
	12,1326	7,98	50 500	0,0635	4,99	2,56	0,80	40 500	0,0502	0,19	0,10	0,41	0,04
<i>Syringa vulgaris</i>	13,9071	1,69	50 500	0,0125	0,90	0,53	3,06	33,33	0,0208	1,35	0,72	1,63	1,50
	7,9181	1,69	50 500	0,0051	0,61	0,39	3,06	40 500	0,0176	2,13	1,13	1,63	3,31
	21,1776	1,32	50 500	0,0176	0,83	0,46	3,63	40 500	0,0424	1,66	0,89	2,76	1,99
	15,8568	0,98	51 500	0,0104	0,66	0,40	4,08	40 500	0,0343	2,05	1,10	4,80	3,13

<i>Prunus acutau</i>													
7.-13. VII.	bei 26°	3,5956	2,30	50 500	0,0040	1,10	0,68	0,00	40 500	0,0032	0,00	0,00	0,00
23. XII.	3. I. bei 19°	16,0017	5,31	50 500	0,0298	1,86	0,99	0,37	40 500	0,0272	0,26	0,14	0,07
23. XII.	4. I. bei 1°	14,5510	5,31	50 500	0,0336	2,31	1,22	0,37	40 500	0,0327	0,51	0,27	0,07
18.8.69	14.-25. I. bei 19°	18,8069	1,02	50 500	0,0479	2,52	1,32	1,01	40 500	0,0496	0,72	0,39	0,25
20. II.	5. III. bei 19°	19,5325	3,59	50 500	0,0318	1,63	0,87	0,58	40 500	0,0281	0,18	0,10	0,16
<i>Betula alba</i>													
18. VI.	2. VII. bei 7°	3,6310	4,21	25 250	0,0181	5,07	2,81	1,79	25 500	0,0229	1,24	0,66	0,43
30. X.	20. XI. bei 1°	4,1203	2,43	50 500	0,0064	1,55	0,95	0,08	40 500	0,0081	0,90	0,49	0,03
20. II.	16. III. bei 1°	12,5304	1,51	50 500	0,0195	1,56	0,86	0,76	40 500	0,0216	0,60	0,32	0,50
<i>Tilia parvifolia</i>													
31. I.	16. II. bei 1°	12,8152	5,82	50 500	0,0661	5,16	2,65	0,22	40 500	0,0630	0,10	0,05	0,04
8.	16. II. bei 1°	13,6592	4,99	50 500	0,0666	1,87	2,50	0,19	40 500	0,0548	0,14	0,07	0,04
<i>Syringa vulgaris</i>													
29. II.	23. IV. bei 1°	18,0036	0,66	50 500	0,0149	0,80	0,46	2,05	10 500	0,0482	2,41	1,30	3,43
<i>Prunus acium</i>													
20. II.	5. III. bei 1°	17,0045	3,59	50 500	0,0434	2,55	1,33	0,58	10 500	0,0125	0,58	0,38	0,16
5. III.	23. IV. bei 1°	14,3700	1,63	50 500	0,0208	1,87	1,00	0,18	40 500	0,0261	0,11	0,22	0,11
aus 19°		5,7081	2,30	50 500	0,0118	2,07	1,23	0,00	50 500	0,0116	0,49	0,26	0,00
7.	28. VII. bei 1°												0,21

Tab. VI. Der Zuckergehalt der Bäume bei Änderung der Temperatur.

Versuchsdauer	Rinde												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	Angewandte Substanzmenge	Vergleichswert 0/0 C _u	ccm ang. extr.	Gefundene (U-menge) % C _u	Vor der Inversion	U-menge a. Glucose	Vergleichswert 0/0 C _u	ccm ang. extr.	Nach der Inversion	Gefundene (U-menge) % C _u	U-menge a. Invertzuck.	der Vergleichswert	v.d. Inv. n.d. Inv.
<i>Betula alba</i> 11.—23. I. bei 22° 11.—20. II. bei 22°	11,3161	15,29	50 500	0,1700	15,02	7,68	3,16	33,3	0,1323	2,52	1,34	0,21	0,17
	17,2863	14,94	50 500	0,1877	10,86	5,57	3,64	40 500	0,1763	1,74	0,93	0,24	0,16
<i>Tilia parvifolia</i> 23. XII.—5. I. bei 18° 23.—31. I. bei 19° 29. I.—8. II. bei 22°	7,6151	2,66	50 500	0,0008	0,11	0,06	9,23	33,3	0,0258	4,96	2,66	3,48	4,73
	17,2788	3,45	50 500	0,0301	1,07	0,33	14,45	50 500	0,1925	9,40	4,96	4,19	5,40
<i>Syringa vulgaris</i> 16.—31. XII. bei 19° 16. XI.—5. I. bei 4° 14.—22. I. bei 19° 20.—29. II. bei 22°	13,3200	10,52	50 500	0,1195	8,97	4,57	8,03	40 500	0,1550	5,53	2,97	0,83	0,62
	8,3025	10,52	50 500	0,0673	8,11	4,16	8,03	40 500	0,0777	3,60	1,92	0,83	0,44
	12,3523	19,70	50 500	0,1015	8,22	4,19	7,96	40 500	0,1540	7,37	3,93	0,74	0,90
	12,7394	9,34	50 500	0,0963	7,54	3,85	10,60	40 500	0,1562	7,80	4,15	1,14	1,03

Prunus avium

7.—13. VII. bei 26°
 23. XII. — 3. I. bei 19°
 23. XII. — 1. I. bei 1°
 11.—25. I. bei 19°
 20. II.—5. III. bei 19°

9,97396 17,25 50 500 0,1591 15,94 8,15 3,90 40 500 0,1391 1,48 0,79 0,23 0,09
 10,5461 15,97 50 500 0,1061 10,06 5,13 2,79 40 500 0,0993 1,74 0,90 0,17 0,17

Betula alba

18. VI. — 2. VII. bei 7°
 30. X. — 20. XI. bei 1°
 20. II. — 16. III. bei 1°
 aus 22°

4,0000 15,48 25 250 0,0610 15,25 7,83 2,71 25 250 0,0657 1,18 0,63 0,18 0,08
 2,1222 12,47 50 500 0,0261 12,30 6,64 2,85 40 500 0,0282 4,29 2,29 0,23 0,35
 14,0616 10,86 50 500 0,1701 12,10 6,20 1,74 40 500 0,1631 2,40 1,28 0,16 0,20

Tilia parvifolia

31. I. — 16. II. bei 4° —
 16. III. bei 1°
 8.—16. II. bei 4° 23.
 IV. bei 1°

20,3378 1,07 50 500 0,0336 1,65 0,88 9,40 40 500 0,2235 9,34 4,95 5,40 5,65

Syringa vulgaris

29. II. — 23. IV. bei 1°

14,9994 7,54 50 500 0,1280 8,53 4,35 7,80 40 500 0,2142 9,32 4,89 1,03 1,09

Prunus avium

20. II. — 5. III. bei 4°
 5. III. — 23. IV. bei 1°
 aus 19°
 7.—28. VII. bei 1°

8,7808 15,97 50 500 0,1070 12,19 6,21 2,79 40 500 0,0983 1,70 0,90 0,17 0,14
 9,9576 10,06 50 500 0,1097 11,02 5,61 1,74 49 500 0,1023 1,82 0,97 0,17 0,17

*
 20

Tab. VII. Die Atmungsintensität von Zweigen.

1	2	3	4	5	6	7
Temp. in °C.	Zur Titra- tion ver- brauchte HCl. in cem	CO ₂ in g be- rechnet	CO ₂ in ‰ pro 1 Tag	Mittel- wert	Abwei- chung in ‰	Umrech- nung auf Trockens.
<i>Tilia parvifolia</i> , 150 g, Trockensubstanz 45,91 ‰.						
I. in den ersten fünf Tagen 7.—12. III.						
19 °	15,90	1,971	0,263			
	16,60	1,890	0,252	0,258	2,13	0,562
22 °	14,33	2,152	0,287			
	14,90	2,086	0,278	0,283	1,59	0,616
3 °	31,15	0,1787	0,024	0,024		0,052
II. in den zweiten fünf Tagen 12.—17. III.						
19 °	24,42	0,990	0,132			
	23,65	1,078	0,144	0,138	4,35	0,301
22 °	21,40	1,337	0,178			
	21,23	1,357	0,181	0,180	0,83	0,392
3 °	29,50	0,404	0,054	0,054		0,118
<i>Syringa vulgaris</i> , 150 g, Trockensubstanz 54,70 ‰.						
I. in den ersten fünf Tagen 8.—13. III.						
19 °	18,00	1,729	0,231			
	19,15	1,597	0,213	0,222	4,05	0,406
22 °	18,15	1,712	0,228			
	17,95	1,735	0,231	0,230	0,65	0,420
3 °	30,33	0,308	0,041	0,041		0,075
II. in den zweiten fünf Tagen 13.—18. III.						
19 °	23,75	1,066	0,142			
	25,30	0,888	0,118	0,130	9,23	0,238
22 °	24,57	0,972	0,129			
	21,75	1,297	0,173	0,151	14,57	0,276
3 °	29,20	0,438	0,058	0,058		0,106
<i>Prunus avium</i> , 150 g, Trockensubstanz 60,15 ‰, 11.—18. III.						
19 °	20,70	1,418	0,135			
	19,55	1,550	0,148	0,142	4,58	0,236
22 °	20,58	1,432	0,136			
	19,55	1,550	0,148	0,142	4,22	0,236
3 °	30,40	0,300	0,029	0,029		0,048
<i>Betula alba</i> , 150 g, Trockensubstanz 62,92 ‰, 3.—11. VIII.						
I. in den ersten vier Tagen 3.—7. VIII.						
20,5 °	20,20	1,476	0,246			
	23,40	1,141	0,193	0,220	12,07	0,350
10 °	27,50	0,634	0,106	0,106		0,169
II. in den zweiten vier Tagen 7.—11. VIII.						
20,5 °	25,70	0,842	0,143			
	27,70	0,611	0,102	0,123	16,67	0,196
10 °	27,30	0,657	0,110	0,110		0,175

Tab. VIII. Vergleich zwischen Zuckerabnahme und Atmungsmenge.

Objekt	Abnahme des Gesamtzuckers				Abnahme d. Gesamtzuckers pro 1 Tag	
	Versuchsdauer u. Temperatur	berechnet aus den Zuckeranalysen		berechnet aus den Zuckeranalysen		berechnet aus der Atmung (Tab. VII)
		im Holz	in d. Rinde	im Holz	in d. Rinde	
<i>Tilia</i>	6 Tage bei 18°, 30, XII. — 5. I.	1,07	3,67	0,18	0,61	0,35
	8 Tage bei 19°, 23.—31. I.	2,02	3,33	0,25	0,42	0,32
<i>Syringa</i>	15 Tage bei 19°, 16. 31. XII.	1,30	2,46	0,09	0,46	0,29
	8 „ „ 19°, 11.—22. I.	1,30	1,52	0,16	0,18	0,23
	9 „ „ 22°, 20. 29. II.	1,54	2,37	0,17	0,26	0,21
<i>Praunus</i>	14 Tage bei 19°, 20. II. — 5. III.	1,68	3,71	0,08	0,27	0,16
<i>Betula</i>	9 Tage bei 22°, 11. 23. I.	1,71	0,79	0,19	0,09	0,18
	9 „ „ 22°, 11. 20. II.	1,87	3,26	0,21	0,36	0,18

Das Ergrünen der Samen von *Eriobotrya japonica* (Thbg.) Lindl.

Von

A. Ernst.

(Mit Tafel II.)

Bildung und Funktion des Chlorophylls stehen bekanntlich in enger Beziehung zum Lichte. Die Kohlenstoffassimilation chlorophyllhaltiger Zellen erfolgt nur unter Mitwirkung des Lichtes; länger andauernder Lichtmangel oder vollständiger Lichtabschluß verhindern nicht nur die Photosynthese, sondern wirken bei der großen Mehrzahl der Pflanzen schädigend und schließlich zerstörend auf den Chlorophyllfarbstoff ein. Nur wenige, durch die Untersuchungen von Sachs, Schimper u. a. bekannt gewordene Pflanzen ertragen ohne Schädigung ihres Chlorophyllapparates wochen- oder sogar monatelange Verdunkelung und für einige Fälle — am sichersten für *Coniferenkeimlinge*¹⁾ — ist auch die Chlorophyllbildung im Dunkeln experimentell festgestellt. Beispiele für Chlorophyllbildung in Pflanzenorganen oder einzelnen Geweben, die zwar im Freien entstehend, dennoch der Lichtwirkung mehr oder weniger entzogen sind, sind zwar noch nicht in größerer Zahl eingehend beschrieben worden, wahrscheinlich aber nicht selten.

In dem am 14. IX. 1904 ausgegebenen Heft 7, Bd. XXII der Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft bringt G. Loppiore²⁾ eine vorläufige Mitteilung über „Chlorophyllbildung bei partiärem Lichtabschluß“, in welcher er als Beispiele für das Ergrünen bei Lichtmangel und von Chlorophyllbildung in sonst chlorophyllosen Geweben das Ergrünen der Samen von Orangen, Zitronen, der japanischen Mispeln, Pistacia-mandeln und die Chlorophyllbildung im Zentralzylinder der Wurzeln von *Vicia Faba* in Wasserkulturen bespricht. Die grüne Färbung der Kotyledonen von Orangen-, Zitronen-, Mispel-

1) S. z. B. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie I. 2. Aufl. 1897. pag. 317 und A. Burgerstein, Über das Verhalten der Gymnospermenkeimlinge im Lichte und im Dunkeln. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 18. 1900. pag. 168.)

2) Loppiore, G., Über Chlorophyllbildung bei partiärem Lichtabschluß. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XXII. Jahrg. 1904. Heft 7. pag. 385—393.)

und Pistaciasamen¹⁾, welche noch vom Fruchtfleisch umschlossen sind, ist mir vor einigen Jahren während eines längeren Aufenthaltes in Italien ebenfalls aufgefallen, und ich habe mich dann in den Jahren 1902 und 1903 bei Gelegenheit von Studienaufenthalten in Neapel, sodann 1903 auch nach meiner Rückkehr nach Zürich mit der Untersuchung jener Samen beschäftigt. Da Lopriore über das beiderseits in Angriff genommene Thema eine ausführliche Arbeit in Aussicht stellt, so kann ich auf die Weiterführung meiner Untersuchung verzichten, um so mehr, als es mir in nächster Zeit nicht möglich wäre, die notwendigen Versuche an Ort und Stelle auszuführen. Es sei mir dagegen gestattet, im nachfolgenden wenigstens von einem der untersuchten Beispiele, über das Ergrünen der Keimblätter von *Eriobotrya japonica*, eine kurze Zusammenstellung meiner Notizen zu geben, welche die Mitteilung von Lopriore in einigen Punkten berichtigt, in anderen erweitert.

Ich schicke zunächst einige Bemerkungen über die Morphologie der Früchte und Samen der japanischen Mispel voraus. Die in Größe und Färbung etwa den Aprikosen vergleichbaren Früchte enthalten große Samen, welche in Zahl, Form und Größe außerordentlich variabel sind. In jedem der fünf Fächer des Gynaeceums werden normal zwei Samenanlagen gebildet, von denen sich aber niemals alle zu Samen entwickeln. Ich habe bei einer größeren Anzahl reifer Früchte, die ich mir von Neapel und Lugano schicken ließ, die Zahl der Samen bestimmt. Die Ergebnisse einiger Zählungen sind in nachstehender Übersicht zusammengestellt.

Zahl der Früchte	Früchte mit		Samen					mehr als 5 Samen
			1	2	3	4	5	
36	Neapel,	24. V. 1903	13	11	5	2	5	—
43	„	28. V. 1903	5	4	12	15	6	1
45	„	30. V. 1903	10	18	8	8	—	1
128	„	4. VI. 1903	23	53	35	13	3	2
36	Lugano,	4. VI. 1903	11	16	8	1	—	—
64	„	8. VI. 1903	17	29	11	4	2	1
66	„	12. VI. 1903	7	14	23	14	7	1
418			86	145	102	57	23	6

Von 418 untersuchten Früchten waren also 145 (34,7 %) zweikernig, 102 (24,4 %) dreikernig, 86 (20,6 %) einkernig, je 4 Samen enthielten 57 (13,6 %), je 5 Samen waren in 23 (5,5 %) Früchten vorhanden und nur 6 Früchte enthielten mehr als 5

¹⁾ Die Grünfärbung der Kotyledonen von *Pistacia vera* (ebenso von *Accr*-Arten, *Erognymus*, *Pisum* und *Vicia*) ist neuerdings auch besprochen worden von K. v. Spiess: Über die Farbstoffe des Aleuron. (Österreichische botan. Zeitschrift, Jahrg. 54, 1904, pag. 440—446.)

(davon 3 je 6 und 3 je 7) Samen. Fast 60 % aller Früchte be-
saßen 2 oder 3 Samen.

Die Form der Samen ist verschieden: sie ist abhängig von
deren Zahl innerhalb einer Frucht. In einsamigen Früchten
besitzt der Samen kugelige oder ellipsoidische Gestalt. In
mehrkernigen Früchten finden sich häufig neben 1–5 großen
noch einige kleinere, offenbar unbefruchtete und taube Samen.
In der obigen Zusammenstellung sind in den mehrkernigen
Früchten nur die ungefähr gleich großen, keimfähigen Samen
gezählt worden. Die nur durch die häutigen Gehäusewände
geschiedenen Samen der 2–5 kernigen Frucht bilden mit jenen
zusammen einen kompakten Körper, der in seiner Gestalt mit
dem Samen der einkernigen Frucht übereinstimmt. Die Samen
der zweikernigen Frucht sind demnach halbe Ellipsoide, be-
grenzt von der halben Ellipsoidoberfläche und der ebenen Be-
rührungsläche. In den 3–5 kernigen Früchten wird die Ober-
fläche des einzelnen Samens von $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{5}$ der Ellipsoidoberfläche
und ferner von zwei flachen Seiten gebildet, die an den Samen
dreikerniger Früchte ungefähr in einem Winkel von 120°,
der vierkernigen von 90° und in der fünfkernigen Frucht von
72° aufeinander treffen.

Am größten sind die Samen der ein- und zweikernigen
Früchte. Diejenigen der letzteren (Fig. 1–3) sind meistens
ca. 20–22 mm hoch, 20 mm breit und in der Mitte 10 bis
12 mm dick.

Die Samenschale ist glänzend braun, mit zahlreichen etwas
helleren und leicht vertieften Flecken gesprenkelt: im Umkreis
der Funikulusnarbe ist sie dunkelbraun, die Narbe selbst ist von
der Farbe der helleren Flecken. Die Samenschale ist nicht
überall gleich dick. An den abgeplatteten, ebenen Flächen sowie
an den Kanten ist sie am stärksten, etwa 20 Zellschichten mächtig
ausgebildet; am Scheitel und an der Basis, besonders aber an
der gewölbten Außenfläche ist sie bedeutend dünner, gewöhnlich
nur 4–5 Zellschichten stark. Wie auch Lopriore angibt, ist
die Samenhaut auf der letzteren Seite häufig gesprenkt; der Riß

Zahl der Früchte			Gesamt- zahl der Samen	Samen mit Längsrissen in der Außenseite der Samen- schale
36	Neapel,	24. V. 1903	83	13
43	"	28. V. 1903	146	29
45	"	30. V. 1903	108	12
128	"	4. VI. 1903	315	42
36	Lugano,	4. VI. 1903	71	5
64	"	8. VI. 1903	140	11
66	"	12. VI. 1903	201	8
418			1064	120

verläuft gewöhnlich vom Scheitel gegen die Basis oder ist \perp förmig. Die Anzahl der Samen mit geschlitzter Samenschale ist recht beträchtlich. Die vorstehende Tabelle bietet die diesbezüglichen Angaben für die in der ersten Übersicht verzeichneten Früchte und Samen.

Die auf der Außenseite der Samen fast bis zur Durchsichtigkeit verdünnte und an zahlreichen Samen (an 11,3% der untersuchten) zerrissene Samenschale läßt also häufig das Kotyledonargewebe durchschimmern oder frei hervortreten, so daß die Grünfärbung desselben beim Öffnen der Früchte ohne weiteres auffallen muß. Entfernt man an solchen Samen die Samenschale vollständig, so zeigt sich, daß die Grünfärbung sich nicht über die ganze Oberfläche der Keimblätter erstreckt. Sie ist am ausgeprägtesten auf einer vom größeren Teil der Außenfläche durch eine rinnenförmige Vertiefung geschiedenen, völlig glatten, basalen Kuppe.

An einzelnen Samen erscheint die ganze, durch den \perp förmigen Riß entblöhte Fläche grün gefärbt. Untersucht man Samen mit vollständig geschlossener Schale, so nimmt man nach Entfernung der letzteren eine ebenso intensive Grünfärbung der glatten Basalkuppe wahr. Ausgehend von der Ansatzstelle der Kotyledonen am Embryo (Fig. 3) läßt sich auch die Fugenlinie der Keimblätter (wie auch Lopriore angibt, ist Trikotylie bei *Eriobotrya* nicht selten) auf der einen Seite bis gegen die Spitze und auf der anderen wieder zur Basis zurück (Fig. 1 u. 2) als feine, grüne Linie wahrnehmen. Legt man die Kotyledonen auseinander, so zeigt sich die Innenfläche derselben im Vergleich zur Außenfläche auffallenderweise zu einem viel größeren Teile ergrünt. Am intensivsten ist die Grünfärbung (Fig. 5 u. 6) wiederum an der organischen Basis, d. h. in unmittelbarer Nähe des Embryo. Sie erstreckt sich auf der völlig glatten Fläche, im besonderen in einem medianen Streifen bis gegen die Spitze hin. Auf einem Querschnitt durch die Keimblätter ist die Fugenfläche (Fig. 4) ebenfalls schon makroskopisch als grüne Linie erkennbar. Die Plumula des Embryo mit 1—2 von bloßem Auge sichtbaren, deutlich grün gefärbten Blättchen liegt in einer kleinen Mulde an der Basis der sonst mit der ganzen Innenseite dicht zusammenschließenden Kotyledonen.

Mit Lopriore bin ich der Ansicht, daß die an der Außen- und Innenfläche der Keimblätter stets wahrnehmbare Ergrünung der Hauptsache nach unabhängig vom Lichte erfolgt ist. Im besonderen erscheint mir die Ergrünung der Plumula und der Innenseite der Keimblätter infolge Lichtwirkung ausgeschlossen, da das Licht gewiß nicht die dicke Fruchtfleischschicht, die braune Samenschale und das Kotyledonargewebe zu durchdringen vermag. Für die Außenfläche der Kotyledonen dagegen könnte Lichtwirkung schon eher in Betracht kommen, ist aber bei der großen Mehrzahl der Samen, das heißt denjenigen mit intakter Samenschale ebenfalls unwahrscheinlich, um so mehr, als auf der Außenseite die intensivste Ergrünung an

einer auch morphologisch besonders differenzierten Partie und zudem gerade an derjenigen Stelle der Frucht stattfindet, wo das Fruchtfleisch am dicksten, die Belichtung infolge der aufrechten Stellung der Frucht am schwächsten ist. Dagegen kann ich als Beweis für die Unwahrscheinlichkeit der Durchlichtung des Fruchtfleisches den von Lopriore angeführten Umstand nicht gelten lassen, „daß bei x-förmig an den äußeren Seiten gerissenen Tegumenten die entblößte Fläche nie grün erscheint“. Gerade die Tatsache, daß bei einem Teil der Samen mit 1-förmig gerissenen Tegumenten die ganze oder doch ein großer Teil der entblößten Fläche gleichmäßig intensiv grün gefärbt ist, hat mich vor Jahren, als ich in Neapel die Frucht der japanischen Mispel kennen lernte, auf den Chlorophyllgehalt der Keimblätter ihrer Samen aufmerksam werden lassen und mich veranlaßt, nach weiteren Beispielen — Orange, Zitrone, Pistacia — zu suchen. Auch an etwa 20 der in der Übersicht auf pag. 120 verzeichneten 120 Samen mit zerrissener Samenschale, war außer der Basalkuppe die gesamte übrige freigelegte Kotyledonfläche vollständig ergrünt. Bei einigen kleinen Samen aus vielkernigen Früchten, war nicht nur die freigelegte, sondern sogar die ganze Außenfläche der Kotyledonen gleichmäßig grün. Wie mir scheint, ist nun wenigstens für die Ergrünung der entblößten Keimblattflächen, die nur vom Fruchtfleisch bedeckt sind, die Möglichkeit einer Lichtwirkung nicht ohne weiteres zu verneinen. Die notwendigen physikalischen Apparate zur experimentellen Entscheidung dieser Frage, standen mir zur Zeit, als ich diese Beobachtungen an *Eriobotrya* machte, nicht zur Verfügung. Außer durch die optische Untersuchung wird diese wie die umfassendere Frage nach dem Einflusse des Lichtes auf die Bildung des Chlorophyllfarbstoffes in allen Teilen der Samen, der äußeren basalen Kuppe, der inneren Flächen der Kotyledonen sowie der Plumula vielleicht in einfacher Weise am Standorte der Pflanze durch vollständige Verdunkelung einzelner Früchte oder ganzer Fruchtstände vor Beginn der Fruchtreife zu lösen sein.

Was den Zeitpunkt des Ergrünnens anbetrifft, hat mir die Untersuchung verschiedener Entwicklungsstadien der Früchte gezeigt, daß dasselbe schon sehr früh beginnt, daß zunächst in der Plumula des Embryo Chlorophyll nachgewiesen werden kann und hernach von der organischen Basis aus die Ergrünung der Innen- und Außenseite der Keimblätter erfolgt. Dieses Vorschreiten der Chlorophyllbildung von innen nach außen dürfte ebenfalls gegen die Mitwirkung des Lichtes sprechen.

An jungen, noch völlig grünen Früchten (ca. 2,1—2,5 cm lang und 1,9—2,2 cm breit) findet man im subepidermalen Gewebe der Scheinfrucht reichlich Chlorophyll. Die Chloroplasten sind scheibenförmig, von kreisrundem oder ovalem Umriß. Ihre Größe ist verschieden. Die runden Scheiben zeigen gewöhnlich einen Durchmesser von 5,6 μ , die elliptischen eine Länge von 5,6—8,4 μ und eine Breite von 2,8—5,6 μ .

In der ersten bis siebenten Zellschicht sind die Chloroplasten im Plasma der Zelle über die ganze Innenfläche verteilt, in den nach innen folgenden Schichten (ungefähr von der 7. bis zur 12.) sind sie mehr oder weniger, am typischsten in den innersten dieser Schichten, nach Art der Leukoplasten um den Zellkern der Zelle gedrängt. Die Größe der Chloroplasten nimmt dabei mit der Intensität der Grünfärbung ab; sie sind hier gewöhnlich von kreisförmigem Umriß und zeigen einen Durchmesser von 2—3 μ . Die inneren Schichten des Fruchtfleisches entbehren der grüngefärbten Chromatophoren vollständig.

Die Samen dieser jungen Früchte sind etwa 10—12 mm hoch. Ihre Schale ist noch weich und von weißlicher Färbung, Chlorophyll fehlt den Zellen derselben vollständig. Die Kotyledonen sind von gelblicher Farbe. An ihrer Basis fällt die basale Kuppe auf, welche sich auf diesem Reifestadium schon durch ihre glatte Oberfläche auszeichnet und von dem übrigen leicht grubigen Teil der Kotyledonaußenfläche durch eine scharf ausgeprägte Furche abgegrenzt wird. Ihre Färbung ist noch rein weiß. Auch die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß sowohl in Epidermis wie in den subepidermalen Schichten dieser Kuppe, ebenso auf den Innenflächen der Kotyledonen, ergrünte Chromatophoren noch vollständig fehlen. In allen subepidermalen Zellen kommen wie in den tieferen Schichten nur völlig farblose, einfache oder zusammengesetzte Körner mit einem Durchmesser von 2—5 μ vor, die sich bei der Reaktion mit Jodverbindungen als Stärkekörner mit Stärkebildner zu erkennen geben.

In etwas älteren und größeren (ca. 3 cm langen) aber ebenfalls noch völlig grünen Früchten sind zunächst Veränderungen der Samenschale, Braunfärbung und Härtung derselben erfolgt. Von sieben Samen solcher Früchte zeigten fünf unter der braunen Samenschale noch eine rein weiße Basalkuppe der Kotyledonen, nur bei zweien war eine fast unmerkliche Grünfärbung schon erfolgt. Diese Wahrnehmung spricht also dafür, daß die bei allen Samen stets in gleichem Maße vorhandene Grünfärbung der Basalkuppe erst nach der für eine Durchleuchtung ungünstigen Veränderung der Samenschale, also jedenfalls auch unabhängig vom Lichte erfolgt. Dagegen war an allen untersuchten Samen dieses Alters eine intensive Grünfärbung an der Basis der Innenfläche der Kotyledonen, ausgehend von den Ansatzstellen der Kotyledonen an der jungen Achse und den flachen, den Embryo beherbergenden Vertiefungen wahrnehmbar. Auch in den reifenden gelbgrünen Früchten ist die Basis der Kotyledonen auf der Außenseite vielfach noch nicht ergrünt, während beim Auseinanderlegen der beiden Keimblätter eine von der am intensivsten gefärbten basalen Region ausgehende, meistens bis gegen die Spitze reichende Ergrünung zu konstatieren ist.

Ich habe auch durch einige Versuche im Laboratorium, welche aber der Wiederholung am Standorte der Pflanze bedürfen, bereits ziemlich sicher nachweisen können, daß das Licht

wirklich bei der besprochenen Grünfärbung keine Rolle spielt. Ich beschränke mich zum Belege hierfür auf die Wiedergabe des Protokolls über 3 Versuche.

Am 28. Mai 1903 wurde ein Zweiglein mit 5 unreifen, gleichmäßig ausgebildeten, gelbgrünen Früchten in Wasser gestellt unter Glasglocke und Pappzylinder in der Dunkelkammer, ein anderer Zweig mit 6 Früchten ebenfalls unter Glasglocke am Fenster aufgestellt. Am 13. Juni wurden die Früchte untersucht. Die unter Lichtabschluß aufbewahrten waren wie die belichteten zwar leicht geschrumpft, aber wie normal gereifte Früchte von dunkelgelber Färbung. Die Chromoplasten der Epidermis waren klein, um den Zellkern gelagert. Auch im Fruchtfleisch waren Chloroplasten und Leukoplasten in Chromoplasten umgewandelt worden. Außer denselben fanden sich namentlich in den Zellen der peripherischen Schichten noch reichlich Stärkekörner. Außerdem enthielt das Fruchtfleisch, wie übrigens auch die unreifen und reifen Samen, Gerbstoffe.

Die Untersuchung der Samen der im Lichte und im Dunkeln gelbgewordenen Früchte zeigte eine gleichmäßige, allerdings nicht so intensive Grünfärbung der Basalkuppe wie in normal gereiften Früchten: die Innenseite der Keimblätter stimmte in ihrer von der Basis bis gegen die Spitze hin an Intensität abnehmenden Grünfärbung vollständig mit derjenigen von Samen der am Baume völlig gereiften Früchte überein. Auch bei anderen, ähnlichen Versuchen ergaben sich keine Unterschiede in der Ergrünung (namentlich der sonst zuletzt erfolgenden Ergrünung der äußeren Basalkuppe) der Samen von im Lichte und im Dunkeln gehaltenen, ausreifenden Früchten.

Am 28. Mai 1903 wurden je 6 völlig ausgereifte Früchte unter Glasglocke am Fenster (I), an der Hinterwand eines ca. 5 m tiefen Zimmers (II) und in der Dunkelkammer (III) ausgelegt. Am 13. Juni waren die Früchte fast ohne Schrumpfung noch gut erhalten. Die 6 am Fenster aufbewahrten Früchte enthielten zusammen 13 Samen, wovon 2 mit gesprengter Samenschale, 6 weitere Früchte (II) zusammen 10 und die 6 Früchte (III) in der Dunkelkammer 17 Samen, wovon einen mit gesprengter Schale. Alle Samen mit vollständig geschlossener Samenschale zeigten ohne Unterschied eine gleich intensive und ausgedehnte Grünfärbung ihrer Kotyledonen. Die 2 Samen mit zerrissener Schale aus den im Lichte aufbewahrten Früchten (I) zeigten auch eine Grünfärbung der entblößten Kotyledonfläche, während an dem einen entsprechend gestalteten Samen aus den verdunkelten Früchten eine ähnliche Ergrünung nicht erfolgt war.

Ebenfalls am 28. Mai 1903 wurden je 10 (völlig reifen Früchten entnommene) Samen mit intakter und je 2 mit gesprengter Schale auf feuchtem Filtrierpapier und unter Glasglocke am Fenster, an der Hinterwand des Zimmers und in der Dunkelkammer aufgestellt. Bis zum 25. Juni erfolgte eine leichte Ergrünung der durch die Schalenrisse entblößten Koty-

ledonflächen der 4 im Lichte gehaltenen Samen, unterblieb dagegen bei den 2 gleichen Samen in der Dunkelkammer. Intensität und Ausdehnung der Grünfärbung der vollständig von den Samenschalen umhüllten Kotyledonen war bei belichteten und verdunkelten Samen gleich.

Es sprechen also die Ergebnisse der 3 Versuche wie andere, auf die einzugehen nicht notwendig erscheint, ebenfalls dafür, daß die beschriebene Ergrünung der Kotyledonen und der Plumula in den braunen Samen von *Eriobotrya* nicht durch Lichtwirkung zu erklären ist.

Die mikroskopische Untersuchung der Samen reifer Früchte ergibt, daß die Grünfärbung der Keimblätter zum Teil durch das Ergrünen von Stärkebildnern zustande kommt, zum Teil an Chromatophoren gebunden ist, die als Zwischenformen zwischen eigentlichen Chloroplasten und Stärkebildnern aufgefaßt werden können.

Die Epidermis der Keimblätter besteht aus niedrigen Zellen mit dicker Außenwand und einheitlicher Kutikula. Das subepidermale Gewebe ist großzellig (Fig. 8—10); die Zellen zeichnen sich durch dicke Membranen aus, welche an den Kanten kleine Interzellularen freilassen und von zahlreichen Tüpfelkanälen durchsetzt sind. Die Zellen sind mit Stärke erfüllt und führen in den peripherischen Schichten die Chloroplasten und ergrünten Stärkebildner.

Sehen wir uns zunächst nach dem Zustandekommen der Grünfärbung an der Außenseite um. In der subepidermalen Zellschicht der basalen Kuppe (Fig. 8) finden sich in großer Anzahl kleine kugelige und linsenförmige Körner, nicht selten auch zusammengesetzte Formen. Ihr Durchmesser ist 2—5 μ . Von gleicher Form und Größe und ebenso intensiv gefärbt sind die Körner in der zweiten und dritten, zum Teil auch noch in der vierten Schicht. Indessen treten schon in der dritten Schicht größere und meistens zusammengesetzte Körner von hellerer Färbung oder ganz ohne Grünfärbung auf. In den folgenden Schichten nimmt die Größe derselben zu: schon in der fünften Schicht finden sich Körner mit einer Länge von 8.4—11.2 μ , einer Breite von 5.6—11.2 μ ; die größten Dimensionen sind in den Zellen der mittleren Zellschichten 20—22 μ Länge und 16 μ Breite. Auch im subepidermalen Gewebe des gelblich gefärbten Teiles der Keimblattaußenfläche sind ähnliche Farbstoffträger vorhanden. In der ersten subepidermalen Schicht sind alle oder fast alle Körner grün gefärbt und nur wenig größer als in den Zellen der gleichen Schicht der basalen Region. Schon in den Zellen der zweiten Schicht nimmt die Größe der Körner bedeutend zu, die grünlich schimmernden sind in Minderzahl und gewöhnlich sind in der dritten Schicht die Körner völlig farblos und ebenso groß wie in allen weiter nach innen folgenden Zellen. Bei denjenigen Samen, an welchen eine Ergrünung des von der Samenschale entblößten Teiles der

Keimblattaußenseite erfolgt ist, ebenso an isolierten Kotyledonen, die am Lichte vollständig ergrünt sind, zeigen alle Körner der ersten und je nach dem Grade der Ergrünung auch der zweiten bis vierten Schicht (Fig. 9) Grünfärbung.

Ein etwas abweichendes Bild bieten uns die Schnitte durch die an die Fugenfläche der Keimblätter grenzenden Gewebe. Sowohl auf Querschnitten durch die basale wie auch durch die vordere Hälfte des Keimblattes (Fig. 4), finden wir in den subepidermalen Zellen große einfache und 2—4 fach zusammengesetzte Körner, welche in ihren Dimensionen nur wenig hinter denjenigen der inneren Schichten zurückstehen. In der basalen Region sind die Körner in der ersten bis vierten Zellschicht an ihrer ganzen Oberfläche oder doch teilweise grün, es sind Stärkekörner mit ergrüntem Stärkebildnern. Unter der Epidermis des gegen die Keimblattspitze folgenden blaßgrünen Teiles der Fugenfläche beschränkt sich die Ergrünung der Stärkebildner meistens (Fig. 10) auf alle oder einen Teil der Körner der ersten subepidermalen Schicht.

Außen- und Innenseite des reifen Samens zeigen also eine verschiedene Gestaltung der Körner im subepidermalen Gewebe. Die Grünfärbung der Keimblattinnenseite, welche bei der Keimung zur Oberseite der sich ausbreitenden Kotyledonen wird, kommt zustande durch die Ergrünung von Stärkebildnern an der Oberfläche von Stärkekörnern, die in ihrer Größe denjenigen der tieferen Schichten nur wenig nachstehen; die Grünfärbung der Außenseite (Unterseite der Keimblätter nach erfolgter Keimung) ist bedingt durch Farbstoffträger, welche nur kleine Stärkekörner einschließen, in ihrer Struktur sich mehr den Chloroplasten als den Stärkebildnern nähern. Dieser Unterschied tritt auch bei Reaktionen und Färbungen scharf hervor. Schnitte durch Alkoholmaterial wurden z. B. in konzentrierten Lösungen von Säurefuchsin, Magdalarot während 2—3 Tagen gefärbt und hierauf in angesäuertem Wasser und Alkohol abgespült. Die kleinen Körner der subepidermalen Zellen der Innenseite färben sich hellrot bis dunkelrot, sie bestehen eben aus einer verhältnismäßig dicken Außenschicht protoplasmatischer Substanz und einem kleinen Stärkekern. Auf der gegenüberliegenden Seite des Keimblattes verhalten sich die großen ergrüntten Körner der subepidermalen Zellen ähnlich denjenigen der inneren Schichten. Es sind große Stärkekörner, welche infolge der bedeutenden Oberfläche nur von einer ganz dünnen Leukoplastenschicht bedeckt werden, daher nach der Färbung bei Einstellung auf den optischen Schnitt nur einen schmalen hellroten Saum zeigen, der nur an zusammengesetzten Körnern über den Verwachsungsflächen der Teilkörner größere Mächtigkeit erlangt.

Die Untersuchung des kleinen Embryo ergibt im Stämmchen und den Blättchen wohl ausgebildete, scheibenförmige Chlorophyllkörner mit kreisförmigem Umriss und einem Durchmesser von 2,8—3,5 μ .

Um die Bedingungen der Chlorophyllbildung und die biologische Bedeutung dieses Vorganges klarzulegen, wurden auch zahlreiche Keimungsversuche, im Mai und Juni 1903 mit frischen, im Winter 1903/04 mit den getrockneten Samen ausgeführt. In Wasser von ca. 20° zur Quellung gebrachte Samen wurden zum Teil mit der Samenschale, zum Teil nach Entfernung derselben in Glasdosen mit angefeuchteten Sägespänen zur Keimung gebracht. Bei einem am 10. Juni begonnenen Versuche wurden z. B. je eine Schale mit geschälten und ungeschälten Samen frei ans Fenster, Schalen mit entsprechendem Inhalt unter die Kaliumbichromat- und Kupferoxydanmoniak-Doppelglasglocke ans Fenster, 2 weitere Schalen in die Dunkelkammer gestellt. Die Keimung erfolgte sehr rasch; am schnellsten im gewöhnlichen Lichte und unter der Kaliumbichromatglocke, in allen Kulturen im allgemeinen etwas früher und rascher bei den geschälten Samen. Während der Entwicklung des Keimlings erfolgte auch, ausgehend von der organischen Basis eine immer weiter gegen die Spitze vorschreitende intensive Grünfärbung von Ober- und Unterseite der ausgebreiteten Keimblätter. Im gemischten und im gelben Lichte erfolgte die Ergrünung rascher und intensiver als im blauen Lichte, an allen geschälten Samen früher als an den ungeschälten. An den im Dunkeln entstandenen Keimpflanzen enthielten weder Achse und Blätter Chlorophyll, noch war eine weitere Ergrünung der freien oder von der Samenhaut bedeckten Keimblätter erfolgt. Als die etiolierten Keimpflanzen dem Lichte ausgesetzt wurden, ergrüntten nicht nur die jüngsten Achsenteile und Blätter, sondern auch die Keimblätter, deren vollständige Ergrünung in wenigen Tagen vor sich ging. Es geht daraus wohl hervor, daß außer der Lichtwirkung auch die bei der Keimung stattfindenden Lösungsvorgänge im Gewebe der Keimblätter bei der vollständigen Ergrünung der Kotyledonen im Lichte von Bedeutung sind. Daß aber vollständige Ergrünung nicht nur im Gefolge der anderen Keimungserscheinungen stattfindet, wie Lopriore annimmt, hat sich bei anderen Versuchen gezeigt. Ruhende Samen mit 1- oder x-förmig gerissenen Tegumenten ergrünen allerdings nach mehrtägiger Belichtung, wie Lopriore angibt, nicht. Werden aber solche oder geschälte Samen wenig angefeuchtet in Glasdosen belichtet, so erfolgt keine Keimung, im Laufe von 3—4 Wochen aber dennoch eine starke Ergrünung bis gegen den Scheitel der Kotyledonen hin. Ebenso ergrüntten, freilich erst nach längerer Zeit, isolierte Keimblätter, und zwar sowohl im gemischten wie auch im gelborange und blauen Lichte, während bei Lichtabschluß jede weitere Chlorophyllbildung unterblieb. Nach einigen Monaten waren einzelne dieser belichteten Kotyledonen fast dunkelgrün gefärbt. Auf feuchtem Filtrierpapier oder in Sägespänen halten sich dieselben sehr lange; noch jetzt (10. III. 1905), also 13 $\frac{1}{4}$ Jahre nach Beginn des Versuches sind eine Anzahl derselben völlig gesund.

Die Untersuchung einiger derselben hat am 15. II. 1905 ergeben, daß die Grünfärbung von der subepidermalen Zellschicht aus (Fig. 7) 5—10 Zellschichten weit nach innen vorgeschritten ist. Besonders intensiv ist die Ergrünung an den beiden Kanten; auch im Inneren des Keimblattgewebes sind in einzelnen Zellen, namentlich in der Umgebung der leitenden Stränge, die Leukoplasten der Stärkekörner ergrünt. Der Stärkegehalt dieser Keimblätter hat, wie der Vergleich mit Alkoholmaterial frischer Samen ergibt, beträchtlich abgenommen. Im Innern der Keimblätter sind einzelne Zellen fast stärkefrei, die Stärkekörner anderer Zellen sind kleiner geworden; ihre Substanz ist teilweise bei der Atmung verbraucht worden.

Die Untersuchung von Schnitten ergibt, daß nach der vollständigen Ergrünung der Kotyledonen infolge langer Belichtung der Unterschied in der Gestaltung und Größe der ergrünten Körner von Außen- und Innenseite der Keimblätter noch auffallender geworden ist. Fig. 11 stellt eine subepidermale Zelle von der Außenseite dar. Die ergrünten Körner, von denen einige in Fig. 12 bei 860 facher Vergrößerung gezeichnet sind, haben ebenfalls an Größe abgenommen; die grüne Leukoplastenschicht ist dicker geworden, was namentlich an den zusammengesetzten Körnern (Fig. 12) gut wahrzunehmen ist. Läßt man Schnitte längere Zeit in Wasser liegen, so sterben die Stärkebildner ab, ihre Substanz zieht sich zusammen (Fig. 13) und sitzt in Form von Kappen von zunächst noch grüner, später von braungelber Farbe den Stärkekörnern auf. Fig. 14 gibt das Bild einer Zelle der zweiten subepidermalen Zellschicht von der Keimblatt-Innenseite. Der Durchmesser der grünen Körner (Fig. 15) beträgt wie früher 2—5 μ . Die große Mehrzahl hat die Gestalt niederer Scheiben von kreisförmigem Umriß angenommen. Zusammengesetzte Körner sind seltener als in den entsprechenden Zellen von im Juni 1903 fixierten Kotyledonen reifer Samen. Bei Jodreaktionen färben sie sich gelbbraun; ein Stärkekern fehlt den meisten derselben. Sie bestehen offenbar nur noch aus protoplasmatischer Substanz, können also wohl als Chloroplasten oder wenn man will, als stärkefreie, ergrünte Leukoplasten bezeichnet werden.

Fassen wir die Ergebnisse der vorstehenden Mitteilung kurz zusammen, so geht aus denselben hervor, daß die während der Fruchtreife von *Eriobotrya japonica* erfolgende Grünfärbung der Samen von der Plumula des Embryo ausgeht und von dieser organischen Basis aus auf der Innen- und Außenseite der Keimblätter vorschreitet. Sie erfolgt wohl unabhängig vom Lichte durch Ergrünen von Stärkebildnern. Bei längerer Einwirkung gemischten oder homogenen Lichtes findet eine vollständige Ergrünung der Keimblätter ruhender Samen von Keimpflanzen, ebenso von isolierten Kotyledonen statt; im Dunkeln unterbleibt diese Ausbreitung der Ergrünung vollständig.

Figurenerklärung zu Tafel II.

- Fig. 1—3. Same aus reifer zweikerniger Frucht nach Entfernung der Samenschale, in Fig. 1 von der konvexen Außenfläche, in Fig. 2 von der abgeflachten Berührungsfläche und in Fig. 3 von der Basis gesehen. Die durch eine seichte aber scharfe Furche begrenzte Basalkuppe sowie die Fugenlinie der Kotyledonen sind grün, der von zahlreichen feinen Rinnen und Gruben durchsetzte übrige Teil der Oberfläche ist von gelblich-grüner Färbung. Vergr. 1_{1} .
- Fig. 4. Querschnitt durch die geschlossenen Keimblätter eines reifen Samens in ungefähr gleichem Abstand von Basis und Spitze. Eine hellgrüne Färbung der aufeinanderliegenden Kotyledonarflächen ist schon von bloßem Auge zu erkennen. Vergr. 1_{1} .
- Fig. 5 u. 6. Kotyledonen eines reifen Samens aus einer zweikernigen Frucht) auseinandergelegt und mit der glatten Innenfläche nach vorn dargestellt. Der Embryo ist bei der Trennung der Keimblätter zerrissen und liegt auf dem in Fig. 5, teils auf dem in Fig. 6 dargestellten Keimblatt. Die Grünfärbung der Keimblattinnenseite ist am intensivsten an der Basis, erstreckt sich aber, besonders in einem medianen Streifen bis zur Spitze hin. Die Blättchen der Plumula (Fig. 5) sind dunkelgrün, das Stengelchen erscheint durch Haarbildungen braun gefärbt. Vergr. 1_{1} .
- Fig. 7. Querschnitt durch ein völlig ergrüntes Keimblatt eines Samens aus einer zweikernigen Frucht. (Kotyledonen vom Juni 1903 bis März 1905 in Schalen auf feuchtem Filtrierpapier am Fenster aufbewahrt; gez. am 15. Februar 1905). Grünfärbung des subepidermalen Gewebes an der gesamten Oberfläche und einiger innerer Gewebekomplexe, welche leitende Elemente umgeben. Vergr. 1_{1} .
- Fig. 8. Epidermiszellen und subepidermale Zellen von einem Längsschnitt durch die glatte und intensiv grüne Basalkuppe eines reifen Samens. In den Zellen der ersten bis dritten subepidermalen Schicht finden sich zahlreiche einfache und zum Teil auch zusammengesetzte grün gefärbte Körner von 2—5 μ Durchmesser. Erst von der dritten Schicht an einwärts finden sich neben den an Zahl abnehmenden grünen Körnern farblose aber bedeutend größere Körner (Stärkekörner mit nicht ergrüntem Stärkebildern). Vergr. 50_{1} .
- Fig. 9. Epidermis und subepidermale Zellen von einem Querschnitt durch die durch einen Riß der Samenschale teilweise entblötte und ergrünte Außenfläche eines Keimblattes in gleichem Abstand von Basis und Scheitel. Vollständige Ergrünung der Körner der ersten Zellschicht; in den Zellen der zweiten Zellschicht sind namentlich die Leukoplasten der kleineren Stärkekörner ergrünt. Vergr. 50_{1} .
- Fig. 10. Querschnitt durch einen Kotyledon in ungefähr gleichem Abstand von Basis und Spitze; Epidermis- und subepidermale Zellen von der Innenseite der Keimblätter. Im Vergleich zu den inneren Zellschichten nimmt die Größe der Stärkekörner in den subepidermalen Zellen dieser Seite nur unbedeutend ab. Etwa $\frac{2}{3}$ derselben sind ergrünt; in der basalen Region der Innenseite erstreckt sich die Grünfärbung über alle Körner von 1—4 Zellschichten. Vergr. 50_{1} .
- Fig. 11. Epidermiszellen und subepidermale Zelle von der Innenseite des in Fig. 7 dargestellten Schnittes durch einen völlig ergrüntem Kotyledon (gez. 15. II. 1905). Die Größe der Körner hat vom Juni 1903 bis 15. Februar 1905 nur unbedeutend abgenommen. Vergr. 720_{1} .
- Fig. 12. Einzelne einfache und zusammengesetzte Stärkekörner mit ihren ergrüntem Bildern. Vergr. 800_{1} .
- Fig. 13. Stärkekörner mit abgestorbenen und zum Teil zu dickeren Kappen zusammengezogenen Leukoplasten (Einwirkung von Wasser). Vergr. 800_{1} .

Fig. 14. Zelle der zweiten subepidermalen Schicht von der Außenseite des in Fig. 7 dargestellten Schnittes durch einen völlig ergrüntem Kötyledon (gez. 15. 11. 1905). Die Chloroplasten (ein Stärkekorn ist in denselben nicht mehr nachweisbar, sie können daher entweder als stärkeleere, völlig ergrünte Leukoplasten oder auch als Übergangsform zwischen Stärkekörnern und eigentlichen Chloroplasten aufgefaßt werden) sind fast ausnahmslos von scheibenförmiger Gestalt, zusammengesetzte Formen sind selten. Vergr. $720\times$.

Fig. 15. Scheibenförmige Chloroplasten, völlig ergrünt und ohne Stärkekern aus einer subepidermalen Zelle von der Außenseite eines völlig ergrüntem Kötyledons. Durchmesser der Körner gewöhnlich $3,5-8\ \mu$. Vergr. $860\times$.

Über den Chemotropismus der Wurzel.¹⁾

Von

Maurice Lilienfeld.

(Mit 23 Abbildungen im Text.)

I. Einleitung und Literatur.

Unter dem Chemotropismus der Wurzel versteht man eine Krümmungsbewegung der wachsenden Wurzelspitze nach einer chemischen Reizquelle hin oder von dieser hinweg.

Es ist insbesondere für viele freibewegliche Organismen festgestellt worden, daß sie der ihnen dargebotenen Nahrung nachgehen können, indem diese Nahrung (als chemischer Stoff) je nach seiner chemischen Qualität oder nach seiner Quantität auf den Organismus einen richtenden Reiz ausübt. Derartige Orientierungsbewegungen sind (in biologischer Hinsicht) für die Pflanzen von sehr hervorragender Bedeutung, und wir begegnen ihnen fast in jedem Entwicklungsstadium sehr vieler Pflanzen. Sie spielen eine hervorragende Rolle bei den Befruchtungsvorgängen, von welchem beispielsweise die Sexualvorgänge bei den *Archegoniaten* erwähnt sein mögen. Daß die Spermatozoiden bei dieser Pflanzenfamilie nicht durch Zufall in die Eizelle gelangen, sondern daß sie durch chemische Reizwirkungen angelockt werden, ist von Pfeffer²⁾ exakt nachgewiesen worden. Pfeffer hat auch festgestellt, daß das Archegonium der Farne zur Anlockung der Samenfäden apfelsaure Salze ausscheidet³⁾, während z. B. bei *Funaria*, deren Befruchtungsvorgang ebenfalls von Pfeffer⁴⁾ studiert wurde, der (in dem aus den Bauch- und Halskanalzellen entstandenen Schleim enthaltene) Rohrzucker, die Bewegungsrichtung der auf den Archegoniumhals zusteuern den Spermatozoiden, bestimmt.

¹⁾ Vergl. auch Ber. d. Deutschen Bot. Ges. XXIII, 1905, Heft 2, S. 91–96, Vorläufige Mitteilung über den Chemotropismus der Wurzel.

²⁾ Pfeffer: Unters. bot. Inst. Tübingen, I, 303.

³⁾ Pfeffer: l. c.

⁴⁾ Pfeffer: l. c.

Overton¹⁾ und Haberlandt²⁾ haben es wahrscheinlich gemacht, daß die Kopulationsschläuche der *Spirogyra* durch chemischen Reiz zusammengeführt werden. Ähnliche Beispiele sind vielfach in der Literatur erwähnt und durch die Untersuchungen von Brefeld, Büsgen, de Bary, Frank, Hartig, Marshall-Ward, Reinhardt, Woronin, Zopf und mehrerer anderer Forscher (vgl. Pfeffer³⁾) bekannt geworden.

Auch die Eigenschaft der Samen von *Orobanchen* und *Lathraea*, nur auf der Wurzel ihrer Wirtspflanze zu keimen, ist, wie Koch⁴⁾ und Heinrieh⁵⁾ wahrscheinlich gemacht haben, auf chemische, von der Wurzel der Nährpflanze ausgehende Reize zurückzuführen, und solche Reize scheinen auch für die Fortentwicklung der Sporen gewisser Pilze nötig zu sein.⁶⁾

Auch für *Bakterien*, *Flagellaten*, *Votrocineen* und die Schwärmsporen von *Saprolegnia* sind durch chemische Stoffe verursachte Reizbewegungen bekannt geworden.⁷⁾ Von anorganischen Stoffen waren hier namentlich die Kaliumsalze und die Phosphate wirksam, von organischen das Pepton und das Asparagin.

Daß chemische Reize für die Wachstumsrichtung der Pollenschläuche maßgebend sein dürften, wissen wir aus den Arbeiten von Straßburger⁸⁾ und Molisch.⁹⁾ Letzterer stellte beispielsweise fest, daß die Pollenschläuche zahlreicher Gewächse den Ausscheidungen des Gynäceums, namentlich denen der Narbe gegenüber, chemotrop sind.

Die durch Molisch festgestellte Reizbarkeit der Pollenschläuche durch einseitig diffundierende chemische Stoffe ist durch die interessanten Untersuchungen von Miyoshi¹⁰⁾ und

1) Overton: Über den Konjugationsvorgang bei *Spirogyra*. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, III, 1888.)

2) Haberlandt: Zur Kenntnis der Konjugation bei *Spirogyra*. (Sitz.-Ber. d. kaiserl. Akademie d. Wiss. in Wien, Bd. XCIX, 1890.)

3) Pfeffer: Pflanzenphysiologie, 1904.

4) Koch: Entwicklungsgeschichte d. Orobanchen. Heidelberg 1887, S. 3.

5) Heinrieh: Ber. d. bot. Ges., Gen.-Vers. 1894, S. 126.

6) de Bary: Pilze 1894, S. 376.

Bennecke: Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 28, 1895, S. 501.)

7) Pfeffer: l. c. 2, 1888, S. 582.

Stange: Bot. Ztg. 1890, S. 107.

Wortmann: Zur Kenntnis d. Reizbewegungen. (Bot. Ztg. 1887, S. 812.)

8) Strasburger: Über fremdartige Bestäubung. (Pringsheims Jahrb. f. Bot. XVII, 1886, S. 92.)

9) Molisch: Zur Physiologie des Pollens etc. (Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. CII, Abt. I, S. 423 ff.) u. über die Ursachen d. Wachstumsrichtung etc. (daselbst, Januar 1889, No. II, S. 11.)

10) Miyoshi: Chemotropismus der Pilze. (Bot. Zeit. 1894, S. 1—27.)

Derselbe: Über Reizbewegungen d. Pollenschläuche. (Flora, 1894, S. 76—94.)

durch die Versuche von Lidfors¹⁾ in glänzender Weise bestätigt worden, und ist es hauptsächlich aus den Untersuchungen Miyoshi's bekannt, von welcher entscheidender Bedeutung die chemotropischen Reize für das Eindringen der Parasiten in die Wirtspflanze oder das Nährsubstrat sind.

Als nämlich Miyoshi Blätter von *Tradescantia* mit der Lösung des zu untersuchenden Stoffes injizierte und auf der befeuchteten Epidermis Pilzsporen aussäte, krümmten sich die Pilzfäden in die Spaltöffnungen, aus denen der injizierte Stoff nach außen diffundierte, hinein, wenn dieser Stoff positiv chemotropisch wirkte, während sie z. B. nach Injektion des Blattes mit Wasser, unbeeinflusst über die Spaltöffnungen des Blattes hinwegwuchsen. Miyoshi untersuchte eine große Menge von Stoffen in verschiedener Konzentration und hat festgestellt, daß einige als gute, andere als mäßige Lockmittel anziehend wirkten, während wiederum andere, wenn sie überhaupt eine Wirkung ausübten, zu einer Abstoßung führten. Ammonphosphat und andere Ammonverbindungen, Phosphate im Allgemeinen, Pepton, Asparagin und Zucker waren gute Lockmittel: freie Säuren und Alkalien, gewisse Salze wie Kalisalpeter, Magnesiumsulfat, weinsaures Kalium und Natrium wirkten auch in schwacher Konzentration abstoßend. Gegenüber einer Reihe von Stoffen, z. B. gegenüber Glycerin, verhielten sich die Pilze und Pollenschläuche dagegen indifferent. Miyoshi's Feststellung, daß die untersuchten Pilze sich nicht allen Stoffen gegenüber gleich verhalten, erscheint begreiflich, ebenso der von ihm erwähnte Umstand, daß für den Verlauf der Ablenkung die Konzentration des jeweilig untersuchten Stoffes maßgebend ist. Er erkannte, daß die Resultate von den Konzentrationsdifferenzen, die der Diffusionsstrom schafft, abhängig sind. „Bei Abnahme der Konzentration eines positiv-chemotropisch wirkenden Stoffes sinkt die Stärke der Anziehung und verschwindet, während bei zu starker Zunahme im Gegenteil Abstoßung eintritt. *Mucor stolonifer* z. B. verhielt sich bei einer 2^oigen Rohrzuckerlösung stark positiv chemotropisch, bei 0,1 % war die Wirkung erheblich schwächer, auf noch verdünntere Lösungen reagierte der Pilz überhaupt nicht. Stieg aber die Konzentration über 2^o%, so stieg auch die anziehende Wirkung bis zu einem Maximum, bei 15, 20 und 30 % wurde sie jedoch wieder schwächer, um schließlich bei 50 % einer Repulsionswirkung Platz zu machen.“

Ähnliche Reizkrümmungen stellte Molisch²⁾ bei Wurzeln fest. Er gelangte zu dem Resultate, daß die Wachstumsrichtung der Wurzeln durch einseitige Einwirkung verschiedener Stoffe in ganz bestimmter Weise beeinflußt wird. Molisch operierte mit Gasen, aus welchem Grunde die bei seiner Versuchsanordnung eingetretenen Krümmungen als aerotropische anzusprechen sind.

¹⁾ Lidfors: Berichte der bot. Ges. 17. 1899. S. 236.

²⁾ Molisch: Über die Ablenkung der Wurzeln etc. (Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. XC. 1884. Abt. I. S. 111 ff.)

zumal er fand, daß sich die in sauerstoffarmer Luft befindlichen Wurzeln nach dem sauerstoffreicheren Gasgemisch krümmten, sich also positiv-aerotropisch verhielten. Außerdem rief nach diesem Forscher die einseitige Darbietung von Kohlensäure, Ätherdampf, Kampferdampf, Chlor, Chlorwasserstoffgas, Leuchtgas etc. eine negativ-tropistische Wurzelkrümmung hervor und wurde diese auch an dekapitierten Wurzeln beobachtet.

Nun kennen wir bereits in dem sogenannten Traumatotropismus eine Art von Krümmungen, die von Darwin¹⁾ entdeckt, von Spalding²⁾ und Wiesner³⁾ eingehend studiert wurde und durch einseitige Verletzung der Wurzelspitze, z. B. durch Ätzen hervorgerufen wird. Da man eine solche Krümmung durch verschiedene Mittel hervorrufen kann, so war es nicht unwahrscheinlich, daß die von Molisch angewandten, in hohem Grade schädlichen Gase eine solche Krümmung hervorgerufen hatten, zumal es Molisch selbst gelungen war,⁴⁾ den Hydrotropismus auf die Darwinsche Krümmung zurückzuführen. Bei der Anwendung der vorgenannten Gase bestreitet aber Molisch, daß ein Spezialfall der Darwinschen Krümmung vorliegt und kommt schließlich zu einem Ergebnis, welches er dahin zusammenfaßt, daß, wenn einer wachsenden Wurzel gewisse Stoffe einseitig dargeboten werden, die Wurzel von ihrer normalen Wachstumsrichtung in bestimmter Weise abgelenkt wird, daß ferner die Wurzel gegen verschiedene Stoffe in verschiedenem Grade empfindlich ist, und daß die Wirkung, wie dies bereits Miyoshi⁵⁾ für Pilze und Pollenschläuche festgestellt hatte, von der Konzentration abhängig ist. Die durch Gifte hervorgerufene positive Krümmung kommt nach seiner Ansicht dadurch zustande, daß die konkave Wurzelseite geschädigt wird und infolge dessen weniger in die Länge wächst, als die Gegenseite. Aus dem Umstande, daß geköpfte Wurzeln genau so auf chemische Stoffe reagieren wie unverletzte, folgert Molisch, daß der Chemotropismus als eine paratonische Mutation anzusehen ist, bei welcher die äußere Ursache die wachsende Region direkt beeinflußt und nicht, wie bei dem Geo- oder Hydrotropismus erst unter der Intervention der Wurzelspitze. Obwohl nun die Wurzel in der Natur unter normalen Bedingungen keine Gelegenheit finden wird, auf die von Molisch angewandten schädlichen Gase zu reagieren, da sie dieselben im Nährboden nicht antrifft, schließt dieser Forscher aus den Ergebnissen seiner Versuche, daß die Wurzel das Vermögen besitzt, nährstoffhaltige Orte aufzusuchen, und sich denselben zuwenden wird. Nicht mit Unrecht hebt Pfeffer⁶⁾ her-

1) Darwin: Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, deutsch von Carns. Stuttgart 1881.

2) Spalding: Traumatropism of roots. (Annals of Botany, 8. 1894. 423.)

3) Wiesner: Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.

4) Molisch: Untersuchungen über Hydrotropismus. (Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. LXXXIX. Abt. I. S. 31—34.)

5) Miyoshi l. c.

6) Pfeffer: Pflanzenphysiologie. Bd. II. 1904. S. 586.

vor, daß es eingehender Studien bedarf, inwieweit solche Reizungen eine Rolle bei den Orientierungsbewegungen der Wurzeln im Wasser und im Boden, also unter natürlichen und normalen Wachstumsbedingungen spielen.

Größeres Interesse bieten Untersuchungen über das Verhalten der Wurzeln gegenüber Nährsalzen oder solchen Stoffen, die entweder unter natürlichen Verhältnissen in dem Erdboden enthalten sind oder demselben künstlich zugeführt werden. Würden nämlich chemische Stoffe sowohl durch ihre Qualität als auch durch ihre Quantität einen richtenden Reiz auf die fortwachsende Wurzel ausüben, so wäre hiermit ein wichtiges Anpassungsvermögen der Pflanzen an ihre Ernährungsbedingungen festgestellt. Dieses Anpassungsvermögen wäre durchaus erklärlich, wenn man sich den großen Nutzen vor Augen hält, welchen die Wurzel aus einer Befähigung, sich nützlichen Stoffen zuzuwenden und von schädlichen abzuwenden, ziehen könnte.

Eine Feststellung der vorerwähnten Anpassungsfähigkeit würde nichts Absonderliches darbieten, zumal es seit langem bekannt ist, daß beispielsweise der Erdboden, je nach seiner chemischen Beschaffenheit, die Formation des Wurzelsystems, dessen hauptsächliche Aufgabe in der Versorgung der Pflanze mit ausreichender Nahrung liegt, in hohem Grade beeinflusst. So breiten sich bekanntlich die in einem zu trockenen Boden schlecht wachsenden Wurzeln bei einseitiger Trockenheit in den feuchteren Bodenpartien aus, nach denen sie zudem durch den Hydrotropismus gelenkt werden. An den Wurzelträgern von *Selaginella* wird erst durch genügende Feuchtigkeit z. B. die Produktion von Wurzeln veranlaßt,¹⁾ und ohne Zweifel dürften dieselben Umstände die reichliche Verästelung der Luftwurzeln erst mit dem Eindringen in den Erdboden verursachen.²⁾ Derartige Beeinflussungen des Wurzelsystems sind auch vielfach bei Pflanzen beobachtet worden, deren Wurzeln in ihrer chemischen Zusammensetzung voneinander verschiedene und miteinander abwechselnde Bodenschichten durchwachsen. Im allgemeinen ruft ein besserer Boden zugleich eine reichlichere Entwicklung des Wurzelsystems hervor.³⁾ Bei den an die Scholle gefesselten Pflanzen ist deshalb ein derartiges Anpassungsvermögen mit der Absicht auf die Gewinnung der Nahrung durchaus verständlich.

Die Beobachtung in freier Natur ist allerdings infolge der Undurchsichtigkeit des Erdbodens und infolge der meistens sehr starken Ausbreitung des Wurzelsystems sehr erschwert. Auch ist es schwierig, in Versuchen Verhältnisse herzustellen, welche

¹⁾ Pfeffer: Arbeiten d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. 1, 1871, S. 97.

²⁾ Schimper: Bot. Zentralbl. 1884, Bd. 17, S. 285 und Bot. Mitteilg. a. d. Tropen, 1888, Heft 2.

³⁾ Nobbe: Versuchsstationen Bd. IV, 1862, S. 217 und Bd. X, 1868, S. 91.

Stohmann: Jahresberichte d. Agrikulturchemie, 1868/69, S. 242.

Höveler: Jahrbuch f. wiss. Bot. Bd. 24, 1892, S. 294.

A. B. Frank: Bot. Ztg. 1893, p. 453.

Thiel: Mitget. bei Sachs, Exper.-Phys. 1865, S. 178.

denen in freier Natur vollkommen entsprechen. Aus diesem Grunde haben es jüngst Newcombe und Rhodes¹⁾ unternommen, das Verhalten der Wurzel gegenüber chemischen Stoffen zu untersuchen, die ihr in Gelatine dargeboten werden.

Diese Forscher zogen in den Bereich ihrer Untersuchungen die Wurzeln von Keimlingen von *Lupinus albus* und *Cucurbita Pepo* und machten folgende Beobachtungen:

Würden bei einer Durchschnittstemperatur von $23^{\circ} 5-7$ ein lange Wurzeln der Keimlinge von *Lupinus albus* in einer dunklen Dampfkammer zwischen zwei aus 6%iger Gelatine und destilliertem Wasser bereiteten Blöcken derart befestigt, daß die Blöcke von beiden Seiten die Wurzeln berührten, so wuchsen nach 24 Stunden sämtliche Wurzeln in einen dieser Blöcke ein und zwar in denjenigen, welcher durch Auflösung von Gelatine in einer 0,28%igen Lösung von trockenem Natriumphosphat (Na_2HPO_4) in destilliertem Wasser bereitet worden war, während der andere Block dieses Salz nicht enthielt und lediglich aus einer erstarrten 6%igen Lösung von Gelatine in destilliertem Wasser bestand. Der Krümmungswinkel betrug etwa 45° . Dieselbe Erscheinung trat bei Anwendung einer 1,5%igen Lösung von Natriumphosphat ein: die in den dieses Salz enthaltenden Block eingedrungenen *Lupinus*-Wurzeln waren aber abgestorben; während schon bei einer Konzentration von 2% dieses Salzes die Wurzeln bereits nach einigen Stunden, ohne weiter gewachsen zu sein, abgestorben waren.

Obwohl nun diese Erscheinung erklärlich sein könnte, da es bereits aus den Untersuchungen von Rothert²⁾ bekannt war, daß einige freischwimmende Organismen in Lösungen hineinschwimmen, deren hoher osmotischer Druck ihren Tod herbeiführt, und da Pfeffer³⁾ festgestellt hat, daß die chemotropische Reizwirkung eines Stoffes keineswegs seinem Nährwert entspricht, und daß die Pflanzen nach den bisherigen Erfahrungen kein ausgesprochenes Wahlvermögen zwischen nützlichen und schädlichen Stoffen besitzen, war die vorerwähnte Reaktion der Wurzel bei Anwendung eines 1,5% Natriumphosphat enthaltenden Gelatineblocks eine auffällige. Denn sind die Krümmungen, welche dieses Salz bei der *Lupinus*-Wurzel hervorgerufen hat, auf chemotropische Reize zurückzuführen, und besitzt die *Lupinus*-Wurzel, wie dies aus dem Versuch mit 0,28% dieses Salzes hervorging, ein Anpassungsvermögen, so war zu erwarten, daß bei Darbietung dieses Salzes in einer für die Wurzel unzuträglichen Konzentration, eine Abwendung

¹⁾ Newcombe and Rhodes: Chemotropism of roots. (The Botanical Gazette Vol. XXXVII. 1904. No. 1. S. 23-35.)

²⁾ Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. (Flora 88. 1901. 409.)

³⁾ Pfeffer, l. c. S. 584.

Stahl, Zur Biologie der Myxomyceten. (Bot. Ztg. 1884. S. 145.)

derselben, also eine negative chemotropische Krümmung stattfinden werde. Sonst könnte die durch Natriumphosphat hervorgerufene Krümmung eher oder zumindest ebensogut eine traumotropische oder eine osmotropische gewesen sein. Daß die durch dieses Salz hervorgerufene Krümmung aber eine chemotropische gewesen ist, schließen Newcombe und Rhodes aus dem Umstande, daß bei Anwendung eines 0,01% Kupferacetat enthaltenden Gelatineblocks, eine Abwendung der gut gewachsenen Wurzeln von dem dieses giftige Salz enthaltenden Block stattgefunden hat, sodaß diese Krümmung als eine negativchemotropische anzusprechen sei. Wurde bei den Versuchen das Natriumphosphat durch andere Nährsalze, wie Ammonitrat, Kalisalpeter, Kalziumnitrat und Magnesiumsulfat ersetzt, so wandten sich die Wurzeln von dem diese Salze enthaltenden Block in höherem oder geringerem Maße ab. Die Wurzeln von *Cucurbita Pepo* verhielten sich allen diesen Salzen gegenüber dagegen völlig indifferent.

Newcombe und Rhodes schließen aus den vorerwähnten Resultaten, daß die Wurzel von *Lupinus albus* gegen chemische Reize empfindlich zu sein scheine, daß das Natriumphosphat eine positive chemotropische Krümmung derselben hervorrufe, während die Abwendung der Wurzel von salpetersaurem Ammon, salpetersaurem Kali und salpetersaurem Kalk und ebenso von schwefelsaurer Magnesia ebensogut als chemotropisch wie als traumotropisch angesehen werden könne. Die anziehende Wirkung bei Anwendung von Natriumphosphat dürfte nach Ansicht dieser Forscher dem $\text{PO}_4\text{-Jon}^{\text{b}}$ zuzuschreiben sein.

Die Versuchsanordnung der beiden letztgenannten Autoren gibt zu großen Bedenken Veranlassung und schließt, wie ich mich überzeugen konnte, bedeutende Fehlerquellen ein, sodaß nach meiner Ansicht die Resultate, welche Newcombe und Rhodes erhielten, einen sicheren Schluß auf die wahre Ursache der eingetretenen Krümmungen der Wurzel und auf die Ursache des gänzlichen Ausbleibens derselben bei einzelnen Salzen, insbesondere aber bei der Wurzel von *Cucurbita Pepo* nicht zulassen. Der Umstand, daß die Versuchsverhältnisse den natürlichen Wachstumsbedingungen nicht im entferntesten ähnlich sind, ließ berechtigte Zweifel darüber aufkommen, ob, angenommen, daß die durch Newcombe und Rhodes festgestellten Krümmungen als chemotropische Reizerscheinungen anzusehen sind, die Wurzel auch in der Ackererde oder wenigstens unter annähernd ähnlichen Verhältnissen sich ebenso wie zwischen zwei Gelatineblöcken verhalten werde. Ein prinzipieller Unterschied liegt nämlich darin, daß die Wurzel zwischen den Gelatineblöcken wegen Mangels an Sauerstoff, der ihr in der gut durch-

^b) Stange, Bot. Ztg. 48, 1890, 124.

Buller, Annals of Botany 14, 1900, 558.

lüfteten Ackererde allseits zur Verfügung steht, positive aerotropische Krümmungen hat ausführen können, zumindest aber unter dem Einflusse dieses Reizes stehen mußte, was sehr wesentliche Fehlerquellen verursachen konnte. Andererseits gab der Widerstand, den die Oberfläche des Gelatineblocks der eindringenden Wurzel entgegensetzte, zu beträchtlichen Störungen Veranlassung. Die Hauptfehlerquelle konnte aber darin liegen, daß von dem einen chemischen Stoff enthaltenden Gelatineblock nach dem andern nur destilliertes Wasser enthaltenden (und beide Blöcke lagen dicht aneinander), ein Hinüberdiffundieren stattfand, sodaß, da diese Diffusion zweifelsohne rascher als das Wachstum der Wurzeln stattfinden mußte, feinere Reizerscheinungen für die Beobachtung gänzlich verloren gehen konnten. Es war ferner nicht außer acht zu lassen, daß zwei verschiedene Wirkungen auseinander zu halten sind, nämlich wirklich positive oder negative chemotropische Reizkrümmungen und andererseits Krümmungen, die ausschließlich der Schädigung der Wurzel zuzuschreiben sind. Die Bedingungen für das Zustandekommen solcher Schädigungen waren vorhanden; denn die Wurzel war bei der Versuchsanordnung von Newcombe und Rhodes einseitig in ständiger Berührung mit dem Gelatineblock, der von dem untersuchten Stoff Mengen enthielt, die einerseits in dem gleichen Volumen-Erdboden in der Natur kaum anzutreffen sind, andererseits aber ausreichend sind, um die Wurzel empfindlich zu schädigen und deren Wachstum wenigstens einseitig zu verzögern oder gänzlich aufzuheben. Ein Analogon hierfür bietet ja das von Molisch¹⁾ festgestellte Verhalten der Wurzel gegenüber schädlichen Gasen. Schließlich mag auch noch darauf hingewiesen werden, daß auch die osmotischen Wirkungen nicht ausgeschlossen werden konnten. Bekanntlich kann nämlich auch die osmotropische Reizung Krümmungsbewegungen hervorrufen, und da diese nicht von der chemischen Qualität, sondern von der osmotischen Wirkung abhängt, so muß ein jeder Körper nach Maßgabe seiner osmotischen Leistung wirken. Mit Zunahme der Konzentration wird die osmotische Wirkung gesteigert, und sofern durch diese eine tropistische Reizung bewirkt wird, liegt eine osmotropische Reaktion vor, die, da sie gleichzeitig mit der chemotropischen auftreten kann, von dieser streng zu scheiden ist. Newcombe und Rhodes waren sich dessen sehr wohl bewußt, daß bei ihrer Versuchsanordnung alle Vorbedingungen für das Zustandekommen osmotropischer Reizerscheinungen vorhanden waren und aus diesem Grunde haben sie auch in dieser Richtung Untersuchungen angestellt.

Um nun die Frage, worin der Reizanlaß bei der Versuchsanordnung von Newcombe und Rhodes besteht, mit Sicherheit zu beantworten, und um festzustellen, ob und inwiefern die Pflanzenwurzeln ein Anpassungsvermögen an ihre Ernährungs-

¹⁾ Molisch, 1884, l. c.

bedingungen besitzen und chemotropisch reizbar sind, unternahm ich es, eine Reihe von Versuchen über den Chemotropismus der Wurzel anzustellen.

Ich zog in den Bereich meiner Untersuchungen die Wurzeln der Keimlinge von

<i>Lupinus albus</i>	—	<i>Genistaceae</i> ,
<i>Vicia faba</i>	}	<i>Viciae</i> ,
<i>Vicia villosa</i>		
<i>Ervum Lens</i>		
<i>Pisum sativum</i>		
<i>Cicer arietinum</i>		
<i>Phaseolus vulgaris</i>	—	<i>Phaseolaceae</i> ,
<i>Lepidium sativum</i>	}	<i>Cruciferae</i> ,
<i>Raphanus sativus</i>		
<i>Raphanus oliferus</i>		
<i>Brassica napus</i>		
<i>Cucurbita Pepo</i>	—	<i>Cucurbitaceae</i> ,
<i>Helianthus annuus</i>	—	<i>Compositae</i>
<i>Zea Mays</i>	—	<i>Gramineae</i>

und untersuchte deren Verhalten gegenüber einer großen Anzahl von chemischen Stoffen unter Anwendung nachstehend beschriebener Methoden:

II. Methodisches.

Die Methode, nach welcher ich meine ersten Versuche anstellte, war der von Newcombe und Rhodes angewandten ähnlich.

Zwischen zwei Gelatineblöcken, bereitet aus 6%iger möglichst reiner Gelatine mit destilliertem Wasser, von denen der eine das zu untersuchende Salz enthielt und welche Blöcke, um heliotropische Reizerscheinungen auszuschließen in einer dunklen Dampfchamber dicht nebeneinander gestellt wurden, wurden in einer Reihe in feuchtem Sägemehl vertikal erwachsende Keimlinge von *Lupinus albus* oder von den anderen vorerwähnten Pflanzen derart angeordnet, daß die Wurzeln von beiden Seiten mit den besagten Blöcken in Berührung standen, die Kotyledonen aber frei hervorragten. Dies wurde dadurch erreicht, daß die Wurzeln durch in dünne Korkplatten gebohrte Löcher hindurchgesteckt wurden. Die Korkplatten ruhten auf den beiden nebeneinanderstehenden Blöcken.

Fig. 1 der umstehenden Zeichnung stellt einen senkrechten Schnitt durch die Gesamtanordnung dar, Fig. 2 dagegen ist ein senkrechter Schnitt durch die Gelatineblöcke mit der darauf ruhenden Korkplatte und einem Lupinuskeimling in seiner Lage bei der Versuchsanordnung, während Fig. 3 eine photographische Aufnahme der Anordnung, von welcher Fig. 2 einen senkrechten Schnitt veranschaulicht, darstellt.

In einer teilweise mit Wasser gefüllten Porzellanschale *a* wurde auf einen Untersatz *b* eine Glasplatte *c* gelegt und auf diese die beiden aus 6%iger Gelatine mit destilliertem Wasser bereiteten Gelatineblöcke *d, d* gebracht. Zur Herstellung der Gelatineblöcke bediente ich mich parallelepipedischer Glasgefäße,

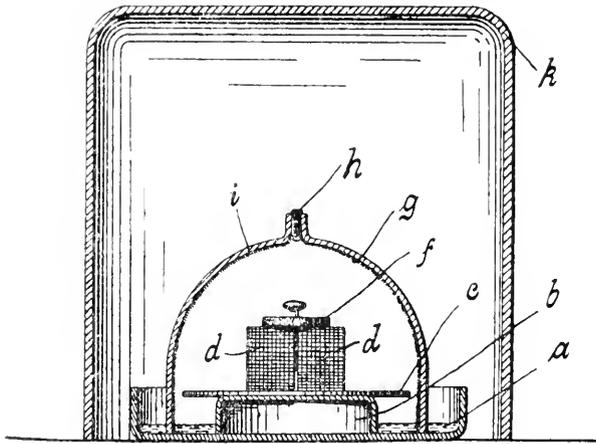


Fig. 1.

etwa 12 cm lang, 5 cm breit und 6 cm hoch. In destilliertem Wasser und in der Lösung eines Salzes in destilliertem Wasser in der Wärme aufgelöste Gelatine wurde in diese durchschnittlich 250 cm fassenden Gefäße gegossen.

Nach dem Erstarren konnte der entstandene Block mit Leichtigkeit aus dem Glasgefäß entfernt werden, nachdem die Gelatine mittelst eines flachen Messers, welches dicht an den

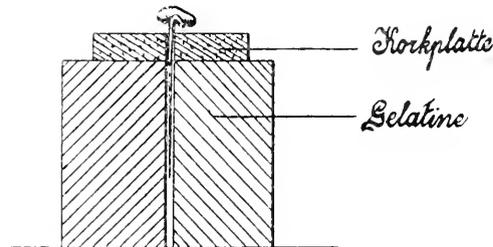


Fig. 2.

Wandungen des Glasgefäßes eingestochen wurde, von den Glaswänden losgelöst worden ist. Zum Befestigen der Keimlinge zwischen den beiden Gelatineblöcken dient durchbohrte Korkplatten *f*. Durch die in einer geraden Linie in Abständen von ca. 2 cm angeordneten Löcher wurden die Wurzeln so durchgesteckt, daß die Kotyledonen auf der Oberseite der Korkplatten

ruhten. Die beiden Blöcke wurden hierauf so dicht aneinander geschoben, daß sie die Wurzeln von beiden Seiten berührten: durch einen gelinden Druck gelingt es, die stark adhäsiven Seitenwände der Blöcke so dicht aneinander zu bringen, daß sie zusammenhalten. Über diese Anordnung wurde eine mit Filtrierpapier g ausgekleidete und einem Wattepfropfen h verschlossene Glasglocke i und über das Ganze ein oben geschlossenes Blech- oder Pappgefäß k gestürzt und die Gesamtanordnung bei einer Durchschnittstemperatur von 18—21° 24 Stunden lang stehen gelassen und hierauf nach Entfernung des Gefäßes k und der Glocke i untersucht, indem die Blöcke langsam auseinander geschoben wurden.

Es wurde dabei die Beobachtung gemacht, daß je nach Art und Menge des in einem dieser Blöcke enthaltenen Salzes die Wurzeln mehr oder minder nach der einen oder der anderen Seite gekrümmt und in einzelnen Fällen in den salzhaltigen oder in den salzfreien Gelatineblock eingewachsen waren. Gegenüber einzelnen Salzen verhielten sich die Wurzeln indifferent oder, falls spezifische Gifte angewandt wurden, starben die Wurzeln bei entsprechend hoher Konzentration der Gifte, nach einigen Stunden ab.

Um den Widerstand, welchen die Oberfläche des Gelatineblocks der eindringenden Wurzelspitze entgegengesetzte, zu verringern, bereitete ich Blöcke aus 4- und 3%iger Gelatine.



Fig. 3.

Da diese Methode die in der Einleitung erwähnten Fehlerquellen enthielt bzw. enthalten konnte und da ich mich am augenfälligsten bei Anwendung von Farbstofflösungen überzeugte, daß sehr rasch ein Hinüberdiffundieren des in dem einen Block enthaltenen Stoffes nach dem andern stattfand, habe ich Versuchsbedingungen zu schaffen gesucht, welche den natürlichen Wachstumsverhältnissen ähnlicher sind, da es mir sehr bald klar wurde, daß mittels dieser Methode, welche ich unten mit „Methode I“ bezeichnen will, einwandfreie Resultate nicht zu erzielen sind. Veranlassung hierzu gaben in erster Linie die durch Gifte hervorgerufenen Krümmungen, die sehr bald als Schädigungskrümmungen erkannt wurden, und als deren Kriterium das nichtnormale Wachstum der Wurzeln sich erwies, von denen etwa 2500 einer Messung unterzogen worden sind.

Da eine Anzahl nicht giftiger Substanzen schon in gelinder Konzentration ähnliche Krümmungen wie Gifte hervorriefen, war ein sicherer Schluß, ob in beiden Fällen positiver Chemotropis-

mus, eine Darwinsche Krümmung, eine Schädigungskrümmung, Traumatotropismus oder Osmotropismus vorlag, nicht zu ziehen, zumal die Wurzel während der gesamten Versuchsdauer, einseitig mit Stoffen in Berührung stand, welche befähigt waren, eine jede der vorerwähnten Erscheinungen einzeln oder gemeinsam hervorzurufen.

Die von mir gewählte, unten mit „Methode II“ bezeichnete Versuchsanordnung war von der ersten prinzipiell schon darin verschieden, daß die Wurzel anfangs nicht in direkter Berührung mit dem untersuchten Stoff stand. Zu diesem Zwecke ging ich wie folgt vor:

Runde Glasschalen von 15 cm lichter Weite und 12 cm Höhe wurden mit einer Lösung von 3% Gelatine in destilliertem Wasser ausgegossen. Nach dem Erstarren wurde genau in der Mitte ein etwa 20 cm Flüssigkeit fassendes Loch ausgestochen. In dieses wurde der zu prüfende Stoff in wässriger Lösung, oder,

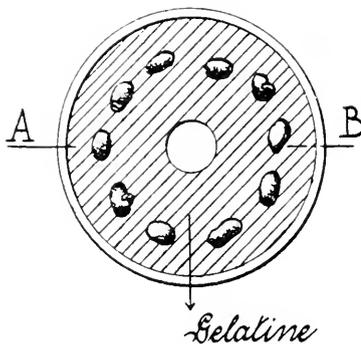


Fig. 4.

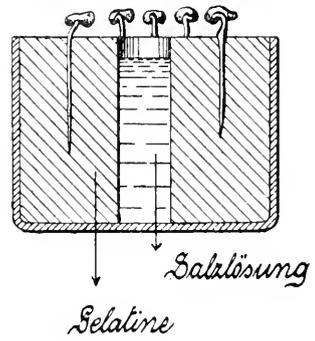


Fig. 5.

falls derselbe schwer löslich war, in destilliertem Wasser suspendiert eingefüllt. Ausgesuchte, in Sägemehl gerade erwachsene *Lupinus*-Keimlinge von einer Länge von 15—40 mm wurden nun in verschiedener Entfernung (5—50 mm) von dem mittleren Loch vorsichtig gerade in die Gelatine hineingestoßen, was ohne Schädigung der Wurzel leicht gelingt, und das Ganze wurde in einer dunklen Dampfkammer während 24—48 Stunden gehalten. Vergleichende Versuche in Wasser und in einem dampfgesättigten Raume zeigten, daß die Lupine sich in diesem Medium durchaus normal verhält und gerade weiterwächst. Der durch die durchsichtige Gelatine langsam hindurchdiffundierende Stoff ermöglicht bei dieser Versuchsanordnung seinen richtenden Reiz auf die Wurzel in deutlichster Weise festzustellen; denn andere Reizerscheinungen und insbesondere die Schädigungskrümmungen sind von vornherein dadurch ausgeschlossen worden, daß die Wurzeln mit dem jeweilig untersuchten Stoff zunächst nicht in direkter Berührung standen.

Die Fig. 4, 5, 6 und 7 und die als Fig. 8 bezeichnete photographische Aufnahme veranschaulichen diese Versuchsanord-

nung und zwar Fig. 4 von oben. Fig. 8 zeigt die Gesamtansicht, Fig. 5 ist ein Schnitt nach Linie A—B der Fig. 4, während Fig. 6 und 7 gleiche Schnitte veranschaulichen und zwar Fig. 6 bei eingetretener positiver und Fig. 7 bei negativer chemotropischer Krümmung. Fig. 9 und 10 zeigen dieselbe Versuchsanordnung bei Anwendung eines parallelepipedischen Glasgefäßes, in welchem Falle anstelle des zentralen Loches in der Mitte ein schmaler Kanal *o* in der Gelatine ausgestochen und mit der zu prüfenden Salzlösung gefüllt wurde.

Um festzustellen, daß die eingetretenen positiven Krümmungen nicht durch positiven Aerotropismus hervorgerufen wurden, welcher da die Wurzeln in der Gelatine unter Luftausschluß zu wachsen gezwungen waren, erklärlich wäre, habe ich eine Reihe von Kontrollversuchen in der Weise ausgeführt, daß ich ohne in das zur Aufnahme der Salzlösung bestimmte Loch etwas einzufüllen, die Wurzeln 48 Stunden lang in der

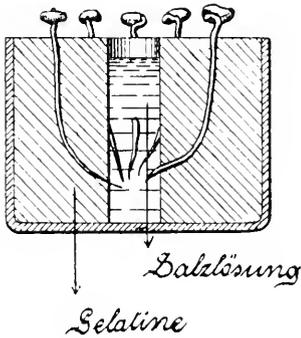


Fig. 6.

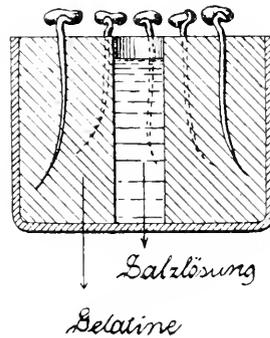


Fig. 7.

Gelatine bei der Versuchsanordnung gemäß Fig. 4 wachsen ließ. 60 auf diese Weise untersuchte Wurzeln wuchsen fast gerade weiter und betrug die Wachstumszunahme durchschnittlich 42 mm. Somit konnte der Aerotropismus ebenso wie der Traumatotropismus bei dieser Methode als ausgeschlossen angesehen werden.

Eine Modifikation dieser Methode bestand in Folgendem:

In eine runde Glasschale von den oben angegebenen Dimensionen wurde eine andere im Durchmesser um 5 cm kleinere gestürzt und der zwischen beiden entstandene ringförmige Raum mit einer 3%igen Lösung von Gelatine in destilliertem Wasser, welches auch das zu untersuchende Salz enthielt, ausgegossen. Nach dem Erstarren wurde die mittlere Schale entfernt und der durch dieselbe eingenommene nunmehr freie Raum mit chemisch reinem mit destilliertem Wasser zu einer knetbaren Masse verarbeiteten Sand gefüllt und in diesen vorsichtig *Lupinus*-Keimlinge eingestochen, sodaß die Diffusion von der Gelatine nach dem Sand stattfand. Diese Versuchsanordnung ist durch Fig. 11

in Oberansicht veranschaulicht; Fig. 12 zeigt dieselbe Versuchsanordnung bei Anwendung eines parallelepipedischen Gefäßes, während die durch Fig. 13 und 14 veranschaulichten Versuchsanordnungen sich darin von den eben besprochenen unterscheiden, daß die Wurzeln in der dreiprozentigen nur mit destil-

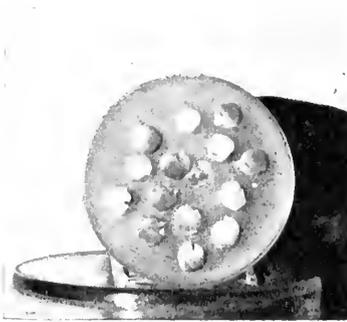
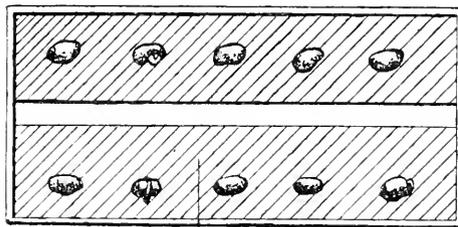


Fig. 8.

liertem Wasser bereiteten Gelatine sich befanden, während der Sand mit der Lösung eines Salzes in destilliertem Wasser befeuchtet war, sodaß in diesen Fällen die Diffusion von dem Sand nach der Gelatine stattfinden mußte.

Das Verhalten der in der Gelatine wachsenden Wurzeln bei der Anordnung gemäß Fig. 4 erwies sich in allen von mir untersuchten Fällen gegenüber denselben chemischen Stoffen als durch aus identisch mit dem Verhalten der

Wurzeln bei den in den Fig. 9 — 14 veranschaulichten Methoden, stimmte dagegen mit dem Verhalten der Wurzel nach der Methode von Newcombe und Rhodes (Fig. 1, 2 und 3) nicht überein. Am augenfälligsten trat dies bei Anwendung von typisch giftigen Substanzen, wie Kupfer-, Blei-, Zinksalzen u. dergl. hervor. Während nämlich diese Salze, nach der Methode von Newcombe und Rhodes der Wurzel dar-



Gelatine

Fig. 9.

geboten, sehr starke, später als Folge einer Schädigung erkannte positive Krümmungen hervorriefen, also anscheinend positiv chemotropisch wirkten, trat bereits bei Anwendung minimaler Mengen dieser Stoffe die in Fig. 7 veranschaulichte Abwendung der Wurzeln ein, ein Verhalten, welches bei Annahme einer mit der Krümmung verfolgten Zweckmäßigkeit durchaus verständlich ist. Vermittels dieser Methode konnte deshalb mit Sicherheit eine positive oder negative chemotropische Reizwirkung festgestellt werden. Selbst die bei der Methode von Newcombe

und *Rhodes* sich indifferent verhaltende Wurzel der *Cucurbita Pepo* erwies sich durch einige Salze chemotropisch reizbar.

Die bei dieser Methode vorhandenen Wachstumsbedingungen, abgesehen von den Fällen, in welchen als Wachstumsboden Gelatine angewendet wurde, waren den natürlichen Verhältnissen durchaus ähnlich. In

einiger Entfernung von der Wurzel wurde nämlich derselben, wie dies in der Ackererde der Fall ist, ein chemischer Stoff dargeboten; war dieser der Wurzel zuträglich und nützlich, so fand ein Nachgehen der Wurzel statt, welches sich in einer in Richtung des dargebotenen Stoffes ausgeführten Krümmung dokumentierte. War die-

ser Stoff giftig, so fand eine Krümmung in entgegengesetzter Richtung statt; die Wurzel wandte sich also von der ihr drohenden Gefahr ab.

Es ist, wie aus vorstehendem hervorgeht, nicht einzusehen, weshalb sich die Wurzel in der Ackererde anders verhalten sollte, nachdem an etwa 6000 Lupinenwurzeln und je etwa 300 Wurzeln von *Vicia faba*, *Ervum*, *Pisum sativum*, *Cicer arietinum*, *Phaseolus vulgaris*, *Zea Mays*, *Cucurbita Pepo* und *Helianthus annuus* festgestellt wurde, daß sie durch chemische Stoffe in spezifischer Weise angezogen oder abgestoßen werden, nachdem also mit einem Worte festgestellt werden konnte, daß die Wurzeln der obenerwähnten Keimlinge durch eine Reihe von Stoffen positiv, durch eine andere Reihe von Stoffen dagegen negativ-chemotropisch gereizt werden können. Allerdings gab es eine Reihe von Stoffen, denen gegenüber sich die Wurzeln völlig indifferent verhielten. Es waren dies aber mit geringer Ausnahme Körper, die sich in der Natur nicht vorfinden, und auf die die Wurzel in der Natur auch nicht stoßen kann.

Wegen ihrer zarten Beschaffenheit eigneten sich für die Versuche nach dieser Methode die Wurzeln von *Vicia villosa*, *Lepidium sativum*, *Raphanus sativus*, *Raphanus oleiferus* und *Brassica napus* nicht. Es war nicht möglich, die von Natur aus äußerst dünnen Wurzeln der Keimlinge dieser Pflanzen, selbst

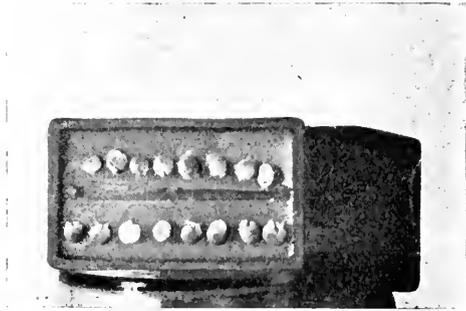


Fig. 10.

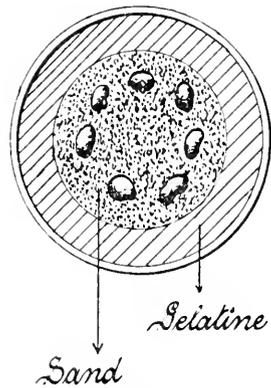


Fig. 11.

in vorher in Gelatine gebohrte Löcher gerade und ohne die Wurzel zu schädigen, einzustechen.

Bei denjenigen Versuchen, bei denen Gelatine als Nährboden diente, war bei der Durchsichtigkeit dieses Nährsubstrates die Feststellung der Art der Krümmung und der Krümmungsrichtung ohne weiteres möglich. Einige Schwierigkeiten bot die Beobachtung im Sande. Ich verfuhr hierbei in zweierlei Weise:

Einmal wusch ich, während die Kötyledonen in ihrer Lage festgehalten wurden, mittels eines Wasserstrahles den Sand vorsichtig fort und legte die Wurzeln bloß, sodaß festgestellt werden konnte, ob und in welcher Richtung eine Krümmung erfolgte; das andere Mal wurden die Kötyledonen erfaßt, der Sand mittels eines Spatens, Glasstabes oder dergl. etwas aufgelockert und die

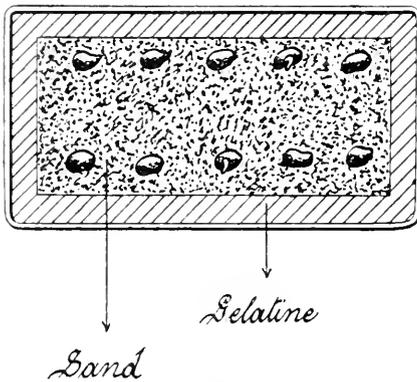


Fig. 12.

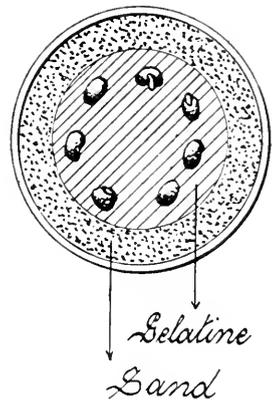


Fig. 13.

Wurzel vorsichtig herausgezogen. Bei einiger Übung gelingt es leicht, die Wurzel so herauszuziehen, daß ihre Lage im Sande, ebenso ihre Wachstumsrichtung erkannt werden können.

Unter Anwendung von Sand als Nährboden bediente ich mich außerdem noch einer anderen, von Kny¹⁾ angegebenen Methode, welche ich, sofern auf dieselbe später Bezug genommen wird, mit „Methode III“ bezeichnen will. Diese bestand in folgendem:

Auf einer Glasplatte wurde eine etwa 3—4 mm starke, feuchte Sandschicht ausgebreitet. Dies gelingt sehr leicht, wenn man auf die Glasplatte chemisch reinen, mit destilliertem Wasser zu einem nicht allzu dünnen Brei angerührten Sand bringt und denselben durch Hin- und Herbewegen der Glasplatte ausbreitet. Nach dem Abtropfen der überschüssigen Feuchtigkeit bleibt die Sandschicht auf der Glasplatte, selbst wenn dieselbe senkrecht aufgestellt wird, haften. Hierauf wurde ungefähr in der Mitte

¹⁾ Der Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Bodenwurzeln. (Jahrb. f. wissensch. Bot., 38 (1902) p. 434 ff.)

vermittels eines Glas- oder noch besser Holzstabes ein geradliniger etwa 2—3 mm weiter Kanal gezogen, sodaß die Sandfläche in zwei annähernd gleiche Felder geteilt wurde. Wie dies nun aus Fig. 15, welche diese Versuchsanordnung veranschaulicht, hervorgeht, wurden *Lupinus*keimlinge mittels eines um die Platte herumgreifenden Gummibandes *m* an der Platte so befestigt, daß die Kotyledonen über der Platte frei hervorragten, während die ausgesuchte gerade Wurzel in dem Kanal *o* zu liegen kam. Für jede Wurzel wurde eine Platte verwendet. Die beiden Sandfelder berührten die Wurzel beiderseitig kaum. Auf das eine der Felder wurde nun das zu untersuchende Salz

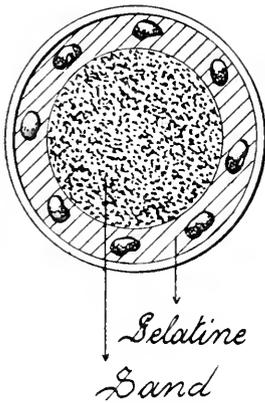


Fig. 14.

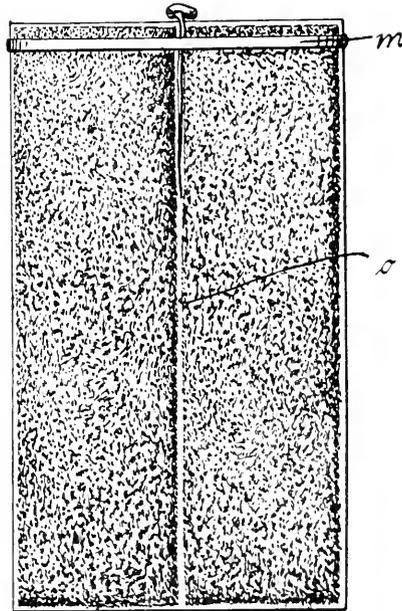


Fig. 15.

gebracht und zwar entweder in fester Form in verschiedener Entfernung von dem Kanal und längs desselben in den feuchten Sand eingedrückt oder aber wurde das eine Sandfeld mit einigen Tropfen der Lösung des Salzes in destilliertem Wasser befeuchtet, und die Platte in einer dunklen Dampfkammer während 24—72 Stunden gehalten. Die Resultate waren meist die nämlichen wie bei „Methode II“. Untersucht wurden nach dieser Methode Keimlinge von *Lupinus*, *Lepidium* und *Raphanus*.

Um zu verhüten, daß zwischen den beiden Sandfeldern ein Flüssigkeitsaustausch und ein Hinüberdiffundieren stattfindet, wurde der Kanal *o* stets vor dem Befestigen des Keimlings mit Fließpapier sorgfältig abgetrocknet und die der hier freigelegten Glasplatte anhaftende Wasserschicht entfernt, sodaß mangels einer

Berührung und Kommunikation der dargebotene Stoff nur einseitig wirken konnte.

Außer diesen Methoden stellte ich noch Untersuchungen am Klinostaten und solche mit geköpften Wurzeln an. Die Versuche mit letzteren verfolgten den Zweck, festzustellen, ob bei Entfernung der Wurzelhaube und der Wurzelspitze noch eine Reizaufnahme stattfindet, und ob die chemotropische Reizaufnahme, wie dies beispielsweise für die Reizaufnahme der Schwerkraft der Fall ist, mit der Köpfung aufhört.

Ich schreite nunmehr zu der Beschreibung der einzelnen Versuche und bemerke, daß ich sämtliche nachstehend angeführten Salze, deren chemische Reinheit mir fraglich erschien, untersuchte. Sämtliche, mit Ausnahme des Eisen-, Aluminium- und Kobalt-Nitrats, die zum Teil zersetzt waren, haben sich als chemisch rein erwiesen.

III. Chemotropischer Einfluß einzelner Salze.

A. Versuche mit der Wurzel von *Lupinus albus*.

Sämtliche nach der Methode von Newcombe und Rhodes von mir als „Methode I“ bezeichnet, untersuchten Wurzeln sind einer Messung unterzogen worden, da mir der Verlauf des Längenwachstums das beste Kriterium hierfür zu sein schien, ob bei dieser Methode eine Schädigung der Wurzel eintritt oder nicht. Nur in den interessantesten Fällen führe ich diese Messungsergebnisse, tabellarisch zusammengestellt, an. Die Bezeichnungen der einzelnen Kolonnen mit den Buchstaben a, k, e, z bedeuten in denselben folgendes:

- a = Länge der Wurzel bei Versuchsbeginn (in mm);
- k = Länge, bei welcher eine Krümmung eintrat (in mm).
- e = Länge der Wurzel bei Versuchsbeendigung (in mm).
- z = Zuwachs während der Versuchsdauer (in mm).

Die Versuchsdauer betrug, sofern nicht anderes angegeben, 24 Stunden.

Zum Zwecke der Ermöglichung eines Vergleichs des Wachstumsverlaufs gebe ich in den nachstehenden Tabellen einige von mir ermittelte Zahlen an, aus denen der Wachstumsverlauf der *Lupinus*-Wurzel in einer Wasserkultur, in einer Dampfkammer und zwischen zwei aus einer erstarrten 6%igen Lösung von Gelatine in destilliertem Wasser bereiteten Blöcken zu ersehen ist.

Vergleicht man diese Tabellen, so ergibt sich, daß das Wachstum der Lupinenwurzel zwischen zwei Gelatineblöcken nicht schwächer war als in einer Wasserkultur oder Dampfkammer, da die Wachstumszunahme nach 24 Stunden durchschnittlich im ersten Falle 19,5, in beiden letzteren Fällen 19,4 bzw. 21,5 mm betrug.

Wurzel Nr.	Wasserkultur			Dampfkammer		
	a	e	z	a	e	z
1	44	61	17	40	62	22
2	44	65	21	40	61	21
3	41	62	21	38	62	24
4	41	60	19	33	54	21
5	36	54	18	33	51	18
6	34	54	20	44	66	22
7	25	45	20	26	47	21
8	28	47	19	27	48	21
9	19	40	21	18	38	20
10	17	36	19	17	37	20
11	35	53	18	38	63	25
12	22	42	20	23	45	22
Im Durch- schnitt:	32,1	51,5	19,4	31,4	52,8	21,4

Wurzel No.	Zwischen zwei Gelatineblöcken:		
	a	e	z
1	19	38	19
2	23	41	18
3	30	51	21
4	27	49	22
5	17	37	20
6	22	40	18
7	25	43	18
8	40	59	19
9	36	69	24
10	32	51	19
11	30	50	20
12	18	35	17
Im Durch- schnitt:	26,5	46,1	19,5

1. Ammoniumsalze.

Von den Ammoniumsalzen untersuchte ich die folgenden:

Chlorammonium, Ammoniumnitrat, Ammoniumsulfat, Ammoniumcarbonat, Ammoniumphosphat, Ammoniumvanadat, ferner ameisen-saures, essig-saures, wein-saures, zitronen-saures, oxal-saures und harn-saures Ammon.

Von diesen Salzen können nur das phosphor-saure Ammon. unter Umständen auch das Ammonnitrat, seines hohen Stickstoff-gehaltes wegen, eventl. auch schwefel-saures Ammon. dieses letztere aber in geringererem Grade, als Nährstoff angesehen werden, während die übrigen, etwa Chlorammonium, kohlen-saures und

harnsaures Ammon ausgenommen, als mehr oder minder starke Gifte anzusehen sind.

Nach den Versuchen von Miyoshi¹⁾ waren Ammoniaksalze — er untersuchte die Wirkung des phosphorsauren Ammons, des Ammonnitrats, Chlorammons, des weinsauren, apfelsauren und kohlensauren Ammons — mit Ausnahme des letzteren, welches stark repulsiv wirkte, sehr gute Reizstoffe für *Penicillium glaucum*, *Aspergillus niger*, *Mucor mucedo*, *Saprolegnia ferox* und einige andere Pilze, während z. B. Ammonphosphat auf die Pollenschläuche gar nicht positiv chemotropisch wirkte.

a) Chlorammonium NH₄Cl.

Die Wirkung dieses Salzes untersuchte ich zunächst nach „Methode I“ und wandte nacheinander Lösungen von 0,01 %, 0,1 %, 0,2 %, 0,5 %, 1 %, 2 % und 5 % an.

Gegenüber einer 0,01 %, 0,1 %, 0,2 % und gegenüber einer 0,5 %igen Lösung verhielten sich 60 *Lupinus*-Wurzeln völlig indifferent. Das Wachstum der Wurzeln war gut und normal. Enthielt der eine Gelatineblock eine einprozentige Lösung dieses Salzes, so waren von 12 untersuchten Wurzeln 4 schwach gegen diesen Block gekrümmt, während sich 8 indifferent verhielten; das Wachstum war schwächer und sank, ohne daß eine merkliche Reaktion eingetreten gewesen wäre, auf ein Minimum bei Anwendung eines dieses Salz in 2 %iger Lösung enthaltenen Blocks.

Wie aus der nachstehenden Tabelle ersichtlich, ist das Wachstum der Wurzeln desto schwächer gewesen, je stärker die

Konzentration	0,1 %			0,5 %			1 %			2 %		
	a	e	z	a	e	z	a	e	z	a	e	z
1	31	49	18	30	42	12	22	27	5	25	27	2
2	33	50	17	34	48	14	22	25	3	28	31	3
3	33	51	18	33	45	12	21	33	12	27	30	3
4	30	55	25	27	40	13	24	30	6	22	22	0
5	29	45	16	29	40	11	26	30	4	28	30	2
6	23	41	18	31	42	11	26	29	3	29	30	1
7	30	51	21	29	41	12	30	38	8	22	24	2
8	36	50	14	28	42	14	29	36	7	20	20	0
9	34	52	18	36	47	11	29	34	5	26	28	2
10	38	56	18	39	49	10	31	37	6	30	32	2
11	30	46	16	35	47	12	32	41	9	30	33	3
12	27	42	15	32	43	11	28	36	8	28	29	1
Im Durchschnitt	31,1	49	17,8	31,9	43,8	11,9	26,6	33	6,3	26,2	28	1,7

Konzentration war, sodaß bereits eine 1 %ige Lösung dieses Salzes die Wurzel der Lupine in hohem Grade schädigt. Eine

¹⁾ Miyoshi: Bot. Zeitung 1894 und Flora 1894 I. c.

5 %ige Lösung tötete die Wurzeln bereits nach wenigen Stunden ab, ohne daß vorher ein merkliches Längenwachstum stattgefunden hätte. Aus diesen Resultaten kann somit geschlossen werden, daß das Chlorammon, nach der Methode von Newcombe und Rhodes angewandt, bei Konzentrationen bis etwa 1 % so gut wie gar keinen Reiz auf die Wurzel der Lupine ausübt, bei höherer Konzentration hingegen die Wurzel in hohem Maße schädigt. In Anbetracht dieses letzteren Umstandes kann aus der Tatsache, daß bei einer Konzentration von 1 % von 12 untersuchten Wurzeln 4 gegen den dieses Salz enthaltenden Block gekrümmt waren, geschlossen werden, daß die Krümmungen der Schädigung der Wurzel durch dieses Salz zuzuschreiben sind.

Die Anwendung dieses Salzes nach „Methode II“ ergab ganz andere Resultate. Es hat sich gezeigt, daß die *Lupinus*-wurzel durch Chlorammon negativ chemotropisch reizbar ist; denn von 18 nach dieser Methode untersuchten Wurzeln waren 12 in einer Entfernung von 1—3 cm von dem eine einprozentige Lösung von Chlorammon enthaltenden, in der Gelatine ausgestochenen Loch wachsende Wurzeln abgewendet, und der Krümmungswinkel war desto größer, je näher die Wurzeln der Salzlösung waren. Vier in einer Entfernung von 4 1/2 und 5 cm befindliche Wurzeln verhielten sich indifferent, während 2 Wurzeln, welche je 1/2 cm von der Salzlösung entfernt waren, im Gegensatz zu den anderen sehr wenig gewachsen und abgestorben waren. Ich erkläre mir dies dadurch, daß das rasch in die Gelatine eindringende Chlorammon den Tod der zunächst wachsenden Wurzeln herbeigeführt hat, auf die weiter wachsenden hingegen sensitiv wirkte und als schädlicher Stoff eine Abwendung der Wurzeln verursachte. Seine Wirkungssphäre scheint innerhalb einer Kreisfläche zu liegen, deren $r = 3$ cm ist, während der Schwellenwert für dieses Salz nur 0,5 % beträgt, da schwächere Lösungen des Salmiaks keine Krümmungen mehr hervorriefen, wenn sich die Wurzeln von dem mit einer solchen Lösung gefüllten Loch in einer Entfernung von 2—4 cm befanden.

b) Ammoniumnitrat $\text{NH}_4 \text{NO}_3$.

Gegenüber in einem Gelatineblock nach „Methode I“ dargebotenen Lösungen dieses Salzes von einer Konzentration von 0,01 % und 0,1 % verhielten sich 28 Lupinenwurzeln völlig indifferent und zeigten ein gutes normales Wachstum. Eine 1 %ige Lösung dieses Salzes schien nachteilig zu wirken; denn das Wachstum blieb gegenüber dem normalen und gegenüber dem bei Anwendung dieses Salzes in schwächeren Lösungen zurück, wie dies nachstehende Tabelle ergibt. Bei dieser Versuchsreihe waren von 12 Wurzeln 2 gegen diesen, 2 dagegen gegen den lediglich mit destilliertem Wasser bereiteten Gelatineblock gekrümmt, sodaß aus diesem Verhalten der *Lupinus*-Wurzel in Anbetracht der zweifelsohne eingetretenen Schädigung irgend ein Schluß nicht gezogen werden kann.

Konzentration	0,01 ‰			0,1 ‰			1 ‰		
	a	e	z	a	e	z	a	e	z
1	22	36	14	25	38	13	24	34	10
2	23	35	12	24	36	12	23	28	5
3	25	37	12	26	37	11	24	31	7
4	27	41	14	21	32	11	21	31	10
5	24	36	12	25	36	11	21	28	7
6	22	36	14	25	38	13	25	31	6
7	25	39	14	24	38	14	28	35	7
8	24	39	15	26	39	13	28	38	10
9	26	41	15	22	35	13	25	32	7
10	25	41	16	24	36	12	21	30	9
Im Durchschn.	24,3	38,1	13,8	24,2	36,5	12,3	24	31,8	7,8

Befand sich nach „Methode II“ im Loch eine 1%ige Lösung von Ammonnitrat, so waren sämtliche in einer Entfernung von 2—5 cm wachsende Wurzeln abgewendet und gut gewachsen. Im ganzen untersuchte ich nach dieser Methode 28 Wurzeln, von denen sich 18 abwandten, 6 abgestorben waren, 4 hingegen sich indifferent verhielten. Da der Tod von 6 Wurzeln zweifelsohne aus demselben Grunde, wie bereits oben erwähnt, erfolgte, so konnte aus vorstehenden Resultaten geschlossen werden, daß auch Ammonnitrat repulsiv wirkt. Seine Wirkungssphäre ist der Konzentration direkt proportional.

c) Ammonsulfat $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$.

Gegenüber einer 0,1, 0,5, 1 und 2%igen Lösung dieses Salzes verhielt sich die *Lupinus*-Wurzel indifferent, wenn das Salz in einem Gelatineblock nach „Methode I“ dargeboten wurde. Durch Messungen stellte ich ein normales Wachstum fest. Die Wachstumszunahme betrug bei Anwendung einer 0,1 und einer 1%igen Lösung (gemessen wurden je 10 Wurzeln) nach 24 Stunden im Durchschnitt 15 bzw. 12 mm, bei einer Lösung von 2%, 11 mm. Abnormal war die Bildung einer eigenartigen Verdickung der Wurzel, die aber eigentümlicherweise nur bei Anwendung der 0,1%igen Lösung auftrat.

Von 12 nach „Methode II“ untersuchten und in einer Entfernung von 0,5—4 cm wachsenden Wurzeln waren, wenn die im Loch befindliche Flüssigkeit eine 1%ige Lösung dieses Salzes war, 10 Wurzeln schwach gegen dieselbe gekrümmt. Befand sich hingegen im Loch eine 0,5%ige Lösung von schwefelsaurem Ammon, so war der Krümmungswinkel ein stärkerer. In letzterem Falle waren von 12 untersuchten Wurzeln ebenfalls 10 der Lösung zugekrümmt. Schädigungen der Wurzeln, selbst der in einer Entfernung von $\frac{1}{2}$ cm wachsenden, konnten nicht festgestellt werden.

Somit übt Ammonsulfat einen positiven chemotropischen Reiz auf die *Lupinus*-Wurzel aus. Daß dieser Reiz bei einer 0,5%igen

Lösung stärker war, als bei einer 1%igen, ist vielleicht dadurch zu erklären, daß die Wurzel durch eine 1%ige Lösung etwas geschädigt wird und letztere deshalb auf dieselbe nicht in so hohem Grade anlockend wirkt, wie eine schwächere, der Wurzel mehr zuträgliche Lösung.

d) Ammoniumkarbonat $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$.

Ich untersuchte die Wirkung dieses Salzes in einer 0,5 und einer 1%igen Lösung. In beiden Fällen waren die Wurzeln gegen den dieses Salz enthaltenden Gelatineblock stark gekrümmt. Von 24 Wurzeln, von denen 12 einem 0,5% von diesem Salz enthaltenden Gelatineblock anlagen, waren 9 in den Block unter einem Winkel von etwa 70 bis etwa 90° eingewachsen; 3 gegen diesen Block gekrümmt. Bei dem Versuch mit einem Block, der 1% dieses Salzes enthielt, waren sämtliche Wurzeln unter starken Krümmungen in den Block eingewachsen. Das Wachstum war ein befriedigendes. Die Wachstumszunahme (an 10 Wurzeln gemessen) betrug im Durchschnitt 16 mm bzw. bei Anwendung einer 1%igen Lösung 14 mm.

Befand sich nach „Methode II“ in dem in der Gelatine ausgestochenen Loch eine 0,1, eine 0,5 oder eine 1%ige Lösung dieses Salzes, so waren sämtliche in der Entfernung von 1—5 cm wachsenden Wurzeln stark gegen die Lösung gekrümmt. Von 20 nach dieser Methode untersuchten Wurzeln, haben 5 in einer Entfernung von 2 und 3 cm wachsenden eine so starke Krümmung ausgeführt, daß sie in die in dem Loch befindliche Flüssigkeit eingedrungen waren. Es ist somit aus diesen Versuchen zu schließen, daß die *Lupinus*-Wurzel durch kohlen-saures Ammon stark positiv chemotropisch reizbar ist.

e) Ammoniumphosphat $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$.

Nach „Methode I“ untersuchte ich die Wirkung dieses Salzes in Konzentrationen von 0,0001, 0,001, 0,01, 0,1, 0,2, 1, 2, 5 und 10%.

Gegenüber den Lösungen von 0,0001, 0,001 und ebenso von 0,01% verhielten sich die Wurzeln völlig indifferent. Für jede Konzentration habe ich das Verhalten von je 10 Wurzeln untersucht. War dagegen der eine der beiden Gelatineblöcke mit einer 0,1%igen Lösung dieses Salzes hergestellt, so waren von 10 untersuchten Wurzeln, 6 in den Block eingewachsen. Der Krümmungswinkel betrug ca. 50—70°. Die übrigen 4 Wurzeln waren diesem Block zugewendet. Stieg die Konzentration auf 1, 2 und 5%, so waren sämtliche untersuchten 320 Wurzeln ausnahmslos nach Aus-führung einer starken Krümmung in den Block hineingedrungen, der Krümmungswinkel betrug etwa 90°. Bei einer Konzentration von 10% trat ebenfalls eine starke, als Schädigungskrüm-mung erkannte Reaktion ein, bereits nach einigen Stunden waren aber sämtliche Wurzeln abgestorben. Auch die 5%ige Lösung dieses Salzes wirkte tödlich; bei dieser trat aber der Tod erst nach etwa 20 Stunden ein. Die durch die 0,1%ige Lösung dieses

Salzes hervorgerufene Krümmung zeigt die mit Fig. 16 bezeichnete photographische Aufnahme.

Daß bei dieser Methode durch konzentrierte Lösungen eine Schädigung der Wurzel eintritt, ist aus der nachstehenden Tabelle ersichtlich. Dieselbe zeigt, daß bei einer 1%igen Lösung die Wachstumszunahme 4,4 mm betrug und auf 1,5 mm sank, wenn die Konzentration auf 2% anstieg. Die an ebenfalls 12 gleichzeitig angesetzten Wurzeln gemessene Wachstumszunahme betrug dagegen, wenn der Gelatineblock 0,01 bzw. 0,1 von diesem Salze enthielt, in derselben Zeit 16 bzw. 10,4 mm.

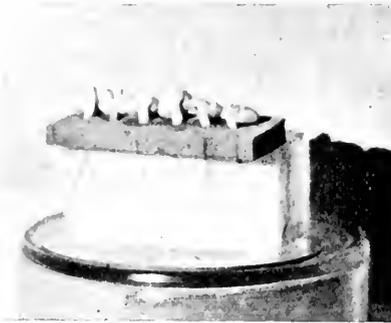


Fig. 16.

Diese Resultate sind insofern lehrreich, als sich aus denselben ergibt, daß die durch Ammonphosphat nach „Methode I“ hervorgerufenen Krümmungen als Schädigungskrümmungen anzusehen sind, welche wahrscheinlich dadurch zustande gekommen sind, daß die Wurzel nur an der dem lediglich mit dem destillierten Wasser bereiteten Block anliegenden Seite intensiv wuchs, ein Wachstum dagegen an der, dem anderen, das Salz ent-

haltenden Gelatineblock, zugekehrten Seite nicht, bzw. nur in höchst geringem Maße stattfand.

Konzentration	1%				2%			
	a	k	e	z	a	k	e	z
Wurzel-Nr.								
1	16	16	22	6	20	20	22	2
2	15	15	18	3	20	20	21	1
3	18	18	23	5	18	18	20	2
4	18	18	22	4	16	16	17	1
5	20	21	24	4	23	23	25	2
6	17	17	20	3	25	25	27	2
7	25	25	30	5	23	23	25	2
8	25	25	29	4	16	16	18	2
9	23	23	29	6	26	26	27	1
10	25	25	29	4	22	22	23	1
11	24	24	29	5	25	25	27	2
12	23	23	27	4	20	20	21	1
Im Durchschnitt	20,7	20,8	25,1	4,4	21,1	21,1	22,7	1,5

Unter Anwendung einer 0,5 und einer 1%igen Lösung dieses Salzes habe ich noch einige Versuche mit dekapitierten Wurzeln angestellt. Nach Abnahme der Wurzelhaube und nach Abnahme von 1, 2 und 3 mm von der Wurzelspitze trat dieselbe Er-

scheinung wie bei den nicht dekapitierten Wurzeln ein: sämtliche untersuchten 40 Wurzeln waren in den das Salz enthaltenden Gelatineblock eingewachsen und gediehen nach Beendigung des Versuches in einer Wasserkultur, zu der Berliner Leitungswasser benutzt wurde, sehr gut. Wurden aber von der Wurzelspitze 4 mm abgehoben, so trat die charakteristische Krümmung nicht mehr ein, dagegen führten die Wurzeln merkwürdige, aus der anliegenden, mit Fig. 17 bezeichneten Photographie ersichtliche seitliche Krümmungen aus, deren Ursache nicht festgestellt werden konnte. Allem Anscheine nach dürften dies Darwinsche Krümmungen sein, welche durch den Wundreiz zustande gekommen sein konnten.

Die Untersuchungen nach „Methode II“ haben übereinstimmend ergeben, daß die *Lupinus*-Wurzel durch Ammoniumphosphat positiv chemotropisch reizbar ist. Positive Krümmungsercheinungen wurden bereits durch Lösungen hervorgerufen, welche 0.0001 % von diesem Salz enthielten. Stieg die Konzentration,

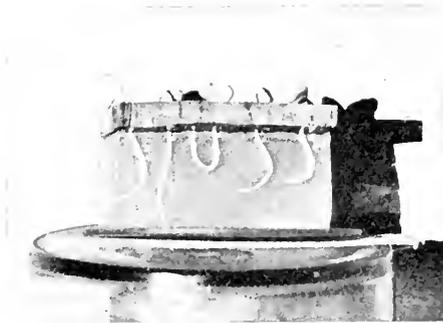


Fig. 17.

so stieg auch annähernd proportional der Krümmungswinkel. Betrug die Konzentration 5 %, so waren die in einer Entfernung von 1, 1½ und 2 cm wachsenden Wurzeln abgestorben, während die 2½, 3, 4 und 5 cm entfernten gut gediehen und sehr stark gegen die Salzlösung gekrümmt waren. Genau so verhielten sich dekapitierte Wurzeln, bei denen aber jede Reaktion ausblieb, sobald von der Wurzelspitze mehr als 3 mm entfernt wurden. Wurden etwa 4 mm abgehoben, so wuchsen die Wurzeln nach beliebigen Richtungen des Raumes. Versuche mit einer 5 %igen Lösung töteten die dekapitierten Wurzeln auch auf eine Entfernung von 3 cm ab.

Wurde chemisch reiner Sand in der aus den Figuren 11 und 12 ersichtlichen Weise als Nährboden benutzt oder als Träger für die Salzlösung gemäß den Figuren 13 und 14, so waren die dabei erzielten Resultate die nämlichen, wie die bei Anwendung von reiner Gelatine vorhin besprochenen. Die Krümmungen im Sand waren nur stärker und das Wachstum besser.

Daß Ammonphosphat für die Wurzel von *Lupinus albus* ein gutes Lockmittel ist, stellte sich auch heraus, als ich die Untersuchungen gemäß „Methode III“ vornahm. Die mit Fig. 18 bezeichnete photographische Aufnahme zeigt, wie sich eine *Lupinus*-Wurzel gegen das linke, mit einigen Tropfen einer 0.1 %igen Lösung von Ammonphosphat befeuchtete Sandfeld

gekrümmt hat. Um die Krümmung deutlicher zu veranschaulichen, wurde die gekrümmte Wurzelspitze vor der Aufnahme mit Tusche gefärbt. Ähnliche Krümmungen traten auch ein, wenn in das Sandfeld einige Körnchen dieses Salzes, welche sich in dem Wassergehalte des Sandes nach und nach auflösten, eingebettet wurden. Im ganzen untersuchte ich nach dieser Methode 14 Wurzeln, von denen 9 positive Krümmungen ausführten, während 5, allerdings bei Anwendung minimaler Mengen dieses Salzes, sich indifferent verhielten.

f) Ammoniumvanadat (NH_4VO_4).

Nach der „Methode I“ angewendet, ruft dieses Salz äußerst starke, der Schädigung zuzuschreibende Krümmungen hervor.

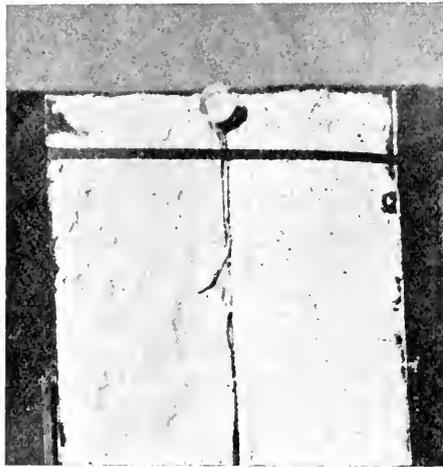


Fig. 18.

Eine 0,5 %ige Lösung dieser Verbindung wirkt auf das Wachstum stark hemmend, da die an 12 Wurzeln gemessene Wachstumszunahme im Durchschnitt kaum 1 mm betrug. Nach der „Methode II“ angewendet, trat eine schwache positive Krümmung ein, sodaß dieses Salz in einer Konzentration von 0,1—1 % auf eine Entfernung von $3\frac{1}{2}$ cm positiv chemotropisch wirkt.

g) Ameisensaures Ammon H.COO.NH_4 .

Eine 1 %ige Lösung dieses Salzes wirkte, nach „Methode I“ angewendet, bereits nach wenigen Stunden tödend. Eine 0,1 und ebenso eine 0,01 %ige Lösung hemmten das Wachstum in hohem Grade, ohne eine Reizkrümmung hervorzurufen. An 10 Wurzeln vorgenommene Messungen ergaben, daß bei einer durchschnittlichen Anfangslänge von 30 mm der Wachstumszuwachs bei einer 0,01 %igen Lösung nach 24 Stunden im Durchschnitt nur 7 mm betrug und auf 5 mm sank, wenn die Konzentration auf 0,1 % stieg. Die Wachstumsrichtung war eine fast lotrechte.

Nach der „Methode II“ angewendet, rief dieses Salz in einer Konzentration von 0,01 und 0,1 % den Tod der in einer Entfernung von 1—3 cm wachsenden Wurzeln hervor. 4 Wurzeln, die 4 cm von dem Loch entfernt waren, lebten, haben aber nicht reagiert.

Somit ist diesem Salze bei einer Konzentration von 0,01 und 0,1 % keine chemotropische Reizwirkung zuzuschreiben.

h) Ammonacetat $\text{CH}_3\text{COO}\cdot\text{NH}_4$.

Dieses Salz wirkt bereits in einer 0,01 %igen Lösung tödend. Der Tod der Wurzeln trat nach einigen Stunden ein, ohne daß ein merkliches Wachstum stattgefunden hat.

Eine ebenso stark konzentrierte Lösung dieses Salzes rief, nach „Methode II“ angewendet, anscheinend eine schwach repulsive Wirkung hervor. Von 12 nach dieser Methode untersuchten und in einer Entfernung von 2—4 cm von der Salzlösung wachsenden Wurzeln waren die derselben zunächst befindlichen 5 Wurzeln tot, 5 etwas weiter wachsende schwach weggekrümmt, während 2 in einer Entfernung von 5 cm, also am weitesten befindliche, nicht reagiert haben.

i) Weinsaures Ammon $\text{C}_4\text{H}_4\text{O}_6\cdot(\text{NH}_4)_2$.

Die Wirkung dieses Salzes nach „Methode I“ untersuchte ich in Konzentrationen von 0,01, 0,1 und 1 %. Eine Krümmungserscheinung konnte nicht festgestellt werden, ebensowenig eine merkliche Schädigung. Denn während der Wachstumszuwachs bei Anwendung einer 0,01 und einer 0,1 %igen Lösung, an 24 Wurzeln gemessen, im Durchschnitt 13 mm betrug, war derselbe bei einer 1 %igen Lösung nur um ca. 1 mm geringer.

Nach der „Methode II“ angewendet, rief eine 0,1 %ige Lösung eine schwache positive Krümmung der Wurzel hervor. Von 16 nach dieser Methode untersuchten Wurzeln waren 10 in einer Entfernung von 1—3 cm wachsende deutlich der Salzlösung zugekrümmt, während 6 in einer Entfernung von 3—5 cm befindliche keine Krümmungstendenz zeigten.

Es ist aus diesen Versuchsergebnissen zu schließen, daß die Wurzel unter natürlichen Verhältnissen sich schwachen Lösungen dieses Salzes zuwenden dürfte.

k) Zitronensaures Ammon $\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7\cdot(\text{NH}_4)_3$.

Eine 0,01, eine 0,1 und eine 1 %ige Lösung dieses Salzes riefen deutliche Krümmungen hervor. Dieselben waren bei den ersten beiden Konzentrationsgraden nur schwach ausgeprägt, während bei Anwendung eines Blocks mit einem Gehalt von 1 % dieses Salzes von 6 Wurzeln, 4 in den Block eingewachsen, 2 gegen denselben deutlich gekrümmt waren. Das Wachstum war ein ziemlich gutes, die an 6 Wurzeln gemessene Wachstumszunahme betrug durchschnittlich 12 mm.

Wurde den in Gelatine nach „Methode II“ wachsenden Wurzeln eine 0,1 %ige Lösung dieses Salzes dargeboten, so waren sämtliche 8 in einer Entfernung von 1—3 cm befindliche

Wurzeln dieser Lösung zugekrümmt, während 4 entferntere Wurzeln nicht reagierten.

Wenn auch die Wurzel in der Natur auf das zitronensaure Ammon nie stoßen dürfte, so kann angenommen werden, daß sie sich schwachen und in geringer Entfernung befindlichen Lösungen desselben zuwenden dürfte.

l) Ammonoxalat $C_2O_4(NH_4)_2$.

Gegenüber einer 0,1 und 1%igen Lösung dieses nach „Methode I“ angewandten Salzes verhielt sich die *Lupinus*-Wurzel völlig indifferent. Das Wachstum war normal, die an 6 Wurzeln gemessene Wachstumszunahme betrug im Durchschnitt 14 mm.

Eine schwache Neigung, sich einer 0,5%igen Lösung dieses Salzes zuzuwenden, zeigte aber die *Lupinus*-Wurzel, wenn dieses Salz nach „Methode II“ derselben dargeboten wurde. Von 12 untersuchten, waren 7 in einer Entfernung von 1—3 cm gewachsene Wurzeln der Salzlösung zugekrümmt, während die übrigen in einer größeren Entfernung befindlichen Wurzeln sich völlig indifferent verhielten.

m) Harnsaurer Ammon $C_5H_3(NH_4)N_4O_3$.

Das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel gegenüber einer 0,01, 0,1, 0,5 und einer 1%igen Lösung dieses Salzes war ein völlig indifferentes. Das Wachstum war normal, die Wachstumszunahme, welche an 24 Wurzeln gemessen wurde, betrug im Durchschnitt 16 mm, sodaß eine 0,01%ige Lösung das Wachstum nicht anders beeinflußt wie eine 1%ige Lösung.

Wurde hingegen eine 1%ige Lösung des harnsauren Ammons nach „Methode II“ der Wurzel dargeboten, so traten stark ausgeprägte Krümmungserscheinungen ein und zwar waren von 16 Wurzeln 10 in einer Entfernung von 1—3 cm wachsende gegen die Lösung dieses Salzes stark gekrümmt, 4 weiter wachsende zeigten ausgeprägte Krümmungsneigung, während sich eine indifferent verhielt und eine, in einer Entfernung von 4½ cm befindliche, abgewendet war.

Ein annähernd gleiches Resultat wurde erzielt, als, als Nährboden Sand angewandt wurde. Der aus der den Sand umgebenden Gelatine nach ersterem diffundierende und in einer 0,5%igen Lösung verwendete Stoff übte ebenfalls eine positive chemotropische Wirkung aus, da von den im Sande befindlichen 12 Wurzeln, 10 der mit diesem Salze beladenen Gelatine zugewendet waren, während sich 2 indifferent verhielten und lotrecht weiter gewachsen waren.

Dieses Ergebnis läßt den Schluß zu, daß, falls die *Lupinus*-Wurzel in der Natur auf harnsaurer Ammon stoßen würde, letzteres auf die Wurzel anlockend wirken dürfte.

2. Natriumsalze.

Von den Natriumsalzen untersuchte ich näher die Wirkung des Natriumhydroxyds, des Kochsalzes, des Natronsalpeters, des

schwefelsauren, des kohlsauren Natriums, des Natriumphosphats und -acetats, des weinsauren Natrons und des weinsauren Natronkalis.

Miyoshi¹⁾ fand, daß, während Natriumphosphat auf Pilze anlockend wirkte, sowohl Chlornatrium als auch weinsaures Natronkali stark repulsive Wirkungen hervorriefen. Dem Natronphosphat und dem Kochsalz gegenüber ganz ähnlich verhielt sich die *Lupinus*-Wurzel; hingegen war die Wirkung des weinsauren Natronkalis eher eine attraktive.

a) Natriumhydroxyd NaOH.

Selbst bei Anwendung minimaler Mengen dieser Verbindung konnte Gelatineblöcke nicht hergestellt werden. Wurde nämlich die Gelatine in einem durch geringen Zusatz von Natriumhydroxyd alkalisch gemachten destillierten Wasser aufgelöst, so gelang es nicht, die Lösung zum Erstarren zu bringen. Aus diesem Grunde konnte die Wirkung dieses Salzes nur unter Anwendung der „Methode II“ untersucht werden.

Schon eine 0,01%ige Lösung dieses Stoffes rief bei sonst gutem Wachstum repulsive Wirkungen hervor. Von 24 untersuchten Wurzeln wandten sich 21 ab, während 3 in derselben Entfernung von der Salzlösung wachsende nicht reagierten. Wurde die Konzentration auf 0,1 und darüber bis 0,5% erhöht, so wurde das Längenwachstum stark herabgesetzt: die Wurzeln zeigten starke Verdickungen, welche von der Wurzelspitze nach oben zunahmen, und waren hakenförmig nach beliebigen Richtungen des Raumes gekrümmt, lebten aber noch, denn sie wuchsen nach Beendigung der Versuche in einer Wasserkultur, wenn auch sehr langsam, weiter fort. Diese Verdickungen und Krümmungen sind zweifelsohne einer Schädigung der Wurzel, die durch die ätzende Wirkung des Natriumhydroxyds hervorgerufen sein mag, und wie aus vorstehendem hervorgeht, erst bei Konzentrationen eintritt, welche 0,1% überschreiten, zuzuschreiben. In schwächeren Lösungen angewendet, wirkt das Natriumhydroxyd, wie aus vorstehendem hervorgeht, negativ chemotropisch.

b) Chlornatrium NaCl.

An 60 Wurzeln, welche nach „Methode I“ zwischen zwei Gelatineblöcken wuchsen, von denen der eine das Kochsalz in Lösung enthält, konnte ich eine stark ausgeprägte Krümmung nach dem lediglich mit destilliertem Wasser bereiteten Block feststellen, wenn die Konzentration 1% betrug. Dieselbe Krümmungserscheinung trat bei schwächeren Lösungen und zwar bis zu einer Konzentration von 0,1% ein, während bei Anwendung von Lösungen, welche 0,01% dieses Salzes enthielten, an 24 Wurzeln keinerlei Krümmung festzustellen war. Eine 2%ige Lösung tötete die Wurzeln, nachdem dieselben noch etwa 5—7 mm weiter gewachsen waren, ab. Dieses Salz wirkte somit negativ chemotropisch.

1) Miyoshi: Bot. Ztg. 1894 l. c.

Obwohl, wie dies nachstehende Tabelle ergibt, das Kochsalz, in 1 %iger Lösung angewandt, das Längenwachstum stark herabsetzte, somit eine schädigende Wirkung desselben auf die Wurzel anzunehmen ist, konnte die eingetretene Krümmung durch die einseitige Schädigung der Wurzel nicht hervorgerufen sein, da sonst, wie dies beispielsweise bei Ammonvanadat bereits erwähnt wurde, die Krümmung in der entgegengesetzten Richtung, also in der Richtung des das Salz enthaltenden Blocks, durch die Schädigung der diesem Block anliegenden Wurzelseite, hätte stattfinden müssen. Es war somit Grund zur Annahme vorhanden, daß die durch das Kochsalz hervorgerufene Krümmung tatsächlich eine rein chemotropische war. Diese Annahme fand volle Bestätigung durch Versuche nach „Methode II“ und zwar nach ihren sämtlichen im zweiten Teil dieser Abhandlung angeführten und in den Figuren 11–14 veranschaulichten Modifikationen.

Konzentration	0,1 %			1%			
	a	e	z	a	k	e	z
1	32	53	21	20	23	26	6
2	32	54	22	20	27	29	9
3	37	60	23	22	28	30	8
4	39	59	20	20	22	27	7
5	36	56	20	19	24	30	11
6	34	51	17	19	20	25	6
7	25	44	19	35	38	45	10
8	26	47	21	36	41	43	7
9	28	47	19	30	34	38	8
10	30	51	21	32	39	41	9
Im Durchschnitt	31,9	52,2	20,3	25,3	29,6	33,4	8,1

Nach der „Methode II“ wurden insgesamt 108 Wurzeln untersucht und zwar mit dem gegenüber der „Methode I“ überraschenden Resultate, daß das Kochsalz bereits in Lösungen von 0,0001 % angewandt, stark repulsiv wirkte, und daß die Wurzeln unter Ausführung desto stärkerer Krümmungen sich von dem dargebotenen Kochsalz wegwandten, je stärker die Konzentration der Lösung war. Dieselbe Erscheinung trat ein, wenn als Wachstumsboden reiner Sand angewandt wurde, der von einer Gelatine umgeben war, die eine 0,1 %ige Lösung dieses Salzes enthielt. Das Wachstum im Sande war ein besseres, ebenso waren die Krümmungen schärfer ausgeprägt. Einige Versuche mit dekapitierten Wurzeln ergaben dasselbe Resultat. Es wurden einmal an 10 Wurzeln die Wurzelhaube und 1 mm und das andere Mal nebst der Wurzelhaube 2 mm von der Wurzelspitze mittels eines scharfen Messers abgehoben. In beiden Fällen verhielten sich die Wurzeln gegenüber Lösungen von 0,1 %, einerlei, ob sie in Gelatine oder im Sande wuchsen, negativ chemotropisch.

Da diese Erscheinungen auf eine andere Ursache nicht zurückgeführt werden konnten, ist es nach meiner Ansicht als unzweifelhaft anzusehen, daß die *Lupinus*-Wurzel durch Kochsalz in sehr hohem Grade negativ chemotropisch reizbar ist.

c) Natriumnitrat NaNO_3 .

Gegenüber 0,01, 0,1, 1 und 2%igen Lösungen dieses Salzes verhielten sich 48 *Lupinus*-Wurzeln bei Anwendung der „Methode I“ völlig indifferent. Das Wachstum war ein ausgezeichnetes, da die an 24 Wurzeln gemessene Wachstumszunahme bei einer Konzentration von 0,01, 0,1 und 1% im Durchschnitt 21 mm betrug.

Wurde aber dieses Salz nach „Methode II“ den in Gelatine wachsenden Wurzeln dargeboten, so zeigten dieselben, allerdings erst bei einer Konzentration von 0,5% eine deutlich ausgeprägte Neigung zur Abwendung. Von 18 Wurzeln waren 7 deutlich weggekrümmt, während von den übrigen 11, 8 eine negative Tendenz zeigten und 2 lotrecht weitergewachsen waren. Die abgewendeten und nicht abgewendeten Wurzeln wuchsen in derselben Entfernung von dem eine 0,5%ige Lösung dieses Salzes enthaltenden Loch einer zylinderförmigen Gelatinemasse, in der die Keimlinge sehr gut gediehen. Stieg die Konzentration auf 2%, so war auch die Abwendung eine viel stärkere gewesen. Von 12 Wurzeln waren 10 stark abgewendet, während 2 lotrecht gewachsen und abgestorben waren. Von den abgewendeten waren 5 der Salzlösung zunächst wachsende ebenfalls tot.

Diesem Salze ist somit erst bei einer mit etwa 0,5% beginnenden Konzentration eine schwache negative chemotropische Wirkung zuzuschreiben.

d) Natriumsulfat Na_2SO_4 .

Das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel gegenüber Lösungen dieses Salzes war ihrem oben erwähnten Verhalten gegenüber dem Salpeter ähnlich. Nach „Methode I“ angewandt, haben selbst 2%ige Lösungen des schwefelsauren Natrons nicht vermocht, eine Reaktion der Wurzel hervorzurufen. Unter Anwendung von Konzentrationen von 0,01, 0,1, 1 und 2% wurden 44 Wurzeln untersucht. Alle verhielten sich indifferent. Die Wachstumszunahme, welche an 24 Wurzeln bei einer Konzentration von 0,1 und 1% gemessen wurde, betrug im Durchschnitt je 16 mm.

Eine 0,5%ige Lösung dieses Salzes verursachte, nach „Methode II“ dargeboten, negativ chemotropische Krümmungen, welche an 8 von 10 untersuchten Wurzeln festgestellt wurden. Allerdings waren die Krümmungen nicht allzu stark ausgeprägt und traten erst ein, nachdem die Wurzel zuvor etwa 10–12 mm weiter lotrecht gewachsen war.

e) Natriumkarbonat Na_2CO_3 .

Das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel gegenüber 0,01 und 0,1% dieses Salzes enthaltenden Lösungen war ein durchaus

indifferentes; dagegen traten sehr stark ausgeprägte Krümmungen ein, wenn der eine der Gelatineblöcke mit einer 1%igen Lösung dieses Salzes in destilliertem Wasser bereitet war. Von 16 untersuchten Wurzeln waren sämtliche unter einem Winkel von etwa 80–90° in den dieses Salz enthaltenden Block eingewachsen. Durch Messungen, die an je 6 Wurzeln vorgenommen wurden, ist festgestellt worden, daß das Wachstum hinter dem normalen und demjenigen, wenn die Wurzeln einem Block anlagen, der bloß 0,01% oder 0,1% dieses Salzes enthielt, zurückblieb, wie dies aus nachstehender Tabelle ersichtlich ist. Die Wurzelspitzen waren anscheinend beschädigt, denn sie waren schwach bräunlich gefärbt. Nach Beendigung der Versuche gediehen aber die Keimlinge in einer Wasserkultur verhältnismäßig gut und wuchsen, wenn auch langsam, weiter fort.

Konzentration	0,01 %			0,1 %			1 %				
	Wurzel-Nr.	a	e	z	a	e	z	a	k	e	z
	1	25	37	12	25	35	10	35	35	39	4
	2	25	39	11	21	33	12	32	32	37	5
	3	25	36	11	23	32	9	30	30	35	5
	4	17	30	13	25	36	11	34	34	40	6
	5	20	31	11	24	34	10	34	34	40	6
	6	23	34	11	20	29	9	25	25	29	4
In Durch-		22,5	34,5	12	23	33,1	10,1	31,6	31,6	36,6	5
schnitt:											

Wurde eine 0,1%ige oder eine 1%ige Lösung dieses Salzes der Wurzel nach „Methode II“ dargeboten, so traten stark ausgeprägte positive Krümmungen ein; es waren nämlich im ersten Falle von 10 Wurzeln, 7, im zweiten Falle von 14 Wurzeln, 12 der Lösung zugekrümmt. Das Wachstum war normal. Es scheint somit, daß die *Lupinen*-Wurzel durch kohlenstoffsaures Natron positiv chemotropisch gereizt wird.

f) Natriumphosphat Na_2HPO_4 .

Trotzdem die von mir getroffene Versuchsanordnung mit der von Newcombe und Rhodes beschriebenen völlig übereinstimmte, konnte ich keine Krümmungen der Wurzel beobachten, wenn der eine der Gelatineblöcke mit einer 0,28%igen Lösung dieses Salzes bereitet war. Dieses an 72 Wurzeln festgestellte Resultat war umso auffälliger, als die genannten Autoren berichten, daß bei dieser Konzentration sämtliche von ihnen untersuchten *Lupinen*-Wurzeln in den dieses Salz enthaltenden Gelatineblock eingewachsen waren. Auch als ich den Versuch auf 48 Stunden ausdehnte, war das Verhalten der verhältnismäßig gut gewachsenen Wurzeln (die Wachstumszunahme betrug nach 48 Stunden an 12 Wurzeln gemessen im Durchschnitt 24 mm) ein völlig indifferentes. Den Grund, aus welchem

diese Versuche, bei den durch mich angestellten Untersuchungen, entgegen den Feststellungen von Newcombe und Rhodes, ein negatives Resultat ergaben, konnte ich nicht ermitteln und untersuchte deshalb, um überhaupt festzustellen, ob so schwache Lösungen dieses Salzes chemotrope Krümmungserscheinungen hervorrufen, 12 Wurzeln am Klinostaten.

Zu diesem Zwecke goß ich einerseits eine mit destilliertem Wasser bereitete 3%ige Gelatinelösung, andererseits dagegen eine ebenso starke Lösung unter Zusatz von 0,28% Natriumphosphat in Glasröhren von ca. 6 cm lichter Weite und 15 cm Höhe, entfernte nach dem Erstarren den zylindrischen Gelatinekörper aus der Glasröhre und zerschnitt ihn in Richtung der Längsachse. Zwischen zwei solchen halbzyllindrischen Gelatinekörpern, wurde, wie dies beistehende Skizze Nr. 19 ergibt, in der aus derselben ersichtlichen Weise der *Lupinus*-Keimling befestigt, das Ganze in das zum Gießen bestimmt gewesene Glasrohr gesteckt und je drei solcher Glasröhren in einen

nachher an seinen beiden Enden geschlossenen Zylinder aus Pappe gesteckt. Auf die Kotyledonen wurde etwas mit Wasser durchfeuchtetes Fließpapier gebracht. Der Zylinder wurde nun an einem Klinostaten befestigt. Vier derartig adjustierte Klinostaten wurden nunmehr in Bewegung gesetzt und diese während der Dauer von 24 Stunden ununterbrochen aufrecht erhalten. Hierauf wurde untersucht.

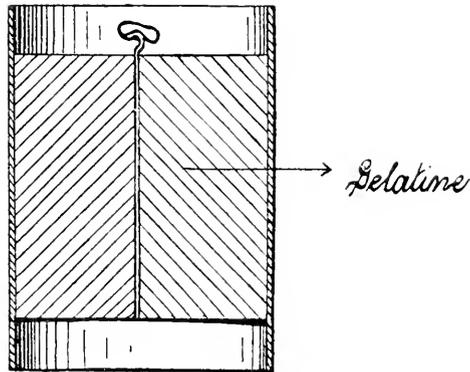


Fig. 19.

Das Ergebnis der Untersuchung war, daß bei einem etwas schneller als die anderen rotierenden Klinostaten sämtliche drei verhältnismäßig gut gewachsenen Wurzeln eine Krümmung ausgeführt und in die das Salz enthaltende Gelatine eingedrungen waren. Von den übrigen 9 Wurzeln verhielten sich 3 indifferent, 4 waren in die mit dem Salz bereitete Gelatine eingewachsen, während 2 gegen diese Gelatine eine merkliche Krümmung ausgeführt hatten. Da dieser Versuch als Kriterium hierfür angesehen werden konnte, daß der von einer 0,28%igen Lösung des phosphorsauren Natrons ausgehende Reiz schwächer als der geotropische war, untersuchte ich noch am Klinostaten das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel gegenüber einer schwächeren Lösung dieses Salzes, und zwar gegenüber einer 0,1%igen Lösung. Von 12 Wurzeln waren auch in diesem Falle die an dem schneller

rotierenden befestigten in die das Salz enthaltende Gelatine eingewachsen, während von den übrigen 9, sich 5 indifferent verhielten, 4 hingegen deutlich gegen die das Salz enthaltende Gelatine gekrümmt waren.

Enthielt der eine Gelatineblock 1% Natriumphosphat, so waren von 60 Keimlingen, 53 stark gegen denselben gekrümmt und in diesen Block eingewachsen, während das Verhalten der übrigen 7 ein indifferentes war. Stieg die Konzentration auf 1,5 und 2%, so waren sämtliche Wurzeln in den Block eingewachsen, starben aber, wie dies auch Newcombe und Rhodes angeben, sehr bald ab.

Aus der nachstehenden Tabelle ist ersichtlich, daß auch durch dieses Salz das Wachstum der *Lupinus*-Wurzel nachteilig beeinflusst wird.

Konzentration	1%				
	Wurzel-Nr.	a	k	e	z
	1	23	27	30	7
	2	22	22	30	8
	3	23	26	30	7
	4	26	27	34	8
	5	23	24	30	7
	6	20	23	28	8
Im Durchschnitt:		22,8	24,8	30,3	7,5

Bei Anwendung einer 0,01%igen Lösung dieses Salzes betrug demgegenüber die Zuwachsgröße, in ebenfalls 24 Stunden, an 6 Wurzeln gemessen, im Durchschnitt 18 mm.

Viel empfindlicher war das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel gegenüber Natriumphosphat, wenn ihr dieses Salz nach „Methode II“ oder nach deren Modifikationen dargeboten wurde. Von 16 Wurzeln waren, wenn die Lösung 0,1%ig war, 11 in der Entfernung von 1—3 cm wachsende Wurzeln gegen dieselbe gekrümmt, während 5 weiter wachsende sich indifferent verhielten. Befand sich in dem in der Gelatine ausgestochenen Loch eine 1%ige Lösung dieses Salzes, so waren sämtliche untersuchten 20 Wurzeln gegen diese Lösung gekrümmt und wuchsen auf dieselbe zu. Ein gleiches Verhalten zeigten 10 im Sand, welcher von einer 1% Natriumphosphat enthaltenden Gelatine umrahmt war, wachsende Wurzeln.

g) Natriumacetat $C_2H_3O_2Na$.

Dieses Salz wirkt in 1%iger Lösung tödend und zwar sowohl in einem Gelatineblock nach „Methode I“ als auch nach „Methode II“ angewendet. Nach letzterer Methode erwiesen sich auch schwächere Lösungen als totbringend und zwar trat der Tod schon bei 0,1%igen Lösungen und darunter ein. Der schä-

digende Einfluß dieses Salzes auf das Wachstum war dadurch bemerkbar, daß die Zuwachsgröße, wenn die Wurzel einem 0,1% desselben enthaltenden Block anlag, nur 4 mm betrug. Im ganzen wurden 24 Wurzeln untersucht und von diesen 6 der Messung unterzogen.

b) Weinsaures Natron $C_4H_4O_6Na_2$.

Gegenüber einer 0,01 und 0,1% igen Lösung dieses Salzes in einem Gelatineblock verhielten sich je 6 *Lupinus*-Wurzeln bei gutem Wachstum indifferent. Wurde aber eine 1% ige Lösung dieses Salzes einseitig dargeboten, so traten bei 11 von 12 untersuchten Wurzeln stark ausgeprägte Krümmungen ein; das Wachstum war jedoch schwach, denn der an sämtlichen 12 Wurzeln festgestellte Wachstumszuwachs betrug bloß 8 mm.

Wurde dieses Salz nach „Methode II“ dargeboten, so traten, wenn die Konzentration 0,1% oder darüber betrug, stark ausgeprägte Krümmungen ein. Von 14 untersuchten Wurzeln waren 7 in einer Entfernung von 1—3 cm wachsende, der Lösung stark zugewendet, 5 in einer Entfernung von 4 cm wachsende Wurzeln zeigten gar keine Krümmung, während 2 am weitesten (5 cm) wachsende Wurzeln schwach abgewendet waren.

i) Weinsaures Natronkali $C_4H_4O_6KNa$.

Diesem Salze gegenüber verhielten sich die *Lupinus*-Wurzeln genau so, wie gegenüber dem weinsauren Natron, jedoch mit dem Unterschiede, daß als eine 0,1% ige Lösung desselben nach „Methode II“ dargeboten wurde, von 12 untersuchten Keimlingen, sämtliche, auch die in einer Entfernung von 5 cm wachsenden, auf die Lösung zuwachsen und derselben zugewendet waren. Es mag dies daran liegen, daß, wie noch mitgeteilt werden soll, die *Lupinus*-Wurzeln gegenüber dem weinsauren Kali viel empfindlicher waren als gegenüber dem weinsauren Natron.

3. Kaliumsalze.

Von den Kaliumsalzen untersuchte ich näher die folgenden:

Kaliumhydroxyd, Chlorkalium, Bromkalium, Jodkalium, Kalisalpeter, Kalisulfat, kohlensaures Kalium, Kaliummonophosphat, Kaliumbichromat, Kaliumpermanganat, Kalialaun, Cyankalium, Rhodankalium, gelbes und rotes Blutlaugensalz, Ameisensaures Kalium, Kaliacetat, buttersaures, weinsaures, zitronensaures, apfelsaures und harnsaures Kali.

Miyoshi¹⁾ stellte fest, daß Monokaliumphosphat attraktiv, Kalisalpeter, Chlorkalium auch Kaliumchlorat auf Pilsen repulsiv wirkten. Ungefähr ähnlich verhielt sich auch die *Lupinus*-Wurzel den entsprechenden Kaliverbindungen gegenüber, von denen nur Kalisalpeter, Chlorkalium und das Kaliumphosphat als Nährsalze anzusehen sind. Wenn auch die Untersuchung über das Ver-

¹⁾ Miyoshi, l. c.

halten der Wurzel gegenüber Verbindungen, auf welche, wie z. B. buttersaures, apfelsaures Kali, Cyankalium, Kaliumpermanganat, etc., die Wurzel in der Natur kaum stoßen wird, wenig praktisches Interesse bot, war doch das Verhalten der Wurzel diesen zum Teil typischen Giften gegenüber von großem Wert für die vorliegende Untersuchung, da erst durch das Verhalten diesen Stoffen und noch anderen später zu erwähnenden giftigen Substanzen gegenüber, die Fehlerquellen der von Newcombe und Rhodes angewendeten Methode mit Sicherheit aufgedeckt und nachgewiesen worden sind.

a) Kaliumhydroxyd KOH.

Das Verhalten der Lupinenwurzel gegenüber diesem Salze nach „Methode I“ konnte nicht untersucht werden, da schon geringe Mengen desselben, ebenso wie Natriumhydroxyd, das Erstarren der Gelatinelösung verhinderten. Ich beschränkte mich deshalb nur auf die Anwendung der „Methode II“, und fand, daß schon sehr schwache Lösungen dieser Verbindung eigentümliche Verdickungen der Wurzel hervorriefen. Befand sich in dem in der Gelatine ausgestochenen Loch eine 0,01 %ige Lösung dieses Salzes, so war das Längenwachstum gegenüber dem normalen stark zurückgeblieben, und von 12 untersuchten Wurzeln waren 8 von der Lösung abgewendet, während das Verhalten der übrigen 4, mit Ausnahme der starken Verdickungen, welche insbesondere im oberen Teile der Wurzel auftraten, ein normales bzw. indifferentes war.

b) Chlorkalium KCl.

In seiner Wirkung war dieses Salz von Chlornatrium wesentlich verschieden. Dies zeigte sich schon darin, daß während eine 1 %ige Lösung von Kochsalz das Längenwachstum stark herabsetzte und eine 2 %ige Lösung den Tod der Wurzel herbeiführte, ein- und zweiprozentige Lösungen von Chlorkalium auf das Längenwachstum der *Lupinus*-Wurzel anscheinend gar keinen schädlichen, hemmenden Einfluß ausübten. Im Durchschnitt betrug die an 12 Wurzeln gemessene Wachstumszunahme bei einer 0,1 bzw. einer 1 %igen Lösung dieses Salzes 22 bzw. 20 mm. Sie war demnach genau so groß, wie die Wachstumszunahme der in einer Dampfatmosfera wachsenden Keimlinge. Enthielt der eine Block 1 % von diesem Salze, so waren von 12 Wurzeln, 3 gegen den andern Block gekrümmt, 9 dagegen gerade gewachsen. Bei einem Gehalt von 2 % waren von 12 Wurzeln, 7 gegen den lediglich destilliertes Wasser enthaltenden Block gekrümmt.

Wurde dieses Salz nach „Methode II“ in einer 0,1 und einer 1 %igen Lösung dargeboten, so trat die bereits aus dem Verhalten der *Lupinus*-Wurzel gegenüber einer Kochsalzlösung bekannte repulsive Wirkung ein. Von 20 Wurzeln, waren 18 in einer Entfernung von 1—4 cm wachsende abgewendet, die übrigen 2, welche in einer Entfernung von 5 cm von der Salzlösung wuchsen, verhielten sich dagegen indifferent. Die bei Anwen-

dung einer 0,5%igen Lösung eingetretenen Krümmungen waren den durch eine 1%ige Lösung hervorgerufenen durchaus gleich, sämtliche aber nicht so stark ausgeprägt wie beim Kochsalz. Während sich nämlich bei diesem letzteren die Wurzelspitze nach ausgeführter Krümmung schätzungsweise etwa 20—30 mm von der lotrechten Wachstumsrichtung entfernte, betrug diese Ablenkung bei Chlorkalium nur etwa die Hälfte.

c) Jodkalium IK.

Das Verhalten von 24 Wurzeln gegenüber 0,01, 0,1 und 1%igen Lösungen dieses, in einem Gelatineblock dargebotenen Salzes, war bei sehr gutem Wachstum ein indifferentes. Eine schwache repulsive Wirkung schien eingetreten zu sein, wenn eine 1%ige Lösung des Jodkalium nach „Methode II“ auf 16 *Lupinuskeimlinge* wirkte. Vier 1,5 cm von der Lösung entfernte Wurzeln waren von der Lösung schwach abgewendet, 12 weiter wachsende verhielten sich völlig indifferent. Das Verhalten der erstgenannten 4 Wurzeln konnte aber auch auf andere Ursachen als auf chemotropische Reize zurückzuführen sein, denn ich habe des öfteren beobachtet, daß selbst bei Salzen, durch welche die Wurzel in sehr hohem Grade positiv oder negativ chemotropisch reizbar war, eine Anzahl von Wurzeln vorhanden waren, die sich indifferent oder entgegengesetzt verhielten.

d) Bromkalium KBr.

Die Wirkung des Kaliumbromids war derjenigen des Jodkaliums durchaus identisch. In einem Gelatineblock dargeboten, wirkte dieses Salz garnicht und zwar weder in einer 0,01 oder in einer 0,1 noch in einer 1%igen Lösung.

Bei Anwendung dieses Salzes nach „Methode II“ konnte eine sehr schwache Abwendung von 3 von 16 untersuchten Wurzeln festgestellt werden. Auch die hier eingetretene Krümmung dürfte keine chemotropische Reizerscheinung sein, denn, wie mir alle Versuche zeigten, war, sobald die Wurzel durch ein bestimmtes Salz chemotropisch reizbar war, stets die überwiegende Zahl der Wurzeln der Lösung zu- oder von dieser abgewendet.

e) Kalisalpeter KNO_3 .

Gegenüber 0,01 und 0,1%igen Lösungen dieses Salzes verhielten sich je 10 Wurzeln bei Anwendung der „Methode I“ indifferent. Enthielt der Block eine 1%ige Lösung dieses Salzes, so waren von 24 Wurzeln, eine von diesem Block schwach abgewendet, während das Verhalten der übrigen 19 ein völlig indifferentes war. Es konnte festgestellt werden, daß dieser in der Bodenkultur als ausgezeichnetes Nährsalz vielfach verwendete Stoff auf das Wachstum der Wurzel hemmend wirkte, wie sich dies aus der nachstehenden Tabelle ergibt. Diese zeigt, daß während die Zuwachsgröße bei Anwendung einer 0,1%igen Lösung an 10 Wurzeln gemessen, im Durchschnitt 11,4 mm betrug, sie

durch Anwendung einer 1%igen Lösung um etwa 4 mm herabgesetzt wurde.

Konzentrat.	0,1 %			1 %		
	a	e	z	a	e	z
1	22	35	13	21	30	9
2	22	31	12	23	32	9
3	26	39	13	21	28	7
4	25	35	10	21	30	9
5	21	33	12	23	32	9
6	19	29	10	21	29	8
7	22	32	10	26	35	9
8	21	35	11	28	36	8
9	28	39	11	25	31	9
10	27	39	12	26	31	8
Im Durchschn.:	23,6	35	11,4	23,5	32	8,5

Ein wesentlich anderes Verhalten zeigten die Lupinenwurzeln diesem Salze gegenüber, wenn ihnen dasselbe nach „Methode II“ dargeboten wurde. Je nach der Konzentration trat eine positive oder negative Krümmung ein, oder aber verhielten sich die Wurzeln völlig indifferent, insbesondere, wenn die Konzentration 0,2 — etwa 0,5% betrug. Stieg die Konzentration über 0,5% auf 1% und darüber, so war die bei weitem überwiegende Zahl der Wurzeln von der Diffusionsrichtung der Salzlösung abgewendet und zwar wandten sich von 14 Wurzeln, 9 ab, während die übrigen 5 lotrecht weiter gewachsen waren. Eine Ausnahme bildete ein Fall, bei dem sich von 20 untersuchten Wurzeln 4 der Lösung zugewendet hatten, 16 hingegen lotrecht weiter gewachsen waren. Betrug der Gehalt der Lösung 0,1% oder darunter, so waren von 12 Wurzeln 8 der Lösung zugewendet. In einem Falle, als die Konzentration genau 1% betrug, waren von 16 Wurzeln 5 in einer Entfernung von 1—2 cm wachsende abgewendet und 6 in einer Entfernung von 3, 4 und 5 cm befindliche der Lösung zugewendet, während sich 4 Wurzeln, von denen 2 in einer Entfernung von 2 cm, eine in einer Entfernung von 1 cm und eine in einer Entfernung von 5 cm wuchsen, völlig indifferent verhielten. Das Wachstum war in allen diesen Fällen ein überaus gutes.

f) Kaliumsulfat K_2SO_4 .

Bei gutem Längenwachstum (die an 10 Wurzeln gemessene Wachstumszunahme betrug bei Anwendung einer 1%igen Lösung im Durchschnitt 15 mm) verhielten sich 18 Wurzeln gegenüber 0,01, 0,1 und 1%igen Lösungen dieses Salzes indifferent, wenn „Methode I“ angewendet wurde.

Nach „Methode II“ fand, wenn eine 0,1%ige Lösung dargeboten wurde, bei 10 von 14 untersuchten Wurzeln eine schwache

Zuwendung statt. Stieg die Konzentration auf 1%, so krümmten sich von 14 Wurzeln nur noch 6 der Lösung zu, während bei Anwendung dieses Salzes in einer 0,01%igen Lösung sämtliche 16 untersuchten Wurzeln derselben stark zugewendet waren.

g) Kaliumkarbonat K_2CO_3 .

Gegenüber der Potasche verhielt sich die Lupinenwurzel ähnlich wie gegenüber dem kohlensauren Natron. Bei Konzentrationen von 0,01 und 0,1% wuchsen die untersuchten je 6 Wurzeln gerade weiter. Die Wachstumszunahme betrug in ersterem Falle im Durchschnitt 22 mm und im zweiten 20 mm, war somit um 10 mm größer als bei den ebenso starken Lösungen von Natriumkarbonat. Enthielt aber der eine der Gelatineblöcke eine 1%ige Lösung dieses Salzes, so waren bei einer Versuchsreihe von 24 Wurzeln, sämtliche in den dieses Salz enthaltenden Gelatineblock unter starker Krümmung eingewachsen und tot. Der Tod muß erst nach dem Einwachsen stattgefunden haben, da dies daraus geschlossen werden konnte, daß bei einer anderen Versuchsreihe, bei welcher von 12 Wurzeln, 5 in den Block eingewachsen und abgestorben waren, die übrigen 7 nicht eingewachsenen lebten und ebenso wie die toten eine Wachstumszunahme von durchschnittlich 8 mm zeigten, während die Wachstumszunahme bei einer 1%igen Sodalösung bloß 5 mm betrug. Es scheint somit, daß Lösungen von Potasche der *Lupinus*-Wurzel zuträglicher bzw. weniger schädlich sind als gleich starke Lösungen von kohlensaurem Natron.

Wurde eine 0,1%ige oder eine 1%ige Lösung von Potasche der Wurzel nach „Methode II“ dargeboten, so traten ebenso wie bei kohlensaurem Natron stark ausgeprägte positive Krümmungen ein. Es waren im ersteren Falle von 12, 11, im zweiten Falle von 20, 18 Wurzeln der Lösung zugewendet. Die Wurzeln wiesen aber starke Verdickungen auf, die den bei Darbietung von Kaliumhydroxyd eingetretenen, sehr ähnlich waren.

h) Monokaliumphosphat KH_2PO_4 .

Eine 1%ige Lösung dieses Salzes rief nach „Methode I“ angewendet bei zwei von 60 untersuchten Wurzeln, gegen den dieses Salz enthaltenden Block gerichtete Krümmungen hervor. Das Verhalten der übrigen 58 war ein in jeder Beziehung indifferentes. Eine 0,01 und eine 0,1%ige Lösung desselben blieben völlig wirkungslos. Die Wachstumszunahme betrug in sämtlichen drei Fällen (in jedem an je 6 Wurzeln durch Messung festgestellt) im Durchschnitt 11 mm. Wurzeln, denen die Haube und ein und zwei Millimeter von der Wurzelspitze abgenommen wurden, zeigten gegenüber gleich starken Lösungen das nämliche indifferente Verhalten.

Nach „Methode II“ wurde das Verhalten von 10 Wurzeln gegenüber einer 0,1%igen Lösung und das Verhalten von 20 Wurzeln gegenüber einer 1%igen Lösung näher untersucht. Im ersteren Falle waren sämtliche der Lösung mehr oder minder

zugekrümmt, im zweiten Falle wandten sich sämtliche Wurzeln der Lösung stark zu. Von 8 Wurzeln, denen die Haube und 2 mm von der Wurzelspitze abgenommen wurden, wandten sich 6 einer 0,1 %igen Lösung zu.

i) Kaliumbichromat $K_2Cr_2O_7$.

Schon 0,05 %ige Lösungen dieses Salzes wirkten nach „Methode I“ angewandt, innerhalb weniger Stunden tödlich. Auf eine 0,01 %ige Lösung reagierten 6 im Durchschnitt um 6 mm gewachsene Wurzeln nicht. Wie an der Färbung festgestellt werden konnte, fand eine ziemlich starke Diffusion dieses Salzes aus dem dasselbe enthaltenden Block nach dem andern statt, so daß das vorgenannte Resultat eine sichere Schlußfolgerung nicht zuließ.

Daß die *Lupinus*-Wurzel durch stark verdünnte Lösungen dieses Salzes negativ chemotropisch reizbar ist, zeigten übereinstimmend zwei Versuchsreihen, bei denen einmal eine 0,01 %ige Lösung, das andere Mal dagegen eine 0,001 %ige Lösung dieses Salzes nach „Methode II“ dargeboten wurde. In beiden Fällen wurden je 10 Wurzeln untersucht und waren alle von der Lösung stark weggekrümmt.

k) Kaliumpermanganat $KMnO_4$.

Von dieser Verbindung bot ich nach „Methode I“ der Wurzel Lösungen dar, welche 0,001, 0,01, 0,1 und 1 % dieses Salzes enthielten. Während sich je 6 Wurzeln gegenüber den ersteren drei Konzentrationsgraden völlig indifferent verhielten, waren bei einer Konzentration von 1 % von 8 untersuchten, 2 Wurzeln schwach gegen den nur mit destilliertem Wasser bereiteten Gelatineblock gekrümmt. In sämtlichen Fällen war das Wachstum ein überaus gutes und normales, denn die Wachstumszunahme betrug im Durchschnitt an je 12 Wurzeln durch Messung festgestellt, 20 mm. Eine Diffusion nach dem anderen, diesem Block anliegenden Gelatineblock, ähnlich wie bei Bichromat, konnte nicht festgestellt werden. Es mag dies daran liegen, daß die Gelatine durch das Permanganat in ihren physikalischen Eigenschaften verändert wird, sie wird sehr hart, und der Block war an seinen Außenflächen spiegelblank, sodaß, trotzdem sich die beiden Blöcke wie bei allen anderen Versuchen, berührten, ein inniges Zusammenhaften derselben und dementsprechend auch eine Diffusion nicht stattfand.

Eigentümlicherweise waren sämtliche 16 Wurzeln einer 0,1 und einer 1 %igen Lösung dieses Salzes stark zugewendet, wenn dasselbe nach „Methode II“ dargeboten wurde. Dieses Resultat läßt aber in anbetracht des Umstandes, daß bereits nach kurzer Zeit eine völlige Reduktion des Permanganats stattgefunden hat, keinen sicheren Schluß darüber zu, ob die eingetretene Wirkung dem Permanganat als solchem, oder dem durch die Reduktion ausgeschiedenen Oxydhydrat zuzuschreiben ist. Eine Diffusion des Permanganats als solches fand nicht statt, denn die

Gelatine blieb farblos. Hingegen trat eine völlige Entfärbung der Lösung ein, und die *Lupinus*-Wurzeln waren selbst in einer Entfernung von 5 cm. der Lösung sehr stark zugekrümmt und sehr gut gewachsen. Von 16 Wurzeln wuchsen 5 in die Lösung ein und gediehen nach Entfernung aus der Gelatine in einer Wasserkultur sehr gut, sodaß also eine Schädigung der Wurzel nicht eingetreten war.

b) Kalialaun $K_2SO_4 + Al_2(SO_4)_3 + 24 H_2O$.

Von dieser Doppelverbindung wurden der *Lupinus*-Wurzel nach „Methode I“ 0,01, 0,1 und 1%ige Lösungen dargeboten. Gegenüber den beiden ersteren verhielt sich die Wurzel indifferent, während von 6 *Lupinus*-Wurzeln, die einem 1% dieses Stoffes enthaltenden Gelatineblock anlagen, 4 in diesen Block eingewachsen, stark gekrümmt, sehr wenig weiter gewachsen und im Absterben begriffen waren. Während die an je 6 Wurzeln gemessene Wachstumszunahme für die ersten beiden Konzentrationsgrade durchschnittlich 17 bzw. 13,3 mm betrug, sank dieselbe bei einer Konzentration von 1% auf 3,1 mm, woraus hervorgeht, daß der Kalialaun auf das Wachstum selbst sehr stark hemmend wirkt, sodaß auch die eingetretene Krümmung auf eine Schädigung zurückzuführen sein dürfte.

Daß diese Annahme eine zutreffende war, stellte sich heraus, als eine 0,1%ige Lösung von Kalialaun nach „Methode II“ der *Lupinus*-Wurzel dargeboten wurde. Von 12 Wurzeln waren sämtliche von der Lösung weggekrümmt, ein Resultat, welches nicht überrascht, wenn wir uns erinnern, daß das Kaliumsulfat, für sich angewendet, zwar attraktiv wirkte, daß aber, wie wir noch sehen werden, durch Aluminiumsulfat die *Lupinus*-Wurzel sehr stark negativ chemotropisch gereizt wird.

m) Cyankalium KCN.

Eine 0,01%ige Lösung dieses Salzes wirkte tödend, sowohl nach „Methode I“ als auch nach „Methode II“ angewandt. Der Tod trat aber erst nach mehreren Stunden ein, sodaß die Wurzeln noch im Durchschnitt 5 mm gewachsen sind, bevor sie abstarben. Mangels einer praktischen Bedeutung habe ich Versuche mit schwächeren Lösungen dieses überaus giftigen Stoffes nicht angestellt.

n) Rhodankalium KCNS.

Gegenüber einer 0,1 und einer 1%igen Lösung dieses Salzes verhielten sich 12 *Lupinus*-Keimlinge völlig indifferent. Das Wachstum war ein mittelmäßiges, die Wachstumszunahme betrug in beiden Fällen durchschnittlich 10 mm.

In einer 0,1%igen Lösung, nach „Methode II“ angewandt, wirkte dieses Salz repulsiv. Von 12 Wurzeln waren 9 abgewendet, 3 dagegen lotrecht weiter gewachsen. Unter den abgewendeten befanden sich 5 in einer Entfernung von 1—3 cm, 4 dagegen in einer Entfernung von 3—5 cm von der Lösung dieses Salzes.

o) Ferrocyankalium $\text{Fe}(\text{CN})_6\text{K}_4$.

Eine 1%ige Lösung dieses Salzes wirkte, nach „Methode I“ angewandt, tödend. Gegenüber Lösungen, die 0,1 und 0,01% des gelben Blutlaugensalzes enthielten, verhielt sich die *Lupinus*-Wurzel bei sehr mäßigem Wachstum völlig indifferent.

Wurde eine 0,1%ige Lösung dieses Salzes nach „Methode II“ dargeboten, so war das Wachstum ebenfalls ein sehr mäßiges gewesen, ohne daß eine Krümmungserscheinung eingetreten gewesen wäre.

p) Ferricyankalium $\text{Fe}_2(\text{CN})_{12}\text{K}_6$.

Auch das rote Blutlaugensalz wirkte, nach „Methode I“, angewandt, in 1%iger Lösung tödend, während sich die Lupine schwächeren Lösungen gegenüber und zwar Lösungen von 0,1 und 0,01% völlig indifferent verhielt.

Überraschend war es, als bei Darbietung dieses Salzes in einer Konzentration von 0,1% sämtliche 14 untersuchten Wurzeln unter Ausführung starker Krümmungen, auf die in dem in der als Nährboden dienenden Gelatine ausgestochenen Loch befindliche Salzlösung zuwuchsen. Während das Wachstum bei Anwendung des gelben Blutlaugensalzes auch unter Anwendung der „Methode II“ ein sehr mäßiges gewesen ist, war dasselbe im vorliegenden Falle ein auffallend starkes. Die Zunahme betrug innerhalb 24 Stunden im Durchschnitt 22 mm, war also ebenso stark wie in einer Dampfkammer oder in einer Wasserkultur. Die Ursache des so verschiedenen Verhaltens der Lupine gegenüber zwei so nahe verwandten und bei „Methode I“ in gleicher Konzentration tödend wirkenden Salzen vermochte ich bisher nicht aufzuklären.

q) Kaliumformiat H.COOK .

Das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel gegenüber dem ameisen-sauren Kalium war dasselbe wie gegenüber dem Ammoniumformiat. Eine 1%ige Lösung dieses Salzes, nach „Methode I“ angewendet, wirkte tödend. Eine 0,1 und eine 0,01%ige Lösung hemmten das Wachstum in sehr hohem Grade, denn an je 6 Wurzeln vorgenommene Messungen haben ergeben, daß der Zuwachs im Durchschnitt nur 3,3 bzw. 6,6 mm betrug.

Auch nach der „Methode II“ angewendet, rief dieses Salz, und zwar schon in einer Konzentration von 0,01%, nach kurzer Zeit den Tod der Keimlinge hervor.

r) Kaliumacetat $\text{C}_2\text{H}_3\text{O}_2\text{K}$.

Die Wirkung des essigsäuren Kaliums war sowohl nach „Methode I“ als auch nach „Methode II“ die nämliche wie die des Natriumacetats. Eine 1%ige Lösung wirkt, nach beiden Methoden angewendet, tödlich. Schwächere Lösungen schädigen die Wurzeln in hohem Grade, hemmen das Wachstum, ohne eine Krümmungsbewegung hervorzurufen.

Eigentümlich war es, daß eine 0,01 %ige Lösung dieses giftigen Salzes, nach „Methode II“ angewendet, eine schwache positive Krümmung hervorgerufen hat, indem von 12 Wurzeln 9 der Lösung schwach zugewendet waren. Da die Diffusion dieses Salzes durch die Gelatine sehr rasch fortschreitet, ist es nicht ausgeschlossen, daß diese letzterwähnte Krümmung ebenfalls auf eine Schädigung zurückzuführen ist, die dadurch zustande gekommen sein mag, daß die Wurzel von dem hindurchdiffundierenden Salz geschädigt wurde und in der Richtung des Diffusionsstromes eine Krümmung ausgeführt hat.

s) Buttersaures Kali $C_4H_7O_2K$.

Eine 1 %ige Lösung dieses Salzes wirkte bei beiden Methoden tödlich. Schwächere Lösungen hemmten ebenfalls bei beiden Methoden das Wachstum in sehr hohem Grade, denn der an je 6 Wurzeln gemessene Wachstumszuwachs betrug für eine 0,01 %ige Lösung 11 mm, für eine 0,1 %ige Lösung dagegen nur noch 4,1 mm. Irgendwelche Krümmungen sind nicht eingetreten.

t) Weinsaures Kali $C_4H_4O_6K_2$.

Das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel wurde gegenüber 0,01, 0,1, 0,25, 0,5, 1, 5, 10 und 20 %igen Lösungen dieses Salzes untersucht.

Die 0,01 %ige Lösung hatte, nach „Methode I“ angewendet, nur eine sehr schwache Wirkung. Von 6 Wurzeln zeigten 2 schwache Krümmungsneigung, während 4 gerade gewachsen waren. Wurden 6 Wurzeln die Wurzelhauben und außerdem 2 mm von der Wurzelspitze abgehoben, so konnte bei derselben Konzentration an 3 Wurzeln ebenfalls eine schwache Krümmungsneigung festgestellt werden. War der eine Gelatineblock mit einer 0,1 oder einer 0,25 %igen Lösung dieses Salzes bereitet, so war die Attraktion eine etwas stärkere gewesen, indem von je 6 Wurzeln im ersten Falle 4, im zweiten Falle alle 6 gegen den dieses Salz enthaltenden Block eine Krümmung ausgeführt haben. Von je 6 dekapitierten Wurzeln, denen außer der Wurzelhaube durch einen Schnitt 2 mm abgenommen wurden, waren in beiden Fällen je 4 gegen den Block gekrümmt. Die Krümmung war eine stärkere, wenn die Konzentration auf 0,5 % stieg. Von 6 Wurzeln waren in diesem Falle 5 gegen den Block stark gekrümmt, eine in denselben eingewachsen. Wurde der eine der Gelatineblöcke mit einer 1 %igen Lösung dieses Salzes bereitet, so waren sämtliche untersuchten 6 Wurzeln unter starker Krümmung in den Block eingewachsen; genau so verhielten sich auch 6 durch Dekapitierung um 2 mm gekürzte Wurzeln. Eine 5, 10 und 20 %ige Lösung riefen äußerst kräftige Krümmungen hervor; in den beiden letzteren Fällen war die Krümmung eine hakenförmige. Die Wurzeln waren in den Block eingedrungen und abgestorben, während dieselben bei Anwendung eines 5 % von diesem Salze enthaltenden Blocks im

Absterben begriffen waren und nach Beendigung der Versuche in einer Wasserkultur nicht mehr gediehen. Durch Messungen, welche an je 10 Wurzeln vorgenommen wurden, konnte ich feststellen, daß dieses Salz schon in einer Konzentration von 0,1 % auf das Wachstum hemmend wirkt, wie sich dies aus nachstehender Tabelle ergibt:

Konzentration	0,01 %			0,1 %			1 %				
	Wurzel-Nr.	a	e	z	a	e	z	a	k	e	z
	1	22	37	15	23	31	8	20	21	27	7
	2	24	41	17	21	30	9	23	24	30	7
	3	24	39	15	23	32	9	19	20	25	6
	4	27	41	17	22	30	8	20	21	28	8
	5	22	37	15	23	33	10	20	21	27	7
	6	22	38	16	22	31	9	24	25	32	8
	7	22	39	17	20	30	10	24	25	31	7
	8	25	43	18	24	32	8	23	25	29	6
	9	24	40	16	25	34	9	25	25	32	7
	10	23	40	17	23	32	9	26	27	32	6
Im Durchschnitt		23,5	39,8	16,3	22,6	31,5	8,9	22,4	23,4	29,3	6,9

Wurde dieses Salz nach „Methode II“ dargeboten, so wandten sich von 12 Wurzeln einer 0,1 %igen Lösung 9 Wurzeln zu, während drei gerade weiter gewachsen waren. Stieg die Konzentration auf 1 %, so waren sämtliche Wurzeln sehr stark gegen die Lösung gekrümmt. Noch bei einer Konzentration von 0,01 % konnte bei 7 von 12 untersuchten Wurzeln eine stark ausgeprägte Zuwendung festgestellt werden. Genau so verhielten sich 10 dekapierte Wurzeln gegenüber einer 1 %igen Lösung. Es waren sämtliche um 2 mm gekürzte Wurzeln gegen die Lösung gekrümmt. Dieselben Resultate ergaben Versuche, bei denen die Versuchsanordnung die in den Figuren 11, 12 und 13 veranschaulicht gewesen ist.

Dagegen ergaben Versuche nach „Methode III“ durchweg ein negatives Resultat. Es wurden im ganzen 6 Wurzeln untersucht, alle wuchsen aber in dem die beiden Sandfelder trennenden Kanal gerade weiter.

u) Zitronensaures Kali $C_6H_5O_7K_3$.

Gegenüber einer 0,01 und einer 0,1 %igen Lösung dieses Salzes verhielten sich je 8 untersuchte Wurzeln völlig indifferent. Eine Konzentration von 1 % rief stark ausgeprägte Krümmungen hervor. 5 von untersuchten 6 Wurzeln waren in den dieses Salz enthaltenden Block eingewachsen. Der Krümmungswinkel betrug etwa 80°, und erwies sich die Krümmung als eine Schädigungskrümmung, denn nach Beendigung der Versuche gediehen die Wurzeln in einer Wasserkultur nicht. Ihr Wachstum war ein sehr schwaches gewesen. Die an 6 Wurzeln gemessene Wachstumszunahme betrug im Durchschnitt nur 6,8 mm. Die Wurzelspitzen waren stark gebräunt, die Turgeszenz, wie dies an der

Schlaffheit der Wurzeln festgestellt werden konnte, eine äußerst schwache. An Wurzeln, welche einem 0,01 % dieses Salzes enthaltenden Block anlagen, betrug der Zuwachs durchschnittlich 12 mm.

Gegenüber 0,1 und 1 %igen Lösungen dieses Salzes verhielten sich je 10 Wurzeln indifferent, wenn das zitronensaure Kali nach „Methode II“ dargeboten wurde. Von 10 Wurzeln, deren Verhalten gegenüber einer 1 %igen Lösung untersucht wurde, waren 4 in einer Entfernung von 1–2 cm wachsende tot, die übrigen lebten und waren verhältnismäßig gut und gerade gewachsen.

v) Apfelsaures Kali $C_4H_4O_5K_2$.

0,01 und 0,1 %ige Lösungen von apfelsaurem Kali waren ohne jede Wirkung und ohne eine sichtbare Beeinflussung des Wachstums. Die Wachstumszunahme betrug nämlich, an je 6 Wurzeln gemessen, im Durchschnitt 17 bzw. 14 mm. Eine 1 %ige Lösung dieses Salzes rief gleichfalls keine Krümmungen hervor; auch hier war das Wachstum ein anscheinend normales, da die Wachstumszunahme durchschnittlich 14 mm betrug.

Wurde dieses Salz in 1 %iger Lösung nach „Methode II“ dargeboten, so waren von 12, 10 Wurzeln der Lösung zugewendet, 2 hingegen gerade weiter gewachsen. Betrug die Konzentration 0,1 %, so konnte noch an 9 von 12 untersuchten Wurzeln eine schwache positive Krümmung festgestellt werden.

w) Harnsaures Kali $C_5H_3KN_4O_3$.

Die Versuche mit einer 0,01 und einer 0,1 %igen Lösung verliefen völlig wirkungslos. Ebenso wenig traten irgendwelche Krümmungserscheinungen ein, wenn eine 1 %ige Lösung dieses Salzes den Wurzeln nach „Methode I“ dargeboten wurde. Abnormal war die Bildung eigentümlicher Verdickungen, welche sich bei den Versuchen mit einer 0,01 %igen Lösung des harnsauren Salzes einstellten, bei Versuchen mit stärkeren Lösungen aber nicht mehr in die Erscheinung traten. Das Wachstum war in allen drei Fällen ein gutes: die an je 6 Wurzeln gemessene Zunahme betrug 15 bzw. 12 bzw. 11 mm.

Wurde dieses Salz in einer 1 %igen Lösung nach „Methode II“ dargeboten, so wendeten sich dieser Lösung von 12 untersuchten, 9 Wurzeln zu, während 3 gerade weiter wuchsen. Gegenüber einer 0,1 %igen Lösung dieses Salzes war das Empfindungsvermögen der Lupinenwurzel geschwunden, denn von 12 untersuchten Wurzeln hat keine einzige reagiert.

4. Lithiumsalze.

Die Versuche mit Lithiumsalzen boten mit Rücksicht auf deren chemische Verwandtschaft mit den Salzen des Ammons, des Natrons und Kalis besonderes Interesse. Die Versuche, welche mit dem Chlorid und Carbonat angestellt wurden, zeigten, daß

sich die *Lupinus*-Wurzel denen gegenüber genau so verhielt, wie gegenüber den entsprechenden Salzen der vorerwähnten Alkalien, mit dem Unterschiede jedoch, daß die Lithiumsalze in höherem Grade tödend wirkten.

a) Lithiumchlorid LiCl .

Eine 0.1 und eine 1%ige Lösung wirkten, nach „Methode I“ angewendet, tödend.

Nach „Methode II“ wirkte bereits eine 0.1%ige Lösung in hohem Grade repulsiv, denn sämtliche 12 untersuchten Wurzeln waren von dieser Lösung unter stark ausgeprägten Krümmungserscheinungen abgewendet. Trat anstelle der 0.1%igen Lösung eine Lösung, welche 1% dieses Salzes enthielt, so waren nur die auf einer Entfernung von 3–5 cm wachsenden Wurzeln abgewendet, während die näher wachsenden anscheinend durch das schnell diffundierende Salz, ohne merklich weiter gewachsen zu sein, abgetötet waren. Auch die weiter gewachsenen und abgewendeten waren abgestorben; bei diesen scheint aber der Tod, erst nachdem die Krümmung stattgefunden hat, eingetreten zu sein.

b) Lithiumkarbonat LiCO_3 .

Auch dieses Salz wirkte nach „Methode I“ angewendet, in einer 0.1 und in einer 1%igen Lösung tödend.

Nach „Methode II“ dargeboten, rief eine 0.1%ige Lösung und in noch höherem Maße eine 1%ige Lösung sehr scharf ausgeprägte positive Krümmungen hervor. Im letzteren Falle haben ebenfalls nur die entfernteren Wurzeln die Krümmungen ausgeführt, während die näher der Salzlösung wachsenden abgestorben waren. Auch hier waren die entfernteren abgestorben, aber anscheinend ebenfalls erst, nachdem sie zuvor die Krümmung ausgeführt hatten.

5. Magnesiumsalze.

Von den Magnesiumsalzen untersuchte ich näher die Wirkung des Chlorids, des Jodids, des Karbonats, des salpetersauren, schwefelsauren Magnesiums, des Magnesiumhypophosphats und des phosphorsauren Magnesiums. Auf seine chemotropische Wirkung ist bisher meines Wissens nur das Magnesiumsulfat und zwar von Miyoshi¹⁾ untersucht worden, und wirkte dieses Salz auf Pilze abstoßend.

Mit Ausnahme des Phosphats wirkten die oben angeführten Salze auf die *Lupinus*-Wurzel in höherem oder geringerem Grade repulsiv.

a) Magnesiumchlorid MgCl_2 .

Gegenüber einer 0.1 und einer 1%igen, nach „Methode I“ dargebotenen Lösung dieses Salzes, verhielten sich je 8 untersuchte Wurzeln völlig indifferent. Der Wachstumszuwachs war gering, er betrug 12 bzw. 8 mm.

¹⁾ Miyoshi: l. c.

Unter Anwendung der „Methode II“ wirkte bereits eine 0,1 %ige Lösung repulsiv, von 12 untersuchten Wurzeln waren 9 abgewendet, 3 dagegen gerade gewachsen. Stieg die Konzentration auf 1 %, so waren von 12 untersuchten 11 Wurzeln von der Lösung weggekrümmt, während eine am entferntesten wachsende derselben zugewendet war.

b) Magnesiumjodid MgJ_2 .

Das Verhalten von je 6 *Lupinus*-Wurzeln gegenüber einer 0,1 und einer 1 %igen Lösung war ein indifferentes, wenn dieses Salz in einem Gelatineblock nach „Methode I“ dargeboten wurde.

Dagegen trat eine ausgesprochene repulsive Wirkung ein, wenn eine 1 %ige Lösung desselben in das nach „Methode II“ in der Gelatine ausgestochene Loch eingefüllt wurde. Von 12 untersuchten Wurzeln waren hier 11 abgewendet, während sich eine indifferent verhielt. Sank die Konzentration auf 0,1 %, so verhielten sich die Wurzeln indifferent und waren gerade weiter gewachsen, während bei einer Konzentration von 0,01 % von 10 Wurzeln 8 unter schwacher Krümmung auf die Lösung zuwachsen. Somit wirkte dieses Salz in einer 0,01 %igen Lösung attraktiv, in einer 1 %igen Lösung repulsiv, während eine 0,1 %ige Lösung gar keine Reizerscheinung hervorgerufen hat.

c) Magnesiumkarbonat $MgCO_3$.

Gegenüber Lösungen, welche 0,01, 0,1 und 1 % dieses Salzes enthielten, verhielten sich je 6 Wurzeln nach „Methode I“ und je 10 nach „Methode II“ untersuchte Wurzeln völlig indifferent.

d) Magnesiumnitrat $Mg(NO_3)_2$.

Befanden sich je 6 Wurzeln zwischen 2 Gelatineblöcken, von denen der eine 0,01, 0,1 bzw. 1 % von diesem Salz enthielt, so war das Verhalten derselben ein indifferentes. Sie wuchsen gut, denn die an denselben durch Messungen festgestellte Wachstumszunahme betrug im Mittel 18 bzw. 16 bzw. 12 mm.

Eine stark ausgeprägte Abwendung von 10 von 12 untersuchten Wurzeln trat ein, wenn eine 0,1 %ige Lösung dieses Salzes nach „Methode II“ dargeboten wurde. Von 12 untersuchten Wurzeln krümmten sich 11 sehr stark von der Lösung weg, wenn dieselbe eine 1 %ige war.

e) Magnesiumsulfat $MgSO_4$.

Wurden nach „Methode I“ 0,01, 0,1 und 1 %ige Lösungen dieses Salzes dargeboten, so trat gar keine Reaktion ein. Das Wachstum war ein vorzügliches, denn die an je 6 Wurzeln festgestellte Zunahme betrug im Durchschnitt 22 bzw. 21 bzw. 19 mm.

Nach „Methode II“ dargeboten, rief bereits eine 0,1 %ige Lösung eine stark repulsive Wirkung hervor, denn von 20 untersuchten Wurzeln waren 14 weggekrümmt, 4 verhielten sich indifferent, während 2 am weitesten befindliche seitliche Krüm-

mungen ausgeführt haben. In einem anderen Falle waren sämtliche 20 Wurzeln weggekrümmt.

f) Magnesiumhypophosphat MgH_2PO_2 .

Von diesem Salze wandte ich nach „Methode I“ eine 0,1 und eine 1%ige Lösung an. Im ersteren Falle verhielten sich 6 Wurzeln indifferent und waren gut gewachsen, im zweiten waren von 6 untersuchten, 3 Wurzeln in den anderen Gelatineblock eingewachsen. Das Wachstum war hier schwächer, denn die Zunahme betrug 8 mm weniger wie im ersteren Falle.

Daß diese letztere Erscheinung auf eine repulsive Wirkung zurückzuführen sei, zeigten Versuche nach „Methode II“; denn, als in einem Falle eine 0,1%ige Lösung und im anderen Falle eine 1%ige Lösung dieses Salzes dargeboten wurde, waren jedesmal sämtliche untersuchten 10 Wurzeln von der Lösung stark weggekrümmt.

g) Magnesiumphosphat Mg_3PO_4 .

Von diesem schwer löslichen Salze wurden in der wässrigen 6%igen Gelatinelösung Mengen suspendiert, welche einem Gehalte von 0,1 und 1% entsprachen. In beiden Fällen waren bei gutem Wachstum, jedoch unter mäßiger Krümmung, in diesen Block 3 bezw. 5 Wurzeln eingewachsen.

Zum Zwecke der Untersuchung der Wirkung dieses Salzes nach „Methode II“ wurden in das in der Gelatine ausgestochene Loch etwa 20 cem destilliertes Wasser und 0,02 bezw. 0,2 g dieses Salzes getan. Das unlösliche Salz setzte sich zu Boden. Im ersten Falle waren von 12 untersuchten, 7, im zweiten Falle von ebenso vielen, 11 Wurzeln gegen dieses Salz gekrümmt, und zwar waren die Krümmungen gegen das in dem ausgestochenen Loch am Boden sitzende Salz gerichtet. Diesem Salze ist somit eine attraktive Wirkung zuzuschreiben.

6. Kalksalze.

Von den Kalksalzen untersuchte ich näher die Wirkungen des Kalkhydrats, des Chlorkalziums, des salpetersauren, kohlen-sauren, einbasisch-phosphorsauren, phosphorsauren und essig-sauren Kalkes. Über die chemotropischen Wirkungen der Kalksalze liegen bisher meines Wissens nur die von Miyoshi¹⁾ angestellten Versuche mit salpetersaurem Kalk vor. Dieser wirkte auf Pilze repulsiv.

Mit Ausnahme des kohlen-sauren Kalkes, demgegenüber sich die *Lupinus*-Wurzel durchaus indifferent verhielt, erwies sich dieselbe durch die übrigen Kalksalze zum Teil positiv, zum Teil dagegen negativ chemotropisch reizbar.

a) Kalkhydrat $Ca(OH)_2$.

Da die Bereitung eines Kalkhydrat enthaltenden Gelatineblocks Schwierigkeiten bereitete, indem die in einer schwachen

¹⁾ Miyoshi: l. c.

Kalkhydratlösung aufgelöste Gelatine nicht, bzw. nur sehr schwer zum Erstarren zu bringen war, beschränkte ich mich darauf, die Wirkung dieser stark ätzenden Verbindung in der Anordnung nach „Methode II“ zu untersuchen. Es stellte sich hierbei heraus, daß dieses Hydrat in einer 0,1%igen Lösung sehr starke negative chemotropische Krümmungen der *Lupinus*-Wurzeln hervorrief. 12 näher untersuchte Wurzeln waren von der Lösung des Kalkhydrats ausnahmslos stark abgewendet, und die Wirkung des Kalziumhydroxyds war diesbezüglich derjenigen des Natron- und Kalihydroxyds ähnlich. Ein solches Verhalten der Wurzel gegenüber diesen stark alkalisch reagierenden Stoffen ist verständlich, wenn man die ätzende Wirkung derselben und ihre Schädlichkeit für die Wurzel berücksichtigt.

b) Chlorkalzium CaCl_2 .

Das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel gegenüber einer in einem Gelatineblock dargebotenen 0,01 und 0,1%igen Lösung dieses Salzes war ein völlig indifferentes. Wurde aber die Konzentration auf 1% gebracht, so waren von 6 untersuchten, 5 Wurzeln deutlich gegen den andern Gelatineblock gekrümmt, während eine in denselben eingewachsen war. Eine schädliche Wachstumsbeeinflussung konnte nicht festgestellt werden.

Schon bei einer Konzentration von 0,1% machte sich dagegen eine äußerst starke abstoßende Wirkung bemerkbar, wenn dieses Salz nach „Methode II“ dargeboten wurde. Die negativ chemotropischen Krümmungen waren viel intensiver als die durch Kochsalz hervorgerufenen. Sämtliche 12 untersuchten Wurzeln waren stark abgewendet und ausgezeichnet gewachsen. Der Krümmungswinkel betrug 70—90°.

c) Kalziumkarbonat CaCO_3 .

Das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel gegenüber diesem Salze war bei sehr gutem Wachstum sowohl unter Anwendung von „Methode I“ als auch von „Methode II“ ein durchaus indifferentes. Dieses Salz scheint somit bei den gewählten Versuchsanordnungen keinen chemotropischen Reiz auf die *Lupinus*-Wurzel auszuüben. Untersucht wurden im ganzen 24 Wurzeln und zwar 12 nach „Methode I“ und ebensoviel nach „Methode II“. In beiden Fällen wurden in der Gelatinelösung bzw. in destilliertem Wasser Mengen dieses Stoffes suspendiert, welche einem Gehalt von 0,1 und 1% entsprachen.

d) Kalziumnitrat $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$.

Während dieses Salz in einer 0,1 und 1%igen Lösung nach „Methode I“ angewendet, ohne Wirkung blieb, riefen gleich starke Lösungen desselben bei der Anordnung nach „Methode II“ starke repulsive Wirkungen hervor. Sämtliche untersuchten 16 Wurzeln waren schon bei einer Konzentration von 0,1% abgewendet, so daß eine repulsive Wirkung dieses Salzes bei einer Konzentration von 0,1 und 1% anzunehmen ist, zumal auch im letzteren Falle sämtliche untersuchten 12 Wurzeln sich von der dargebotenen Lösung dieses Salzes abgewendet haben.

e) Basisches Kalziumphosphat $3\text{CaO}\cdot 2\text{P}_2\text{O}_5$.

Eine Wirkung dieses Salzes in einer 0,1 %igen Lösung gemäß „Methode I“ war nicht festzustellen gewesen. Bei einer 1 %igen Lösung dagegen war die Wirkung insofern eine repulsive, als von 12 untersuchten Wurzeln 8 gegen den anderen nur destilliertes Wasser und Gelatine enthaltenden Block gekrümmt und 2 in denselben eingewachsen waren.

Mehr zum Ausdruck kam diese abstoßende Wirkung bei Anwendung der „Methode II“, indem dabei eine 0,01 und eine 0,1 %ige Lösung und in noch höherem Grade eine 1 %ige Lösung dieses Salzes sehr stark ausgeprägte Abwendungen hervorgerufen haben.

f) Trikalziumphosphat $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$.

Bevor die zum Zwecke der Herstellung des Gelatineblocks gemäß „Methode I“ bereitete Gelatinelösung erstarrte, wurden in derselben 0,1 und 1 % von diesem tertiären Kalksalz suspendiert. Während das Verhalten der Wurzel im ersteren Falle ein indifferentes war, wuchsen im zweiten Falle von 8 untersuchten, 6 Wurzeln in diesen Block ein, 2 Wurzeln waren gegen diesen Block sichtbar gekrümmt.

Daß diesem Salze eine positive chemotropische Wirkung zuzuschreiben ist, stellte sich bei der Untersuchung nach „Methode II“ und ihren sämtlichen Modifikationen und ebenso bei der Untersuchung nach „Methode III“ heraus. In den ersteren Fällen waren bereits bei Darbietung von geringen, 0,1 % nicht übersteigenden Mengen dieses Salzes sowohl in der Gelatine als auch im Sande starke positive Krümmungen eingetreten, und zwar reagierten von 36 Wurzeln 32 auf dieses Salz. Bei Anwendung von „Methode III“, nach welcher 5 Wurzeln untersucht worden sind, wuchsen auf das einige Körnchen dieses Salzes enthaltende Sandfeld, 3 Wurzeln zu.

g) Kalziumazetat $(\text{CH}_3\text{COO})_2\text{Ca}$.

Dieses Salz wirkte genau so wie das essigsäure Ammon, das essigsäure Natron und das Kaliazetat in hohem Grade giftig. Sämtliche Wurzeln wurden bereits durch 0,001 %ige Lösungen sowohl bei Anwendung der „Methode I“ als auch bei Anwendung der „Methode II“ abgetötet.

7. Baryumsalze.

Das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel gegenüber den Baryumsalzen bot nur mit Rücksicht auf die Feststellung Interesse, ob sich die Wurzel gegenüber denselben ähnlich verhalten werde, wie gegenüber den vorbesprochenen, nahe verwandten Kalkverbindungen. In der Natur befindet sich bekanntlich das Baryum für gewöhnlich nicht in Pflanzen, doch wurde es in einzelnen Fällen nachgewiesen¹⁾.

¹⁾ Forchhammer: Annalen d. Physik und Chemie 1855, Bd. 95, S. 84.
Boedeker und Eckhardt: Annalen der Chemie und Pharm. 1856, Bd. 100, S. 294.

Dworzak: Versuchsstationen 1875, Bd. 17, S. 398.

Von den Baryumsalzen verwendete ich für meine Versuche nur das Baryumchlorid (BaCl_2) und das Baryumnitrat $\text{Ba}(\text{NO}_3)_2$ und fand, daß sich die Lupinenwurzel beiden gegenüber genau so verhielt, wie gegenüber dem Chlorkalzium und Kalziumnitrat.

Von einem 1 % Chlorbaryum enthaltenden Block wandten sich alle 6 untersuchten Wurzeln ab. 4 von denselben waren sogar in den anderen Block eingewachsen. Wurde eine 0,1 oder eine 1 %ige Lösung desselben nach „Methode II“ dargeboten, so trat ausnahmslos eine sehr stark ausgeprägte Abwendung der Wurzeln ein.

Nach „Methode I“ angewandt, übte das Nitrat selbst in 1 %iger Lösung gar keine Wirkung aus, setzte aber das Wachstum stark herab. Nach „Methode II“ rief es in ebenso starker Konzentration eine sehr starke repulsive Wirkung hervor.

S. Eisensalze.

Von den Eisensalzen verwendete ich für meine Versuche die folgenden: Eisenchlorid, Eisennitrat, Ferrosulfat, Ammoniumferrosulfat, Eisenoxydulphosphat, Eisenoxydphosphat, tertiäres Eisenphosphat und gelbes und rotes Blutlaugensalz. Das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel den beiden letzteren gegenüber wurde bereits unter 3.) bei der Besprechung der Wirkung der Kalisalze erwähnt.

Meines Wissens ist bisher nur die chemotropische Wirkung des Eisenchlorids und zwar von Miyoshi¹⁾ für Pilze untersucht worden. Miyoshi hat festgestellt, daß das Eisenchlorid bei Pilzen Repulsionswirkungen hervorgerufen hat. Wie sich aus Nachstehendem ergibt, ist auch die *Lupinus*-Wurzel durch Eisensalze in hohem Grade chemotropisch und zwar durch einige positiv, durch andere negativ chemotropisch reizbar.

a) Eisenchlorid Fe_2Cl_6 .

Wurden 0,1 und 1 %ige Lösungen dieses Salzes in einem Gelatineblock nach „Methode I“ dargeboten, so riefen dieselben schon innerhalb kurzer Zeit große Schädigungen der Wurzeln hervor. Bei der 1 %igen Lösung, welche sehr starke, als Schädigungskrümmungen erkannte Reizerscheinungen hervorgerufen hat, trat nach etwa 6stündiger Versuchsdauer der Tod ein. Gegenüber einer 0,01 %igen Lösung verhielten sich 6 Wurzeln indifferent.

Daß dem Eisenchlorid aber eine starke repulsive Wirkung zuzuschreiben ist, stellte sich bei den Versuchen nach „Methode II“ mit einer 0,1 und einer 1 %igen Lösung heraus. Im ersteren Falle waren sämtliche 12 untersuchten Wurzeln von der Lösung stark abgewendet: im zweiten Falle wandten sich 6 in einer Entfernung von 1 und 2 cm gewachsene Wurzeln derselben zu und waren tot, während die übrigen 6 weiterwachsenden abgewendet, aber ebenfalls

¹⁾ Miyoshi: l. c.

abgestorben waren. Die zugewandten Wurzeln waren hakenförmig gekrümmt und es konnte aus dem Charakter dieser Krümmung geschlossen werden, daß dieselbe eine Schädigungskrümmung war und durch das rasch hindurchdiffundierende Salz, welches die Wurzel abtötete, hervorgerufen wurde. Daß die abgewandten Wurzeln ebenfalls abgestorben waren, ist leicht erklärlich. Bevor das diffundierende Salz dieselben erreichte, haben sie der ihnen drohenden Gefahr durch Abwendung zu entgehen gesucht und sind erst nach erfolgter Krümmung durch das inzwischen hindurchdiffundierte Salz erreicht und abgetötet worden.

b) Eisennitrat FeNO_3 .

Ebenso wie eine 1 %ige Eisenchloridlösung wirkte auch eine 1 %ige Eisennitratlösung tödtbringend und rief starke Schädigungskrümmungen hervor. In gleicher Weise wirkte eine 0,1 %ige Lösung dieses Salzes, während sich sämtliche Lupinenwurzeln gegenüber einer 0,01 %igen Lösung desselben völlig indifferent verhielten.

Nach „Methode II“ waren, wenn eine 0,1 %ige Lösung oder eine 1 %ige Lösung dargeboten wurde, sämtliche untersuchten je 20 Wurzeln von derselben abgewendet. Im letzteren Falle waren aus den bereits oben erwähnten Gründen 5 nahe wachsende Wurzeln der Lösung zugewendet und abgestorben.

c) Ferrosulfat FeSO_4 .

Eine 1 %ige Lösung dieses Salzes wirkte tödend, eine 0,1 %ige Lösung blieb wirkungslos, wenn beide nach „Methode I“ dargeboten wurden.

Befand sich in dem in Gelatine ausgestochenen Loch eine 0,01 %ige Lösung dieses Salzes, so waren von 12 untersuchten Wurzeln, 9 derselben schwach zugewendet; hingegen wandten sich sämtliche 12 Wurzeln ab, wenn anstelle der 0,1 %igen eine 1 %ige Lösung trat.

Es ist daraus zu schließen, daß das Ferrosulfat in sehr verdünnten Lösungen attraktiv, in stärkeren Lösungen repulsiv wirkt.

d) Ammoniumferrosulfat $\text{FeSO}_4 + (\text{NH}_4)_2\text{SO}_4 + \text{CH}_2\text{O}$.

Das Verhalten von je 6 *Lupinus*-Wurzeln gegenüber einer 0,1 und einer 1 %igen Lösung dieser Verbindung war ein indifferentes. Das Wachstum wurde durch dieses Salz stark gehemmt, da die an je 10 Wurzeln gemessene Wachstumszunahme im ersten Falle 10, im zweiten nur 6 mm betrug.

Wurde dieses Salz aber nach „Methode II“ in einer 0,1 und einer 1 %igen Lösung dargeboten, so haben sich die Wurzeln in beiden Fällen der aus dem Loch in die Gelatine diffundierenden Lösung schwach zugewendet. Im ersten Falle waren es von 12 untersuchten 8, im zweiten 10 Wurzeln, welche nach Ausführung einer schwachen Krümmung auf die Lösung zuwachsen.

e) Eisenoxydulphosphat $\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$.

Ohne das Wachstum der Wurzeln wesentlich zu hemmen, blieb eine 0,1 und eine 1 %ige Lösung dieses Salzes sowohl nach „Methode I“ als nach „Methode II“ wirkungslos.

f) Eisenoxydphosphat $\text{Fe}_2(\text{PO}_4)_2$.

Auch diesem Salze gegenüber verhielten sich 12 *Lupinus*-Wurzeln indifferent, wenn dasselbe in einem Gelatineblock nach „Methode I“ dargeboten wurde. Wurde hingegen in das in Gelatine ausgestochene Loch von diesem Salze und von destilliertem Wasser soviel getan, daß die Menge des Salzes, auf das destillierte Wasser berechnet, einem Prozentgehalt von 0,1 bzw. 1% entsprach, so wuchsen in beiden Fällen die untersuchten 10 bzw. 14 Wurzeln auf das Salz zu, sodaß demselben eine positive chemotropische Wirkung zuzuschreiben ist.

9. Aluminiumsalze.

Von den Tonerdesalzen untersuchte ich nur die Wirkung des Aluminiumchlorids, des Aluminiumsulfats und des Aluminiumnitrats.

a) Aluminiumchlorid Al_2Cl_6 .

Das Aluminiumchlorid wirkte, in Lösungen von 0,1 und 1% angewandt, sehr stark wachstumshemmend. Von je 6 untersuchten Wurzeln waren im ersten Falle 3 in den Block mit destilliertem Wasser eingewachsen, während die übrigen drei in den dieses Salz enthaltenden Block unter starken hakenförmigen Krümmungen hineingewachsen und abgestorben waren. Im zweiten Falle waren alle 6 Wurzeln fast gar nicht gewachsen, hakenförmig gegen den das Salz enthaltenden Block gekrümmt und tot.

Nach der zweiten Methode angewandt, wirkte das Chlorid in hohem Grade repulsiv. Sowohl eine 0,1 als auch eine 1%ige Lösung riefen starke abstoßende Wirkungen hervor. In ersterem Falle wandten sich sämtliche untersuchten 12 Wurzeln ab, im zweiten waren die 5 am nächsten wachsenden gegen die Salzlösung gekrümmt und aus den bereits bei der Besprechung der Wirkung des Eisenchlorids erwähnten Gründen abgestorben. Die übrigen waren von der Lösung abgewendet.

b) Aluminiumsulfat $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$.

Eine 1%ige Lösung von Aluminiumsulfat wirkte genau so, wie eine gleich starke Lösung von Ferrosulfat, tötend. Hingegen verhielten sich sämtliche untersuchten 6 Wurzeln einer 0,1%igen Lösung gegenüber, wenn beide nach „Methode I“ dargeboten wurden, völlig indifferent.

Befand sich in dem in der Gelatine ausgestochenen Loch eine 0,01 oder eine 0,1%ige Lösung dieses Salzes, so waren von 12 untersuchten Wurzeln im ersteren Falle 10, im zweiten Falle hingegen sämtliche von der Lösung abgewendet. Desgleichen, wenn die Konzentration 1% betrug.

Es ist hieraus zu entnehmen, daß das Aluminiumsulfat sowohl in stark verdünnten als auch in konzentrierten Lösungen repulsiv wirkt. In seiner Wirkung unterscheidet es sich von

Ferrosulfat dadurch, daß letzteres in stark verdünnten Lösungen eine schwach anlockende Wirkung hatte.

c) Aluminiumnitrat $\text{Al}_2(\text{NO}_3)_6$.

Das Aluminiumnitrat rief in einer 1 %igen Lösung starke, gegen den dasselbe enthaltenden Block gerichtete Krümmungen von 12 Wurzeln hervor. Diese sind der Schädigung zuzuschreiben. Eine 0,01 %ige Lösung blieb ohne Wirkung, während, als der Block 0,1 % von diesem Salz enthielt, alle 6 untersuchten Wurzeln dem anderen Block zugewendet und teilweise in denselben eingewachsen waren. An je 6 Wurzeln vorgenommene Messungen ergaben, daß auch dieses Salz auf das Wachstum stark hemmend wirkt. Die Zunahme betrug im Durchschnitt bei einer 0,01 %igen Lösung 16 mm, sank bei einer 0,1 %igen auf 8 und bei einer 1 %igen Lösung auf 3 mm.

Wurden nach „Methode II“ 0,01 und 1 %ige Lösungen dieses Salzes dargeboten, so waren sämtliche untersuchten Wurzeln abgewendet. In einem Falle, als die Konzentration 1 % betrug, waren 5 der Lösung am nächsten wachsende Wurzeln derselben zugewendet und tot.

10. Kupfersalze.

Wiewohl es höchst selten vorkommen kann, daß die Pflanze in der Natur auf Kupfersalze stößt und in die Lage kommt, falls sie durch diese Salze chemotropisch reizbar ist, auf dieselben zu reagieren, bot die Untersuchung über das Verhalten der *Lupinus*-Wurzel gegenüber den in hohem Grade giftigen Kupfersalzen ein großes Interesse.

Durch die vorbeschriebenen Untersuchungen ist es festgestellt worden, daß die *Lupinus*-Wurzel durch Verbindungen von ihr nützlichen Elementen positiv oder negativ chemotropisch reizbar ist. Die Empfindlichkeit der Wurzel gegenüber den Verbindungen der Alkalien, der Erdalkalien, gegenüber den Eisen- und Aluminiumsalzen war mit geringen Ausnahmen keine allzugroße, und so war es denn zu erwarten, daß in anbetracht der äußerst starken Giftigkeit der Kupfersalze, von denen, wie Hattori¹⁾ feststellte, z. B. das Kupfersulfat bereits in einer Konzentration von 0,0005 bzw. 0,000005 % Erbsen- und Maiskeimlinge abtötet, die *Lupinus*-Wurzel bereits gegenüber sehr geringen Mengen derselben empfindlich sein wird. Aus demselben Grunde wurden auch Blei-, Zink-, Quecksilber-, Kobalt-, Nickel- und Mangansalze zu den Versuchen herangezogen, zumal ich gerade durch die Versuche mit diesen Salzen nachweisen konnte, daß die von Newcombe und Rhodes angewandte Methode große Fehlerquellen enthält und zur Feststellung der chemotropischen Reizbarkeit der Wurzel ungeeignet ist.

Ich schicke hier voraus, daß die vorerwähnten Salze, nach „Methode I“ angewandt, mit ganz geringen Ausnahmen Krümmungen der Wurzel nach den diese Stoffe enthaltenden

¹⁾ Hattori: Bot. Zeitung 1899, Bd. 80, S. 171.

Gelatineblöcken hervorgerufen haben, welche aber sämtlich als Schädigungskrümmungen erkannt wurden, und deren Charakter aus Figur 20 ersichtlich ist. Die durch diese photographische Aufnahme veranschaulichten Krümmungen sind durch Kupferchlorid hervorgerufen worden. Ohne bzw. fast ohne weiter gewachsen



Fig. 20.

zu sein, krümmten sich die Wurzeln an der Spitze unter der schädigenden Wirkung dieser Salze hakenförmig und starben bald ab. Von den in Figur 21 veranschaulichten 9 Wurzeln zeigen die drei ersten durch Kupfernitrat, die 6 folgenden durch Ammonphosphat hervorgerufene Krümmungen, welche schon auf den ersten Blick bezüglich ihres Charakters große Unterschiede aufweisen.

Wurden hingegen diese sämtlichen Salze nach „Methode II“ oder „III“ angewandt, so trat schon bei starker Verdünnung eine

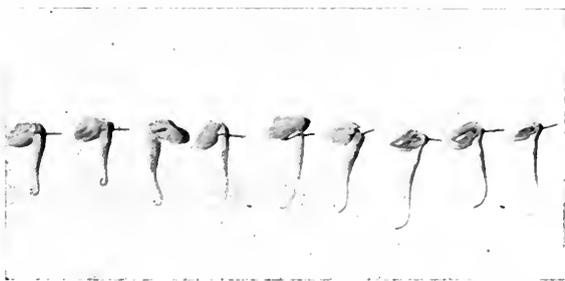


Fig. 21.

ausgeprägte abstoßende Wirkung ein, indem sich die untersuchten Wurzeln ausnahmslos von dem in die Gelatine oder in den Sand diffundierenden Stoff wegkrümmten.

Von den Kupfersalzen untersuchte ich näher die Wirkung des Chlorids, des Nitrats, des Sulfats und des Azetats.

a) Kupferchlorid CuCl_2 .

Eine 1%ige und ebenso eine 0,1%ige Lösung dieses Salzes in einem Gelatineblock, nach „Methode I“ angewandt, wirkten

auf das Wachstum zumindest der dem Gelatineblock anliegenden Wurzelseite in sehr hohem Grade hemmend. Eine Wachstumszunahme konnte in ersterem Falle überhaupt nicht festgestellt werden, während sie bei Anwendung einer 0,1 %igen Lösung kaum 12 mm betrug. Von 12 untersuchten Wurzeln waren in beiden Fällen sämtliche hakenförmig gekrümmt und in diesen Block eingewachsen und im Absterben begriffen; sie gediehen nach Beendigung der Versuche in einer Wasserkultur nicht.

Wurde die Wirkung dieses Salzes in der Anordnung nach „Methode II“ untersucht, so rief bereits eine 0,001 %ige Lösung negativ chemotropische Krümmungen hervor. Diese konnten an 7 von 12 untersuchten Wurzeln festgestellt werden. Stieg die Konzentration auf 0,01 % und darüber, so waren bei dieser von 12 untersuchten Wurzeln 10 abgewendet, während bei einer Konzentration von 0,1 und 1 % sämtliche untersuchten 20 Wurzeln sehr stark weggekrümmt und von der Richtung, in welcher sich die Salzlösung befand, abgewendet waren. Der Krümmungswinkel betrug in letzterem Falle ca. 90°.

b) Kupferniträt $\text{Cu}(\text{NO}_3)_2$.

Der Wachstumsverlauf bei Darbietung dieses Salzes nach „Methode I“ ist aus der nachstehenden Tabelle ersichtlich.

Sowohl bei einer Konzentration von 0,01 als auch bei einer solchen von 0,1 und 1 % traten starke Krümmungen gegen den das salpetersaure Kupfer enthaltenden Block ein. Wie aus dem Verhalten der Wurzel 2 in der zweiten Kolonne (0,1 %ige Lösung) und aus dem Verhalten sämtlicher Wurzeln der Tabelle 3 (1 %ige Lösung) ersichtlich ist, traten die Krümmungen 2 bzw. 3 mm, bei der Wurzel 2 der Tabelle 3 sogar 5 mm unterhalb der Wurzelspitze, auf die ursprüngliche Wachstumslänge bezogen, ein, sodaß schon dieser Umstand allein besagt, daß die Krümmungen nicht einem chemotropischen, sondern einem Schädigungsreiz zuzuschreiben sind. Bei einer 0,001 %igen Lösung trat gar keine Krümmung ein. Der Zuwachs betrug, an 6 Wurzeln gemessen, im letzten Falle im Durchschnitt 18 mm.

Konzentrat.	0,01 %				0,1 %				1 %			
	a	k	e	z	a	k	e	z	a	k	e	z
1	27	30	33	6	26	24	27	1	25	22	25	0
2	32	33	35	3	24	24	26	2	25	20	25	0
3	30	33	36	6	24	24	28	4	26	23	27	1
4	30	30	34	4	28	28	31	3	27	25	27	0
5	29	32	34	5	21	22	24	3	26	24	27	1
6	33	33	33	0	21	21	23	2	23	20	23	0
Im Durchschnitt:	30,1	31,8	34,1	4	24	23,8	26,5	2,5	25,3	22,3	25,6	0,3

Diesen Resultaten gegenüber haben die Versuche nach „Methode II“ gezeigt, daß die *Lupinus*-Wurzel schon durch eine

Lösung von 0,001 % dieses Salzes negativ chemotropisch gereizt wird, denn von 10 untersuchten waren 6 Wurzeln abgewendet, während sich, als die Konzentration auf 1 % anstieg, sämtliche untersuchten 20 Wurzeln sehr stark von der Richtung, in welcher dieses Salz dargeboten wurden, abwandten und stark ausgeprägte negativ chemotropische Krümmungen ausgeführt haben. Dieselbe Erscheinung trat ein, wenn als Nährboden Sand benutzt wurde, der von einer Gelatine umschlossen war, welche dieses Salz enthielt.

c) Kupfersulfat Cu SO_4 .

Gegenüber dem Kupfersulfat war die *Lupinus*-Wurzel viel empfindlicher als gegenüber dem Nitrat. Letzteres verursachte, nach „Methode I“ angewandt, in einer 0,001 %igen Lösung gar keine Krümmungserscheinungen, während, wie es nachstehende Tabelle ergibt, sämtliche 6 untersuchten Wurzeln gegen den Kupfersulfat enthaltenden Block gekrümmt und in denselben eingewachsen waren. Nach Beendigung der Versuche gediehen die Keimlinge in einer Wasserkultur, wenn auch sehr langsam, weiter.

Konzentrat.	0,001 %				0,01 %				0,1 %			
	a	k	e	z	a	k	e	z	a	k	e	z
1	25	36	40	15	25	31	36	11	27	25	29	2
2	19	20	27	8	27	34	36	9	19	18	21	2
3	20	20	27	7	29	31	36	7	18	20	21	3
4	19	21	31	12	29	30	40	11	16	12	16	0
5	19	20	29	10	27	30	35	8	16	13	17	1
6	17	19	31	14	27	30	34	7	18	16	20	2
Im Durchschnitt:	19,8	22,6	30,8	11	27,3	31	36,1	8,8	19	17,3	20,6	1,6

Enthielt der eine der Gelatineblöcke eine 0,01 %ige oder eine 0,1 %ige Lösung dieses Salzes, so wurde das Wachstum sehr stark herabgesetzt, während eine 1 %ige Lösung tödend wirkte. In allen drei letztgenannten Fällen traten aber stark ausgeprägte Krümmungen gegen den dieses Salz enthaltenden Gelatineblock auf und zwar ebenfalls einige Millimeter unterhalb der Wurzelspitze auf die ursprüngliche Länge der Wurzel bezogen. Sämtliche durch dieses Salz hervorgerufenen Krümmungen sind, sofern dieselben unter Anwendung der „Methode I“ eingetreten sind, lediglich einer Schädigung zuzuschreiben, da, wie aus Nachstehendem hervorgeht, bei Anwendung der „Methode II“ eine Abwendung der Wurzeln stattfand.

Wurde nämlich dieses Salz in einer 0,001 %igen Lösung nach „Methode II“ verwendet, so waren von 12 untersuchten, 7 Wurzeln abgewendet, während sich alle abwandten, wenn die Konzentration auf 0,01 und auf 0,1 % stieg. Von 20 Wurzeln, welchen nach „Methode II“ eine 1 %ige Lösung des schwefelsauren Kupfers dargeboten wurde, wandten sich sämtliche ab, waren aber alle tot.

d. Kupferazetat $\text{Cu}(\text{CH}_3\text{COO})_2$.

Von 6 Lupinenwurzeln, welche einem 0,001 % von diesem Salz enthaltenden Block anlagen und im Durchschnitt eine Wachstumszunahme von 12 mm zeigten, verhielten sich 5 indifferent, während eine schwach gegen den dieses Salz enthaltenden Block gekrümmt war. Betrug die Konzentration 0,01 %, so waren sämtliche 6 untersuchten Wurzeln stark hakenförmig gekrümmt und in den Block eingewachsen. Die Wachstumszunahme betrug im Durchschnitt 8,3 mm und sank auf 0,8 mm, wenn die Konzentration auf 0,1 % stieg. Auch in diesem letzteren Falle waren die Wurzeln sehr stark hakenförmig gekrümmt und in den Block eingewachsen. Die Krümmungen waren Schädigungskrümmungen und keine chemotropischen Reizerscheinungen. Eine 1 % ige Lösung des essigsäuren Kupfers tötete alle 6 untersuchten Wurzeln innerhalb weniger Stunden ab.

Als eine 0,001 % ige Lösung dieses Salzes nach „Methode II“ dargeboten wurde, krümmten sich von 10 untersuchten 7 Wurzeln weg, während bei einer Konzentration von 0,01 und 0,1 % alle 20 untersuchten Wurzeln von der Lösung dieses Salzes abgewendet und im letzteren Falle zum Teil abgetötet waren.

11. Bleisalze.

Von den Bleisalzen wurde die Wirkung des löslichen Nitrats und Azetats untersucht.

a) Bleinitrat $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$.

Eine 0,001 und eine 0,01 % ige Lösung des salpetersäuren Bleies blieb bei mäßigem Wachstum, welches an je 6 Wurzeln gemessen, eine Zunahme von 11 bzw. 9 mm ergab, wirkungslos. Eine 0,1 % ige Lösung setzte das Wachstum etwas herab und rief sehr starke hakenförmige Krümmungen hervor. Alle 6 untersuchten Wurzeln waren in den dieses Salz enthaltenden Block eingewachsen. Die Wachstumszunahme betrug durchschnittlich 6 mm. Wurde eine 1 % ige Lösung verwendet, so traten ebenfalls an sämtlichen 12 Wurzeln hakenförmige Krümmungen auf. Eine Wachstumszunahme konnte nicht festgestellt werden, die Wurzelspitzen waren tiefbraun gefärbt, die Wurzeln im Absterben begriffen und gediehen in einer Wasserkultur nicht.

Durch eine 0,001, durch eine 0,01 und ebenso durch eine 0,1 % ige Lösung dieses Salzes erwiesen sich bei Anwendung der „Methode II“ sämtliche Wurzeln negativ chemotropisch reizbar, denn alle untersuchten 14 bzw. je 12 Wurzeln waren von der ihnen dargebotenen Lösung dieses Salzes abgewendet. In noch höherem Grade trat dies ein, wenn die Konzentration 1 % betrug.

b) Bleiazetat $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$.

Eine 1 % ige Lösung dieses Salzes rief, nach „Methode I“ angewendet, bei 12 Wurzeln sehr starke, gegen den dieses Salz enthaltenden Block gerichtete hakenförmige Krümmungen her-

vor. Diese sind aus Fig. 22 zu ersehen. Nach 6 Stunden waren sämtliche Wurzeln, deren Spitzen braunschwarz gefärbt, also in hohem Grade geschädigt waren, tot. Bei 5 von 6 untersuchten Wurzeln rief eine 0,01 % ige Lösung ähnliche, jedoch nicht so stark ausgeprägte Krümmungen hervor. Eine 0,001 % ige Lösung blieb wirkungslos. Bei den Versuchen mit einer 1 % igen Lösung war eine Wachstumszunahme nicht festzustellen; bei Versuchen mit einer 0,01 % igen und einer 0,1 % igen Lösung, welche ebenfalls starke Krümmungen hervorriefen und tödend wirkten, betrug die Wachstumszunahme, an je 6 Wurzeln gemessen, im Durchschnitt 14,5 bzw. 8,3 mm.

Wurde dieses Salz nach „Methode II“ angewendet, so machte sich eine repulsive Wirkung desselben bereits bei einer Konzentration von 0,01 % bemerkbar, indem von 10 untersuchten, 6 Wurzeln abgewendet waren. Stieg die Konzentration auf 0,1 und 1%, so waren sämtliche, in beiden Fällen je 12 untersuchte Wurzeln stark abgewendet; im letzteren Falle waren alle Wurzeln tot.



Fig. 22.

12. Zinksalze.

Von den Zinksalzen verwendete ich für meine Versuche das Chlorzink, das Zinknitrat und das Zinksulfat.

a) Chlorzink $ZnCl_2$.

In 1 % iger Lösung wirkt dieses Salz tödend, ruft aber starke gegen den das Salz enthaltenden Block gerichtete Krümmungen hervor. In einer 0,2 und 0,1 % igen Lösung angewendet, verursacht es ebenfalls hakenförmige Krümmungen, während eine 0,01 % ige Lösung desselben keinerlei Krümmungserscheinungen hervorruft. Die Wachstumszunahme betrug in letzterem Falle an 6 Wurzeln gemessen, im Durchschnitt 15,3 mm, sank bei einer Konzentration von 0,1 % auf 6 mm, bei einer solchen von 0,2 auf 2,7 mm, und bei einer Konzentration von 1 % war eine Wachstumszunahme überhaupt nicht mehr festzustellen. Sämtliche Wurzeln wiesen stark gebräunte Spitzen auf.

Wurde dieses Salz nach „Methode II“ dargeboten, so waren, wenn die Konzentration 0,01, 0,1 oder 1 % betrug, alle Wurzeln (es wurden für jeden Konzentrationsgrad je 10 untersucht), von der Lösung abgewendet. In letzterem Falle waren sämtliche Wurzeln tot. Sie dürften nach ausgeführter Abwendung von dem diffundierten Salz getötet worden sein.

b) Zinknitrat $Zn(NO_3)_2$.

Dieses Salz wirkte sowohl in einer 0,01 als auch in einer 0,1 %igen Lösung schädigend. Im letzteren Falle und ebenso bei Darbietung einer 1 %igen Lösung waren sämtliche Wurzeln tot, in allen drei Fällen aber hakenförmig gegen den dieses Salz enthaltenden Block gekrümmt. Das Verhalten von 6 Wurzeln gegenüber einer 0,001 %igen Lösung war ein völlig indifferentes.

Nach „Methode II“ rief bereits eine 0,001 %ige Lösung eine starke Abwendung aller untersuchten 11 Wurzeln hervor. Ebenso trat eine noch stärkere Abwendung aller Wurzeln ein, wenn die Konzentration auf 0,01 oder 0,1 % stieg. Stieg dieselbe auf 1 %, so waren ebenfalls alle untersuchten 12 Wurzeln abgewendet und auch sämtliche tot.

c) Zinksulfat $ZnSO_4$.

Schon eine 0,001 %ige Lösung dieses Salzes rief, nach „Methode I“ angewendet, bei 6 Wurzeln starke gegen den dieses Salz enthaltenden Block gerichtete Krümmungen hervor. Diese Krümmungen wurden, wenn die Konzentration über 0,1 % auf 0,1 % stieg, hakenförmig. Bei Darbietung einer 1 %igen Lösung waren sämtliche untersuchten 12 Wurzeln, nachdem sie sich dem dieses Salz enthaltenden Block hakenförmig zugekrümmt hatten, tot.

Wurde eine 0,01 %ige Lösung dieses Salzes nach „Methode II“ dargeboten, so waren sämtliche untersuchten 12 Wurzeln abgewandt. Stieg die Konzentration auf 0,01 %, so waren die Krümmungen schärfer ausgeprägt. Im letzteren Falle und ebenso bei Anwendung einer 1 %igen Lösung waren sämtliche Wurzeln tot.

13. Quecksilbersalze.

Von den äußerst giftigen Quecksilbersalzen wurden untersucht das Sublimat und das salpetersaure Quecksilberoxyd. Beide wirkten, in sehr verdünnten Lösungen nach „Methode II“ angewendet, repulsiv, hingegen riefen sie nach „Methode I“ in einem Gelatineblock der *Lupinus*-Wurzel dargeboten, sehr starke Schädigungskrümmungen hervor.

a) Quecksilbersublimat $HgCl_2$.

Dieser Stoff wirkte bereits in einer Konzentration von 0,0001 % tödend. Bei einer Konzentration von 0,001 % traten bereits stark ausgeprägte Krümmungen ein; das Wachstum war sehr schwach; die Zunahme betrug nur noch 3 mm und sank bei einer 0,1 %igen Lösung auf kaum 0,7 mm im Durchschnitt. Wurde eine 1 %ige Lösung verwendet, so trat der Tod schon nach einigen Stunden ein. Sämtliche Wurzeln waren aber sehr intensiv gegen den dieses Salz enthaltenden Block hakenförmig

gekrümmt. Dieses Verhalten wurde an 12 Wurzeln festgestellt.

Nach der „Methode II“ rief bereits eine 0,00001%ige Lösung dieses Salzes eine ausgesprochene repulsive Wirkung hervor. Von 12 untersuchten Wurzeln waren 11 von der Lösung abgewendet. Stärkere Lösungen, und die Wirkung dieses Salzes wurde auch in einer 0,001, 0,01, 0,1 und 1%igen Lösung untersucht, riefen ebenfalls sehr starke repulsive Wirkungen hervor. Alle Wurzeln waren abgewendet, aber schon bei einer Konzentration von 0,01% waren sie abgestorben.

b) Merkurinitrat $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$.

Auch diesem Quecksilbersalze gegenüber waren die *Lupinus*-Wurzeln sehr empfindlich, da bereits 0,0001%ige Lösungen nach „Methode I“ dargeboten, alle noch etwa im Durchschnitt um 6 mm gewachsene Wurzeln abtöteten. Stärkere Lösungen und zwar solche, welche 0,01, 0,1 und 1% dieses Salzes enthielten, riefen die für alle vorerwähnten giftigen Stoffe charakteristischen Krümmungen und ebenso ausnahmslos den Tod der Wurzeln hervor.

Daß das salpetersaure Quecksilberoxyd ebenso wie das Sublimat repulsiv wirkt, zeigten die Versuche nach „Methode II“, bei denen bereits bei einer Konzentration von 0,00001% eine Abwendung von 9 unter 12 untersuchten Wurzeln stattfand. Stärkere Lösungen, und zwar bereits solche von 0,001% wirkten tödend. Auch eine Lösung von 1% rief negative Krümmungen der Wurzeln hervor, aber, kaum daß die Krümmung an der Wurzelspitze begann, waren sämtliche 20 untersuchten Wurzeln abgetötet worden.

14. Kobalt-, Nickel- und Mangansalze.

Nachdem durch die Versuche mit den Kupfer-, Zink-, Blei- und Quecksilbersalzen festgestellt wurde, daß diese Salze selbst in Konzentrationen, welche tödend wirken, nach „Methode I“ angewendet, starke, der Schädigung zuzuschreibende Krümmungen hervorrufen, und da es vorauszusehen war, daß dieselbe Wirkung auch durch die Kobalt-, Nickel- und Mangansalze hervorgerufen werden dürfte, beschränkte ich mich hauptsächlich darauf, die Chloride und Nitrate dieser Metalle nur unter Anwendung der zuverlässigere Resultate ergebenden „Methode II“ zu untersuchen. Für jedes Salz und jede Konzentration wurden 12 Wurzeln untersucht. Die Resultate, die ich erhielt, waren folgende:

a) Kobaltchlorid Co Cl_2 und Kobaltnitrat $\text{Co}(\text{NO}_3)_2$.

Beide Salze wirken in 0,01%igen Lösungen tödend. Gegenüber schwächeren Lösungen verhielten sich die Lupinenwurzeln indifferent. Stieg die Konzentration auf 0,1%, so waren sämtliche Wurzeln hakenförmig gekrümmt.

Nach der „Methode II“ wirkten bereits Lösungen von 0,001% schwach repulsiv, indem bei Kobaltnitrat von 12 unter-

suchten Wurzeln 9, bei Kobaltchlorid von ebensovielen 7 abgewendet waren. Viel intensiver war die repulsive Wirkung, wenn die Konzentration auf 0,01 und 0,1 % stieg. Im letzteren Falle waren sämtliche untersuchten Wurzeln abgewendet und tot.

b) Nickelchlorid NiCl_2 und Nickelnitrat $\text{Ni}(\text{NO}_3)_2$.

Diesen Salzen gegenüber verhielt sich die Lupinenwurzel genau so, wie gegenüber den vorbesprochenen Kobaltverbindungen. Bei einer Konzentration von 0,0001 % wandten sich bei Anwendung der „Methode II“ von 12 untersuchten Wurzeln 6 von der Lösung dieses Salzes ab. Bei einer Konzentration von 0,001 % konnte ich 9 abgewendete Wurzeln zählen. Bei einer Konzentration von 0,01 % waren sämtliche Wurzeln abgewendet und tot.

c) Manganchlorid MnCl_2 und Mangannitrat $\text{Mn}(\text{NO}_3)_2$.

Das Manganchlorid übte in einer Konzentration von 0,001 % gar keine Wirkung aus, ebensowenig das Mangannitrat. Stieg die Konzentration auf 0,01, so wandten sich von 12 untersuchten Wurzeln 7 bzw. 8 ab, wenn in dem in der Gelatine ausgestochenen Loch eine Lösung von Manganchlorid bzw. Mangannitrat enthalten war. Hingegen waren von 12 untersuchten Wurzeln 11 bzw. 10 abgewendete tot, wenn die Konzentration des Chlorids und Nitrats 0,1 % betrug.

15. Säuren.

Bei der Untersuchung der chemotropischen Reizbarkeit der Lupinenwurzel durch Säuren, beschränkte ich mich nach einigen Vorversuchen, welche gezeigt haben, daß die Wurzel durch die noch näher anzugebenden und nach „Methode I“ dargebotenen Säuren in hohem Grade und schon bei schwacher Konzentration geschädigt und getötet wird, auf die Anwendung der „Methode II“.

Ich untersuchte näher das Verhalten der Wurzel gegenüber 0,0001, 0,001, 0,01 und 0,1 %igen Lösungen von Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure, Ameisensäure, Essigsäure, Zitronensäure, Apfelsäure und Weinsäure und erhielt die folgenden Resultate:

Sämtliche oben erwähnten Mineralsäuren wirkten bei Konzentrationen von 0,001, 0,01 und 0,1 % in hohem Grade repulsiv. Am stärksten war die abstoßende Wirkung bei Salzsäure, am schwächsten bei Phosphorsäure. Eine 0,0001 %ige Lösung der letzteren und eine ebenso starke Lösung von Schwefelsäure wirkten auffallenderweise schwach attraktiv, denn von je 10 untersuchten Wurzeln, waren im ersteren Falle 6, im zweiten Falle 5 der Säurelösung zugewendet. Diese Wurzeln wuchsen in beiden Fällen 2—5 cm von der Lösung entfernt, während die näher wachsenden sich indifferent verhielten und anscheinend etwas geschädigt waren, da deren Spitzen eine bräunliche Färbung

aufwiesen und nur schwach turgeszent waren. Gegenüber gleich starken Lösungen von Salz- und Salpeter-Säure verhielten sich sämtliche Wurzeln indifferent. Wurden 0.1 %ige Lösungen dieser Mineralsäuren den Wurzeln dargeboten, so konnten nur die am entferntesten wachsenden reagieren, da die näher befindlichen durch die diffundierende Säure anscheinend ohne Zeit zur Ausführung einer Krümmung gehabt zu haben, abgetötet wurden.

Auch die oben erwähnten organischen Säuren wirkten ausnahmslos repulsiv, wenn auch die Empfindlichkeit der Lupinenwurzel diesen gegenüber, ausgenommen Ameisensäure und Essigsäure, eine nicht so stark ausgeprägte, wie gegenüber den Mineralsäuren war.

Die anscheinend sehr rasch diffundierende und sehr starke Ameisensäure und ebenso die Essigsäure wirkten bereits in 0.001 %igen Lösungen tödend. Von 0.0001 %igen Lösungen dieser Säuren wandten sich sämtliche 12 untersuchten Lupinenwurzeln ab. Gegenüber gleich starken Lösungen der übrigen organischen Säuren verhielten sich sämtliche Wurzeln indifferent. Bei Weinsäure trat eine merkliche Reaktion der Wurzeln ein, wenn die Konzentration etwa 0.005 % betrug. Von 12 untersuchten Wurzeln, waren 7 abgewendet, die übrigen wuchsen dagegen gerade. Als die Konzentration auf 0.01 % anstieg, waren sämtliche 10 untersuchten Wurzeln abgewendet, desgleichen wandten sich sämtliche Wurzeln ab, wenn gleichstarke Lösungen von Zitronen- und Apfelsäure dargeboten wurden. Stärkere Lösungen führten in sämtlichen drei Fällen zum Tode.

Ich möchte nicht unerwähnt lassen, daß die Wirkung eine intensivere war, wenn die als Nährboden dienende Gelatine durch Erstarren einer 3 %igen Gelatinelösung bereitet wurde, als wenn die Wurzeln in einer 6 %igen Gelatine wuchsen. So reagierten beispielsweise sämtliche 12 in einer 3 %igen Gelatine wachsenden Wurzeln auf eine 0.005 %ige Lösung von Apfelsäure, während bei dieser Konzentration jede Reaktion ausblieb, wenn die Gelatine 6 %ig war. Im letzteren Falle trat die Reaktion erst bei einer Konzentration von 0.01 % ein. Ebenso wirkte eine 0.001 %ige Lösung von Essigsäure nur dann tödend, wenn die Wurzeln in einer 3 %igen Gelatine wuchsen; befanden sich dieselben in einer 6 %igen Gelatine, so trat der Tod erst bei erheblich stärkeren Lösungen ein.

Die Ursache dieses Verhaltens dürfte wahrscheinlich in der verschiedenen Geschwindigkeit, mit welcher die dargebotenen Stoffe durch eine mehr oder minder dichte Gelatinelösung diffundieren, zu suchen sein, und gleiche Erscheinungen dürften auch, obwohl ich mich hiervon durch entsprechende Versuche nicht überzeugt habe, bei der Darbietung anderer Stoffe auftreten. Hieraus könnte geschlossen werden, daß auch die physikalische Beschaffenheit des Nährbodens eine sehr wesentliche Rolle bei dem Zustandekommen chemotropischer Reizerscheinungen spielt. In porösem Erdboden, welcher ein sehr stark ver-

zweigtes System miteinander kommunizierender Kapillaren darstellt, wo also hydrostatische Erscheinungen eine große Rolle spielen, dürfte, wie es ja der Versuch mit einem weniger konsistenten Nährboden (3%ige Gelatine) gegenüber einem dichteren (6%ige Gelatine) zeigte, die Empfindlichkeit der Wurzel für chemische Reize eine bedeutend intensivere sein.

16. Knochenmehl.

Das zu den Versuchen verwendete Knochenmehl enthielt in wasserfreiem Zustande 11,30% P_2O_5 , wovon 0,4% zitratlöslich waren.

Die zur Bereitung eines Blocks dienende etwa 250 gr wiegende 6%ige Gelatinelösung erhielt kurz vor dem Erstarren einen Zusatz von 12,5 bzw. von 5 bzw. von 2,5 bzw. von 0,25 bzw. von 0,025 g des Knochenmehles, sodaß der Gehalt der Blöcke an demselben 5 bzw. 2 bzw. 1 bzw. 0,1 bzw. 0,01% betrug. Das Verhalten der Lupinenwurzeln diesen Blöcken gegenüber war das folgende:

a) bei einem Gehalt von 5% waren alle untersuchten 8 Wurzeln in den das Knochenmehl enthaltenen Block eingewachsen; das Wachstum war verhältnismäßig gut, da die an diesen Wurzeln gemessene Zunahme im Durchschnitt 11 mm betrug.

b) Bei einem Gehalt von 2% waren von 8 Wurzeln 2 in den Block eingewachsen, 5 gegen den Block sichtlich gekrümmt, eine verhielt sich indifferent. Die Wachstumszunahme betrug durchschnittlich 13 mm.

c) Bei einem Gehalt von 1% waren von 8 untersuchten Wurzeln 6 eingewachsen, 2 gegen den Block gekrümmt. Die Wachstumszunahme betrug durchschnittlich 14 mm.

d) Alle 8 Wurzeln wuchsen zwischen den beiden Blöcken gerade weiter, wenn der Gehalt des einen Blocks an Knochenmehl 0,1% betrug. Die Wachstumszunahme belief sich in diesem Falle durchschnittlich auf 13 mm.

Die nach „Methode II“ angestellten Versuche haben gezeigt, daß, wenn in das in der Gelatine ausgestochene und ca. 20 ccm Flüssigkeit fassende Loch 0,5 g dieses Stoffes gebracht und mit destilliertem Wasser so bedeckt wurden, daß das Loch mit Wasser vollgefüllt war, sich von 12 Wurzeln, 10 dem Knochenmehl zugewandt haben und auf dasselbe zuwuchsen. Von 12 Wurzeln wandten sich dagegen dem Knochenmehl nur 6 zu, wenn in das besagte Loch nur 0,5 g von demselben eingetragen wurden.

Auch die Versuche nach „Methode III“ haben gezeigt, daß die Lupinenwurzel durch das Knochenmehl positiv chemotropisch gereizt wird; denn von 4 Wurzeln waren 3 gegen das einige Körnchen desselben enthaltende Sandfeld gekrümmt und sämtliche 4 produzierten nach 72 stündiger Versuchsdauer an der dem das Knochenmehl enthaltenden Sandfelde zugekehrten Seite zahlreichere Nebenwurzeln als auf der anderen Seite.

17. Knop'sche Nährlösung.

Die von mir zu den Versuchen verwendete Knop'sche Nährlösung wurde genau nach Angaben von Knop¹⁾ bereitet und in folgender Weise zu den Versuchen nach „Methode I“ herangezogen:

a) 25 cem derselben wurde der ca. 250 g schweren zur Bereitung des Blocks dienenden Gelatinelösung hinzugefügt. Sämtliche untersuchten 8 Wurzeln waren von diesem Blocke abgewendet, dem anderen zugekrümmt und tot.

Eine in der derselben Konzentration nach „Methode II“ verwendete Nährlösung wirkte stark repulsiv, da sich sämtliche 12 Wurzeln von derselben abwandten.

b) Enthielt der Gelatineblock 10 cem dieser Lösung, so waren ebenfalls sämtliche 8 untersuchten Wurzeln gegen den andern Block gekrümmt und ebenfalls tot.

In derselben Konzentration wirkte diese Lösung, nach „Methode II“ angewendet, ebenfalls repulsiv. Alle 12 untersuchten Wurzeln waren von derselben stark weggekrümmt.

c) Auch wenn der Block nur 5 cem dieser Lösung enthielt, waren sämtliche Wurzeln gegen den anderen Block gekrümmt und im Absterben begriffen.

Nach „Methode II“ wirkte eine ebenso starke Lösung auf sämtliche 12 untersuchten Wurzeln repulsiv.

d) Enthielt der eine der Blöcke einen bezw. einen halben bezw. $\frac{1}{10}$ cem der Knop'schen Nährlösung, so waren im ersteren Falle von 8 Wurzeln 3 gegen den andern gekrümmt, während sich 5 indifferent verhielten, im zweiten und ebenso im dritten Falle war das Verhalten sämtlicher Lupinenwurzeln ein völlig indifferentes.

Wurden gleich starke Lösungen der Knop'schen Flüssigkeit nach der „Methode II“ dargeboten, so trat im ersten Falle noch eine ziemlich starke repulsive Wirkung ein. Von 12 Wurzeln waren 7 abgewendet. Im zweiten und dritten Falle waren von je 12 untersuchten 4 bezw. 3 Wurzeln von der Lösung weggekrümmt.

Dieses Verhalten ist durchaus erklärlich, da es aus den vorstehend angeführten Versuchsergebnissen bekannt ist, daß die Lupinenwurzel durch Kalisalpeter, durch salpetersauren Kalk, durch Chlorkali, durch Monokaliumphosphat und durch Magnesiumphosphat, welche die Hauptbestandteile der Knop'schen Nährlösung bilden, negativ chemotropisch reizbar ist.

18. Harnstoff $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$.

Das Verhalten von je 6 Lupinenkeimlingen gegenüber einer 0,01, 0,1 und einer 1%igen Lösung von Harnstoff war, wenn

¹⁾ Knop, Versuchsstationen Bd. 30, 1884, S. 293.

derselbe nach „Methode I“ in einem Gelatineblock dargeboten wurde, ein indifferentes. Im letzteren Falle waren die wenig gewachsenen Keimlinge tot. Die Wachstumszunahme betrug durchschnittlich 15, bzw. 9, bzw. 4 mm.

Wurde eine 1 %ige Harnstofflösung, bzw. eine einer solchen entsprechende Menge dieses Stoffes nach „Methode II“ in das in der Gelatine ausgestochene mit destill. Wasser gefüllte Loch gebracht, so waren sämtliche 12 in der Gelatine befindliche Wurzeln bereits nach einigen Stunden abgestorben. Hingegen wandten sich diesem Stoffe von 12 Wurzeln, 5 zu, wenn die Konzentration 0,01 % betrug und als dieselbe auf 0,001 % fiel, waren keine Krümmungen mehr eingetreten.

19. Asparagin. $C_4H_8N_2O_3$.

Auf eine 0,01, 0,1 und 1 %ige Lösung von Asparagin bzw. auf einer solchen Konzentration entsprechende, in destilliertem Wasser suspendierte Mengen dieses Stoffes, reagierten die *Lupinus*-Wurzeln, wenn dieser Stoff in einem Gelatineblock nach „Methode I“ enthalten war, nicht.

Dagegen waren von 12 Wurzeln 6 gegen 1 % dieses Stoffes gekrümmt, wenn sich derselbe in dem in der als Nährboden dienenden Gelatine ausgestochenen Loch befand. Weder größere noch geringere Mengen vermochten eine Krümmung hervorzurufen.

20. Kohlehydrate.

Von den Kohlehydraten untersuchte ich die Wirkung der d-Glukose, der Saccharose und der Laktose.

Diesen drei Zuckerarten gegenüber verhielten sich, wenn dieselben in 5 %iger Lösung verwendet wurden, sämtliche untersuchten 24 Lupinenwurzeln völlig indifferent. Stieg die Konzentration auf 10, 15, 20 und 25 %, so traten hakenförmige Krümmungen ein, und die Wurzeln waren durchweg in die diese Stoffe enthaltenden Blöcke eingewachsen. Die Krümmungen erwiesen sich sämtlich als Schädigungskrümmungen, da das Wachstum sehr stark gehemmt und schon bei einer 10 % übersteigenden Konzentration mindestens einseitig gänzlich aufgehoben wurde.

Nach „Methode II“ angewandt, traten selbst bei 15 % übersteigenden Konzentrationen gar keine Krümmungserscheinungen ein.

21. Malzextrakt.

Gegenüber einem trockenen, für die Versuche in wässriger Lösung benutzten Malzpräparat waren die Lupinenwurzeln empfindlicher als gegenüber dem ebenfalls in wässriger Lösung verwendeten Seheringschen flüssigen Malzextrakt.

Das erstere wirkte bereits in 1 %iger Lösung, nach „Methode I“ angewandt, schwach anziehend, indem von 6 Wurzeln 4 dem Block zugewendet waren, während letzteres selbst in 5 %iger Lösung ohne jede Wirkung blieb. Die durch eine 5 %ige Lösung des trockenen Präparates hervorgerufenen Krümmungen sind aus der mit Figur 23 bezeichneten photographischen Aufnahme ersichtlich. Auch eine 10 %ige Lösung wirkte attraktiv. Durch Messungen habe ich festgestellt, daß eine wesentliche Schädigung des Wachstums selbst durch eine 10 %ige Lösung des Malzextraktes nicht verursacht ward. War die angewandte Lösung 5 %ig, so betrug die an 6 Wurzeln gemessene Wachstumszunahme 14,3 mm, während sie bei einer Konzentration von 10 % noch 10,1 mm im Durchschnitt betrug. Das gleiche Verhalten zeigten auch die Wurzeln bei Anwendung von „Methode II“.



Figur 23.

22. Fleischextrakt.

Zu diesen Versuchen wurde Liebigs Fleischextrakt herangezogen. Seine chemische Zusammensetzung ist durchschnittlich etwa die folgende:

H ₂ O	= 19,33 %.
Salze	= 23,25 %.
Organische Stoffe	= 27,52 % hiervon
N	= 8,914 %.

Die Asche enthält:

K ₂ O	= 32,2—46,5 %.
Na ₂ O	= 9,5—18,5 %.
CaO	= Spuren.
MgO	= 2,2—4,6 %.
Fe ₂ O ₃	= 0,1—0,8 %.
P ₂ O ₅	= 23,3—38,1 %.
SO ₃	= 0,1—3,8 %.
Cl	= 7—14 %.

In 1 %iger Lösung wirkte der Fleischextrakt, nach „Methode I“ angewandt, nicht. In 5 %iger Lösung rief er Krümmungen hervor, welche den durch Malzextrakt verursachten durchaus ähnlich waren: das Wachstum war ein befriedigendes, denn die an je 6 Wurzeln festgestellte Wachstumszunahme betrug im Durchschnitt für eine Konzentration von 1 %, 12 mm, für eine solche von 5 %, 10,7 mm.

Während nach „Methode I“ Krümmungen erst durch eine Konzentration von 5 % hervorgerufen wurden, traten dieselben bereits bei Darbietung einer 1 %igen Lösung ein, wenn sich die-

selbe in dem in Gelatine ausgestochenen Loch befand. Sämtliche untersuchten 16 Wurzeln waren in diesem Falle gegen die Lösung dieses Stoffes stark gekrümmt und wuchsen auf dieselbe zu.

23. Pflaumendekokt.

Die Wirkung eines konzentrierten Pflaumendekokts war derjenigen des Fleischextraktes ähnlich. Eine ca. 5%ige nach „Methode I“ angewandte Lösung desselben rief bei sämtlichen untersuchten 6 Wurzeln gegen den diesen Stoff enthaltenden Block gerichtete Krümmungen hervor. Diese waren allerdings etwas schwächer, als die durch Fleischextrakt verursachten.

Nach „Methode II“ waren von 16 untersuchten Wurzeln, 10 schwach gegen eine wässrige 1%ige Lösung des Pflaumendekokts gekrümmt. Eine stärkere Lösung und zwar eine 5%ige vermochte ebenfalls keine positive Krümmung aller Wurzeln hervorzurufen. Von 16 untersuchten, waren in diesem Falle bloß 9 Wurzeln gegen das Pflaumendekokt gekrümmt.

24. Anilinfarbstoffe.

Wie bereits in der ersten Abteilung dieser Abhandlung mitgeteilt wurde, war eine der Hauptfehlerquellen der von Newcombe und Rhodes angewandten Methode die, daß eine Diffusion des in einem Gelatineblock enthaltenen Stoffes nach dem anderen, dem ersteren dicht anliegenden, stattfinden konnte. Daß eine solche Diffusion in sehr hohem Grade in Wirklichkeit eintritt, überzeugte ich mich durch Versuche mit Farbstofflösungen. Im nachstehenden will ich über das diesen gegenüber eigenartige Verhalten der *Lupinus*-Wurzel berichten, da die Versuche mit Farbstoffen ebenso wie mit den bereits besprochenen Giften den besten Beweis hierfür lieferten, daß die Methode von Newcombe und Rhodes zur Feststellung der chemotropischen Reizbarkeit der Wurzel gänzlich ungeeignet ist. Von den zahlreichen Farbstoffen, mit denen ich Versuche anstellte, greife ich nur diejenigen heraus, welche auf die Richtungsbewegungen der *Lupinus*-Wurzel wesentlichen Einfluß ausübten, und beschränke mich darauf, bezüglich einer Reihe von Farbstoffen zu erwähnen, daß sich diesen gegenüber in 0,1%igen Lösungen die Lupinewurzel völlig indifferent verhielt. Von solchen Farbstoffen nenne ich das Korallin, das Safranin, das Methylgrün, das Naphthalinrot und das Säurefuchsin.

Dagegen riefen bereits 0,01%ige Lösungen von Eosin, Fuchsin und Methylenblau starke, gegen die diese Farbstoffe enthaltenden Gelatineblöcke gerichteten Krümmungen hervor, welche noch intensiver wurden, wenn die Konzentration auf 0,1% stieg. Das Karmin und das Cyanin verursachten erst überhaupt in 0,5%iger Lösung Wurzelkrümmungen, die bei sämtlichen untersuchten je 6 Wurzeln ausnahmslos eingetreten sind.

Gegenüber 0,001 %igen Lösungen von Methylenblau, Fuchsin und Eosin verhielten sich die Wurzeln indifferent.

Wie aus den nachstehenden Tabellen ersichtlich ist, war das Wachstum bei Anwendung von 0,01 und 0,1 %igen Lösungen dieser Farbstoffe ein insbesondere bei Eosin stark gehemmtes, und waren die eingetretenen Krümmungen ohne Zweifel einer Schädigung zuzuschreiben.

Eosin:

Konzentration	0,01 %				0,1 %			
Wurzel-Nr.	a	k	e	z	a	k	e	z
1	27	30	34	7	19	19	23	4
2	26	22	31	5	20	20	23	3
3	27	24	34	7	15	14	18	3
4	26	24	34	8	15	13	16	1
5	30	31	36	6	17	15	19	2
6	26	23	31	5	16	15	18	2
Im Durchschnitt	27	25,6	33,3	6,3	17	16	19,5	2,5

Fuchsin:

Konzentration	0,01 %				0,1 %			
Wurzel-Nr.	a	k	e	z	a	k	e	z
1	23	30	36	13	24	25	34	10
2	23	24	33	10	26	28	35	9
3	20	23	29	9	25	27	34	9
4	20	24	33	13	23	30	33	10
5	22	25	32	10	26	28	36	10
6	22	26	33	11	24	25	32	8
Im Durchschnitt	21,6	25,3	32,6	11	24,6	27,1	33,5	9,3

Methylenblau:

Konzentration	0,01 %				0,1 %			
Wurzel-Nr.	a	k	e	z	a	k	e	z
1	30	31	37	7	22	24	28	6
2	29	30	40	11	17	20	24	7
3	29	31	37	8	20	21	26	6
4	26	32	35	9	20	23	28	8
5	30	32	38	8	20	22	27	7
6	30	33	39	9	22	25	30	8
Im Durchschnitt	29	31,5	37,6	8,6	20,1	22,5	27,1	7

Diesen Resultaten gegenüber haben nach „Methode II“ vorgenommene Untersuchungen ergeben, daß die Lupinenwurzel bereits durch 0,001 %ige Lösungen von Eosin und Methylenblau negativ chemotropisch gereizt wird. Der erste Farbstoff rief bei

9 von 12 untersuchten, der zweite bei 10 von ebensovielen Wurzeln negative Krümmungen hervor. Die repulsive Wirkung dieser Farbstoffe in der gleichen Konzentration war stärker, wenn Sand als Nährboden gewählt und mit einer mit Eosin und Methylblau bereiteten Gelatine umgeben wurde. Schwächer war die Wirkung des Fuchsin, da erst bei einer Konzentration von 0,01 % an 7 von untersuchten, 12 Wurzeln Krümmungserscheinungen eintraten.

Noch schwächer war die Wirkung, welche Carmin und Cyanin hatten; ich mußte die Konzentration auf ca. 0,5 % erhöhen, bevor von je untersuchten 12 Wurzeln, im ersteren Falle 6, im zweiten dagegen 5 von der Farbstofflösung abgewendet gefunden wurden.

B. Versuche mit der Wurzel von *Vicia faba*.

Das Verhalten der Wurzel von *Vicia faba* war gegenüber einer Reihe von Salzen demjenigen der *Lupinus*-Wurzel durchaus identisch.

a) Eine 1 %ige Lösung von Ammonphosphat rief, nach „Methode I“ angewendet, an 9 von untersuchten 14 Wurzeln Krümmungen hervor, die sich als Schädigungskrümmungen schon dadurch kenntlich machten, daß die Wurzelspitzen stark gebräunt waren und die Keimlinge nach Beendigung der Versuche in einer Wasserkultur nicht gediehen.

b) Ähnlich, wenn auch schwächer, wirkte eine 1 %ige Lösung von weinsaurem Kali. Von 14 untersuchten Wurzeln waren dem, dieses Salz enthaltenden Block, 6 zugekrümmt.

c) Eine 1 %ige Lösung von Natriumphosphat hatte die Wirkung, daß von 14 Wurzeln 8 mit sichtlicher, einer Schädigung zuzuschreibenden Krümmung, in den Block eingewachsen waren.

d) Gegenüber 1 %igen Lösungen von Kalisalpeter, Kalisulfat, Monokaliumphosphat, Kochsalz, Ammonnitrat, Ammonsulfat und Kalziumphosphat verhielten sich je untersuchte 10 Wurzeln völlig indifferent, wenn diese Salze nach „Methode I“ dargeboten wurden. Auch gegenüber 0,1 %igen Lösungen von Ammonphosphat, Natriumphosphat und von weinsaurem Kali war das Verhalten der Wurzel dieser Pflanze ein durchaus indifferentes.

Eine scharfe Differenzierung trat dagegen bei Anwendung der „Methode II“ ein.

0,1 %ige Lösungen von Ammonphosphat und Kalisulfat wirkten in hohem Grade attraktiv. Im ersten Falle waren von 12, 11, im zweiten Falle von 10, 8 Wurzeln der Lösung zugewendet und gegen dieselbe stark gekrümmt.

Eine 0,1 %ige Lösung von Kalisalpeter wirkte ebenfalls schwach attraktiv, indem von 10 Wurzeln, derselben 5 zugewendet waren, während die übrigen 5 sich indifferent verhielten und lotrecht weiter gewachsen waren. Stieg die Konzentration auf 1 %, so trat eine repulsive Wirkung ein, indem von 10 untersuchten, 7 Wurzeln abgewendet waren, während 3 etwa in einer Entfernung von 5 cm wachsende nicht reagierten.

Trikalziumphosphat wirkte schwach attraktiv, wenn in das in der Gelatine ausgestochene Loch auf ca. 20 g destilliertes Wasser 1 g dieses unlöslichen Salzes gebracht wurde. Von 12 Wurzeln wuchsen 7 auf den phosphorsauren Kalk zu.

Eine 0.1%ige und ebenso eine 1%ige Lösung von Ammoniumsulfat blieb wirkungslos, während eine 0.1%ige und in noch höherem Grade eine 1%ige Lösung von salpetersaurem Ammon repulsiv wirkte. Im ersten Falle waren von 12, 6, im zweiten Falle von ebensovielen, 10 Wurzeln von der Lösung abgewendet.

Natriumphosphat wirkte in 0.1%iger Lösung attraktiv, denn von 10 untersuchten Wurzeln, waren 8 derselben stark zugewendet.

Die Wirkung des Monokaliumphosphats war eine nur sehr schwache. Wurde eine 0.1%ige Lösung dieses Salzes dargeboten, so wandten sich derselben von 10 nur 4 Wurzeln zu. Stieg dagegen die Konzentration auf 1%, so waren von 10, 6 Wurzeln abgewendet.

In hohem Grade repulsiv wirkte eine 1%ige Kochsalzlösung. Sämtliche 12 untersuchten Wurzeln waren ausnahmslos stark negativ chemotropisch gekrümmt und von der Lösung abgewendet.

0.1%ige Lösungen der Nitrats von Kupfer, Blei, Quecksilber und Eisen und eine ebenso starke Lösung von Methylenblau riefen stark ausgeprägte negative Krümmungen der sämtlichen untersuchten Wurzeln hervor. Die für Ammonphosphat und Kochsalz angegebenen Resultate wurden auch erzielt, wenn als Nährboden Sand diente, der von einer 0.1% Ammonphosphat bzw. Kochsalz enthaltenden Gelatine umschlossen war. Im ersten Falle waren von 10, 8 Wurzeln der Gelatine zugewendet, im zweiten von 10 Wurzeln, 9 von derselben abgewendet.

C. Versuche mit der Wurzel von *Vicia villosa*.

Wegen der äußerst zarten Beschaffenheit ihrer Wurzel eignete sich für diese Pflanze die „Methode II“ nicht. Ich mußte mich daher auf die Anwendung der „Methode I“ beschränken und will die Resultate, trotzdem ich denselben infolge der bedeutenden Fehlerquellen, welche diese Methode enthielt, keinerlei Bedeutung beimessen, nachstehend anführen:

In einem 1% Ammonphosphat enthaltenden Gelatineblock waren von 15 untersuchten Wurzeln 6 eingewachsen, 2 gegen diesen Block schwach gekrümmt, während sich die übrigen 7 indifferent verhielten.

Enthielt der eine der beiden Gelatineblöcke eine 1%ige Lösung von Natriumphosphat, so waren von 12 Wurzeln, 3 in denselben eingewachsen, 6 gegen diesen gekrümmt, 3 hingegen indifferent. An dem nicht normalen Aussehen und an der bräunlichen Färbung der Wurzelspitzen erkannte ich, daß dieses Salz in der angewandten Konzentration die Wurzel geschädigt hat, und daß die eingetretenen Krümmungen einer Schädigung zuzuschreiben sind.

1%ige Lösungen von Ammonnitrat, Ammonsulfat, Kali- und Natronsalpeter, Kochsalz und ebenso Kaliumsulfat haben keinerlei Krümmungserscheinungen hervorgerufen.

0,1 %ige Lösungen von Kupfer- und Bleinitrat und eine 0,1 %ige Lösung von Eisennitrat töteten die an der Spitze braun-gefärbten und stark gegen die diese Salze enthaltenden Blöcke gekrümmten Wurzeln ab.

D. Versuche mit der Wurzel von *Errum Lens*.

Die Wurzel der Linse war gegenüber 0,1 und 1 %igen Lösungen von Ammonphosphat, Ammonnitrat, Ammonsulfat, Natriumphosphat, Chloratrium, Natriumsalpeter, Kalinitrat, Kaliummonophosphat, Kalisalpeter und Kalziumphosphat gänzlich unempfindlich. Lösungen dieser Salze haben weder bei der Anwendung der „Methode I“ noch bei Anwendung der „Methode II“ irgend welche chemotropischen Erscheinungen hervorgerufen. Ebenso indifferent war das Verhalten der sämtlichen untersuchten *Errum*-Wurzeln gegenüber 0,1 %igen Lösungen von Kupfer-, Blei- und Quecksilber-Nitrat. Durch diese Salze wurden aber sämtliche Wurzeln abgetötet.

Es scheint somit, daß die Wurzel der Linse durch diese Salze chemotropisch nicht reizbar ist.

E. Versuche mit der Wurzel von *Pisum sativum*.

Nach „Methode I“ angewendet, wirkten 0,1 und 1 %ige Lösungen von Ammonphosphat, Ammonnitrat, Kaliummonophosphat, Kaliumsulfat, Kaliumnitrat, Kochsalz und entsprechende Mengen von Kalziumphosphat auf insgesamt 102 Wurzeln nicht. 0,1 %ige Lösungen von Kupfer- und Bleinitrat riefen stark ausgeprägte Schädigungskrümmungen hervor und wirkten tödend.

Die Untersuchungen nach „Methode II“ zeigten dagegen, daß die Wurzel von *Pisum* durch sämtliche oben angeführten Salze chemotropisch reizbar ist. Das Verhalten von 144 Wurzeln gegenüber diesen Salzen ist aus der nachstehenden Tabelle ersichtlich:

Nr.	Angewandte Substanz	Anzahl der untersuchten Wurzeln	Verhalten der Wurzeln		
			Krümmung positiv	negativ	indifferent
1	$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ 1 %ige Lösung	12	7	—	5
2	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ „ „	12	6	—	6
3	NH_4NO_3 „ „	12	6	—	6
4	Na_2HPO_4 „ „	12	8	—	4
5	NaCl „ „	12	—	10	2
6	KN O_3 „ „	12	—	7	5
7	K_2SO_4 „ „	12	—	7	5
8	KH_2PO_4 „ „	12	8	—	4
9	$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ „ „	12	7	—	5
10	$\text{Cu}(\text{NO}_3)_2$ 0,1 „ „	12	—	11	1
11	$\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ „ „	12	—	9	3
12	$\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$ „ „	12	—	10	2

Am stärksten waren die Krümmungen bei Nr. 1, 4, 5 und 8—12, während die übrigen Krümmungen schwächer, aber immerhin genügend stark ausgeprägt waren.

F. Versuche mit der Wurzel von *Cicer arietinum*.

Die Wurzel von *Cicer* reagierte auf die unter E. genannten Salze, wenn dieselben nach „Methode I“ angewendet wurden, nicht. Eine 0,1%ige Lösung von Kupfer- und Bleinitrat rief schwache Schädigungskrümmungen hervor und tötete die Wurzeln ab. Auch 1%ige Lösungen von Kochsalz und Ammonnitrat wirkten auf sämtliche untersuchten Wurzeln tödend.

Nach „Methode II“ angewendet, wirkten nur das Ammoniumphosphat, das Kaliummonophosphat, der phosphorsaure Kalk und das Kochsalz, ferner die Nitrate von Kupfer, Blei und Quecksilber und zwar wie folgt:

a) Eine 1%ige Lösung von Ammonphosphat rief eine positive Krümmung von 10 von 12 untersuchten Wurzeln hervor.

b) Eine 1%ige Lösung von Kaliummonophosphat verursachte an 7 von 12 Wurzeln positive Krümmungen.

c) Wurden in das in Gelatine ausgestochene Loch 20 ccm destilliertes Wasser und 0,5 g Kalkphosphat gebracht, so wuchsen von 12 untersuchten, 8 Wurzeln auf dieses Salz zu.

d) Eine 1%ige Lösung von Kochsalz tötete 5 in einer Entfernung bis 2 cm wachsende Wurzeln ab. Von den übrigen weiterwachsenden 7, waren 6 von der Lösung abgewendet, während sich eine völlig indifferent verhielt.

e) Auch eine 0,1%ige Lösung von Kupfer-, Blei- oder Quecksilbernitrat tötete die nahe wachsenden 6 Wurzeln ab, während von den übrigen, von der Lösung entfernten 6 Wurzeln, 4 bzw. 5 von derselben abgewendet waren.

G. Versuche mit der Wurzel von *Phaseolus vulgaris*.

Die Wurzel der Schminkbohne verhielt sich 1%igen Lösungen von Ammonphosphat, Ammonsulfat, Ammonnitrat, weinsaurem Kali, Kaliummonophosphat, Kaliumkarbonat, Kaliumnitrat, Chlornatrium und Natriumphosphat gegenüber völlig indifferent, wenn diese Salze in einem Gelatineblock nach „Methode I“ den Wurzeln dargeboten wurden. Eine 0,1%ige Lösung von Kupferniträt oder Bleinitrat rief starke gegen den Block gerichtete Krümmungen, gleichzeitig aber auch den Tod der Wurzeln hervor.

Das Verhalten der Wurzel von *Phaseolus*, wenn denselben diese Salze nach „Methode II“ dargeboten wurden, ist aus nachstehender Tabelle ersichtlich.

Die bei Nr. 1, 5 und 8—12 hervorgerufenen Krümmungen waren viel schwächer als die bei der Wurzel von *Lupinus* beobachteten, so daß hieraus und überhaupt aus dem gesamten Verhalten der untersuchten 144 Keimlinge der Schminkbohne darauf zu schließen ist, daß ihre Wurzeln für chemotropische

Nr.	Angewandte Substanz	Anzahl der untersuchten Wurzeln	Verhalten der Wurzeln		
			Krümmung positiv	negativ	indifferent
1	$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ 1% ige Lösung	12	8	—	4
2	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	12	—	—	12
3	NH_4NO_3	12	—	6	6
4	Na_2HPO_4	12	—	—	12
5	NaCl	12	—	10	2
6	KNO_3	12	—	—	12
7	K_2SO_4	12	—	—	12
8	KH_2PO_4	12	7	—	5
9	K_2CO_3	12	8	—	4
10	$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$	12	9	—	3
11	$\text{Cu}(\text{NO}_3)_2$ 0,1	12	—	7	5
12	$\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$	12	—	8	4

Reize weniger empfindlich sind als die Wurzel des *Lupinus*, der *Vicia faba* oder des *Pisum*.

II. Versuche mit der Wurzel von *Zea Mays*.

Die Wurzel der *Zea Mays* hat weder auf das phosphorsaure, salpetersaure und schwefelsaure Ammon noch auf die entsprechenden Kalisalze, wenn ihr dieselben nach „Methode I“ dargeboten wurden, reagiert. Auch gegenüber einer 1%igen Lösung von Kochsalz und gegenüber dem Kalkphosphat verhielt sie sich völlig indifferent. Nur 0,1%ige Lösungen von Kupfer- und Bleinitrat verursachten starke Schädigungskrümmungen und führten den Tod der Wurzeln herbei. Für Untersuchungen nach „Methode II“ war die Wurzel der *Zea Mays* nicht geeignet.

I. Versuche mit den Wurzeln von *Lepidium sativum*, *Raphanus sativus*, *Raphanus oliferus* und *Brassica napus*.

Die Wurzeln dieser Pflanzen waren für die Untersuchungen nach „Methode II“ ungeeignet. Ich beschränkte mich deshalb auf die Anwendung der „Methode I“ und teilweise auf die Anwendung der „Methode III“ und erhielt hierbei die folgenden Resultate:

a) *Lepidium sativum*.

Von 10 Wurzeln waren 4 in den eine 1%ige Lösung von Ammonphosphat enthaltenden Block eingewachsen. Enthielt der Block 1% phosphorsauren Kalk oder ebensoviel Knochenmehl, so waren in denselben von je 10 Wurzeln, 5 bezw. 6 ohne starke Krümmungen ausgeführt zu haben, hineingegangen. Gegenüber 1%igen Lösungen von Ammonnitrat, Ammonsulfat, Kalinitrat, Kalisulfat, Kaliummonophosphat und Kochsalz und ebenso gegenüber einer 1%igen Lösung von Natronphosphat war das Verhalten sämtlicher untersuchten Wurzeln anscheinend ein indifferentes.

Von 3 Wurzeln, die nach „Methode III“ untersucht wurden, produzierten 2 an der dem einige Körnchen Ammonphosphat enthaltenden Sandfelde anliegenden Seite bedeutend mehr Wurzelhaare als an der gegenüberliegenden Wurzelseite.

b) *Raphanus sativus* und *Raphanus olaiiferus*.

Die Wurzeln dieser beiden *Cruciferen* reagierten weder auf 0,5 noch auf 1%ige Lösungen von Natriumphosphat, Chloratrium, Kalinitrat, Ammonnitrat, Ammonsulfat und Kalziumphosphat.

0,5 und ebenso 1%ige Lösungen von Ammonphosphat und in schwächerem Grade, von weinsaurem Kali ferner ebenso starke Lösungen von Monokaliumphosphat riefen an der dem diese Salze enthaltenden Block anliegenden Seite stärkere Wurzelhaarbildungen als an der anderen Seite, mit welcher die Wurzeln mit dem nur destilliertes Wasser enthaltenden Block in Berührung standen, hervor.

0,1%ige Lösungen von Kupfer- und Bleinitrat verursachten starke, hakenförmige Krümmungen der Wurzeln und töteten dieselben ab.

c) *Brassica napus*.

Auf die unter Ib. genannten Salze reagierte die Wurzel von *Brassica* nicht. 0,5%ige Lösungen von Kaliummonophosphat, von weinsaurem Kali und 0,1%ige Lösungen von Kupfer- und Bleinitrat, riefen starke Schädigungs-krümmungen hervor und führten zum Tode.

K. Versuche mit der Wurzel von *Cucurbita Pepo*.

Newcombe und Rhodes¹⁾ berichten, daß sich die Wurzel von *Cucurbita Pepo* gegenüber dem Natriumphosphat, dem Kalisalpeter, dem Magnesiumsulfat und dem Kalziumnitrat indifferent verhielt, wenn eine Anzahl von Wurzeln dieser Pflanze zwischen zwei Gelatineblöcken, von denen der eine diese Salze enthielt, angeordnet wurden.

Die Resultate, welche die durch mich mit der Wurzel der *Cucurbita* angestellten Untersuchungen ergaben, bestätigten die Angaben von Newcombe und Rhodes. Als ich aber die Konzentration, mit welcher diese Autoren gearbeitet haben, erhöhte, gelangte ich zu den folgenden Ergebnissen:

Phosphorsaures Natron, ebenso phosphorsaures Ammon wirkten in 5%iger Lösung, den Wurzeln der *Cucurbita* in einem Gelatineblock nach „Methode I“ dargeboten, derart, daß im ersten Falle von 8, 5, im zweiten von ebenso vielen, 6 gegen den diese Salze enthaltenden Block gekrümmt bzw. in denselben eingewachsen waren. In beiden Fällen produzierten die Wurzeln weitaus mehr Nebenwurzeln als gleichzeitig angesetzte Wasser- und Wasserdampfkulturen.

Nach „Methode II“ angewendet, riefen bereits 1%ige Lösungen dieser Salze positive chemotropische Krümmungen bei 7 bzw. 9 von je 12 untersuchten Wurzeln hervor.

¹⁾ Newcombe und Rhodes: l. c.

Das Kaliumnitrat, dessen 2%iger, nach „Methode I“ dargebotener Lösung gegenüber, sich 8 Wurzeln indifferent verhielten, wirkte bei Anwendung der „Methode II“ repulsiv, indem von 12, 9 Wurzeln von seiner Lösung weggewendet waren.

Ebenso wirkte eine 1%ige Lösung von Kalziumnitrat repulsiv, während dieses Salz in 2%iger Lösung, nach „Methode I“ angewendet, gar keine Krümmungen hervorrief.

Einer 1%igen Lösung von Magnesiumsulfat gegenüber und ebenso gegenüber einer 1%igen Lösung von Ammonsulfat, Ammonnitrat, Kaliummonophosphat und Kalziumphosphat verhielten sich je 12 in Gelatine wachsende Wurzeln völlig indifferent.

Von einer 1%igen Lösung von Kochsalz und von einer ebenso starken Lösung von Kaliumsulfat wandten sich von je 12, 7 bzw. 6 Wurzeln ab.

Weinsaures Kali, welches in 2%iger Lösung nach „Methode I“ dargeboten, an 5 von 8 Wurzeln gegen den dasselbe enthaltenden Block gerichtete Krümmungen hervorrief, wirkte in ebenso starker Konzentration, nach „Methode II“ angewendet, nicht.

Das Kupfer- und das Bleinitrat, die in 0,1%iger Lösung in einem Gelatineblock schon innerhalb weniger Stunden den Tod sämtlicher, diesem Block anliegender Wurzeln verursachten, wirkten nach „Methode II“ angewendet auf die in einer Entfernung von 3—5 cm wachsenden Wurzeln repulsiv. Im ersteren Falle waren von 8, 5, im zweiten von ebensovielen Wurzeln, 6 abgewendet. Die näher wachsenden je 8 Wurzeln waren der Lösung stark zugewendet und tot. Diese Zuwendung der, der stark giftigen Lösung am nächsten wachsenden Wurzeln ist auf die bereits früher erwähnte Schädigung durch das rasch diffundierende Salz zurückzuführen.

L. Versuche mit der Wurzel von *Helianthus annuus*.

Nach „Methode I“ vermochten nur das stark giftige Kupfer- und Bleinitrat in 0,1%iger Lösung stark ausgeprägte Schädigungskrümmungen hervorzufufen. Sämtliche Wurzeln waren tot.

Daß aber die *Helianthus*-Wurzel ebenfalls chemotropisch reizbar ist, zeigten nach „Methode II“ angestellte Versuche. Die Resultate sind aus nebenstehender Tabelle ersichtlich:

IV. Zusammenfassung der Resultate.

Durch die vorliegenden Untersuchungen ist, wie dies bereits eingangs dieser Abhandlung hervorgehoben wurde, vor allem festgestellt worden, daß die von Newcombe und Rhodes angewandte Methode zur Prüfung der chemotropischen Reizbarkeit der Wurzeln ungeeignet ist. In anbetracht des Umstandes, daß auch typische Gifte, nach dieser Methode der Wurzel dargeboten, starke positive Krümmungen derselben veranlassen, ist es erklärlich, daß, wie Newcombe und Rhodes berichten, bei ihren Versuchen sämtliche Wurzeln selbst dann in einen phosphorsaures Natron enthaltenden Block hineinwuchsen, wenn sie infolge der hohen Konzentration einem sicheren Tode entgegengingen.

Nr.	Angewandte Substanz	Anzahl der untersuchten Wurzeln	Verhalten der Wurzeln		
			Krümmung positiv	negativ	indifferent
1	$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ 1% ige Lösung	16	13	—	3
2	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	16	sämtliche Wurzeln waren tot		
3	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 0.1	16	—	9	7
4	NH_4NO_3 1	16	sämtliche Wurzeln waren tot		
5	NH_4NO_3 0.1	16	—	12	4
6	KNO_3 1	16	sämtliche Wurzeln waren tot		
7	KNO_3 0.1	16	—	5	11
8	KH_2PO_4 1	16	sämtliche Wurzeln waren tot		
9	KH_2PO_4 0.1	16	—	6	10
10	K_2SO_4 1	16	sämtliche Wurzeln waren tot		
11	K_2SO_4 0.1	16	—	8	8
12	NaCl 1	16	sämtliche Wurzeln waren tot		
13	NaCl 0.1	16	—	12	4
14	Na_2HPO_4 1	16	9	—	7
15	$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ 1	16	14	—	2
16	$\text{Cu}(\text{NO}_3)_2$ 0.1	16	—	13	3
17	$\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ 0.1	16	—	12	4
18	$\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$ 0.1	16	—	11	5

Da es mit Sicherheit anzunehmen sein dürfte, daß die durch typische Gifte, wie Kupfer-, Blei-, Quecksilbersalze u. dergl. hervorgerufenen positiven Krümmungen dadurch zustande kommen, daß das Wachstum der dem solche Stoffe enthaltenden Gelatineblock anliegenden Wurzelseite stark gehemmt oder gänzlich aufgehoben wird, so sind die durch Newcombe und Rhodes bei Darbietung des phosphorsauren Natrons beobachteten Krümmungen auf eine solche Schädigung und nicht auf eine chemotropische Reizerscheinung zurückzuführen. Dies umso mehr, als eine plausible Erklärung für die Zweckmäßigkeit einer solchen dem sicherlich auch in der Pflanzenwelt als vorhanden anzunehmenden Selbsterhaltungstrieb widersprechenden Lebenstätigkeit fehlt.

Die Richtigkeit der Annahme, daß die durch typische Gifte oder durch im Überschuß dargebotene, ebenfalls giftig wirkende Nährsalzlösungen hervorgerufenen Krümmungen der Lupinenwurzel, bei der durch Newcombe und Rhodes gewählten Versuchsanordnung einer Reizerscheinung zuzuschreiben sind, welche durch Schädigung der Wurzel hervorgerufen wird, ist dadurch bewiesen worden, daß, als Versuchsverhältnisse gewählt wurden, welche den natürlichen Wachstumsbedingungen mehr entsprachen, als die von Newcombe und Rhodes angewendeten, die Wurzeln der ihnen drohenden Gefahr durch Abwendung zu entrinnen suchten und sich nur nützlichen Stoffen zuwandten. Ander-

seits ist durch exakte Messungen nachgewiesen worden, daß durch die von Newcombe und Rhodes gewählten Versuchsverhältnisse, das Wachstum der Wurzeln in hohem Grade schädlich beeinflußt und stark gehemmt, somit die Wurzel geschädigt wird.

Es ist ferner festgestellt worden, daß nebst der Lupinenwurzel auch die Wurzel der *Vicia faba*, ferner die Wurzel von *Pisum*, *Cicer*, *Cucurbita* und *Helianthus* chemotropisch reizbar sind, und daß die Wirkung eines Reizstoffes die Ablenkung der Wurzel dieser Pflanzen aus ihrer ursprünglichen Wachstumsrichtung veranlaßt, und zwar, daß diese Ablenkung nach dem hinzudiffundierenden Stoffe hin oder von demselben hinweg stattfindet, je nachdem der Stoff auf die Wurzel anlockend oder abstoßend wirkt. Einigen Stoffen gegenüber verhält sich die Wurzel ganz oder fast ganz indifferent.

Die Art und Weise der Ablenkung ist sowohl von der chemischen Qualität als auch von der Quantität abhängig. Während der Qualität nach, für die Mehrzahl der Stoffe nur eine Art der Ablenkung (positiver oder negativer Chemotropismus) in Frage kommt, vermag — dies gilt allerdings nur bezüglich einiger Stoffe — die Quantität ein und desselben Stoffes entweder positive oder negative chemotropische Erscheinungen hervorzurufen und zwar je nachdem die dargebotene Menge selbst eines sonst der Pflanze nützlichen Stoffes, der Wurzel zuträglich oder schädlich ist.

In der Zu- oder Abwendung liegt meistens eine Zweckmäßigkeit vor, die darin ihren Ausdruck findet, daß sich die Wurzel den günstigsten Lebensbedingungen anzupassen sucht.

Im besonderen sind für die Wurzeln vorgenannter näher untersuchter Pflanzen die Phosphate gute Lockmittel, ebenso einzelne Leichtmetallsalze, während die Chloride, Nitrate und Sulfate und in allererster Linie die Schwermetallsalze und ebenso einige giftige organische Verbindungen abstoßend wirken.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Empfindlichkeit der Wurzel gegenüber chemischen Reizen mit dem Längenwachstum fortschreitet, und daß die Wurzel desto empfindlicher gegenüber solchen Reizen ist, je länger die Wurzel ist. Dies wäre verständlich, wenn man bedenkt, daß die senkrecht in den Boden treibende Wurzel eines Keimlings zunächst lediglich die mechanische Aufgabe der Festigung zu erfüllen hat, um erst, nachdem diese gesichert ist, durch Ausbreitung und durch Entwicklung eines weitverzweigten Nebenwurzel- und Wurzellaarsystems für die Beschaffung der erforderlichen Nahrungsstoffe Sorge zu tragen. Die diesbezüglichen Versuche sind noch im Gange, und soll über dieselben erst nach Abschluß berichtet werden.

Zum Schluß erfülle ich noch die angenehme Pflicht, dem Herrn Geheimrat Prof. Dr. Kny für seine Anregung zu dieser Arbeit und für sein Interesse, welches er derselben entgegenbrachte, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Tabellarische Übersicht über das Verhalten der Wurzel von *Lupinus albus*.

Untersuchungsmethode II.

Nr.	Angewandte Substanz	Konzentration %	Anzahl der untersuchten Wurzeln	Verhalten der Wurzeln		
				Krümmung positiv	negativ	indifferent
1	Chlorammonium	1	18	—	12	6
2	Ammoniumsalpeter	1	28	—	18	10
3	Ammoniumsulfat	1	12	10	—	2
4	„	0,5	12	10	—	2
5	Ammoniumkarbonat	1	8	8	—	—
6	„	0,5	6	6	—	—
7	„	0,1	6	6	—	—
8	Ammoniumphosphat	1	20	20	—	—
9	„	0,1	12	11	—	1
10	„	0,01	12	10	—	2
11	„	0,001	12	11	—	1
12	Ammoniumvanadat	1	10	7	—	3
13	Ameisensaures Ammon	0,1	sämtliche Wurzeln waren tot			
14	„	0,01	„			
15	Ammoniumazetat	1	12	—	5	7, hiervon 5 tot.
16	Weinsaures Ammon	0,1	16	10	—	6
17	Zitronensaures Ammon	0,1	12	8	—	4
18	Oxalsaures Ammonium	0,5	12	7	—	5
19	Harnsaures Ammonium	1	16	10	1	5, hiervon 4 mit posi- tiver Krüm- mungs- neigung.
20	Natriumhydroxyd	0,01	24	—	21	3
21	Chlornatrium	1	20	—	20	—
22	„	0,1	12	—	12	—
23	„	0,0001	10	—	10	—
24	Natronsalpeter	0,5	18	—	7	11, hiervon 8 mit nega- tiver Krüm- mungs- neigung.
25	„	2	12	—	10	2
26	Natriumsulfat	0,5	10	—	8	2
27	Natriumkarbonat	1	14	12	—	2
28	„	0,1	10	7	—	3
29	Natriumphosphat	1	20	20	—	—
30	„	0,1	16	11	—	5
31	Natriumazetat	0,1	alle Wurzeln waren tot			
32	Weinsaures Natrium	0,1	14	7	2	5
33	Weinsaures Natriumkali	0,1	12	12	—	—
34	Kaliumhydroxyd	0,01	12	—	8	4
35	Chlorkalium	1 oder 0,1	20	—	18	2
36	Jodkalium	1	16	—	4	12
37	Bromkalium	1	16	*	3	13
38	Kalisalpeter	1	50	10	14	26
39	„	0,1	12	8	—	4

N ^o .	Angewandte Substanz	Konzentration %	Anzahl der untersuchten Wurzeln	Verhalten der Wurzeln		
				Krümmung positiv	negativ	indifferent
10	Kaliumsulfat	1	11	6	—	8
11	"	0,1	11	10	—	4
12	"	0,01	16	16	—	—
13	Kaliumkarbonat	1	20	18	—	2
14	"	0,1	12	11	—	1
15	Monokaliumphosphat	1	20	20	—	—
16	"	0,1	10	10	—	—
17	Kaliumbichromat	0,01	10	—	10	—
18	"	0,001	10	—	10	—
19	Kaliumpermanganat	0,1	16	16	—	—
20	"	1	16	16	—	—
21	Kalialaun	0,1	12	—	12	—
22	Cyankalium	0,01	alle	Wurzeln waren tot		
23	Rhodankalium	0,1	12	—	9	3
24	Ferrocyankalium	0,1	10	—	—	10
25	Ferriocyankalium	0,1	14	14	—	—
26	Kaliumformiat	0,1	alle	Wurzeln waren tot		
27	Kaliumazetat	0,01	12	9	—	3
28	Buttersaures Kalium	1	alle	Wurzeln waren tot		
29	Weinsaures Kali	0,01	12	7	—	5
30	"	0,1	12	9	—	3
31	"	1	12	12	—	—
32	Zitronensaures Kalium	1 oder 0,1	20	—	—	20
33	Apfelsaures Kalium	0,1	12	9	—	3
34	"	1	12	10	—	2
35	Harnsaures Kalium	0,1	12	—	—	12
36	"	1	12	9	—	3
37	Lithiumchlorid	0,1	12	—	12	—
38	Lithiumkarbonat	0,1	12	12	—	—
39	Magnesiumchlorid	0,1	12	—	9	3
40	"	1	12	—	11	1
41	Magnesiumjodid	1	12	—	11	1
42	"	0,1	12	—	—	12
43	"	0,01	12	8	—	4
44	Magnesiumkarbonat	1, 0,1 od. 0,01	30	—	—	30
45	Magnesiumnitrat	0,1	12	—	10	2
46	"	1	12	—	11	1
47	Magnesiumsulfat	0,1	20	—	14	6
48	"	1	40	—	36	4
49	Magnesiumhypophosphat	0,1	10	—	10	—
50	"	1	10	—	10	—
51	Magnesiumphosphat	0,1	12	7	—	5
52	"	1	12	11	—	1
53	Kalkhydrat	0,1	12	—	12	—
54	Chlorkalzium	0,1	12	—	12	—
55	Kalziumkarbonat	0,1	12	—	—	12
56	Kalziumnitrat	0,1	16	—	16	—
57	"	1	12	—	12	—
58	Basisches Kalziumphosphat	0,1	12	—	12	—
59	"	1	12	—	12	—
60	Trikalziumphosphat	0,1	36	32	—	4
61	Kalziumazetat	0,001	alle	Wurzeln waren tot		

N ^o	Angewandte Substanz	Konzentration o o	Anzahl der untersuchten Wurzeln	Verhalten der Wurzeln		
				Krümmung		
				positiv	negativ	indifferent
92	Chlorbaryum	0,1	12	—	12	—
93	Baryumnitrat	0,1	12	—	12	—
94	Eisenchlorid	0,1	12	—	12	—
95	Eisennitrat	0,1	20	—	20	—
96	Ammoniumferrosulfat	0,1	12	8	—	4
97	"	1	12	10	—	2
98	Eisenoxydulphosphat	0,1	12	—	—	12
99	Eisenoxydphosphat	0,1	10	10	—	—
100	"	1	14	14	—	—
101	Aluminiumchlorid	0,1	12	—	12	—
102	Aluminiumnitrat	0,01	10	—	10	—
103	"	1	20	—	20	—
104	Aluminiumsulfat	0,01	12	—	10	2
105	"	0,1	12	—	12	—
106	Kupferchlorid	0,001	12	—	7	5
107	"	0,01	12	—	10	2
108	"	0,1, oder 1	20	—	20	—
109	Kupferniträt	0,001	10	—	6	4
110	"	1	20	—	20	—
111	Kupfersulfat	0,001	12	—	7	5
112	"	0,01—0,1	12	—	12	—
113	"	1	20	—	20	—
114	Kupferazetat	0,001	10	—	7	3
115	"	0,01—0,1	alle Wurzeln waren tot			
116	Bleinitrat	0,001—0,1	38	—	38	—
117	"	1	20	—	20	—
118	Bleiazetat	0,01	10	—	6	4
119	"	0,1—1	24	—	24	—
120	Chlorzink	0,01—1	30	—	30	—
121	Zinknitrat	0,001—1	36	—	36	—
122	Zinksulfat	0,01—1	44	—	44	—
123	Sublimat	0,00001	12	—	11	1
124	"	0,001—1	50	—	50	—
125	Merkurinitrat	0,0001	12	—	9	3
126	"	0,001—1	36	—	36	—
127	Kobaltchlorid	0,001	12	—	7	5
128	Kobaltnitrat	0,001	12	—	9	3
129	Nickelchlorid	0,001	12	—	9	3
130	Nickelnitrat	0,001	12	—	9	3
131	Manganchlorid	0,001	12	—	—	12
132	"	0,01	10	—	6	4
133	"	0,1	12	—	11	1
134	Manganinitrat	0,001	12	—	—	12
135	"	0,01	10	—	8	2
136	"	0,1	12	—	10	2
137	Salzsäure	0,0001—0,1	48	—	48	—
138	Salpetersäure	0,0001—0,1	48	—	48	—
139	Schwefelsäure	0,0001	10	5	—	5
140	"	0,001—0,1	36	—	36	—
141	Phosphorsäure	0,0001	10	6	—	4
142	"	0,001—0,1	36	—	36	—
143	Ameisensäure	0,001	alle Wurzeln waren tot			
144	"	0,0001	12	—	12	—

№	Angewandte Substanz	Konzentration ‰	Anzahl der untersuchten Wurzeln	Verhalten der Wurzeln		
				Krümmung		
				positiv	negativ	indifferent
115	Essigsäure	0,001		alle Wurzeln waren tot		
116	"	0,0001	12		12	—
117	Weinsäure	0,005	12		7	5
118	"	0,01	10	—	10	—
119	Zitronensäure	0,01	10	—	10	—
150	Apfelsäure	0,01	10	—	10	—
151	Knochenmehl	2,5	12	10	—	2
152	"	0,25	12	6	—	6
153	Knopsche Nährlösung	5	12	—	12	—
154	"	2,5	12	—	12	—
155	"	1	12	—	12	—
156	"	0,5	12	—	12	—
157	"	0,25	12	—	7	5
158	"	0,1	12	—	4	8
159	"	0,01	12	—	3	9
160	Harnstoff	1	12	alle Wurzeln waren tot		
161	"	0,01	12	5	—	7
162	"	0,001	12	—	—	12
163	Asparagin	1	12	6	—	6
164	α -Glukose	5—15	36	—	—	36
165	Saccharose	5—15	36	—	—	36
166	Laktose	5—15	36	—	—	36
167	Malzextrakt	1	14	9	—	5
168	Fleischextrakt	1	16	16	—	—
169	Pflaumendekokt	1	16	10	—	6
170	"	5	16	9	—	7
171	Methylenblau	0,001	12	—	9	3
172	Eosin	0,001	12	—	10	2
173	Fuchsin	0,001	12	—	—	12
174	"	0,01	12	—	7	5
175	Karmin	0,001	12	—	—	12
176	"	0,01	12	—	—	12
177	"	0,1	12	—	—	12
178	"	0,5	12	—	6	6
179	Cyanin	0,1	12	—	—	12
180	"	0,5	12	—	5	7

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von
Dr. K. Göbel und Dr. R. Hertwig,
Professoren in München.

Herausgegeben von
Dr. J. Rosenthal,
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Abonnementspreis 20 Mk. pro Jahrgang von 24 Heften.
Probenummern gratis und franco.

Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems.

Von
Albrecht Bethe,
Dr. phil. et med., Privatdozent der Physiologie an der Universität
Straßburg i. E.
Mit 95 Abbildungen im Text und 2 Tafeln.
Mk. 13.50, geb. Mk. 14.50.

Die Darwinsche Theorie.

Gemeinverständliche Vorlesungen über die Naturphilosophie
der Gegenwart,
gehalten vor Studierenden aller Fakultäten
von
Prof. Dr. A. Fleischmann
(Erlangen).
Mit 26 Textabbildungen. Mk. 7.50, geb. Mk. 8.50.

Die Deszendenztheorie.

Gemeinverständliche Vorlesungen über den Auf- und Niedergang
einer naturwissenschaftlichen Hypothese
gehalten an Studierende von
Prof. Dr. A. Fleischmann
(Erlangen).
Mit 124 Abbildungen. Mk. 6.—, geb. Mk. 7.—.

Untersuchungen über Gastrulation und Embryobildung bei den Chordaten.

Von
Priv.-Doz. Dr. Fr. Kopsch,
Assist. am anatom. Institut in Berlin.
**I. Die morphologische Bedeutung des Keimhautrandes und die Embryo-
bildung bei der Forelle.**
Mit 10 lithographischen Tafeln und 18 Textabbildungen.
Preis Mk. 8.—.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Grundriß der Entwicklungsmechanik.

Von

Dr. Wilhelm Haacke.

Brosch. Mk. 12,—, geb. Mk. 13,50.

Formative Reize in der tierischen Ontogenese.

Ein Beitrag zum Verständnis der tierischen
Embryonalentwicklung.

Von

Dr. Curt Herbst,

Privatdozent in Heidelberg.

Brosch. Mk. 5,—.

Kompendium der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Mit Berücksichtigung der Wirbeltiere.

Von

Dr. L. Michaelis.

Zweite Auflage.

Mit 50 Abbildungen und 2 Tafeln.

Geb. Mk. 4,—.

Lehrbuch der Anatomie des Menschen.

Von

Prof. Dr. A. Rauber (Dorpat).

Sechste Auflage.

I. Band: Allgemeiner Teil, Lehre von den Knochen, Bändern, Muskeln
und Eingeweiden. Mit 1143 zum Teil farbigen Textabbildungen.
Mk. 17,—, geb. Mk. 19,—.

II. Band: Gefäße, Nerven, Sinnesorgane und Leitungsbahnen. Mit 900
zum Teil farbigen Textabbildungen.
Mk. 18,—, geb. Mk. 20,—.

Lehrbuch der allgemeinen Physiologie.

Eine Einführung in das Studium der Naturwissenschaft und der
Medizin von

Prof. Dr. J. Rosenthal (Erlangen).

Mit 137 Abbildungen.

Mk. 14,50, geb. Mk. 16,50.

Beiträge zur Kritik der Darwinschen Theorie.

Gesammelte und vermehrte Abhandlungen.

Von

Dr. Gustav Wolff,

Privatdozent in Basel.

Mk. 2,—.

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin. in Marburg.

Band XIX.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

Leipzig

Verlag von Georg Thieme

1905.

Inhalt.

	Seite
Ursprung, Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. (Mit 88 Abbildungen im Text.)	213—285
Beer. On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. (With 3 Plates.)	286—313
Andrews, Die Anatomie von <i>Epigaea repens</i> L. (Mit 3 Tafeln.)	314—320
Lindinger, Zur Anatomie und Biologie der Monokotylenwurzel. (Mit 30 Abbildungen im Text.)	321—358

Die Beiträge erscheinen in zwanglosen Heften im Umfange von ca. 35 Druckbogen für jeden Band. Preis des Bandes **16 Mk.**

Die Mitarbeiter erhalten ein Honorar von 30 Mk. pro Druckbogen, außerdem 50 Sonderabdrücke gratis, weitere Exemplare werden zum billigsten Preise berechnet. Arbeiten, welche zugleich als Dissertation erscheinen, werden nicht honoriert!

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Internationale Monatsschrift für **Anatomie und Physiologie.**

Herausgegeben von

E. A. Schäfer
(Edinburg)

L. Testut
(Lyon)

und

Fr. Kopsch
(Berlin).

Die bisher erschienenen Bände kosten:

Bd. I—V. M.	274,50	Bd. XIII. M.	76,10
„ VI. „	77,50	„ XIV. „	48,30
„ VII. „	87,—	„ XV. „	73,—
„ VIII. „	100,—	„ XVI. „	70,50
„ IX. „	76,30	„ XVII. „	65,—
„ X. „	93,50	„ XVIII. „	75,—
„ XI. „	92,60	„ XIX. „	50,—
„ XII. „	79,—	„ XX. „	59,—

Bei Bezug der ganzen Reihenfolge statt 1397,30 nur **M. 1009,—.**

Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen.

Von

A. Ursprung.

Mit 88 Abbildungen im Text.

Als ich mich im Jahre 1901 (29) zum ersten Male etwas eingehender mit diesem Thema beschäftigte, machte sich mir vor allem der Mangel an einer großen Zahl exakter Messungen fühlbar, und ich beschloß jede Gelegenheit zu benutzen, um diese Lücke einigermaßen ausfüllen zu können. Seit jener Zeit habe ich nun dann und wann einige Beobachtungen angestellt, das Tatsachenmaterial blieb aber äußerst spärlich, bis im vergangenen Winter in der Nähe des Institutes eine größere Zahl von Bäumen gefällt wurde, an denen ich Untersuchungen anstellen konnte.

Ich möchte nun im folgenden die Beziehungen zwischen der Lage des Markes und der Richtung und Krümmung der betreffenden Achsen an Stämmen und Ästen verfolgen, soweit dies zur Zeit aus den Beobachtungen anderer Autoren und meinen eigenen Messungen möglich ist.

Um das gesamte, der Untersuchung zugrunde liegende Tatsachenmaterial übersehen zu können, halte ich es für nötig, zuerst die Ergebnisse der früheren Forschungen in Kürze anzuführen und, daran anschließend, die eigenen Angaben folgen zu lassen.

A. Frühere Untersuchungen.

Zum ersten Mal wurde nach Treviranus (3) die Exzentrizität der Holzringe in der Literatur von Malpighi (19) erwähnt, der im ersten Teile seiner *Anatomes plantarum* idea diese Erscheinung beim Maulbeerbaum beschreibt. Nach einer Angabe von Treviranus sollen nach Ray bei den Bäumen unserer nordischen Gegenden sämtliche Holzschichten gegen Mittag breiter, gegen Mitternacht schmaler sein, eine Behauptung, die

Buffon und Duhamel (20) nicht bestätigten, indem sie eine Beziehung zwischen den Himmelsgegenden und der Richtung des stärksten Wachstums nicht konstatieren konnten. Sogar in verschiedenen Höhen desselben Stammes lag die Stelle stärksten Zuwachses auf verschiedenen Seiten. Es wird diese Erscheinung lediglich auf die größere Entwicklung der Wurzeln oder Äste auf der einen Seite des Baumes zurückgeführt, so daß an der Ansatzstelle einer stärkeren Wurzel oder eines größeren Zweiges die Holzlagen dicker waren.

Nach Muschenbroeck (25) sind die Jahresringe auf der Nordseite in der Regel schmaler, doch soll zuweilen auch das Entgegengesetzte stattfinden.

Weitere Angaben über das exzentrische Dickenwachstum stammen von Knight (1), der im Jahre 1803 in den *Philosophical Transactions* eine Abhandlung publizierte, die über das Absteigen des Saftes in den Bäumen handelte. Zum Studium dieser Frage wurde unter anderem auch ein junges Apfelbäumchen so befestigt, daß es von dem Wind nur in einer Ebene hin- und herbewegt werden konnte. Die Versuche begannen im Winter, im nächsten Herbst betrug der Durchmesser in der Ebene, in der das Stämmchen bewegt werden konnte, 13 Einheiten, in der dazu senkrechten Richtung dagegen nur 11 Einheiten. Es ist möglich, daß dieses exzentrische Wachstum eine Folge der genannten Einschränkung der Bewegungsfähigkeit war, doch läßt sich hierüber nichts Sicheres aussagen, da die Angabe der Stämmehendurchmesser vor der Versuchsanstellung fehlt.

Wilhelm (26) erwähnt 1810, daß an der Nord- und Ostseite die Jahresringe dichter und härter sind.

Einige Bemerkungen allgemeinerer Natur macht De Candolle in seiner, im Jahre 1833 erschienenen *Pflanzenphysiologie* (2), in der er es als bekannt hinstellt, daß die Holzschichten auf der unteren Seite der Seitenzweige exogener Bäume, im Vergleich zu den Schichten der oberen Seite, um desto dicker sind, je mehr sich die Zweige selbst der horizontalen Richtung nähern. Zwei Jahre später bestätigt Treviranus in seiner *Physiologie der Gewächse* (3) die Angaben von Duhamel und gibt ferner für mehr oder weniger horizontale Äste *Hyponastie* an.

Nach Th. Hartig (12) sollen an Berghängen die Durchmesser, welche der Richtung des größten Gefälles folgen, gewöhnlich ohne Ausnahme größer sein als diejenigen, welche in der Richtung der Horizontallinien liegen. Obschon die Lage des Markes nicht festgestellt war, so bieten diese Angaben doch insofern Interesse, als sie auf ein Moment hinweisen, durch welches exzentrisches Wachstum erzeugt werden kann.

Im Jahre 1854 erhielt unser Gegenstand eine wesentliche Förderung durch Carl Schimper (4), der zum ersten Male darauf hinwies, daß die Seite stärksten Zuwachses auch nach anderen Richtungen als nach unten liegen kann und der die

Bezeichnungen hyponastisch, epinastisch und diplonastisch einführte. Sechs Jahre später scheint Nördlinger (5) alle exzentrischen Stämme und Äste für hyponastisch gehalten zu haben, wie das bei den Autoren vor Schimper der Fall war. Nach Schacht (33) entwickeln Bäume, die am Abhang eines Berges wachsen, nach der freien Seite hin mehr Zweige und stärkere Jahresringe als nach der entgegengesetzten. In einer im Jahre 1862 veröffentlichten Publikation ist es auch nach H. v. Mohl (6) eine bekannte Erscheinung, daß mehr oder weniger horizontale Zweige hyponastisch sind. Bei den Wurzeln fand er am Wurzelanlauf Epinastie, weiter vom Stamme entfernt wurde das Verhalten sehr unregelmäßig, am häufigsten schien ihm Hyponastie zu sein. Auch G. Kraus (7) spricht nur von hyponastischen Organen. Im gleichen Jahre publizierte Musset (13) Untersuchungen über den elliptischen Querschnitt der Bäume. Die Messungen an mehreren tausend Stämmen hatten ergeben, daß dieselben sämtlich von Ost nach West ausgebaucht waren.

An den Ufern des roten Meeres wird durch das konstante Vorherrschen der Nordwinde eine Verkümmernng der nordwärts hervortretenden Äste bewirkt. Nach Schweinfurth (34) hat dies zur Folge, daß die Holzringe sich nach Süden hin bedeutend stärker entwickeln. Nach Hofmeister (8) sind die Seitenzweige bei den meisten Laubbälzern epinastisch, während bei einer Anzahl von Pflanzen die nicht lotrecht gerichteten Achsen Hyponastie aufweisen. Nach demselben Autor ist der Querschnitt aller von ihm untersuchten Wurzeln dicht hinter der Spitze elliptisch, mit vertikal stehendem größtem Durchmesser, die Oberseite wird hierbei im Wachstum mehr gefördert, als die Unterseite. Zu gleicher Zeit fand Wiesner (9), daß bloß die Querschnitte vertikaler Äste kreisförmig waren, je mehr der Ast sich der Horizontalen nähert, um so mehr wird der Querschnitt elliptisch, mit vertikal gestellter großer Achse. Bei diesen Untersuchungen scheinen Wiesner nur hyponastische Äste zu Gesicht gekommen zu sein; das Beobachtungsmaterial bildeten vorwiegend einjährige Sprosse, die bei horizontaler oder schiefer Stellung ausgesprochene Anisophyllie zeigen.

Im Jahre 1874 macht Nördlinger (10) in seiner Deutschen Forstbotanik einige genauere Angaben. Starke, schiefstehende Äste sind bei Laubbälzern sehr häufig, bei Nadelbälzern immer hyponastisch; bei jungen Laubbäumen machen sich je nach der Holzart Verschiedenheiten bemerklich. Die ausführlichen Untersuchungen von Kny (11, 32) an horizontalen Zweigen führten zu den folgenden Resultaten: Ältere Seitenzweige der meisten dikotylen Holzgewächse sind epinastisch. Hyponastie ist bei Laubbälzern selten (*Burcus sempervirens*, *Rhododendron ponticum*, *Arctostaphylos Ura ursi* und *Viscum album*). Epinastie beobachtete Kny nie bei *Viscum album*, er vermutet daher, daß die betreffende Angabe von Hofmeister auf einem Irrtum beruht. Sämtliche untersuchte Koniferen waren hyponastisch; dann und wann ist die Exzentrität nur schwach ausgebildet, so verhielten

sich z. B. einige Zweige von *Juniperus nana*. Bei mehreren epinastischen dikotylen Holzgewächsen (*Cydonia vulgaris*, *Fraxinus excelsior*, *Maquolia acuminata*, *Prunus Padus*, *Robinia Pseudacacia*, *Salix nigricans*, *Tilia*-Arten) fehlt das exzentrische Wachstum in den ersten Jahren ganz oder fast vollständig; auch bei Hyponastie (zahlreiche Koniferen, *Viscum album*) findet Ähnliches statt. In einigen Fällen (*Acer Negundo*, *Corylus Avellana*, *Mahonia Aquifolium*, *Paria lutea*, *Ptelea trifoliata*, *Robinia Pseudacacia*, *Salix nigricans*) zeigt sich mit zunehmendem Alter ein Übergang von der Hyponastie zur Epinastie: ein Übergang von Epinastie zur Hyponastie wurde beobachtet bei *Lonicera orientalis* und *Rhus Cobinus*. Ziemlich häufig kommt es bei epinastischen Laubhölzern vor, daß gelegentlich ein hyponastischer Jahresring eingeschaltet wird (*Corylus Avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Paria lutea*); das umgekehrte Verhalten, die Einschaltung eines epinastischen Ringes bei Hyponastie ist selten (*Rhododendron ponticum*, Koniferen). Der Wechsel epinastischer Ringe mit hyponastischen findet oft statt bei *Calycanthus occidentalis*, *Liriodendron Tulipifera*, *Salix nigricans*. Es kann sogar derselbe Jahresring in aufeinander folgenden Internodien epinastisch, hyponastisch und zentrisch gebaut sein (*Acer Negundo*, *Robinia Pseudacacia*). Die Richtung stärkster Verdickung weicht ferner häufig von der Vertikalen etwas ab und kann, wenn auch selten, mit der Horizontalen zusammen fallen, ohne daß dies durch die Nähe eines Seitenzweiges bedingt wäre. Einige Pflanzen verhielten sich sehr schwankend, indem die Zweige bald Epinastie, bald Hyponastie zeigten (*Rhododendron ferrugineum*, *Erica carnea*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium Myrtillus*). Diplonastie fand sich bei einer Anzahl von Holzgewächsen z. B. *Vitis vinifera*, *Tecoma radicans*; es wurden jedoch nur jüngere Zweige untersucht.

Den Wurzeln kommt eine typische Epinastie oder Hyponastie nicht zu. Dieselbe Wurzel kann innerhalb geringer Längenabstände nach den verschiedensten Richtungen am stärksten ausgebildet sein; die Regellosigkeit im Verhalten des exzentrischen Dickenwachstums ist somit eine außerordentlich große.

Im Jahre 1882 schreibt Nördlinger (14), daß schiefe Stellung der Stämme bei Laubhölzern Epinastie, bei Nadelhölzern Hyponastie verursacht, und daß beim Wurzelanlauf die Oberseite der Wurzeln stark im Wachstum gefördert ist. Grundner (15) fand durch Durchmesserbestimmungen an einem ausgedehnten Untersuchungsmaterial, daß an den Stämmen der untersuchten Holzarten (Buche, Eiche, Kiefer, Fichte) die kreisförmige Querscheibenform nur selten vorkommt, und daß die Durchmesser weit häufiger in einer bestimmten Richtung prävalieren als bisher ziemlich allgemein angenommen wurde. Das von Musset erhaltene Resultat, nach welchem die Ost-West-Durchmesser die größten sind, wird in den meisten Fällen bestätigt; es trifft dies besonders dann zu, wenn es sich um Einzelstämme in sehr

exponierter Lage handelt. Die Erscheinung wird mit der vorherrschenden Windrichtung verglichen und gezeigt, daß der größere Durchmesser in dieser Richtung liegt. Die Abweichungen der Durchmesser in der Ebene betragen im Durchschnitt für die Buche 5,6 %, für die Eiche 6,8 %, für die Kiefer 8,4 %. Messungen an möglichst steilen Berglagen ergaben, daß bei allen Nord- und Südhängen die Horizontaldurchmesser, bei allen Ost- und Westhängen die Gefälldurchmesser am stärksten ausgebildet waren. Die Ansicht Th. Hartigs, daß bei den an Hängen stehenden Stämmen die größten Durchmesser stets in der Richtung des größeren Gefälles verlaufen, werden durch diese Untersuchungen nicht bestätigt. Guttenberg (27) fand an einem dem Südwind stark ausgesetzten Fichtenbestand die Durchmesser in der Nord-Süd-Richtung größer.

Nach Mer (21) sind bei Tannen an steilen Abhängen die Jahresringe stärker nach dem Aufstieg als nach dem Abhang zu entwickelt. Der Unterschied nimmt zu mit der Neigung und erreicht sein Maximum an der Basis des Stammes. An Waldrändern und gelichteten Stellen sind die Jahresringe nach der freien Seite breiter. Gegen Norden und Osten haben die Zuwachszonen eine größere Breite. Stehen sich 2 Stämme zu nahe (bei 50jährigen Stämmen näher als 1 m), so wird das Dickenwachstum auf den beiden einander zugekehrten Seiten gehemmt. Bei Krümmungen sind die Jahresringe auf der konvexen Seite stärker entwickelt als auf der konkaven, und in der Nähe von Wunden besitzen die Ringe ebenfalls eine größere Breite. Robert Hartig (16), der ähnlich wie Grundner nur selten kreisförmige Jahresringe findet, unterscheidet zwischen Kleinwelligkeit und Großwelligkeit oder Spanrückigkeit. Kleinwelligkeit zeigt sich häufig bei Bäumen, die eine tiefrissige Borke bilden und kommt dadurch zustande, daß unter jedem Borkenrisse der Ring ein wenig nach außen ausgebuchtet ist. Die Spanrückigkeit bezeichnet Hartig als eine spezifische Eigentümlichkeit mancher Holzarten (*Carpinus*, *Taxus*). An einseitig beasteten oder beleuchteten Stämmen fand er den größeren Zuwachs in der Regel an der beasteten Seite; die häufigen Ausnahmen schienen ihm durch den schrägen Verlauf der Organe bedingt zu sein.

Große Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Jahresringe zeigen sich am unteren Stammende: sie werden durch die Ansatzstellen der größeren Wurzeln hervorgerufen, die an der Oberseite im Wuchse stark gefördert sind. Exzentritäten gesetzmäßiger Natur werden nach demselben Autor an steilen Hängen hervorgerufen, in der Weise, daß der Zuwachs an der Bergseite fast immer größer ist als an der Hangseite, was auf die kräftigere Entwicklung des Wurzelstockes an der Oberseite zurückgeführt wird. Schiefstehende Nadelholzbäume werden als hyponastisch, schiefstehende Laubholzbäume als epinastisch bezeichnet, ebenso wird für die Äste der Nadelhölzer Hyponastie, für die Äste der Laubhölzer Epinastie angegeben.

Wiesner (22) fand die geneigten Stämme aller geprüften Koniferen hyponastisch; untersucht wurden *Abies pectinata* und *excelsa*, *Pinus silvestris* und *Laricio*; *Larix decidua*, *Juniperus communis*, *virginica* und *Sabina*, *Taxus baccata* und *Thuja occidentalis*. Auch *Salisburya alianthifolia* zeigte starke Hyponastie.

Laubbölzer mit starker Anisophyllie sind anfangs hyponastisch, werden hierauf epinastisch und schließlich wieder hyponastisch. Dieser Typus ist nicht immer scharf ausgeprägt, so wurde *Ailanthus glandulosa* oft rein hyponastisch gefunden und bei *Fracinus excelsior*, *Viburnum Lantana* und *Broussonetia papyrifera* kann die anfängliche Hyponastie gänzlich fehlen.

Laubbölzer mit schwacher oder gar nicht nachweislicher Anisophyllie sind anfänglich zentrisch gebaut, werden aber bald epinastisch und zuletzt, oft sehr stark, hyponastisch.

Manche Holzgewächse (*Lycium barbarum*, *Berberis vulgaris*) zeigen keine ausgesprochene Exzentrizität.

Metzger (23) bestätigt die Angabe von Grundner, nach der der größere Durchmesser der Stämme mit der Hauptwindrichtung zusammenfällt.

Im Jahre 1894 finden wir bei Wiesner (36) die Angabe, daß alle untersuchten *Tiliaceen* und *Anonaceen* eine epinastische Rinde besitzen, und daß der Epinastie der Rinde in jedem Einzelfalle auch Epinastie des Holzes entspricht. In der Regel fällt ferner starke Epinastie des Holzes mit starker Epinastie der Rinde zusammen. Im folgenden Jahre führt derselbe Autor (24) diese Resultate nochmals an und bemerkt, daß das exzentrische Wachstum des Holzes in der Regel von einer



Fig. 1.

exzentrischen Ausbildung der Rinde nicht begleitet zu sein scheint.

Später teilt Hartig (17) an anderer Stelle mit, daß bei Fichten, die dem Winde ausgesetzt sind, die vom Winde abgekehrte Seite des Stammes die breiteren Ringe besitzt. Der Einfluß des Windes ist stärker als der einseitiger Beastung, denn auch dann, wenn auf der vom Winde abgekehrten Seite fast keine Äste sich finden, ist das Dickenwachstum dennoch gefördert. Wird ein Bestand gelichtet, so beschränkt sich die genannte Einwirkung des Windes auf die allein exponierten Gipfel der Bäume. Im gleichen Jahre machte Hartig zusammenfassende Angaben in einer Arbeit über das Rotholz der Fichte (18). Die bereits erwähnte Einwirkung des Windes wird aufs neue besprochen und an mehreren schiefstehenden Kiefern und Fichten konstatiert, daß der stärkere Zuwachs nach der Schiefstellung auf der Unterseite stattgefunden hat. Bei einem zu einer Schleife umgebogenen Fichtenstamm entwickelte sich der Holzkörper am stärksten auf den durch dicke Linien (Fig. 1) angegebenen Seiten. Der maximale Zuwachs erfolgte also jeweils an der Unterseite der Krümmungen; das Mark mußte daher an

der Umbiegungsstelle von der einen zur andern Seite des Holzkörpers überbiegen.

In seiner Physiologischen Pflanzenanatomie erwähnt Haberlandt (31) die starke Epinastie der Bretterwurzeln von *Ficus*-, *Sterculia*-Arten, von *Canarium commune* und bildet auch eine stark epinastische Bretterwurzel von *Parkia africana* ab.

Eine große Zahl von Durchmesserbestimmungen wurde von Rittmeyer (27) vorgenommen; sie beziehen sich sämtlich auf Hangbäume und erfolgten wie üblich in 1,3 m Höhe, wodurch Unregelmäßigkeiten, die auf den Wurzel- oder Kronenansatz zurückzuführen sind, eliminiert wurden. Das Untersuchungsmaterial bildeten Kiefern, Fichten und Lärchen, die an Nord-, Süd-, Ost- und Westhängen gewachsen waren; an jedem Hang wurden 200, im ganzen 800 Durchmesser gemessen. Es ergab sich, daß an der Seite der stärksten Wurzel-, namentlich aber Kronenbildung der stärkere Zuwachs erfolgt, dem Wind wird im Gegensatz zu Grundner u. a. ein Einfluß nicht zuerkannt, und im Widerspruch mit R. Hartig findet Rittmeyer die Wurzelbildung nach der Bergseite hin am schwächsten. Krone, Wurzel und Zuwachs sind gegen das Tal zu stärker ausgebildet. Der Bestandesschluß und daher auch die Kronenbildung ist in horizontaler Richtung großen Schwankungen unterworfen. Mit zunehmendem Alter nimmt der Bestandesschluß ab, die Ausbildung der Krone in horizontaler Richtung und damit der Horizontaldurchmesser des Stammes zu. An Süd- und Westhängen äußert die Himmelsrichtung einen Einfluß in der Weise, daß die stärkere Besonnung eine gegenüber den Ost- und Nordhängen weit stärkere Bekronung der Bäume nach der Talseite hervorruft, welche einen so bedeutenden Zuwachs an der Talseite zur Folge hat, daß die der Bestandeslockerung entsprechende Durchmesserzunahme in horizontaler Richtung nicht in dem Maße zum Ausdruck kommt, wie an Ost- und Nordhängen¹⁾.

Im Jahre 1901 stellte Hartig (28) die Resultate seiner früheren Studien über das Holz zusammen und reihte ihnen einige neue Untersuchungen an. Von Interesse ist das Verhalten eines Fichtenastes, dessen Lage durch äußere Einflüsse so verändert wurde, daß die frühere Oberseite nach unten zu liegen kam. Sowohl der stärkste Zuwachs als auch die Rotholzbildung wanderten nach dieser Lagenveränderung zur entgegengesetzten Seite hinüber. Zweige von Fichten, die dem Westwind stark ausgesetzt waren, bildeten Rotholz nicht wie gewöhnlich auf der Unterseite, sondern auf der Ostseite. Exzentrisches Wachstum scheint, nach der Photographie eines Zweigquerschnittes zu schließen, nicht aufgetreten zu sein. An einem Fichtenast, der einen großen Teil der Nadeln verloren hatte und von dem Winde aufwärts gebogen wurde, entwickelte sich Rot-

¹⁾ Nach Schwarz (38) wird bei *Pinus* das Dickenwachstum an der Druckseite gesteigert, an der Zugseite vermindert.

holz sogar auf der Oberseite. Später, als nach Wiederherstellung der Benadelung eine neue Biegung nach unten stattgefunden hatte, entwickelte das Rotholz sich wieder auf der Unterseite; der Querschnitt dieses Astes zeigte Diplonastie.

Im Jahre 1901 bildete ich (29) ein Stück eines, im ganzen vertikal stehenden *Fraxinus*-Stammes ab. Der Stamm wies eine schwache Biegung auf und zeigte sowohl ober- als unterhalb derselben ein stark exzentrisches Wachstum, das in der Weise verlief, daß die Krümmung möglichst bald ausgeglichen wurde. Die gleiche Tafel zeigt auch ein schematisches Querschnittsbild von vier aneinanderstoßenden Stämmen, bei denen der Zuwachs, infolge des gegenseitigen mechanischen Druckes, nur nach außen stattfinden konnte.

Bei Lämmermayr (30) finden wir Angaben über Epinastie bei *Betula verrucosa*, *Crataegus coccinea*, *Orophea berandra*, *Pterocarya caucasica*; Hyponastie wurde konstatiert bei *Juglans regia*, *Rhus radicans*, *Rhus crenata*, *Rhus Toxicodendron*, *Rhus Cotinus*, *Rhododendron hirsutum*, *Bacrus sempervirens*. Hyponastie zeigten ferner alle untersuchten Koniferen, von denen 3–7-jährige Zweige zur Verfügung standen. Es waren Vertreter von *Araucaria columbaria* (vielleicht = *A. colummaris*), *A. excelsa*, *A. Bidwillii*, *A. Cunninghamii*, *A. Ratai*, *Dammara robusta*, *D. orientalis*, *Pinus Peuce*, *P. Pumilio*, *P. Cembra*, *P. Pinca*, *P. nigricans*, *P. longifolia*, *Cedrus Libani*, *Picea Omorica*, *Abies balsamea*, *A. Cilicica*, *Cryptomeria japonica*, *Callitris quadrivalvis*, *Thuopsis dolabrata*, *Libocedrus decurrens*, *Thuja orientalis*, *Cupressus Uthcana*, *C. funebris*, *Chamaecyparis Nutkaensis*, *Juniperus Sabina*, *J. Virginiana*, *J. excelsa*, *J. Bedfordiana*, *Podocarpus chinensis*, *P. Thunbergii*, *P. macrophylla*, *P. Nageia*, *Phyllocladus trichomanoides*, *Gingko biloba*, *Torreya nucifera*.

Für Wurzeln ergab zahlreiches Untersuchungs-material das Resultat, daß alle Wurzeln, sowohl von Koniferen, als von Dikotylen-Holzgewächsen, die, in geringer Bodentiefe oder teilweise vom Erdreich entblößt, geneigt verlaufen, in der Nähe der Insertion stets, oft sogar enorm epinastisch sind. Diese Epinastie nimmt mit Zunahme der Entfernung von der Ursprungsstelle ab und kann zuletzt sogar in Hyponastie übergehen. Es wurden Wurzeln untersucht von *Ulmus campestris*, *Sophora japonica*, *Carpinus Betulus*, *Pinus silvestris*, *Picea excelsa*, *Gingko biloba*, *Salix* spec., *Pirus communis*, *Citrus medica*, *Eugenia Uguü*, *Eriobotrya japonica*, *Goldfussia isophylla*, *Ficus elastica*, *Sterculia* spec., *Cannarium* spec., *Parkia* spec., *Quercus* spec., *Fagus sylvatica*, *Alnus glutinosa*, *Populus tremula*, *Quercus pedunculata*, *Crataegus argucantha*, *Sorbus* spec. Daß die Exzentrizität bei Bretterwurzeln einheimischer Bäume sehr stark sein kann, zeigt die folgende von Lämmermayr gegebene Darstellung, bei welcher der hinter der betreffenden Pflanze angeführte Bruch das Verhältnis des Zuwachses auf der Oberseite zum Zuwachs auf der Unterseite darstellt.

<i>Quercus</i> sp. (tropisch)	$\frac{34}{1}$	<i>Fagus sylvatica</i>	$\frac{57}{1}$
<i>Canarium commune</i>	$\frac{9.6}{1}$	<i>Picea excelsa</i>	$\frac{20}{1}$
<i>Ficus</i> sp.	$\frac{9}{1}$	<i>Picea excelsa</i>	$\frac{14}{1}$
<i>Parkia afrikana</i>	$\frac{5}{1}$	<i>Abies glutinosa</i>	$\frac{3}{1}$

Auch die Rinde wurde auf exzentrisches Wachstum hin studiert und die Angabe Wiesners bestätigt und erweitert.

Es wurden Beobachtungen gemacht an mehreren *Tiliaceen* und *Anonaceen*, deren Holz und Rinde sich als epinastisch erwiesen. Es ließen sich Fälle konstatieren, in denen die Exzentrizität bei der Rinde stärker war als beim Holz (*Muntingia calabura*). An Ästen von *Tilia grandifolia* wurde festgestellt, daß die Exzentrizität des Holzkörpers mit dem Alter zunimmt, während die Exzentrizität der Rinde schon in einem sehr frühen Altersstadium ihr Maximum erreicht und dann wieder abnimmt.

Epinastisch erwiesen sich ferner in Holz und Rinde Zweige von *Pterocarya caucasica* C. A. M., *Ligustrum vulgare* L., *Crataegus coccinea* L., *Tamarix gallica* L. Hyponastisch waren in Holz und Rinde Zweige von *Juglans regia* L., *Platycarya strobilacea* Sieb. et Zucc., *Rhus Cotinus* L., *Rhus Toxicodendron* L., *Rhus crenata* Thunb., *Rhus radicans* L., *Syringa vulgaris* L., *Viscum orientale* Willd.

Die Rinde der Dikotylenwurzeln war an der Insertionsstelle fast durchweg epinastisch, ähnlich wie der Holzkörper. Hypo-nastisch waren der Holzkörper und besonders die Rinde der Wurzeln von *Dictamnus albus* L. An Koniferenwurzeln zeigte die Rinde keine exzentrische Ausbildung, wie das ja auch an den oberirdischen Sprossen nicht der Fall ist.

Nach dieser kurzen Übersicht über die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen lasse ich meine eigenen Untersuchungen folgen, die teilweise in den Langen Erlen bei Basel, zum größten Teile aber in Pérolles bei Freiburg (Schweiz) angestellt wurden.

Wo nichts Besonderes bemerkt ist, wurde immer bei Angabe der Zuwachsgröße die Rinde mitgemessen.

B. Neue Untersuchungen.

Quercus spec.

I. Der Stamm stand nahezu vertikal. Die Äste waren nach oben gerichtet und bildeten mit dem Stamm Winkel von ca. 30°; sie wurden von unten bis oben fortlaufend nummeriert. Die Ansatzstelle des untersten Astes lag 10 m über dem Boden.

Die Messungen beziehen sich, wo nichts Besonderes bemerkt ist, auf die Astbasis. Der Zähler des Bruches gibt die Zuwachsgröße über dem Mark, der Nenner die Zuwachsgröße auf der Unterseite des Markes, die Zahlen vor und hinter dem Bruch geben den Zuwachs links und rechts vom Mark an. Die Einheit, auf welche die Messung sich bezieht, ist hinter den Zahlenangaben angeführt.

$$\text{Ast 1: } 7 \frac{6}{8} \text{ cm,}$$

$$\text{Ast 2: } 6 \frac{6,5}{8} \text{ cm, 2,5 m von der Ansatzstelle ent-}$$

$$\text{fernt: } 6 \frac{5}{6} \text{ 5,5 cm.}$$

$$\text{Ast 3: } 6 \frac{5}{9} \text{ 7 cm,}$$

$$\text{Ast 4: } 6 \frac{6}{7} \text{ 7 cm,}$$

$$\text{Ast 5: } 6 \frac{8}{9} \text{ 8 cm,}$$

$$\text{Ast 6: } 5,5 \frac{7}{6} \text{ 6 cm.}$$

Es waren somit alle Äste, mit Ausnahme von Ast 6, an der Ansatzstelle hyponastisch. Die Länge der Äste betrug 4—5 m.

Der Stamm war an seiner Basis ebenfalls exzentrisch $30 \frac{38}{30}$ 32 cm, er hing schwach über nach der Seite stärksten Zuwachses.

II. Der Stamm steht vertikal. Ast 1 verläuft nahezu vertikal, er ist nur an der Ansatzstelle etwas gebogen. Ast 2 verläuft zuerst eine kleine Strecke horizontal und biegt dann rasch nach aufwärts um. Ast 3 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30° .

$$\text{Ast 1: } 25 \frac{24}{33} \text{ 23 cm, an der Ansatzstelle,}$$

$$\text{Ast 1: } 29 \frac{29}{29} \text{ 29 cm, 1 m oberhalb der Ansatzstelle, Ast}$$

vertikal gerichtet.

$$\text{Ast 2: } 18 \frac{13}{27} \text{ 21 cm, Ast horizontal,}$$

$$\text{Ast 2: } 16 \frac{21}{11} \text{ 17 cm, der Ast biegt nach oben um.}$$

$$\text{Ast 3: } 18 \frac{15}{18} \text{ 15 cm, Astbasis,}$$

$$\text{Ast 3: } 14 \frac{14,5}{16} \text{ 14 cm, 1 m oberhalb der Ansatzstelle.}$$

Auch hier sind die Äste in der Regel hyponastisch, eine Ausnahme macht sich nur an der starken Biegung von Ast 2 geltend, wo die Oberseite erheblich gefördert ist. Inwiefern die Verschiedenheiten auf der linken und rechten Seite von einseitiger Ausbildung der Nebenäste und einseitiger Beeinflussung durch den Wind bedingt sein konnten, war an dem gefällten und teilweise beschädigten Baume nicht mehr zu erkennen. Bemerkenswert ist noch der zentrische Bau von Ast 1 oberhalb der Ansatzstelle; er erklärt sich leicht aus der vertikalen Lage. Ast 2 bietet ein weiteres Beispiel für die Tatsache, daß dasselbe Organ epi- und hyponastisch gebaut sein kann.

III. Der Stamm steht im großen und ganzen vertikal, zeigt aber eine $\left\{ \right.$ förmige Krümmung. Setzt man den Zuwachs auf der konkaven Seite in den Zähler, und betrachtet man nach dem Durchsägen jeweils die dem älteren Achsenstück angehörende Schnittfläche, so betragen die Zahlenwerte für den

Stammquerschnitt unterhalb der Krümmung $15 \frac{19}{10,5}$ 11 cm.

Stammquerschnitt oberhalb der Krümmung $9,5 \frac{15}{9,5}$ 11,5 cm.

Der Zuwachs ist, wie leicht ersichtlich, in der Weise verteilt, daß die vorhandenen Krümmungen möglichst rasch ausgeglichen werden.

IV. Der Stamm steht im großen und ganzen vertikal, zeigt aber eine $\frac{I^3}{I^2}$ förmige Krümmung. Die Schnitte wurden an den bezeichneten Stellen ausgeführt. Die Orientierung ist dieselbe wie im obigen Beispiel.

Stammquerschnitt 1: $13 \frac{21,5}{11}$ 13 cm.

Stammquerschnitt 2: $8,5 \frac{25}{8}$ 10 cm,

Stammquerschnitt 3: $11 \frac{14,5}{9}$ 13 cm.

Auch hier ist der Zuwachs so verteilt, daß die vorhandenen Krümmungen möglichst rasch ausgeglichen werden. Um dieses Ziel zu erreichen, ist in zweckmäßiger Weise die Exzentrität bei Schnitt 2 am größten.

V. Der sonst vertikal stehende Stamm zeigte eine Krümmung in ähnlicher Weise wie Stamm III.

Stammquerschnitt unterhalb der Krümmung $21,5 \frac{42}{31}$ 30,5 cm.

Stammquerschnitt oberhalb der Krümmung $26 \frac{41}{19}$ 21 cm.

Es zielt somit auch in diesem Falle die Zuwachsverteilung auf eine rasche Ausgleichung der Krümmungen hin.

VI. Stamm vertikal, Ast im Winkel von ca. 20° abstehend.

Ast: $7\frac{7,5}{10}$ 9 cm. Der Ast hängt nach 9 über.

Während die bis jetzt besprochenen Stämme auf ebenem Boden standen, wuchsen die beiden folgenden an einem stark geneigten Hang und waren gegen die Talseite überhängend.

VII. Der Stamm bildet in seinem unteren 4 m langen Stück mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30°, biegt dann rasch um und verläuft von nun an beinahe horizontal. Der Zähler gibt den Zuwachs auf der konvexen Seite an.

Stammquerschnitt 1: $8\frac{18}{9}$ 10 cm, Stammbasis,

Stammquerschnitt 2: $7\frac{12}{8}$ 10 cm, 2 m über der Stammbasis,

Stammquerschnitt 3: $8\frac{7}{10}$ 7 cm, 4 m über der Stammbasis,

Stammquerschnitt 4: $7\frac{9}{7}$ 6 cm, an der Stelle, wo der Stamm in die horizontale Lage umbiegt.

Die Querschnitte 1, 2 u. 4 sind somit epinastisch, Querschnitt 3 dagegen ist hyponastisch.

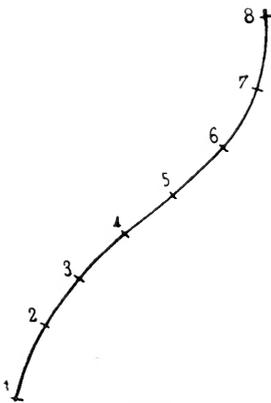


Fig. 2.

VIII. Der Stamm zeigt ungefähr die in Fig. 2 angegebene Stellung. Die Querschnitte sind in Entfernungen von je 1 m angefertigt. Der Zähler gibt immer den Zuwachs auf der Oberseite an.

Stammquerschnitt 1: $11\frac{17,5}{9,5}$ 9,5 cm,

Stammquerschnitt 2: $12,5\frac{12,5}{9}$ 7 cm,

Stammquerschnitt 3: $10,5\frac{11}{9}$ 7 cm,

Stammquerschnitt 4: $9\frac{13}{7,5}$ 8 cm,

Stammquerschnitt 5: $8\frac{12}{7,5}$ 8 cm,

Stammquerschnitt 6: $8,5\frac{12,5}{9,5}$ 8,5 cm,

„ 7: $11,5\frac{7}{10}$ 6,5 cm,

„ 8: $9\frac{8,5}{8,5}$ 7,5 cm.

Es waren somit alle Querschnitte, mit Ausnahme von Schnitt 7, epinastisch; bei Schnitt 8 waren Ober- und Unterseite gleich.

IX. Der Stamm hat die Gestalt von Fig. 3. Die Seite, auf der die Querschnittsnummern stehen, entspricht dem Zähler. Die einzelnen Querschnitte sind je um 1 m voneinander entfernt; die Messung beginnt 4 m über dem Boden.

Querschnitt 1:	9	$\frac{12,5}{21}$	15 cm.
„ 2:	9,5	$\frac{12}{18}$	16 cm.
„ 3:	14,5	$\frac{12}{16,5}$	16 cm.
„ 4:	15	$\frac{10}{16}$	19 cm.
„ 5:	11	$\frac{9,5}{15,5}$	17 cm.
„ 6:	11	$\frac{14}{12,5}$	14 cm.
„ 7:	8,5	$\frac{11}{13}$	16 cm.
„ 8:	9,5	$\frac{9,5}{18}$	12,5 cm.
„ 9:	10,5	$\frac{14,5}{11}$	13,5 cm.
„ 10:	10,5	$\frac{14}{10}$	13,5 cm.
„ 11:	10,5	$\frac{14}{9}$	12,5 cm.
„ 12:	11	$\frac{12}{10}$	12 cm.
„ 13:	10,5	$\frac{11,5}{10,5}$	12,5 cm.
„ 14:	8	$\frac{12}{10}$	10,5 cm.
„ 15:	8	$\frac{8,5}{11,5}$	12 cm.
„ 16:	8	$\frac{10}{10}$	10,5 cm.

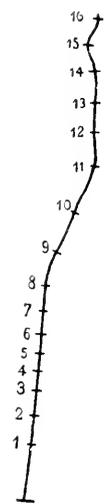


Fig. 3.

X. Die Äste 1, 2 und 3 bilden mit der Vertikalen Winkel von ca. 45°.

Ast 1.

Schnitt 1: $6,5 \frac{6}{5}$ 5,5 cm. Astbasis.

Schnitt 2: $5,5 \frac{5,5}{5}$ 5,5 cm, 1 m über der Astbasis,

Schnitt 3: $4,5 \frac{3,5}{3,5}$ 3,5 cm, 2 m über der Astbasis,

Schnitt 4: $3,5 \frac{2,5}{3}$ 2,5 cm, 3 m " " "

Schnitt 5: $5 \frac{3}{4}$ 3 cm, 4 m " " "

Ast 2.

Schnitt 1: $5,5 \frac{7,5}{5,5}$ 5,5 cm, Astbasis,

Schnitt 2: $5,5 \frac{5,5}{6,5}$ 5,5 cm, 1 m über der Astbasis,

Schnitt 3: $5,5 \frac{5}{5}$ 4,5 cm, 2 m " " "

Schnitt 4: $4,5 \frac{4}{4,5}$ 4 cm, 3 m " " "

Schnitt 5: $3 \frac{3}{3}$ 3 cm, 4 m " " "

Ast 3: $3 \frac{3}{3}$ 3 cm, Astbasis.

Ast 4 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 4.

Schnitt 1: $8 \frac{8}{6,5}$ 6 cm, Astbasis,

Schnitt 2: $6,5 \frac{5,5}{7}$ 6,5 cm, 1 m über Astbasis,

Schnitt 3: $\frac{4,5}{5,8}$ 5,5 cm, 2 m " "

Schnitt 4: $\frac{4,5}{5}$ 4 cm, 3 m " "

Schnitt 5: $\frac{3}{4,5}$ 4 cm, 4 m " "

Schnitt 6: $\frac{4,8}{3,5}$ 3 cm, 5 m " "

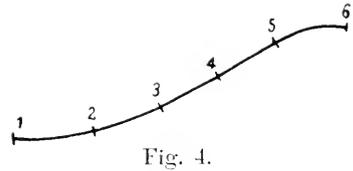


Fig. 4.

Ast 5 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 5.

Schnitt 1: $5,5 \frac{6,5}{5,5}$ 6 cm, Astbasis,

Schnitt 2: $5,5 \frac{5}{5}$ 6 cm, 1 m über der Astbasis,

Schnitt 3: $5 \frac{3,5}{7,5}$ 6 cm, 2 m " " "

Schnitt 4: $5 \frac{4,5}{5}$ 5 cm, 3 m " " "

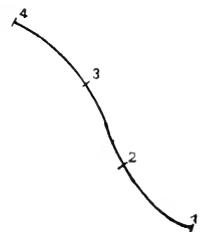
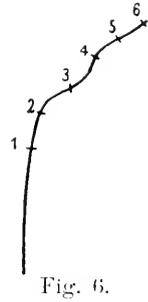


Fig. 5.

XI. Der Stamm hat ungefähr die Gestalt von Fig. 6.

Querschnitt 1:	11	$\frac{9}{11,5}$	9,5 cm,			
„	2:	$9,5 \frac{6,5}{13}$	7 cm.	1 m	über Schnitt 1,	
„	3:	$7,5 \frac{9,5}{6,5}$	8,5 cm.	2 m	„	1,
„	4:	$4,7 \frac{4,5}{4,3}$	3,5 cm.	3 m	„	1,
„	5:	$3,8 \frac{4,2}{3,2}$	3,3 cm,	4 m	„	1,
„	6:	$3 \frac{3}{2,5}$	3 cm,	5 m	„	1.



Die 2 unteren Querschnitte sind hyponastisch, die übrigen epinastisch.

Ast 1 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 10°.

Ast 1: $4,5 \frac{4}{5}$ 5 cm, Astbasis.

Ast 2 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 5°.

Ast 2: $7,5 \frac{6,5}{7,5}$ 5,5 cm. Astbasis.

Ast 2: $3 \frac{4,3}{2,8}$ 3,5 cm, 1 m über der Astbasis; an dieser Stelle findet sich eine schwache Biegung.

Der Ast ist teils hypo-, teils epinastisch.

Ast 3 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45°.

Ast 3: $3 \frac{3,7}{3,2}$ 3 cm. Astbasis.

Ast 4 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 7.

Die Querschnittsnummern sind wieder auf den Seiten, die dem Zähler entsprechen. Entfernung der Schnitte = 1 m.

Schnitt 1:	$5,7 \frac{5}{5}$	5,7 cm,
„	$2: 6,5 \frac{6,5}{4}$	4 cm, Epinastie,
„	$3: 4,5 \frac{4,7}{3,8}$	4,5 cm, Hyponastie,
„	$4: 3 \frac{4,3}{2,8}$	3,5 cm,
„	$5: 2,5 \frac{3,5}{2,7}$	2,7 cm.

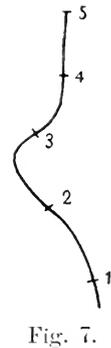


Fig. 7.

XII. Ast 1 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 8. Die Querschnittsnummern sind auf der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht.

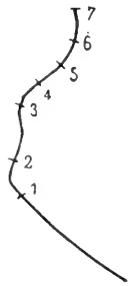


Fig. 8.

Schnitt 1:	7	$\frac{9}{6,5}$	10,5 cm,
.. 2:	6,7	$\frac{10,7}{4,3}$	5,3 cm,
.. 3:	6,2	$\frac{7,3}{5}$	7 cm,
.. 4:	4,3	$\frac{5}{4,5}$	8 cm,
.. 5:	5,5	$\frac{6}{4,5}$	5,5 cm,
.. 6:	4,4	$\frac{7}{4}$	5 cm,
.. 7:	3,8	$\frac{4,7}{3,8}$	3,5 cm.

Ast 2 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 9. Die Distanz zwischen den Schnitten 3, 4, 5, 6 und 7 beträgt 30—50 cm, zwischen den übrigen Schnitten beträgt die Entfernung wie gewöhnlich 1 m.

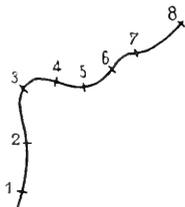


Fig. 9.

Schnitt 1:	4,3	$\frac{4,3}{4,9}$	4,3 cm,
.. 2:	4	$\frac{4,5}{4,5}$	5 cm,
.. 3:	5,5	$\frac{4,5}{5}$	4,5 cm,
.. 4:	4,3	$\frac{3,9}{4,8}$	3,9 cm,
.. 5:	3,9	$\frac{4,5}{3,3}$	3,4 cm,
.. 6:	2,7	$\frac{3,3}{3,3}$	3,4 cm,
.. 7:	4	$\frac{4,3}{4}$	3 cm,
.. 8:	2,5	$\frac{2,5}{2,5}$	2,5 cm.

Ast 3 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 10. Der erste Querschnitt ist von dem benachbarten um 1 m entfernt, sonst beträgt die Distanz 30—50 cm.

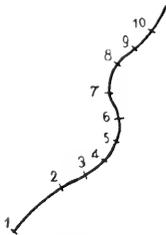


Fig. 10.

Schnitt 1:	11	$\frac{8,2}{9,5}$	7,5 cm,
.. 2:	9,5	$\frac{5,5}{10}$	6,5 cm,
.. 3:	6,8	$\frac{6,2}{6,2}$	5,8 cm,
.. 4:	6,7	$\frac{5,3}{7,1}$	5,3 cm,

Schnitt 5:	$7 \frac{6,5}{5,5}$	4,8 cm,
„ 6:	$6,5 \frac{5,8}{6,8}$	5,2 cm,
„ 7:	$8 \frac{3,8}{5,8}$	4 cm,
„ 8:	$8 \frac{4}{4,8}$	3,5 cm.
„ 9:	$5,5 \frac{4,8}{5,5}$	4,4 cm,
„ 10:	$4 \frac{4,8}{6}$	4,8 cm.

XIII. Ast 1 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 11.

Schnitt 1:	$3,2 \frac{3}{3,2}$	3,8 cm,
„ 2:	$2,2 \frac{3,2}{2,5}$	3 cm,
„ 3:	$2,2 \frac{3,2}{2,2}$	3 cm,
„ 4:	$2,3 \frac{2,3}{2,3}$	2,7 cm.

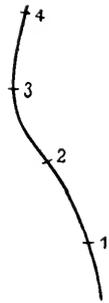


Fig. 11.

Ast 2 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 12. Die Distanz zwischen Querschnitt 1 und 2 beträgt 1 m, zwischen den übrigen Querschnitten 30—80 cm.

Schnitt 1:	$6 \frac{4}{9}$	4 cm,
„ 2:	$5,4 \frac{4,8}{5,3}$	4,8 cm,
„ 3:	$4 \frac{5,8}{3,5}$	4 cm.
„ 4:	$3,4 \frac{6,3}{2,5}$	3,8 cm,
„ 5:	$4,3 \frac{5,3}{3,5}$	3,5 cm.

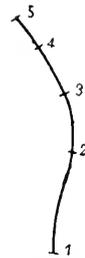


Fig. 12.

Ast 3 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 13. Entfernung der Schnitte ca. 30 cm.

Schnitt 1:	$4,7 \frac{6,3}{5}$	5,5 cm,
„ 2:	$4,5 \frac{7,8}{5}$	4,8 cm,
„ 3:	$5 \frac{4,5}{4,6}$	3,8 cm,
„ 4:	$4 \frac{4,8}{4,5}$	4,8 cm,

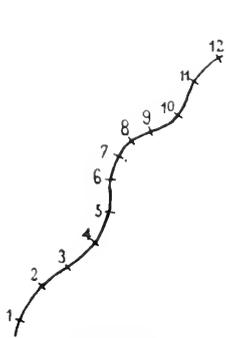


Fig. 13.

Schnitt 5:	5,7	$\frac{5,5}{4,3}$	3,8 cm.
.. 6:	4,2	$\frac{3}{6,5}$	4 cm.
.. 7:	4,5	$\frac{4}{5}$	4,5 cm.
.. 8:	5,3	$\frac{4,5}{4,5}$	3,2 cm.
.. 9:	4	$\frac{3}{5,5}$	3,7 cm.
.. 10:	3	$\frac{2,7}{4,2}$	3,5 cm.
.. 11:	3	$\frac{2,7}{4}$	3,2 cm.
.. 12:	2,7	$\frac{2,5}{4,5}$	2,7 cm.

XIV. Stamm vertikal. Alle Äste bilden mit der Vertikalen Winkel von ca. 45°.

- Ast 1: 1,8 $\frac{1,9}{1,6}$ 1,6 cm, Astbasis,
- Ast 2: 1,7 $\frac{1,8}{1,7}$ 1,5 cm, Astbasis,
- Ast 3: 2,4 $\frac{3}{2,2}$ 2,2 cm, Astbasis.

Carpinus Betulus L.

I. Der Stamm steht im großen und ganzen annähernd vertikal, zeigt aber die in nebenstehender Fig. 14 angegebene schlangenförmige Krümmung. Die Nummern, welche die Querschnitte bezeichnen, sind jeweils auf der Seite angebracht, die bei der Anführung der Messungsergebnisse dem Zähler entspricht.



Fig. 14.

Stammquerschnitt 1:	7,5	$\frac{15}{9,5}$	9 cm,
.. 2:	9	$\frac{19,5}{5,5}$	8,5 cm.
.. 3:	8,5	$\frac{13}{9}$	9,5 cm.

Die Zuwachsverteilung ist die nämliche wie bei den Stämmen von *Quercus*.

II. Ein Stamm, dessen unterer, 1 m hoher Teil vertikal gerichtet war, dann aber sich stark krümmte, zeigte an den in Fig. 15 angegebenen Stellen folgende Durchmesserwerte:

Querschnitt	Durchm. in der Krümmungsebene	Durchm. senkrecht zur Krümmungsebene
1:	16 cm	14 cm,
2:	15 cm	12 cm,
3:	24 cm	10 cm.
4:	15 cm	11 $\frac{1}{2}$ cm,
5:	13 cm	10 $\frac{1}{2}$ cm.

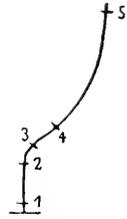


Fig. 15.

Da der Baum nicht gefällt wurde, so konnte die Lage des Markes leider nicht untersucht werden. Auffallend ist die z. T. sehr starke Durchmessersteigerung in der Krümmungsebene.

III. Stamm vertikal, Äste annähernd horizontal.

Ast 1: $2,7 \frac{3}{4}$ 4,3 cm¹⁾,

Ast 2: $3,6 \frac{5,3}{9,2}$ 3,5 cm.

Die Äste waren ihrer ganzen Länge nach hyponastisch.

IV. Stamm vertikal, Ast schief aufwärts gerichtet.

Ast 1: $4 \frac{10}{4,5}$ 3,5 cm.

Wir finden somit hier, im Gegensatz zu dem Verhalten der Äste von Stamm III, starke Epinastie.

Robinia pseudacacia L.

I. Der Stamm steht im ganzen vertikal, zeigt aber eine schlangenförmige Biegung im Sinne von Fig. 16. Die Nummern, welche die Querschnitte bezeichnen, sind jeweils auf der Seite angebracht, die bei der Anführung der Zahlenwerte dem Zähler entspricht.

Stammquerschnitt 1: $13,5 \frac{16}{12}$ 14 cm,

.. 2: $12,5 \frac{20}{9}$ 11,5 cm.



Fig. 16.

Auch hier zeigt sich wieder das Bestreben, die Krümmungen möglichst rasch auszugleichen.

Die Äste sind schräg aufwärts gerichtet. Ast 1 verläuft von der Ansatzstelle aus ca. 80 cm schräg nach oben und nimmt dann eine annähernd horizontale Lage ein.

Ast 1: $6 \frac{6,5}{7}$ 6,5 cm,

Ast 2: $5,5 \frac{5}{6}$ 6,5 cm. 1 m von der Ansatzstelle entfernt, jenseits der Biegung.

1) Wie schon früher angegeben, bezieht sich die Messung auf die Ansatzstelle, wenn nichts Besonderes bemerkt ist.

Ast 2: $5 \frac{6}{5}$ 5.5 cm.

Ast 3: $4.5 \frac{4.5}{4.3}$ 3.5 cm.

Ast 4: $4 \frac{4}{4.5}$ 3.5 cm.

Ast 5: $4.3 \frac{4}{4.7}$ 4.5 cm.

Es sind also $\frac{2}{3}$ der untersuchten Querschnitte hyponastisch, die übrigen epinastisch.

II. Stamm annähernd vertikal stehend. Äste besonders in einer Richtung stark ausgebildet. Die beiden gemessenen Äste neigen in einem Winkel von ca. 45^0 nach oben.

Stammquerschnitt: $16 \frac{17}{14.5}$ 13 cm.

Die starke Astbildung findet sich auf den Seiten 17 und 16. Der Schnitt ist hoch oben am Stamm ausgeführt, oberhalb der Ansatzstelle der beiden unten angeführten Äste.

Ast 1: $18.5 \frac{25}{11.5}$ 11.5 cm. 6 m über der Ansatzstelle.

Ast 2: $10.5 \frac{13}{11.5}$ 14.5 cm. 4 m über der Ansatzstelle.

Die beiden untersuchten Äste sind also hier epinastisch, während vorhin in der Mehrzahl der Fälle Hyponastie sich fand.

Platanus occidentalis L.

Der Stamm ist schwach geneigt, der Zuwachs auf der Oberseite steht im Zähler.

Stammquerschnitt: $41 \frac{44}{26}$ 23 cm. Schnitt an der Stammbasis. Das Überhängen findet statt nach den Richtungen 26 und 23.

Ast 1 verläuft 5 m weit schief aufwärts, mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 20^0 bildend und biegt dann rasch um in eine nahezu horizontale Lage.

Ast 2 steht nahezu vertikal; die von ihm ausgehenden Äste 3, 4 und 5 sind schief nach oben geneigt.

Ast 1: $13 \frac{36}{14.5}$ 13 cm.

Ast 1: $7 \frac{18.5}{6.5}$ 7 cm, 1 m jenseits der Biegung.

Ast 1: $6 \frac{10.5}{6}$ 5 cm, 2 m jenseits der Biegung.

Ast 3: $8 \frac{12}{8.5}$ 8.5 cm.

Ast 3: $7,5 \frac{12}{6,5}$ 8 cm, 1 m über der Ansatzstelle.

Ast 4: $10 \frac{15,5}{9,3}$ 10 cm.

Ast 4: $10 \frac{12}{8}$ 8,5 cm, 1 m über der Ansatzstelle.

Ast 5: $6,5 \frac{12}{7}$ 8,5 cm.

Stamm und Äste zeigten sich ausnahmslos epinastisch.

Prunus avium L.

I. Der im ganzen vertikal stehende Stamm zeigt eine } förmige Krümmung. Der Zähler gibt wieder den Zuwachs auf der konkaven Seite.

Stammquerschnitt unterhalb der Krümmung: $12 \frac{16}{13}$ 14 cm.

„ oberhalb „ „ $10 \frac{15}{11,5}$ 12,5 cm.

II. Drei nach oben gerichtete, mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 20° bildende Äste zeigten an der Ansatzstelle folgende Maße:

Ast 1: $46 \frac{54}{44}$ 43 cm.

Ast 2: $26 \frac{28}{23}$ 26 cm.

Ast 2: $20 \frac{24}{20}$ 23 cm, 1 m über der Ansatzstelle.

Ast 3: $21 \frac{30}{12}$ 23 cm.

Fracinus excelsior L.

I. Stamm vertikal.

Ast 1. horizontal, Querschnitt rundlich. Mark im Zentrum, Durchmesser 3,5 cm.

Ast 2. nach oben gerichtet, mit der Vertikalen ca. 45° bildend. Querschnitt rundlich. Mark im Zentrum, Durchmesser 4,5 cm.

II. Stamm schiefstehend, mit der Vertikalen ca. 10° bildend. Im Zähler steht der Zuwachs auf der Oberseite.

Stammquerschnitt 5 m über dem Boden $9 \frac{9}{9}$ 9 cm.

„ 10 m „ „ „ $5,5 \frac{6,5}{6}$ 7 cm.

III. Der Stamm hat die Gestalt von Fig. 17. Die Nummern, welche die Querschnitte bezeichnen, stehen auf der Seite, die dem Zähler entspricht.



Fig. 17.

Stammquerschnitt 1: $9,5 \frac{14}{7}$ 9 cm.

.. 2: $8 \frac{9}{7}$ 8 cm.

Durch das ungleichseitige Dickenwachstum wurden auch hier die Krümmungen ausgeglichen.

IV. Stamm vertikal, Ast mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30° bildend.

Ast: $4,5 \frac{3,5}{4,5}$ 4 cm.

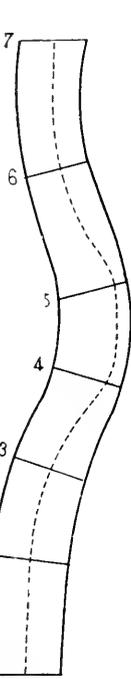


Fig. 18.

V. Bei einem } förmig gebogenen Stamm konnte eine Messung direkt oberhalb der Biegung, die andere ca. 1 m über dieser Stelle gemacht werden. Der Zuwachs auf der konkaven Seite steht im Zähler.

Stammquerschnitt: 7 $\frac{10,5}{7}$ 8 cm, direkt über der Biegung. 1 m oberhalb der Biegung lag das Mark im Zentrum.

VI. Ein Stämmchen zeigte in einer Höhe von ca. 2 m über dem Boden die in Fig. 18 angegebene Krümmung. Das untersuchte Stück war 45 lang. Die Nummerierung der Querschnitte ist auf der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht.

Querschnitt 1: $3,5 \frac{4}{3,3}$ 2,9 cm,

.. 2: $3,5 \frac{3,1}{4}$ 3 cm,

.. 3: $4,2 \frac{4}{3,8}$ 2,7 cm,

.. 4: $2,9 \frac{6,8}{1,8}$ 2,5 cm,

Querschnitt 5: $3,5 \frac{6,2}{2,7}$ 3,1 cm, auf Seite 2,7 fand sich früher

ein Ast, wodurch der Zuwachs auf der konvexen Seite scheinbar vergrößert wird.

.. 6: $3,5 \frac{4,2}{3}$ 3,7 cm,

.. 7: $3,1 \frac{2,8}{3,4}$ 3,1 cm.

Die gestrichelte Linie bezeichnet den Verlauf des Markes. Das Bestreben, die Krümmung möglichst rasch auszugleichen, ist ohne weiteres erkennbar.

Das Stämmchen ist auch senkrecht zur Zeichnungsebene etwas gekrümmt. Die Konkavität fällt auf die Seite, deren Zahlenwerte links vom Bruch stehen, sie ist in der Höhe des Querschnittes 3 am stärksten und bei Schnitt 6 ziemlich verschwunden. Es ist dies auch an den Messungsergebnissen deutlich sichtbar: der stärksten Krümmung (Querschnitt 3) entspricht auch die stärkste Exzentrizität 4.2 : 2.7.

VII. Der Stamm macht eine scharfe Biegung im Sinne der Fig. 19. Die Querschnittsnummer ist auf der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht. Vor dem Bruch steht diejenige Zuwachsgröße, die links vom Mark liegt, wenn man nach dem Durchsägen die dem älteren Achsenstück angehörende Schnittfläche betrachtet.

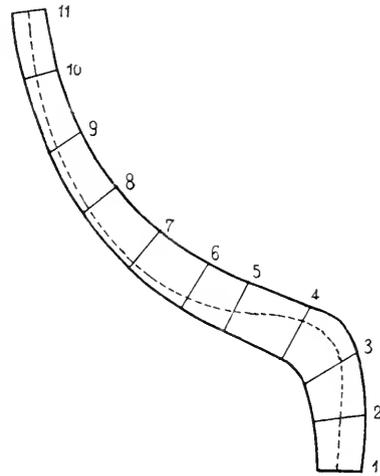


Fig. 19.

Querschnitt 1:	4	$\frac{5}{4}$	4 cm,
..	2:	$3,5 \frac{4,5}{4,8}$	4,4 cm,
..	3:	$3,2 \frac{3,2}{7,5}$	4,3 cm,
..	4:	$3,3 \frac{3,5}{7,6}$	5,2 cm,
..	5:	$5 \frac{4,4}{4,8}$	5 cm,
..	6:	$3,8 \frac{6,4}{2,8}$	4,4 cm,
..	7:	$3,1 \frac{6}{2,5}$	5,1 cm,
Querschnitt 8:	2,8	$\frac{5,7}{2,2}$	5,5 cm,
..	9:	$2,7 \frac{5,8}{2,1}$	4,6 cm,
..	10:	$2,1 \frac{5,8}{2,2}$	4 cm,
..	11:	$2,9 \frac{4,3}{2,7}$	4,5 cm.

Die Querschnitte sind ca. 10 cm voneinander entfernt. Das Mark springt somit in einem Intervall von 2 dm von der einen auf die andere Seite des Stammes über. Wenn auch hier infolge der starken Biegung eine völlige Ausgleichung der Krümmung nicht mehr zustande kommen konnte, so wurde doch wenigstens diesem Ziele zugestrebte und dadurch der Hebelarm der biegender Kraft möglichst verkürzt.

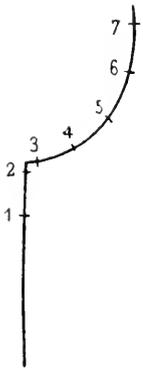


Fig. 20.

VIII. Das Stämmchen hat die Gestalt von Fig. 20. Distanz der Schnitte 10 cm, ausgenommen die Schnitte 2 und 3, die möglichst nahe auf der einen und andern Seite des Knies ausgeführt sind.

Schnitt 1:	0,8	$\frac{1,0}{0,8}$	0,9 cm,
.. 2:	1,0	$\frac{0,8}{1,1}$	0,8 cm,
.. 3:	1,0	$\frac{0,9}{1,0}$	1,0 cm,
.. 4:	0,8	$\frac{0,9}{0,6}$	0,8 cm,
.. 5:	0,5	$\frac{0,9}{0,5}$	0,8 cm,
.. 6:	0,6	$\frac{0,6}{0,7}$	0,6 cm,
.. 7:	0,5	$\frac{0,6}{0,7}$	0,6 cm.

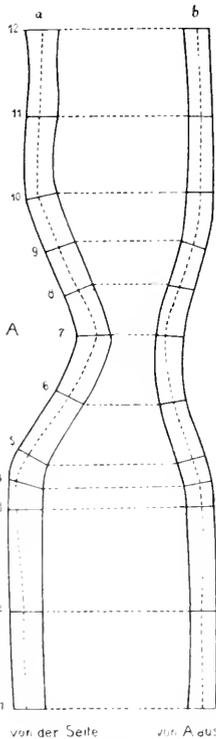


Fig. 21.

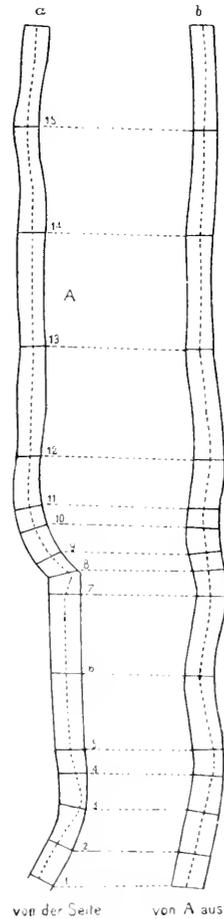
IX. Das Stämmchen hat ungefähr die Gestalt von Fig. 21a und b, und das Mark die durch die punktierte Linie angegebene Lage. Distanz der drei untersten und der drei obersten Schnitte 20 cm, der Schnitte 3, 4 und 5, 5 cm, der übrigen Schnitte 10 cm.

Schnitt 1:	3,2	$\frac{2,7}{3,7}$	3,1 cm,
.. 2:	3	$\frac{3,2}{3,1}$	2,8 cm,
.. 3:	2,3	$\frac{2,3}{4,1}$	3,1 cm,
.. 4:	2,4	$\frac{2}{5,2}$	2,5 cm,
.. 5:	2,9	$\frac{2,2}{3,5}$	2,6 cm,
.. 6:	2,8	$\frac{2,8}{2,9}$	2,7 cm,
.. 7:	3,2	$\frac{3,8}{2,2}$	2,2 cm,

Schnitt 8:	2,2	$\frac{2,7}{2,4}$	3,2 cm.
„ 9:	2	$\frac{2,3}{3}$	2,9 cm.
„ 10:	2,5	$\frac{2}{3}$	2,5 cm.
„ 11:	2,5	$\frac{2}{2,5}$	2 cm.
„ 12:	2,1	$\frac{2,2}{2,2}$	2,3 cm.

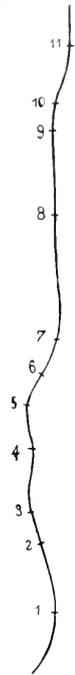
X. Das Stämmchen hat ungefähr die Gestalt von Fig. 22a und b, und das Mark die durch die punktierte Linie angedeutete Lage. Distanz der Schnitte 10 und 11 3 cm, der Schnitte 4 und 5, 7 und 8, 8 und 9 5 cm, der Schnitte 5 und 6, 6 und 7, 12 und 13, 13 und 14, 14 und 15 20 cm, der übrigen Schnitte 10 cm.

Schnitt 1:	2	$\frac{2,2}{1,8}$	1,8 cm.
„ 2:	1,7	$\frac{2,7}{1,4}$	1,7 cm.
„ 3:	1,6	$\frac{1,5}{2,3}$	1,8 cm.
„ 4:	1,1	$\frac{1,5}{1,5}$	2,1 cm.
„ 5:	1	$\frac{1,9}{1,9}$	2,2 cm.
„ 6:	1,4	$\frac{1,4}{1,7}$	1,5 cm.
„ 7:	1,1	$\frac{1,4}{1,6}$	1,7 cm.
„ 8:	1,5	$\frac{1}{2,9}$	1,3 cm.
„ 9:	1,3	$\frac{1,8}{1,2}$	1,9 cm.
„ 10:	1,7	$\frac{1,5}{1,5}$	cm Ast.
„ 11:	1,3	$\frac{1,6}{1,6}$	1,7 cm.
„ 12:	1,2	$\frac{1,2}{1,3}$	1,5 cm.
„ 13:	1,2	$\frac{1,2}{1,2}$	1,2 cm.
„ 14:	1,1	$\frac{1,2}{1,1}$	1,3 cm.
„ 15:	1	$\frac{1}{1,3}$	1,2 cm.



von der Seite von A aus
Fig. 22.

XI. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 23.



Schnitt 1:	1,5	$\frac{2,1}{1,5}$	1,7 cm.
„ 2:	1,3	$\frac{2,1}{1,3}$	1,8 cm.
„ 3:	1,5	$\frac{1,5}{1,7}$	1,7 cm.
„ 4:	1,4	$\frac{1,7}{1,4}$	1,9 cm.
„ 5:	1,8	$\frac{1,6}{1,8}$	1,8 cm.
„ 6:	1,5	$\frac{1,7}{1,4}$	1,8 cm.
„ 7:	1,3	$\frac{1,9}{1,3}$	1,6 cm.
„ 8:	1,3	$\frac{1,5}{1,4}$	1,5 cm.
„ 9:	1,4	$\frac{1,5}{1,5}$	1,5 cm.
„ 10:	1,4	$\frac{1,5}{1,2}$	1,5 cm.
„ 11:	1,2	$\frac{1,5}{1,3}$	1,3 cm.

Fig. 23.

Alnus glutinosa Gärtn.

Der Stamm hat die in Fig. 24 angegebene Gestalt. Die Querschnittsnummern stehen, wie immer, auf der dem Zähler entsprechenden Seite. Die Höhe des Stammes bis zu Querschnitt 3 beträgt 8 m.



Querschnitt 1:	14	$\frac{16}{20}$	17 cm,
„ 2:	16	$\frac{20}{11}$	14 cm,
„ 3:	13	$\frac{15}{13}$	14 cm.

Der Sinn des exzentrischen Dickenwachstums ist derselbe wie bei den andern Baumarten mit gekrümmten Stämmen.

Fig. 24.

Juglans regia L.

I. Der stark schiefstehende Stamm bildet mit den Vertikalen einen Winkel von ca. 30°. Der Schnitt wurde 1 m über dem Boden ausgeführt. Die Zuwachsgröße auf der Oberseite steht im Zähler.

Querschnitt: $12 \frac{17,5}{11}$ 11 cm.

II. Ast 1 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45°

Schnitt 1: $3,8 \frac{3,5}{3,5}$ 4 cm, Astbasis,

„ 2: $3,3 \frac{3}{3}$ 3,2 cm, 1 m über der Astbasis.

Ast 2 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30°

Schnitt 1: $4 \frac{4,3}{4,3}$ 4,8 cm, Astbasis.

„ 2: $4,8 \frac{4}{4,1}$ 3,5 cm, 1 m über der Astbasis.

Ast 3 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45° .

Schnitt 1: $2,3 \frac{2,3}{3}$ 3 cm, Astbasis.

Ast 4 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 20° .

Schnitt 1: $3 \frac{3,5}{3}$ 3 cm, Astbasis.

Ulmus spec.

I. Ast 1: $10 \frac{9,5}{10,5}$ 12 cm, mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 10° bildend; Astbasis.

Ast 1: $9 \frac{8}{11}$ 8,5 cm, 1 m über der Astbasis.

Ast 1: $8,5 \frac{7,5}{7}$ 8 cm, 3 m über der Astbasis.

Ast 2: $5 \frac{5}{6}$ 4,5 cm, mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45° bildend; Astbasis.

Ast 2: $3 \frac{4}{4,5}$ 3,5 cm, 1 m über der Astbasis.

Ast 3: $4,5 \frac{5}{5}$ 4,5 cm, mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45° bildend; Astbasis.

Ast 3: $4 \frac{4,5}{4,5}$ 4 cm, 1 m über der Astbasis.

Ast 3: $4 \frac{4}{4,5}$ 4 cm, 2 m über der Astbasis.

Ast 4: $7,5 \frac{9,5}{11,5}$ 11 cm, mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 20° bildend; Astbasis.

Ast 5: $4 \frac{3}{4,5}$ 5 cm, mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 20° bildend; Astbasis.

Ast 5: $4 \frac{3,5}{4,5}$ 4 cm, 1 m über der Astbasis.

II. Ast 1 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 20°.

Schnitt 1: $7,3 \frac{6}{5}$ 4,5 cm, Astbasis.

Ast 2 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 10°.

Schnitt 1: $6,5 \frac{6}{4,8}$ 4,8 cm, Astbasis.

Ast 3 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 20°.

Schnitt 1: $3 \frac{3,2}{2,9}$ 3 cm, Astbasis,

„ 2: $2,5 \frac{2,5}{2,5}$ 2,5 cm, 1 m über der Astbasis.

Ast 4 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 20°.

Schnitt 1: $5,8 \frac{5,5}{6,5}$ 7 cm, Astbasis.

„ 2: $6 \frac{5}{5}$ 5 cm, 1 m über der Astbasis,

„ 3: $4,3 \frac{4,8}{4,8}$ 5 cm, 2 m „ „ „

„ 4: $4,2 \frac{3,8}{4,2}$ 4 cm, 3 m „ „ „

„ 5: $4,5 \frac{3,8}{3,8}$ 3,5 cm, 4 m „ „ „

Pinus silvestris L.

I. Ast 1 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 25.

Ast 1, Schnitt 1: $3,5 \frac{3}{5}$ 3,5 cm, Astbasis,

„ 2: $3 \frac{2,8}{4,3}$ 3 cm, 0,7 m über der Astbasis,

„ 3: $3,5 \frac{3}{2,5}$ 2,5 cm, 1,2 m „ „ „

„ 4: $2,5 \frac{2,5}{3,5}$ 2,5 cm, 1,4 m, „ „ „

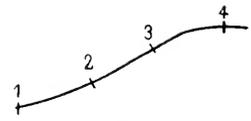


Fig. 25.

Der Ast ist somit an einer Stelle epinastisch.

Ast 2 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45°.

Ast 2: $4,7 \frac{3,5}{6,2}$ 3,7 cm, Astbasis,

„ 2: $4 \frac{3,2}{4,2}$ 3,2 cm, 1 m über der Astbasis,

„ 2: $2,5 \frac{1,2}{3,5}$ 2,5 cm, 2 m „ „ „

Ast 3 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45°.

Ast 3: $4 \frac{3,2}{5,2}$ 3,8 cm, Astbasis,

„ 3: $3,7 \frac{2,5}{4}$ 3,2 cm, 1 m über der Astbasis.

Ast 4 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 60°.

Ast 4: $3 \frac{2}{6}$ 3 cm, Astbasis,

„ 4: $2 \frac{2,5}{2,5}$ 3 cm, 1 m über der Astbasis.

Ast 5 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 10°.

Ast 5: $3 \frac{2,5}{3,5}$ 2,6 cm, Astbasis,

„ 5: $2 \frac{2,1}{2,5}$ 2 cm, 1 m über der Astbasis.

Das obere Ende des Stammes hängt über, wie das aus Fig. 26 ersichtlich ist. Die Querschnittsnummer steht überall auf der Seite, die dem Zähler entspricht.

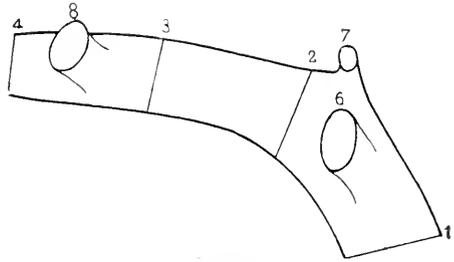


Fig. 26.

Stammquerschnitt 1: $5,9 \frac{5,2}{8}$ 6,5 cm.

„ 2: $3,6 \frac{2,5}{11,8}$ 4,3 cm,

„ 3: $3,7 \frac{3}{9,1}$ 5,7 cm,

„ 4: $4,4 \frac{3,1}{6,7}$ 4,2 cm.

Ast 6: $2,8 \frac{2,7}{6,2}$ 3,6 cm,

„ 7: $1,6 \frac{0,8}{4,2}$ 1,4 cm,

„ 8: $2,9 \frac{2,9}{5,2}$ 4 cm.

Bei Ast 7 ist die ursprüngliche Oberseite zur Unterseite geworden: bei den Ästen 6 und 8 war die Verschiebung minder stark.

H. Ast 1 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 27. Distanz der Schnitte 1 und 2 20 cm, der Schnitte 4 und 5, 5 und 6 50 cm, der übrigen Schnitte je 10 cm.

Schnitt 10: $2,5 \frac{2,5}{2,5}$ 2,1 cm, Astbasis.

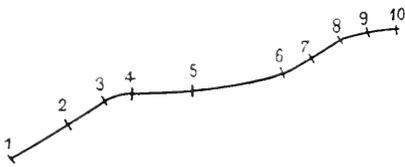


Fig. 27.

Schnitt 9: $2,2 \frac{2,3}{3,3}$ 2,5 cm,
 .. 8: $2,7 \frac{2,8}{3,2}$ 2,8 cm,
 .. 7: $2,4 \frac{2,9}{3}$ 3,3 cm,
 .. 6: $3 \frac{2,9}{3,2}$ 2,8 cm,

Schnitt 5: $3 \frac{3,5}{3,4}$ 3,1 cm.
 .. 4: $3,4 \frac{4,5}{3,7}$ 4 cm.
 .. 3: $3,5 \frac{3,6}{4,4}$ 4 cm.
 .. 2: $3,5 \frac{3,7}{4,3}$ 4,2 cm.
 .. 1: $3,8 \frac{4,2}{4,1}$ 4,2 cm.

Ast 2 verläuft horizontal.

Ast 2: $2,8 \frac{3}{2,9}$ 2,9 cm, Astbasis.

Ast 3 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45° .

Ast 3: $2,6 \frac{2,9}{2,7}$ 2,8 cm, Astbasis.

Ast 4 verläuft horizontal.

Ast 4: $2,2 \frac{2,2}{2,3}$ 2,2 cm, Astbasis.

Ast 5 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 28. Distanz der Schnitte 10 cm.

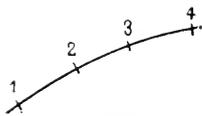


Fig. 28.

Schnitt 1: $2,9 \frac{3,2}{3,3}$ 3,6 cm.
 .. 2: $2,6 \frac{2,6}{2,9}$ 2,7 cm.
 .. 3: $2,5 \frac{2,3}{2,9}$ 2,7 cm.
 .. 4: $2,4 \frac{2,3}{2,7}$ 2,7 cm.

Ast 6 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 29.

Schnitt 1: $5 \frac{4,1}{4,6}$ 3,5 cm, Astbasis,
 .. 2: $4,3 \frac{3,5}{4,2}$ 3,8 cm.

Schnitt 3: $3.7 \frac{3.2}{3.7}$ 3,6 cm.
 .. 4: $3.8 \frac{3.1}{3}$ 3,5 cm.
 .. 5: $3.5 \frac{3}{3}$ 2,6 cm.

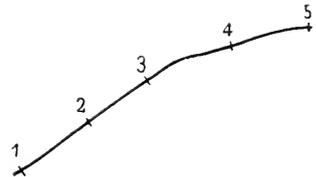


Fig. 29.

Ast 7 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 30. Distanz der Schnitte je 50 cm.

Schnitt 1: $3.9 \frac{4}{3.7}$ 3,7 cm, Astbasis.
 .. 2: $3.3 \frac{3.1}{3.7}$ 3,1 cm.
 .. 3: $3 \frac{2.8}{3.0}$ 2,9 cm.
 .. 4: $2.5 \frac{2.5}{2.9}$ 2,5 cm.

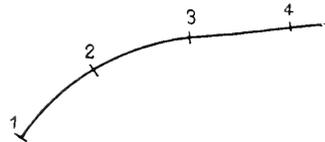


Fig. 30.

Ast 8 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 31. Distanz der Schnitte 10 cm.

Schnitt 1: $2 \frac{2.2}{2.1}$ 2 cm, Astbasis.
 .. 2: $1.1 \frac{1.5}{2.2}$ 1,8 cm.
 .. 3: $1.8 \frac{1.8}{1.8}$ 1,9 cm.

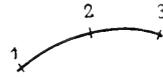


Fig. 31.

Ast 9 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 70° .

Schnitt 1: $4 \frac{2.5}{3.7}$ 3,1 cm, Astbasis.
 .. 2: $2.8 \frac{2.9}{3.2}$ 2,8 cm, 1 m über der Astbasis.

Ast 10 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 32.

Schnitt 1: $3.1 \frac{3.1}{3.4}$ 3,4 cm, Astbasis.
 .. 2: $2.5 \frac{2.5}{2.9}$ 2,9 cm.
 .. 3: $2.5 \frac{2.1}{2.4}$ 1,9 cm.
 .. 4: $2.3 \frac{2.4}{2.2}$ 2,3 cm.

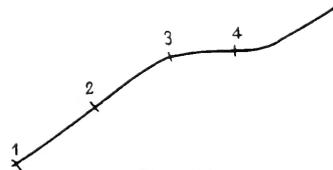


Fig. 32.

III. Der Stamm ist gerade und vertikal, mit Ausnahme einer kleinen, im oberen Teil des Stammes gelegenen Krümmung von der Gestalt der Fig. 33. Die Distanz der Schnitte beträgt 40 cm; die Querschnittsnummern stehen jeweils auf der Seite, die dem Zähler entspricht.

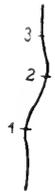


Fig. 33.

Schnitt 1:	4,8	$\frac{4,3}{7,7}$	5,7 cm.
.. 2:	5,5	$\frac{5,4}{5,4}$	4,9 cm.
.. 3:	4	$\frac{3,9}{5,1}$	5,2 cm.

Ast 1 hat die Gestalt von Fig. 34. Distanz der Schnitte 1 und 2 80 cm, der übrigen Schnitte je 30 cm.

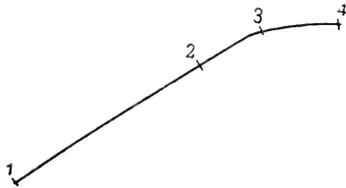


Fig. 34.

Schnitt 1:	2,5	$\frac{3}{3,7}$	3 cm.
.. 2:	2,9	$\frac{2,5}{3}$	2,2 cm.
.. 3:	1,9	$\frac{1,5}{4}$	2,1 cm.
.. 4:	2	$\frac{2,2}{2,2}$	4 cm.

Ast 2 ist annähernd horizontal.

Schnitt 1:	3,3	$\frac{3,2}{6,2}$	4,8 cm. Astbasis.
.. 2:	3,5	$\frac{2,9}{3,9}$	3 cm. 1 m über der Astbasis.
.. 3:	3	$\frac{3,2}{3,4}$	3,1 cm. 1,5 m „ „

Ast 3 ist annähernd horizontal mit schwachen Biegungen.

Schnitt 1:	3,8	$\frac{3,5}{4,2}$	4,5 cm. Astbasis.
.. 2:	3	$\frac{3}{3,9}$	4,5 cm. 50 cm über der Astbasis.
.. 3:	3,5	$\frac{3,2}{3,3}$	3,5 cm. 1 m „ „
.. 4:	2	$\frac{3,5}{2}$	3,5 cm. 2 m „ „

Ast 4 ist annähernd horizontal mit schwachen Biegungen.

Schnitt 1:	3,5	$\frac{3,5}{3,7}$	3,7 cm. Astbasis.
.. 2:	3,5	$\frac{3}{3,9}$	3,5 cm. 50 cm über der Astbasis.
.. 3:	3,8	$\frac{3,6}{2,9}$	2,4 cm. 1,5 m „ „

Ast 5 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 35. Distanz der Schnitte 1 und 2 80 cm, der übrigen Schnitte je 20–30 cm.

- Schnitt 1: $3.3 \frac{2.6}{4.6}$ 2.9 cm.
 .. 2: $2.8 \frac{2.4}{4.2}$ 2.8 cm.
 .. 3: $2.3 \frac{3.5}{2.5}$ 5 cm.
 .. 4: $2 \frac{1.5}{3.8}$ 2 cm.
 .. 5: $2.3 \frac{2.4}{2.2}$ 2.5 cm.

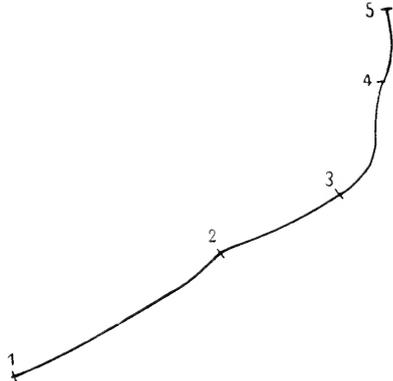


Fig. 35.

IV. Ast 1 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30° und zeigt schwache Biegungen.

- Schnitt 1: $5.7 \frac{6}{6.4}$ 6,2 cm. Astbasis.
 .. 2: $4.8 \frac{5.8}{5}$ 5.9 cm. 50 cm über der Astbasis.

Ast 2 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45° .

- Schnitt 1: $3 \frac{2.5}{4.5}$ 2.5 cm. Astbasis.

Ast 3 ist annähernd horizontal und zeigt schwache Biegungen.

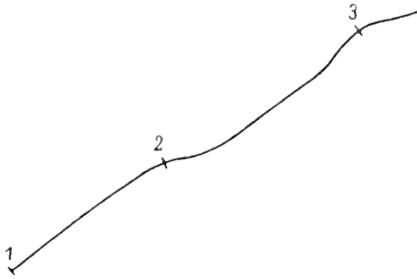
- Schnitt 1: $3.9 \frac{3.5}{6}$ 4.1 cm. Astbasis.
 .. 2: $4.2 \frac{4.1}{3.6}$ 3.2 cm. 1 m über der Astbasis.

Ast 4 verläuft annähernd horizontal.

- Schnitt 1: $4 \frac{3.6}{3.3}$ 3.5 cm. Astbasis.
 .. 2: $3.4 \frac{3.6}{3.1}$ 3 cm. 1 m über der Astbasis.

Ast 5 verläuft annähernd horizontal.

- Schnitt 1: $3 \frac{3.1}{3.5}$ 3.1 cm. Astbasis,
 .. 2: $3.8 \frac{2.9}{3.3}$ 2.8 cm. 1 m über der Astbasis.
 .. 3: $3 \frac{2.2}{2}$ 2.3 cm, 2 m " " "



Ast 6 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 36.

Schnitt 1: $3,5 \frac{3,9}{3,9}$ 3,5 cm.

.. 2: $3,5 \frac{2,3}{1,5}$ 2,9 cm.

.. 3: $2,2 \frac{1,8}{1}$ 2,5 cm.

Fig. 36.

Ast 7 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 37.

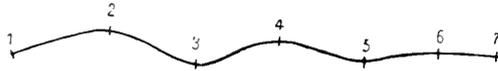


Fig. 37.

Schnitt 1: $3,6 \frac{2,7}{4,6}$ 3,2 cm.

.. 2: $3,6 \frac{2,5}{5}$ 3 cm.

.. 3: $3,6 \frac{3,6}{3}$ 2,6 cm.

.. 4: $3,5 \frac{2}{4,4}$ 3,5 cm.

.. 5: $3 \frac{3,6}{2,8}$ 2,6 cm.

.. 6: $2,6 \frac{2,5}{3,3}$ 2,9 cm.

.. 7: $2,5 \frac{2,5}{3}$ 3 cm.

Ast 8 hat annähernd die Gestalt von Fig. 38.

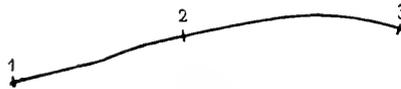


Fig. 38.

Schnitt 1: $3,9 \frac{1,9}{4,5}$ 3,8 cm, Astbasis,

.. 2: $2,7 \frac{2,5}{1,5}$ 3,5 cm, 1 m über der Astbasis,

.. 3: $2,5 \frac{2,5}{2,3}$ 2,9 cm, 2 m " " "

Ast 9 ist annähernd horizontal.

Schnitt 1: $\frac{3}{3,8}$ cm, Astbasis.

Schnitt 2: $3.3 \frac{2.7}{3.3}$ 2.7 cm. 50 cm über der Astbasis,
 .. 3: $2.7 \frac{2.5}{2.6}$ 2.3 cm. 1.5 m „ „ „

Ast 10 ist annähernd horizontal.

Schnitt 1: $3.5 \frac{3}{5}$ 4 cm. Astbasis,
 .. 2: $3.8 \frac{3.2}{3.5}$ 2.9 cm. 1 m über der Astbasis,
 .. 3: $3 \frac{2.9}{3.1}$ 3.3 cm. 2 m „ „ „

Ast 11 ist annähernd horizontal.

Schnitt 1: $3 \frac{2.5}{3}$ 3 cm. Astbasis,
 .. 2: $2.6 \frac{2.3}{3.5}$ 2.2 cm. 50 cm über der Astbasis,
 .. 3: $1.9 \frac{2.3}{2.3}$ 2.5 cm. 1.5 m „ „ „

Ast 12 ist annähernd horizontal.

Schnitt 1: $2.6 \frac{2}{3.2}$ 2.2 cm. Astbasis.

V. Ast 1 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 20°.

Schnitt 1: $4.2 \frac{3.5}{5}$ 4.2 cm. Astbasis.

Ast 2 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45°.

Schnitt 1: $2.5 \frac{3}{3}$ 3.7 cm. Astbasis.

Ast 3 verläuft annähernd horizontal, mit einer starken, in horizontaler Ebene liegenden Krümmung.

Schnitt 1: $2.7 \frac{2}{2.5}$ 1.7 cm. Astbasis,
 .. 2: $3 \frac{1.7}{2.4}$ 1.3 cm. 30 cm über der Astbasis,
 .. 3: $3.5 \frac{1.7}{2.7}$ 1.6 cm. 50 cm „ „ „

Ast 4 verläuft annähernd horizontal.

Schnitt 1: $3.1 \frac{2.2}{5.2}$ 2.8 cm. Astbasis,
 .. 2: $2.8 \frac{2.5}{3.5}$ 2.8 cm. 1 m über der Astbasis.

Ast 5 verläuft annähernd horizontal.

- Schnitt 1: $1,9 \frac{2}{2,5}$ 2,3 cm, Astbasis,
 „ 2: $2 \frac{1}{2,5}$ 1,5 cm, 1 m über der Astbasis.

Ast 6 verläuft annähernd horizontal.

- Schnitt 1: $5 \frac{4,8}{3,8}$ 4 cm, Astbasis,
 „ 2: $3,8 \frac{3,5}{4,8}$ 3,8 cm, 1 m über der Astbasis,
 „ 3: $3,2 \frac{3,2}{4}$ 1,3 cm, 2 m „ „ „
 „ 4: $3 \frac{2,3}{4}$ 3 cm, 3 m „ „ „

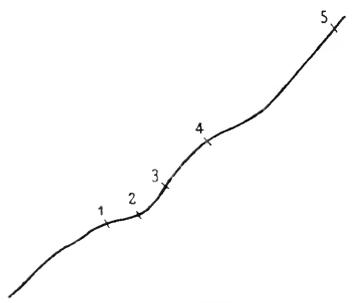


Fig. 39.

Ast 7 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 39. Distanz der Schnitte 1, 2 und 3 10 cm.

- Schnitt 1: $3,2 \frac{3,5}{3,7}$ 4,5 cm,
 „ 2: $4,5 \frac{4,5}{3}$ 3 cm,
 „ 3: $3,2 \frac{2,5}{4,8}$ 3,5 cm,
 „ 4: $3 \frac{2,5}{4,2}$ 3,2 cm,
 „ 5: $3 \frac{2,3}{3,5}$ 2,8 cm.

Ast 8 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 40.

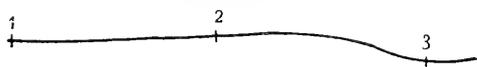


Fig. 40.

- Schnitt 1: $3,5 \frac{3,3}{3,8}$ 3,3 cm,
 „ 2: $3 \frac{3,4}{3,9}$ 3,5 cm,
 „ 3: $2,5 \frac{3,7}{2,8}$ 3,5 cm.

VI. Ast 1 ist nach oben geneigt und bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 70°.

- Schnitt 1: $3 \frac{2,5}{4,5}$ 3,5 cm, Astbasis,
 „ 2: $2,4 \frac{2,3}{2,5}$ 2,4 cm, 1 m über Astbasis.

Ast 2 ist nach oben geneigt und bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 60°.

- Schnitt 1: $3,7 \frac{3,7}{4,8}$ 3,5 cm. Astbasis,
 .. 2: $3,8 \frac{4}{3}$ 3,3 cm. 1 m über der Astbasis.

Ast 3 ist nach oben geneigt und bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 70°.

- Schnitt 1: $2,5 \frac{2}{3}$ 2,5 cm. Astbasis,
 .. 2: $2,1 \frac{1,7}{2,3}$ 1,8 cm. 1 m über der Astbasis.

Ast 4 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 41.



Fig. 41.

- Schnitt 1: $5 \frac{3,7}{5}$ 4 cm,
 .. 2: $5 \frac{3,5}{4,5}$ 3,8 cm,
 .. 3: $2,5 \frac{3,7}{3,5}$ 4,8 cm,
 .. 4: $3 \frac{3}{3,5}$ 3,5 cm,
 .. 5: $3,9 \frac{2,7}{3,2}$ 2,2 cm.

VII. Ast 1 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 42.

- Schnitt 1: $3,5 \frac{3}{7}$ 4 cm,
 .. 2: $3 \frac{2}{6,5}$ 2,4 cm.
 .. 3: $3,4 \frac{2,9}{4,2}$ 3,6 cm.

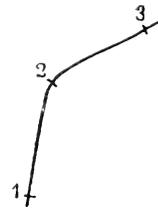


Fig. 42.

Ast 2 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 43.

- Schnitt 1: $3 \frac{2,5}{5}$ 2,2 cm,
 .. 2: $3 \frac{2,2}{3,5}$ 2,5 cm.
 .. 3: $2,5 \frac{2,5}{3,4}$ 3,3 cm.

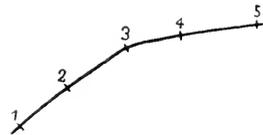


Fig. 43.

$$\begin{aligned} \text{Schnitt 1: } & 3 \frac{2,2}{1,4} 2,5 \text{ cm.} \\ \text{.. } & 5: 3,7 \frac{3}{2,1} 2,5 \text{ cm.} \end{aligned}$$

Ast 3 ist nach oben geneigt und bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 60° .

$$\begin{aligned} \text{Schnitt 1: } & 3,5 \frac{2,5}{6,4} 2,5 \text{ cm. Astbasis,} \\ \text{.. } & 2: 3,5 \frac{3,5}{3,7} 3,3 \text{ cm. 1 m über der Astbasis.} \end{aligned}$$

Ast 4 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 44.



Fig. 44.

$$\begin{aligned} \text{Schnitt 1: } & 4,2 \frac{2,4}{5,6} 2,7 \text{ cm.} \\ \text{.. } & 2: 4,2 \frac{2,8}{3,2} 2,8 \text{ cm,} \\ \text{.. } & 3: 2,5 \frac{3,3}{2,3} 3,2 \text{ cm,} \\ \text{.. } & 4: 2,9 \frac{2,1}{3,1} 2,3 \text{ cm.} \end{aligned}$$

Ast 5 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 45.

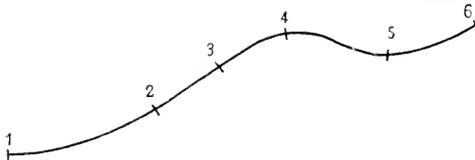


Fig. 45.

$$\begin{aligned} \text{Schnitt 1: } & 3,8 \frac{3,4}{6,3} 4,5 \text{ cm.} \\ \text{.. } & 2: 3,5 \frac{2,7}{5,5} 3,5 \text{ cm.} \\ \text{.. } & 3: 3 \frac{2,1}{4} 3,5 \text{ cm,} \\ \text{.. } & 4: 2,5 \frac{2,1}{3} 3,6 \text{ cm.} \\ \text{.. } & 5: 2,5 \frac{2,6}{2,7} 2,9 \text{ cm,} \\ \text{.. } & 6: 2,5 \frac{2,5}{2,5} 2,5 \text{ cm.} \end{aligned}$$

Ast 6 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 46.

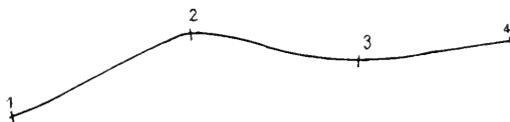


Fig. 46.

Schnitt 1:	$5,1 \frac{3,3}{6,7}$	3,8 cm.
.. 2:	$4 \frac{3}{6}$	3 cm.
.. 3:	$3,4 \frac{2,9}{3,9}$	3,6 cm.
.. 4:	$3 \frac{2,2}{3}$	2 cm.

VIII. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 47a und 47b. Die Querschnittsnummern sind in Fig. a auf der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht: die Zahl vor dem Bruchstrich gibt in Fig. b den Zuwachs auf der linken Seite an.

Schnitt 1:	$2,8 \frac{2,5}{2,6}$	2,3 cm.
.. 2:	$2,5 \frac{2,2}{3,4}$	2,5 cm.
.. 3:	$2,6 \frac{2}{3,5}$	2 cm.
.. 4:	$2 \frac{2,2}{2,8}$	2,9 cm.
.. 5:	$1,9 \frac{2,2}{2,2}$	3,1 cm.
.. 6:	$2,2 \frac{2,6}{2,3}$	2,6 cm.
.. 7:	$2,1 \frac{2,8}{1,9}$	2,2 cm.
.. 8:	$2 \frac{2,9}{1,9}$	2,1 cm.
.. 9:	$2,4 \frac{2,2}{2,2}$	2,1 cm.
.. 10:	$2,2 \frac{1,9}{2,3}$	1,8 cm.

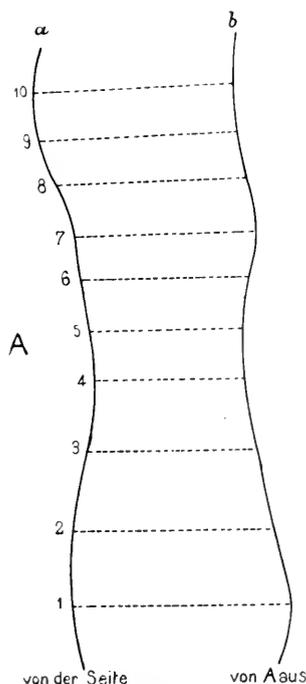


Fig. 47.

IX. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 48a u. 48b. Die Zuwachszahlen stehen auf derselben Seite wie bei Stämmchen VIII. Die Querschnittsnummern sind in Fig. a auf der Seite angebracht, die dem Zähler ent-

spricht: die Zahl vor dem Bruchstrich gibt in Fig. b den Zuwachs auf der linken Seite an.

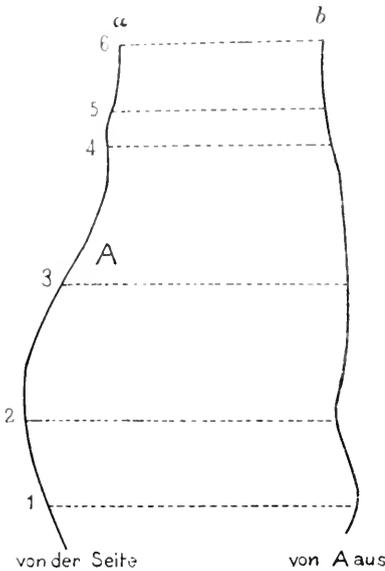


Fig. 48.

Schnitt 1:	3.4	$\frac{2.3}{3.3}$	2.1 cm.
.. 2:	1.7	$\frac{1.4}{4.6}$	2.6 cm.
.. 3:	fehlt.		
.. 4:	1.9	$\frac{1.3}{3.8}$	2.5 cm.
.. 5:	2.5	$\frac{2.5}{2.8}$	2.5 cm.
.. 6:	2.2	$\frac{2.3}{2.3}$	2.1 cm.

X. Das Stämmchen hat ungefähr die Gestalt und Lage von Fig. 49.

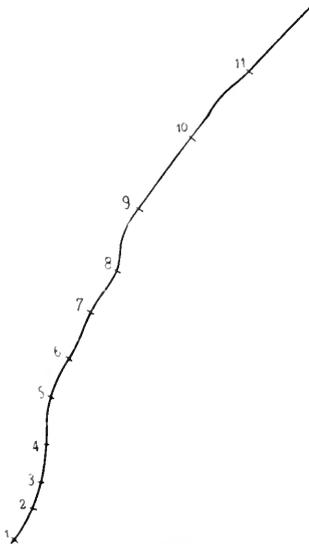


Fig. 49.

Schnitt 1:	3.5	$\frac{3.3}{5}$	4.1 cm.
.. 2:	3.2	$\frac{3.4}{3.9}$	3.4 cm.
.. 3:	3.4	$\frac{3.8}{3.2}$	3.6 cm.
.. 4:	3.1	$\frac{4.2}{3}$	3.4 cm.
.. 5:	2.9	$\frac{4.8}{2.8}$	3.1 cm.
.. 6:	2.9	$\frac{3.5}{2.8}$	3.2 cm.
.. 7:	2.8	$\frac{3}{3.3}$	3.2 cm.
.. 8:	2.8	$\frac{3.1}{2.7}$	2.8 cm.
.. 9:	2.6	$\frac{2.9}{2.8}$	3 cm.
.. 10:	2.2	$\frac{2.8}{2.5}$	2.9 cm.
.. 11:	2.1	$\frac{2.7}{2.3}$	2.6 cm.

Weiter oben liegt das Mark im Zentrum.

XI. Das Stämmchen hat ungefähr die Gestalt und Lage der Fig. 50a u. 50b. Die Querschnittnummern sind in Fig. a auf der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht: die Zahl vor dem Bruchstrich gibt in Fig. b den Zuwachs auf der linken Seite an.

Schnitt 1:	4.4	$\frac{3.3}{3.5}$	2.5 cm.
.. 2:	3.3	$\frac{2.7}{4.4}$	2.9 cm.
.. 3:	3	$\frac{2.5}{4.1}$	2.9 cm.
.. 4:	2.9	$\frac{2.6}{4}$	3 cm.
.. 5:	2.5	$\frac{2.9}{3.7}$	3.1 cm.
.. 6:	2.5	$\frac{2.8}{2.9}$	3.8 cm.
.. 7:	3	$\frac{3.4}{2.6}$	2.9 cm.
.. 8:	2.6	$\frac{3.4}{2.5}$	3 cm.
.. 9:	3.3	$\frac{2.7}{2.5}$	2.4 cm.
.. 10:	2.9	$\frac{2.6}{2.5}$	2.5 cm.

XII. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 51.

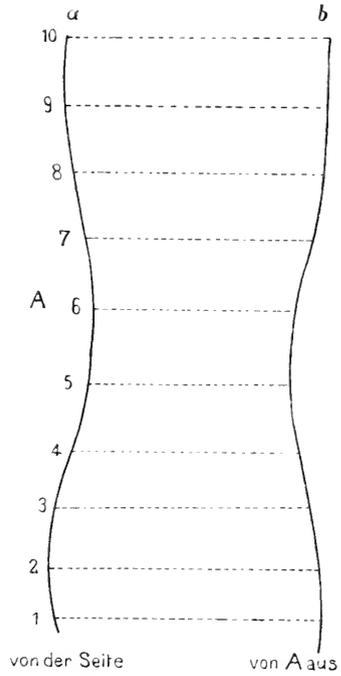


Fig. 50.

Schnitt 2:	2.2	$\frac{2.1}{3.4}$	2.3 cm.
.. 3:	2.3	$\frac{2.2}{2.4}$	2.2 cm.
.. 4:	2	$\frac{2.7}{1.9}$	2.1 cm.
.. 5:	2.4	$\frac{2.7}{1.9}$	2.3 cm.
.. 6:	2	$\frac{2.9}{1.9}$	2 cm.
.. 7:	2	$\frac{2.6}{1.7}$	2 cm.
.. 8:	1.9	$\frac{1.9}{1.8}$	2.1 cm.
.. 9:	1.7	$\frac{1.7}{2.3}$	1.7 cm.
.. 10:	1.5	$\frac{1.4}{2.4}$	1.5 cm.
.. 11:	1.5	$\frac{2.4}{1.1}$	1.5 cm.

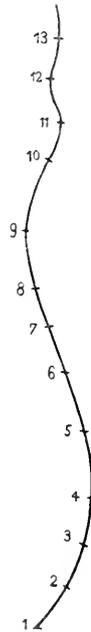


Fig. 51.

Schnitt 12: $1,6 \begin{matrix} 1,5 \\ 1,9 \end{matrix} 1,5$ cm.
 .. 13: $1,4 \begin{matrix} 1,9 \\ 1,4 \end{matrix} 1,6$ cm.

XIII. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 52.

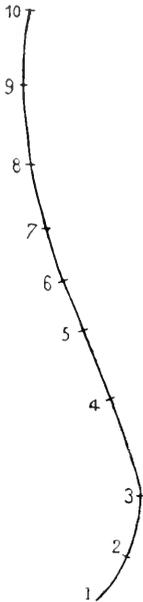


Fig. 52.

Schnitt 2: $2,4 \begin{matrix} 2,2 \\ 3,3 \end{matrix} 3,2$ cm.
 .. 3: $2,1 \begin{matrix} 2,8 \\ 2,5 \end{matrix} 2,5$ cm.
 .. 4: $1,7 \begin{matrix} 3,5 \\ 2 \end{matrix} 2,4$ cm.
 .. 5: $1,8 \begin{matrix} 3,6 \\ 1,7 \end{matrix} 2,5$ cm.
 .. 6: $1,8 \begin{matrix} 3,6 \\ 1,8 \end{matrix} 2,3$ cm.
 .. 7: $1,9 \begin{matrix} 2,5 \\ 1,7 \end{matrix} 2,2$ cm.
 .. 8: $1,9 \begin{matrix} 1,8 \\ 2,9 \end{matrix} 1,8$ cm.
 .. 9: $2,1 \begin{matrix} 2 \\ 2,2 \end{matrix} 1,8$ cm.
 .. 10: $1,9 \begin{matrix} 2 \\ 2 \end{matrix} 1,9$ cm.

XIV. Das Stämmchen gabelt sich oben in zwei annähernd gleich starke Äste, von denen der eine ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 53 besitzt.

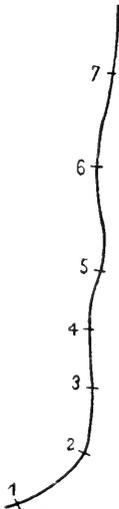


Fig. 53.

Schnitt 1: $1,9 \begin{matrix} 1,2 \\ 5,3 \end{matrix} 2,2$ cm,
 .. 2: $2,4 \begin{matrix} 1,8 \\ 3,3 \end{matrix} 1,8$ cm,
 .. 3: $2 \begin{matrix} 2,4 \\ 2,4 \end{matrix} 2,2$ cm,
 .. 4: $2,3 \begin{matrix} 2,2 \\ 2,2 \end{matrix} 1,7$ cm,
 .. 5: $2,4 \begin{matrix} 1,9 \\ 1,6 \end{matrix} 1,4$ cm,
 .. 6: $1,8 \begin{matrix} 1,7 \\ 1,9 \end{matrix} 1,7$ cm,
 .. 7: $1,6 \begin{matrix} 1,7 \\ 1,6 \end{matrix} 1,3$ cm.

XV. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 54a u. 54b. Die Querschnittsnummern sind in Fig. 54a auf

der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht; die Zahl vor dem Bruchstrich gibt in Fig. 54b den Zuwachs auf der linken Seite an.

Schnitt 1:	1.4	$\frac{1.5}{1.2}$	1.2 cm.
.. 2:	1.3	$\frac{1.6}{1}$	1.4 cm.
.. 3:	1.4	$\frac{1.4}{1.5}$	1.3 cm.
.. 4:	1.2	$\frac{0.9}{2}$	1.4 cm.
.. 5:	1.2	$\frac{1.2}{1.5}$	1.5 cm.
.. 6:	1.2	$\frac{1.7}{0.9}$	1.2 cm.
.. 7:	1.2	$\frac{1.7}{1}$	1.2 cm.
.. 8:	1.3	$\frac{1.5}{1.1}$	1.1 cm.
.. 9:	1.3	$\frac{1.3}{1.4}$	1.3 cm.
.. 10:	0.9	$\frac{1.4}{1}$	1.6 cm.
.. 11:	0.9	$\frac{1.2}{1}$	1.5 cm.
.. 12:	1	$\frac{1.4}{1}$	1.4 cm.
.. 13:	1.3	$\frac{1.4}{1.1}$	1.2 cm.

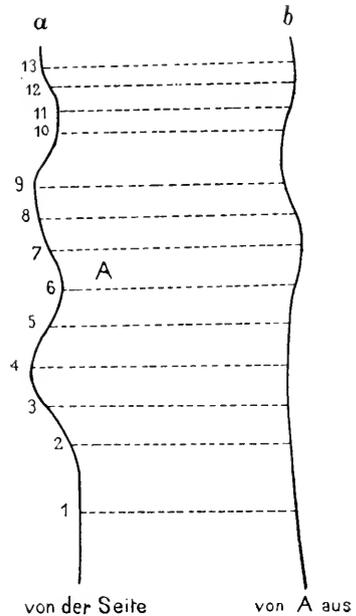


Fig. 54.

Picea excelsa DC.

I. Der Stamm steht an einem fast senkrecht abfallenden Hang und zeigt die in Fig. 55 angegebene Gestalt. Querschnitt 2 liegt 3 m über der Krümmung. Die Querschnittsnummern entsprechen immer dem Zähler.

Querschnitt 1:	$5 \frac{6}{10}$	7 cm.
.. 2:	$7.5 \frac{6}{6.5}$	6 cm.



Fig. 55.

II. Der Stamm steht an demselben Hang an einer etwas weniger steilen Stelle und zeigt die in Fig. 56 angegebene Gestalt. Die Querschnitte stehen in Entfernungen von je 1 m.



Fig. 56.

Querschnitt 1: $12 \frac{7}{11}$ 16 cm, der starke Zuwachs auf den Seiten ist durch 2 kräftige seitlich ansetzende Wurzeln bedingt.
 .. 2: $6 \frac{5}{17}$ 6,5 cm.
 .. 3: $6 \frac{5,5}{13}$ 8 cm.

III. Der Stamm steht in seinem unteren Teile vertikal, bildet dann eine ringförmige, in einer horizontalen Ebene verlaufende Krümmung und wendet sich von neuem annähernd der Vertikalen zu (siehe Fig. 57). Die Schnitte sind im Mittel etwa 5 cm voneinander entfernt. Die Querschnittsnummern stehen auf der Seite, die dem Zähler entspricht. Die Messungen wurden immer an der dem ältern Achsenstück angehörenden Schnittfläche ausgeführt, so daß also die Zahl vor dem Bruch den Zuwachs auf der nach außen gekehrten Seite des Ringes angibt.

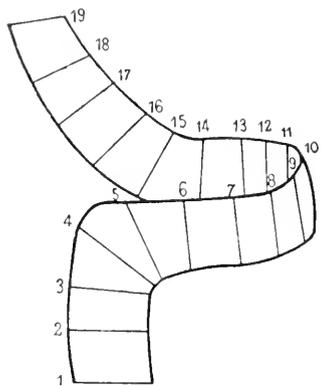


Fig. 57.

Schnitt 1: $2 \frac{1,8}{4,4}$ 2,4 cm.
 .. 2: $2 \frac{1,9}{4,9}$ 2,4 cm.
 .. 3: $2 \frac{2}{5,5}$ 2,4 cm.
 .. 4: $1,6 \frac{1,3}{8}$ cm, ein Seitenast machte die Bestimmung des Zuwachses auf der Innenseite unmöglich.
 .. 5: $1,5 \frac{0,8}{8,6}$ 1,5 cm.
 .. 6: $1,5 \frac{0,9}{7,9}$ 1,5 cm.
 .. 7: $2 \frac{1}{7}$ 1,8 cm.
 .. 8: $2 \frac{1}{6,1}$ 2,2 cm.
 .. 9: $2,5 \frac{1,3}{5,9}$ 2,2 cm.

Schnitt 10:	$2 \frac{1.7}{4.2}$	3.1 cm.
.. 11:	$2.6 \frac{1.3}{3.8}$	1.7 cm.
.. 12:	$2.4 \frac{1.5}{3.4}$	1.9 cm.
.. 13:	$2.7 \frac{1.9}{4.8}$	2.6 cm.
.. 14:	$3 \frac{2.1}{4.4}$	2.3 cm.
.. 15:	$2.8 \frac{2.5}{4.3}$	2.4 cm.
.. 16:	$2.5 \frac{3.3}{3.6}$	2.6 cm.
.. 17:	$2.6 \frac{3.1}{3.2}$	3 cm.
.. 18:	$2.6 \frac{3}{2.8}$	3 cm.
.. 19:	$2.4 \frac{2.9}{2.8}$	2.6 cm.

Das Mark ist somit in dem horizontalen Stammstück der Oberseite sehr stark genähert; die Exzentrizität in der hierzu senkrechten Ebene ist nicht kräftig ausgesprochen, die meisten Schnitte zeigen das Mark der Innenseite genähert, doch kommt auch der entgegengesetzte Fall vor.

IV. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 58a u. 58b. Die Querschnittsnummern sind in Fig. 58a auf der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht: die Zahl vor dem Bruchstrich gibt in Fig. 58b den Zuwachs auf der linken Seite an. Auf der Strecke 0—4 war das Stämmchen verletzt.

- Schnitt 0: sehr stark hypoplastisch.
 .. 1: stark hypoplastisch.
 .. 2: " "
 .. 3: hypoplastisch.
 .. 4: Mark annähernd im Zentrum.
 .. 5: $1.8 \frac{2.5}{1.6}$ 1.6 cm.

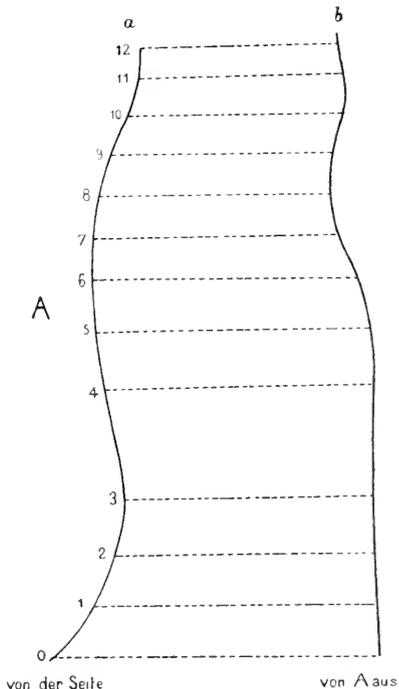


Fig. 58.

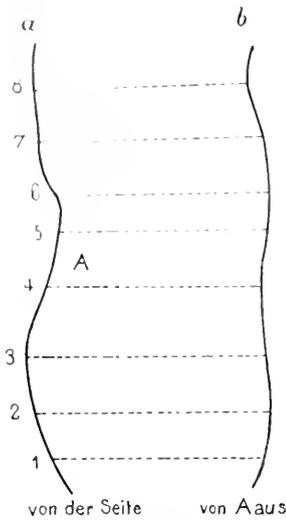


Fig. 59.

Schnitt 6:	1,6	$\frac{2,2}{1,5}$	1,7 cm.
..	7:	1,5	$\frac{2}{1,4}$ 1,9 cm.
..	8:	1,4	$\frac{2,3}{1}$ 1,9 cm.
..	9:	1,6	$\frac{1,4}{1,9}$ 1,7 cm.
..	10:	1	$\frac{1,2}{1,8}$ 2 cm.
..	11:	1,5	$\frac{1,4}{1,5}$ 1,4 cm.
..	12:	1,6	$\frac{1,3}{1,5}$ 1,2 cm.

Zähler entspricht, die Zahl vor dem Bruchstrich gibt in Fig. 59b den Zuwachs auf der linken Seite an.

V. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 59a und 59b. Die Querschnittsnummern sind in Fig. 59a auf der Seite angebracht, die dem

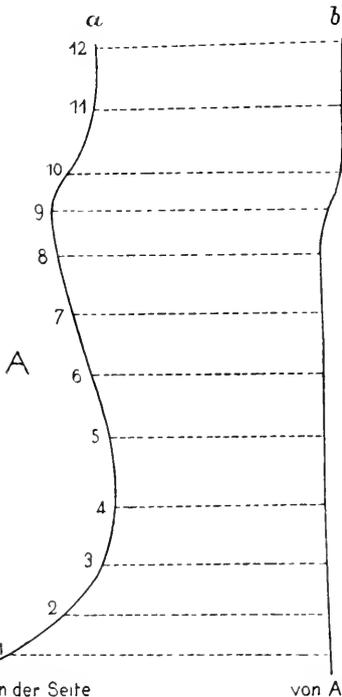


Fig. 60.

Schnitt 1:	1,7	$\frac{2,9}{1,9}$	2,2 cm.
..	2:	2	$\frac{2,5}{1,9}$ 2 cm.
..	3:	2	$\frac{2,1}{1,9}$ 2 cm.
..	4:	1,9	$\frac{1,6}{2,4}$ 2 cm.
..	5:	1,7	$\frac{2,5}{1,4}$ 1,9 cm.
..	6:	1,5	$\frac{2,5}{1,4}$ 1,7 cm.
..	7:	1,9	$\frac{2,2}{1,5}$ 1,5 cm.
..	8:	1,4	$\frac{1,5}{1,6}$ 1,7 cm.

VI. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 60a u. 60b. Die Querschnittsnummern sind in Fig. 60a auf der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht; die Zahl vor dem Bruchstrich gibt in Fig. 60b den Zuwachs auf der linken Seite an.

Schnitt 1:	$2 \frac{1,5}{3,3}$	2 cm.
.. 2:	$1,8 \frac{1,3}{3,3}$	2 cm.
.. 3:	$2,2 \frac{1,5}{2,5}$	2 cm.
.. 4:	$1,9 \frac{2}{2}$	1,8 cm.
.. 5:	$1,7 \frac{2,2}{1,6}$	1,5 cm.
.. 6:	$1,5 \frac{2,2}{1,6}$	1,8 cm.
.. 7:	$1,7 \frac{2}{1,6}$	1,5 cm.
.. 8:	$1,3 \frac{1,5}{2,1}$	2 cm.
.. 9:	$1,7 \frac{1,3}{2,6}$	1,5 cm.
.. 10:	$1,6 \frac{1,2}{2,3}$	1,4 cm.
.. 11:	$1,3 \frac{1,7}{1,6}$	1,7 cm.
.. 12:	$1,5 \frac{1,6}{1,3}$	1,3 cm.

Abies pectinata DC.

I. Das Stämmchen zeigt die in Fig. 61 angegebene Krümmung.

Schnitt 1:	$1,5 \frac{1,6}{1,7}$	1,6 cm.
.. 2:	$1,2 \frac{1,2}{1,3}$	1,2 cm.
.. 3:	$1,1 \frac{1,3}{0,9}$	1 cm.
.. 4:	$1,1 \frac{1,1}{1}$	1 cm.
.. 5:	$0,9 \frac{1}{0,9}$	1 cm.



Fig. 61.

II. Das Stämmchen zeigt die in Fig. 62 angegebene Krümmung.

Schnitt 1:	$2,2 \frac{2}{2,5}$	2,1 cm.
.. 2:	$2 \frac{2}{3}$	2 cm.
.. 3:	$2 \frac{2,3}{2,2}$	2,3 cm.

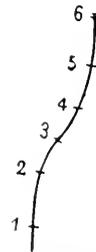


Fig. 62.

Schnitt 4:	$2,1 \frac{2,5}{1,9}$	1,9 cm.
„ 5:	$2 \frac{2,4}{1,9}$	2 cm.
„ 6:	$1,7 \frac{2,1}{1,9}$	1,9 cm.

Fagus sylvatica L.

I. Der Stamm hat die Gestalt von Fig. 63. Die Entfernung des Querschnittes 1 von Querschnitt 2 beträgt 1 m., die Entfernung der Schnitte 2 und 3 beträgt 0,5 cm.



Fig. 63.

Querschnitt 1:	60	$\frac{61}{55}$	51 cm.
„ 2:	50	$\frac{40}{40}$	48 cm.
„ 3:	44	$\frac{64}{35}$	48 cm.

II. Der untere Teil des an einem starken Stocke seitlich angewachsenen Stämmchens hat die Gestalt von Fig. 64: das Mark nimmt ungefähr die Lage der punktierten Linie ein.

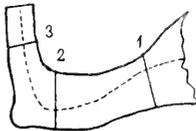


Fig. 64.

Querschnitt 1:	11	$\frac{10}{20}$	11 cm.
„ 2:	8	$\frac{19}{11}$	10 cm.
„ 3:	8	$\frac{10}{10}$	7 cm.

III. Zwei horizontale Äste, die von demselben Stamm ausgehend, in derselben Richtung, beinahe parallel nebeneinander verliefen, zeigten die folgenden Zuwachsgrößen:

Ast 1:	$3 \frac{3,5}{3,5}$	3,5 cm.	Astbasis,
„ 1:	$2,3 \frac{2,3}{3,2}$	2,5 cm.	30 cm über Astbasis,
„ 1:	$3 \frac{2,5}{3}$	2 cm,	1,5 m „ „
„ 2:	$3 \frac{3}{2,5}$	2,5 cm,	Astbasis,
„ 2:	$2,5 \frac{3}{2}$	2,4 cm,	30 cm über Astbasis,
„ 2:	$3 \frac{3}{2,5}$	2,5 cm,	1,5 m „ „

Von den beiden gleich starken und gleich gerichteten Ästen ist somit der eine hypo-, der andere epinastisch.

IV. Zwei Stämme IV und V (Fig. 65) stehen an einem Hange dicht nebeneinander, sie berühren sich in horizontaler Richtung.

	Querschnitt 1:	20	$\frac{26}{18}$	12 cm.
V.	"	1:	$\frac{27.5}{12}$	17 cm.
	"	2:	$\frac{21.5}{7.5}$	9.5 cm.

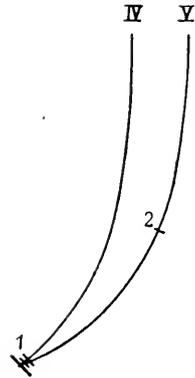


Fig. 65.

An den Seiten 12 (Stamm IV) und 13 (Stamm V) ist der Zuwachs geringer, weil infolge von Raummangel ein weiteres Dickenwachstum unmöglich war.

VI. der Stamm hat ungefähr die Gestalt von Fig. 65 (IV), nur ist die Krümmung schwächer.

	Querschnitt 1:	8	$\frac{12.5}{5.5}$	9 cm. Stammbasis.
"	2:	6.5	$\frac{7}{6.5}$	7.5 cm. 1 m über der Stammbasis.

VII. Der Stamm hat ungefähr die Gestalt von Fig. 65 (V).

	Querschnitt 1:	10	$\frac{13.5}{8.7}$	10.6 cm. Stammbasis.
"	2:	8	$\frac{10}{8}$	8 cm, 1 m über der Stammbasis.

VIII. Der Stamm steht an einem beinahe senkrecht abfallenden Hang und zeigt ungefähr die in Fig. 66 angegebene Krümmung.

	Querschnitt 1:	16	$\frac{23.5}{7.5}$	13 cm.
"	2:	9.5	$\frac{22.5}{4.5}$	8 cm.
"	3:	10.5	$\frac{15}{7}$	11.5 cm.
"	4:	10.5	$\frac{16}{5.5}$	11 cm.
"	5:	9	$\frac{13}{7.5}$	10.5 cm.
"	6:	10	$\frac{10}{11}$	11 cm.

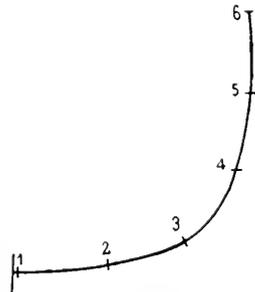


Fig. 66.

An der starken Biegung und im horizontalen Teile ist das Stammstück deutlich epinastisch; ein ähnliches Verhalten zeigten auch die Stämme IV, V, VI und VII.

IX. Ast, mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30° bildend.

Querschnitt 1:	36	$\frac{43}{35}$	42 cm. Astbasis.
.. 2:	20	$\frac{23}{20}$	19 cm. 1 m über der Astbasis.
.. 3:	17	$\frac{18}{18}$	20 cm. 2 m " " "
.. 4:	14	$\frac{20}{15}$	20 cm. 3 m " " "
.. 5:	16	$\frac{18}{14}$	14 cm. 4 m " " "

Alle Querschnitte sind epinastisch, ausgenommen Schnitt 3, der oben und unten gleich stark ist.

X. Ein ca. 25 m langer, vertikaler Stamm, der unten plötzlich in horizontale Richtung umbog, um an den Hauptstamm anzusetzen, zeigte an dem kurzen, horizontalen Stück folgende Durchmesser:

vertikaler Durchmesser: 51 cm.
horizontaler " " 40 cm.

XI. Ast 1 mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 10° bildend.

Schnitt 1:	4,5	$\frac{4,5}{3,5}$	3,5 cm. Astbasis.
.. 2:	3,6	$\frac{3}{3}$	3,2 cm. 1 m über der Astbasis.
.. 3:	3,7	$\frac{2,7}{3,1}$	2,5 cm. 2 m " " "
.. 4:	3,5	$\frac{2,5}{3,6}$	3 cm. 3 m " " "
.. 5:	2,5	$\frac{2,5}{2}$	2 cm. 4 m " " "
.. 6:	2,6	$\frac{1,7}{1,7}$	1,5 cm. 5 m " " "

Ast 2 mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30° bildend.

Schnitt 1:	7,5	$\frac{7,5}{7}$	8,5 cm. Astbasis.
.. 2:	7	$\frac{6,8}{8,5}$	7,7 cm. 1 m über der Astbasis.
.. 3:	5,5	$\frac{6,5}{5}$	5 cm. 2 m " " "
.. 4:	4,5	$\frac{4,7}{4,4}$	4 cm. 3 m " " "
.. 5:	4,5	$\frac{4,5}{4}$	4 cm. 4 m " " "

- Schnitt 6: $4.2 \frac{4}{3.5}$ 4 cm. 5 m über der Astbasis,
 .. 7: $3.7 \frac{3.7}{4}$ 3.7 cm. 6 m " " "
 .. 8: $3 \frac{3}{4}$ 3 cm. 7 m " " "

Ast 3 hat ungefähr die in Fig. 67 angegebene Gestalt. Die Querschnittsnummern sind auf der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht.

- Schnitt 1: $8 \frac{6.5}{5}$ 5 cm. Astbasis.
 .. 2: $6.5 \frac{7.5}{4.5}$ 4 cm. 1 m über der Astbasis,
 .. 3: $7.5 \frac{4.5}{6.5}$ 3.5 cm. 2 m " " "
 .. 4: $5.5 \frac{5.2}{4.7}$ 3.7 cm. 3 m " " "
 .. 5: $4.7 \frac{3.5}{5.2}$ 4.3 cm. 4 m " " "
 .. 6: $4 \frac{2.7}{4.5}$ 3 cm. 5 m " " "

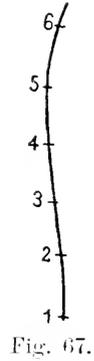


Fig. 67.

Der Ast wies noch andere kleinere Krümmungen auf, die durch das exzentrische Wachstum möglichst ausgeglichen werden.

Ast 4 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45°.

- Ast 4: $2.5 \frac{2.5}{2.5}$ 2.5 cm. Astbasis.

Ast 5 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45°.

- Ast 5: $5 \frac{5}{4.7}$ 5 cm. Astbasis.

- .. 5: $5 \frac{4.2}{4.7}$ 4.3 cm. 1 m über der Astbasis.

Der Ast ist somit unten epinastisch, weiter oben hyp-nastisch.

Ast 6 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30°.

- Schnitt 1: $7.5 \frac{6.5}{6}$ 5.7 cm. Astbasis.
 .. 2: $5.7 \frac{7}{4.3}$ 4.7 cm. 1 m über der Astbasis.
 .. 3: $5.5 \frac{2.5}{3.5}$ 4.7 cm. 2 m " " "
 .. 4: $5 \frac{4.5}{4.5}$ 4.5 cm. 3 m " " "

Der Ast ist im unteren Teile epinastisch, im oberen Teile sind beide Seiten gleich entwickelt.

Ast 7 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 10° .

Ast 7: $3 \frac{3}{3}$ 3 cm. Astbasis.

Ast 8 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45° .

Ast 8: $4.7 \frac{3.7}{4.2}$ 4 cm. Astbasis.

.. 8: $3.5 \frac{3}{3.5}$ 3 cm. 1 m über der Astbasis.

Der Ast ist hyponastisch.

XII. Ast 1 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45° .

Schnitt 1: $4.2 \frac{5.3}{3.2}$ 3.8 cm. Astbasis.

.. 2: $3.2 \frac{3}{3.9}$ 3.5 cm. 1 m über der Astbasis.

.. 3: $3 \frac{2.8}{3}$ 3 cm. 2 m

.. 4: $2.5 \frac{2.5}{2.5}$ 3 cm. 3 m

Der Ast zeigt teils Epi-, teils Hyponastie.

Ast 2 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 68.

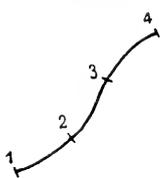


Fig. 68.

Schnitt 1: $4.5 \frac{4.5}{5}$ 5 cm. Astbasis.

.. 2: $4.5 \frac{3.5}{3.7}$ 3.5 cm. 1 m über der Astbasis.

.. 3: $4.3 \frac{3.5}{3}$ 3.5 cm. 2 m

.. 4: $3.5 \frac{4}{2.5}$ 3.5 cm. 3 m

Der Ast ist teils hypo-, teils epinastisch.

Ast 3 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 69.

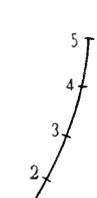


Fig. 69.

Schnitt 1: $5.5 \frac{4.5}{5.5}$ 4.5 cm. Astbasis.

.. 2: $4 \frac{3.5}{4.5}$ 4 cm. 1 m über der Astbasis.

.. 3: $4.5 \frac{4}{3.5}$ 3.5 cm. 2 m

.. 4: $3.5 \frac{3.5}{4}$ 3.2 cm. 3 m

.. 5: $3 \frac{2.5}{3.5}$ 2.5 cm. 4 m

Der Ast ist hyponastisch mit Ausnahme von Schnitt 3.

Ast 4 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 10°.

Ast 4: $3 \frac{2.2}{3.5} 2.7$ cm. Astbasis.

Ast 5 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30°.

Ast 5: $1.7 \frac{2}{2} 2.5$ cm. Astbasis.

Ast 6 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30°.

Ast 6: $3 \frac{2.5}{2} 2$ cm. Astbasis.

Ast 7 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 70.

Schnitt 1: $6.2 \frac{4}{4.5} 3.8$ cm. Astbasis.

.. 2: $4.3 \frac{5}{3.8} 3.5$ cm. 1 m über der Astbasis.

.. 3: $3.5 \frac{4.5}{3.5} 3.4$ cm. 2 m " " "

.. 4: $2.8 \frac{3.7}{3.5} 3.2$ cm. 3 m " " "

.. 5: $2 \frac{2}{2.5} 2.5$ cm. 4 m " " "



Fig. 70.

Ast 8 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 20°.

Schnitt 1: $6.5 \frac{7.3}{7} 8.5$ cm. Astbasis.

.. 2: $7.5 \frac{6.7}{4.5} 5$ cm. 1 m über der Astbasis.

.. 3: $4 \frac{4}{4} 4$ cm. 2 m " " "

.. 4: $3 \frac{3.2}{3.2} 3.5$ cm. 3 m " " "

.. 5: $3 \frac{2.5}{2.5} 2$ cm. 4 m " " "

Bei ungleichseitiger Ausbildung der Ober- und Unterseite ist Epinastie vorhanden.

Ast 9 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30°.

Schnitt 1: $3.5 \frac{4}{3} 4$ cm. Astbasis.

.. 2: $3.5 \frac{3.3}{3} 3$ cm. 1 m über der Astbasis.

.. 3: $2.5 \frac{3}{2.5} 2.5$ cm. 2 m " " "

Ast 10 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45°.

Ast 10: $2.5 \frac{3}{2} 2$ cm. Astbasis.

Die Äste 9 und 10 sind epinastisch.

XIII. Die Äste 1 bis 11 bilden mit der Vertikalen Winkel von ca. 45° .

- Ast 1: $4 \frac{4,5}{4}$ 4,5 cm, Astbasis.
- .. 2: $4 \frac{4}{3,5}$ 4 cm, ..
- .. 3: $5,5 \frac{5,5}{5}$ 5 cm, ..
- .. 3: $4 \frac{5,2}{3,3}$ 3 cm, 1 m über der Astbasis.
- .. 3: $4,5 \frac{4,5}{3}$ 3 cm, 2 m
- .. 4: $\frac{3,2}{2,8}$ 2,5 cm, Astbasis.
- .. 5: $4 \frac{4,5}{3,7}$ 4 cm, ..
- .. 5: $3,5 \frac{3,5}{3,5}$ 3,5 cm, 1 m über der Astbasis.
- .. 6: $3,5 \frac{3,5}{3,5}$ 3,5 cm, Astbasis.
- .. 7: $2,5 \frac{3}{2,5}$ 2,5 cm, ..
- .. 8: $2,7 \frac{2,5}{2}$ 2,5 cm, ..
- .. 9: $3,2 \frac{3,2}{2,9}$ 3 cm, ..
- .. 10: $2,3 \frac{3}{2,5}$ 2,8 cm, ..
- .. 11: $3,8 \frac{3,8}{2,8}$ 2 cm, ..

Ast 12 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 10° .

- Ast 12: $3 \frac{3}{3,8}$ 3 cm, Astbasis.

Ast 13 beinahe horizontal.

- Ast 13: $2,7 \frac{2,5}{2,5}$ 3 cm, Astbasis.

Ast 14 mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 20° bildend.

- Ast 14: $6,3 \frac{6,8}{6,5}$ 6 cm, Astbasis.

Ast 15 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 71.

- Ast 15. Schnitt 1: $12 \frac{9,5}{10}$ 7,5 cm, Astbasis.
- .. 2: $5 \frac{5}{5}$ 4 cm,

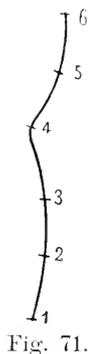


Fig. 71.

- Schnitt 3: $4 \frac{4,8}{4,8} 5,5$ cm.
 .. 4: $3,5 \frac{5,5}{3} 6$ cm.
 .. 5: $4,5 \frac{3}{5} 3$ cm.
 .. 6: $3,5 \frac{4}{3} 4$ cm.

XIV. Das Stammstück zeigt ungefähr die Gestalt der Fig. 72 a u. b. Das Mark hat annähernd die durch die punktierte Linie angegebene Lage. Die Querschnittsnummern stehen auf der Seite, die dem Zähler entspricht. Die Distanz der Schnitte beträgt ca. 10 cm.

- Schnitt 1: $2,5 \frac{2,1}{2,6} 2,4$ cm.
 .. 2: $2,1 \frac{1,6}{3,3} 2,2$ cm.
 .. 3: $4 \frac{2,2}{2,4} 1,6$ cm.
 .. 4: $2 \frac{4}{1,4} 1,8$ cm.
 .. 5: $2 \frac{2,6}{2} 2,4$ cm.

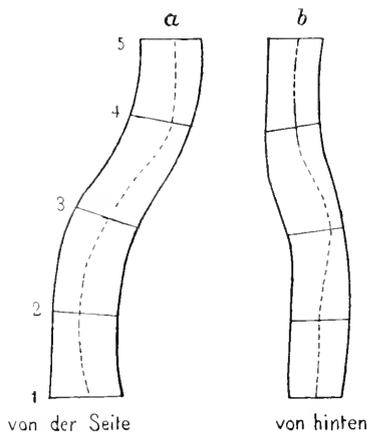


Fig. 72.

XV. Ast 1 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 73. Distanz der Schnitte 1 m, zwischen 2 und 3 nur 50 cm.

- Schnitt 1: $4,3 \frac{3,8}{3} 3,5$ cm,
 .. 2: $3,2 \frac{3}{3,5} 3,2$ cm,
 .. 3: $3 \frac{4}{2,8} 3,2$ cm.
 .. 4: $3 \frac{3}{2,7} 2,5$ cm.



Fig. 73.

Ast 2 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 74.

- Schnitt 1: $5,5 \frac{8}{5} 6$ cm.
 .. 2: $4,5 \frac{5,2}{5,5} 6,2$ cm.
 .. 3: $5,5 \frac{5,8}{4,5} 5$ cm.

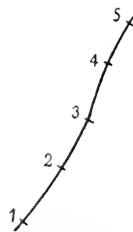


Fig. 74.

Schnitt 4: $4,5 \frac{5}{4} 4$ cm.

.. 5: $2,7 \frac{3,3}{3,2} 3,5$ cm.

Ast 3 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 75. Distanz der Schnitte 3, 4, 5 und 6 je 20 cm, der übrigen Schnitte 1 m.

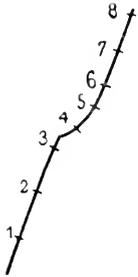


Fig. 75.

Schnitt 1: $4,5 \frac{5}{4} 4,5$ cm.

.. 2: $4,2 \frac{4,8}{3,8} 4,5$ cm.

.. 3: $3,5 \frac{4,8}{3,5} 4,5$ cm.

.. 4: $3,5 \frac{6}{3} 4$ cm.

.. 5: $3,5 \frac{6}{2,7} 3,5$ cm.

.. 6: $3,2 \frac{5,5}{2,5} 3,8$ cm.

.. 7: $3,4 \frac{4,8}{2,5} 3,2$ cm.

.. 8: $3,5 \frac{3,8}{2,5} 2,8$ cm.

Ast 4 bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 30°.

Schnitt 1: $4 \frac{4,5}{4} 3,5$ cm. Astbasis.

XVI. Der Ast hat ungefähr die Gestalt von Fig. 76. Distanz der Schnitte ca. 5 cm.

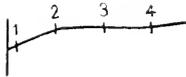


Fig. 76.

Schnitt 1: $1,3 \frac{1,4}{1,8} 1,3$ cm.

.. 2: $1,3 \frac{1,4}{1,8} 1,4$ cm.

.. 3: $1,3 \frac{1,8}{1,4} 1,5$ cm.

Schnitt 4: $1,9 \frac{1,8}{1,2}$ cm. ein Seitenzweig machte die Messung der rechten Seite unmöglich.

Der Ast ist teils hypo-, teils epinastisch.

XVII. Ast 1 hat die Gestalt von Fig. 77.

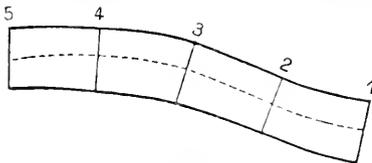


Fig. 77.

Schnitt 1: $5,7 \frac{4,5}{5,8} 5,5$ cm. Astbasis.

.. 2: $4,6 \frac{5,2}{5,2} 6,5$ cm.

.. 3: $4,9 \frac{4}{6,1} 4,8$ cm.

- Schnitt 4: $4,6 \frac{4,4}{5,6}$ 5,2 cm.
 .. 5: $4,8 \frac{4,3}{3,7}$ 5 cm.

Das Mark hat ungefähr die durch die punktierte Linie angegebene Lage.

Ast 2 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 78.

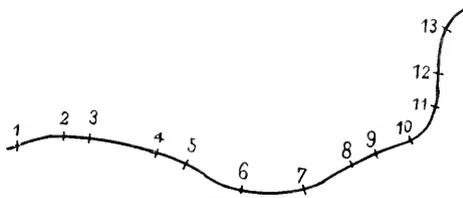


Fig. 78.

- Schnitt 1: $6,5 \frac{3,5}{3,5}$ 2,6 cm.
 .. 2: $3,6 \frac{3,4}{4,1}$ 4 cm.
 .. 3: $4 \frac{4}{3,5}$ 4 cm.
 .. 4: $3,5 \frac{4,4}{2,9}$ 4,2 cm.
 .. 5: $3,2 \frac{4}{3,7}$ 4,2 cm.
 .. 6: $2,7 \frac{5,8}{2}$ 3 cm.
 .. 7: $2,5 \frac{4,8}{2}$ 3,5 cm.
 .. 8: $2,5 \frac{4,5}{2}$ 4 cm.
 .. 9: $2,9 \frac{4,5}{2,5}$ 3,8 cm.
 .. 10: $2,8 \frac{3,8}{2,5}$ 4 cm.
 .. 11: $2,3 \frac{3,5}{2,1}$ 2,5 cm.
 .. 12: $2,6 \frac{3,3}{2,5}$ 2,6 cm.
 .. 13: $2,2 \frac{2,9}{1,9}$ 1,9 cm.

Ast 3 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 79.

- Schnitt 1: $6 \frac{5,7}{5}$ 5,7 cm. Astbasis.

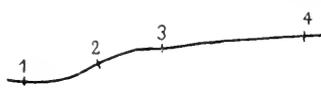


Fig. 79.

- Schnitt 2: $5 \frac{5}{7} 6$ cm.
 .. 3: $6,4 \frac{4,4}{5,9} 5,5$ cm.
 .. 4: $4,4 \frac{5,6}{3,8} 5$ cm.

Ast 4 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 80.

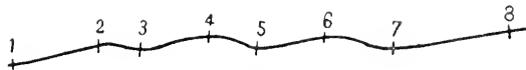


Fig. 80.

- Schnitt 1: $5,5 \frac{5,3}{6} 5,3$ cm. Astbasis,
 .. 2: $3,8 \frac{2,5}{4,8} 3,5$ cm.
 .. 3: $3,8 \frac{4}{3,3} 3,8$ cm.
 .. 4: $4,7 \frac{3,3}{4,5} 3,2$ cm.
 .. 5: $3,5 \frac{4,3}{3,8} 3,7$ cm.
 .. 6: $4,1 \frac{3,4}{3,7} 3,5$ cm.
 .. 7: $3,1 \frac{5,1}{2,5} 3,9$ cm.
 .. 8: $3,3 \frac{4,3}{2,8} 3,1$ cm.

Ast 5 ist nach oben geneigt, ziemlich gerade und bildet mit der Vertikalen einen Winkel von ca. 45°.

- Schnitt 1: $6,5 \frac{4,4}{5,3} 5,3$ cm. Astbasis.
 .. 2: $5 \frac{4,8}{4} 4,5$ cm. 1 m über der Astbasis.
 .. 3: $5,8 \frac{4,2}{3,5} 3,9$ cm. 2 m

Ast 6 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 81.

- Schnitt 1: $5 \frac{3}{4} 3,5$ cm. Astbasis.

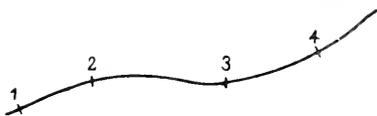


Fig. 81.

- Schnitt 2: $4 \frac{3,5}{3,2} 4$ cm.
 .. 3: $4,5 \frac{3}{3} 3,5$ cm.
 .. 4: $2,5 \frac{2}{2,9} 3,2$ cm.

Ast 6 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 82.

- Schnitt 1: $3.2 \frac{3}{3.7}$ 3.2 cm, Astbasis.
 .. 2: $2.5 \frac{3}{2.5}$ 3.5 cm.
 .. 3: $3.5 \frac{3.3}{2.7}$ 2.8 cm.
 .. 4: $2.1 \frac{2.8}{2.6}$ 4.4 cm.
 .. 5: $2.7 \frac{4}{2.2}$ 2.8 cm.

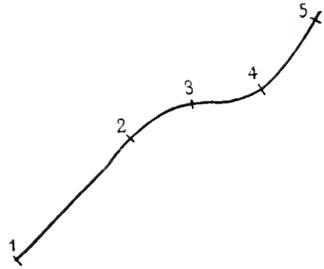


Fig. 82.

XVIII. Ast 1 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 83.

- Schnitt 1: $4.4 \frac{6}{4.6}$ 3.9 cm, Astbasis.
 .. 2: $3.2 \frac{3.8}{4.6}$ 4 cm.
 .. 3: $3 \frac{2.8}{2.6}$ 3.3 cm.

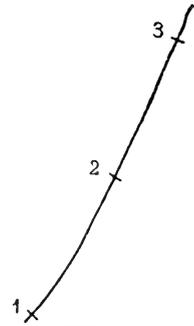


Fig. 83.

Ast 2 hat ungefähr die Gestalt von Fig. 84.

- Schnitt 1: $5.4 \frac{3.8}{5.3}$ 4.6 cm, Astbasis.
 .. 2: $5.4 \frac{4}{6.8}$ 4.2 cm.
 .. 3: $4.9 \frac{4.7}{4.5}$ 4.4 cm,
 .. 4: $3.9 \frac{3.8}{5}$ 4 cm.
 .. 5: $3 \frac{4.1}{3.8}$ 3.5 cm.
 .. 6: $2.9 \frac{4.2}{3.2}$ 3.3 cm,
 .. 7: $2.8 \frac{3.2}{3.2}$ 2.8 cm.

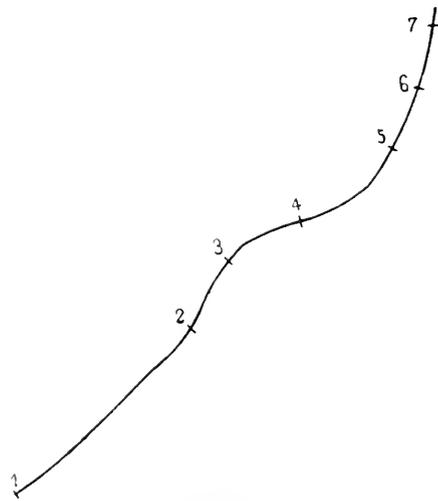


Fig. 84.

XIX. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 85a u. 85b. Die Querschnittsnummern sind in Fig. 85a auf der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht; die Zahl vor dem Bruchstrich gibt in Fig. 85b den Zuwachs auf der linken Seite an.

in Fig. 85b den Zuwachs auf der

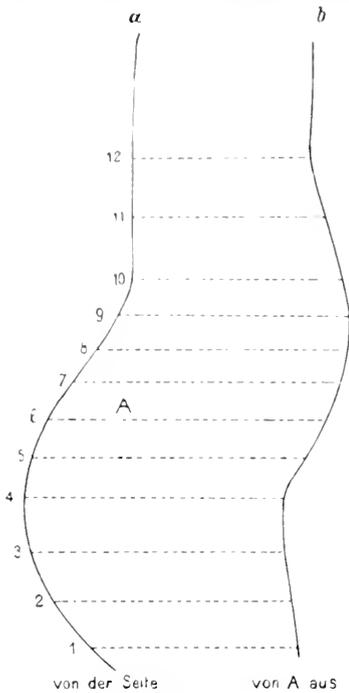


Fig. 85.

Schnitt 1:	4,7	$\frac{2,5}{3,1}$	2,6 cm.
.. 2:	3	$\frac{2,5}{1,4}$	4,3 cm.
.. 3:	3	$\frac{2,5}{4,6}$	4,1 cm.
.. 4:		$\frac{2,3}{4,9}$	Ast cm.
.. 5:	4,2	$\frac{2,1}{4}$	2,1 cm.
.. 6:	3,5	$\frac{2,9}{2,9}$	2,5 cm.
.. 7:	3,6	$\frac{2,6}{3,2}$	2,5 cm.
.. 8:	3,5	$\frac{3,1}{2,9}$	2,6 cm.
.. 9:	3,1	$\frac{3,3}{2,7}$	3,2 cm.
.. 10:	3,3	$\frac{3,5}{2}$	2 cm.
.. 11:	3,1	$\frac{2,5}{2,5}$	2,9 cm.
.. 12:	2,8	$\frac{2,1}{2,2}$	3 cm.

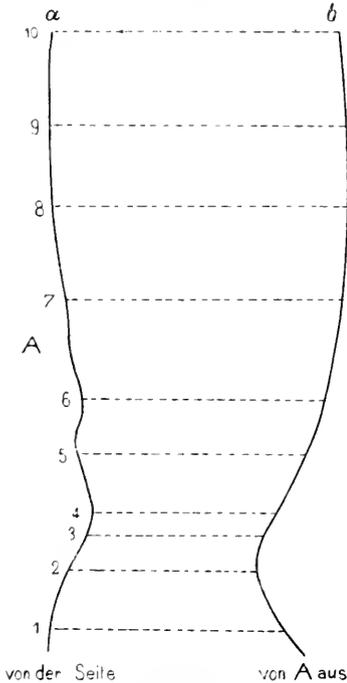


Fig. 86.

XX. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 86a und 86b. Die Querschnittsnummern sind in Fig. 86a auf der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht; die Zahl vor dem Bruchstrich gibt in Fig. 86b den Zuwachs auf der linken Seite an.

Schnitt 1:	1,7	$\frac{2,7}{1,5}$	2,6 cm.
.. 2:	2	$\frac{2,2}{1,7}$	2,5 cm.
.. 3:	2	$\frac{2,1}{1,8}$	2,1 cm.
.. 4:	1,9	$\frac{2,4}{1,6}$	1,5 cm.
.. 5:	2	$\frac{1,9}{1,6}$	1,5 cm.
.. 6:	1,7	$\frac{2}{1,5}$	1,7 cm.

- Schnitt 7: $1.8 \frac{1.6}{1.6}$ 1.5 cm.
 .. 8: $1.5 \frac{1.6}{1.6}$ 1.6 cm.
 .. 9: $1.8 \frac{1.5}{1.4}$ 1.2 cm.
 .. 10: $1.4 \frac{1.5}{1.5}$ 1.5 cm.

XXI. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 87.

- Schnitt 1: $3.5 \frac{3.9}{3}$ 3.2 cm.
 .. 2: $3.5 \frac{3.9}{2.5}$ 3.2 cm.
 .. 3: $3 \frac{4}{2}$ 3 cm.
 .. 4: $2.5 \frac{3.5}{2}$ 2.3 cm.
 .. 5: $2.2 \frac{2.9}{2}$ 2.5 cm.
 .. 6: $2.3 \frac{2.3}{2}$ 2.5 cm.
 .. 7: $2.3 \frac{2.4}{2.7}$ 2.2 cm.
 .. 8: $2.5 \frac{2.7}{2.3}$ 2 cm.
 .. 9: $2.6 \frac{2.2}{2.5}$ 1.8 cm.

XXII. Das Stämmchen hat ungefähr Gestalt und Lage der Fig. 88a und 88b. Die Querschnittsnummern sind in Fig. 88a auf der Seite angebracht, die dem Zähler entspricht; die Zahl vor dem Bruchstrich gibt in Fig. 88b den Zuwachs auf der linken Seite an.

- Schnitt 1: Wunde.
 .. 2: $1.5 \frac{1.7}{1.5}$ 1.7 cm.
 .. 3: $\frac{1.5}{2.5}$ verletzt
 .. 4: $1.6 \frac{2.3}{1.2}$ 1.5 cm.

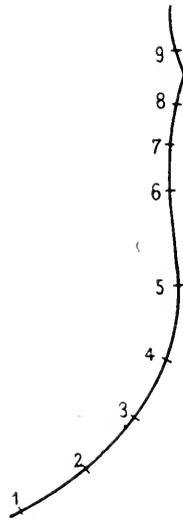


Fig. 87.

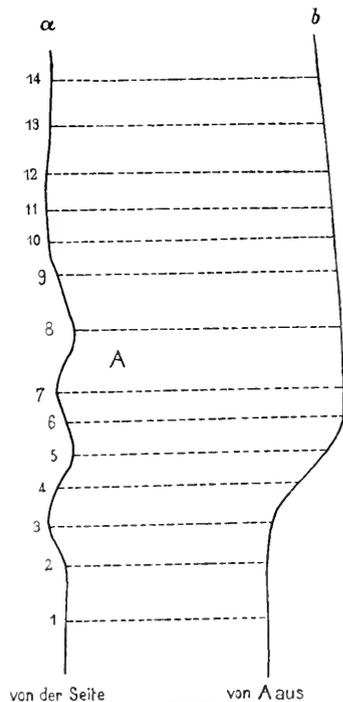


Fig. 88.

Schnitt 5:	2.2	$\frac{1.8}{1.2}$	1.2 cm.
..	6:	2.2	$\frac{1.2}{1.4}$ 1 cm.
..	7:	1.6	$\frac{1.3}{1.6}$ 1.6 cm.
..	8:	1.3	$\frac{1.6}{1.1}$ 1.1 cm.
..	9:	1.4	$\frac{1}{1.5}$ 1.2 cm.
..	10:	1.2	$\frac{1.2}{1.4}$ 1.3 cm.
..	11:	1.3	$\frac{1.1}{1.5}$ 1.1 cm.
..	12:	1.3	$\frac{1.4}{1.1}$ 1.1 cm.
..	13:	1.3	$\frac{1.2}{1.2}$ 1 cm.
..	14:	1.3	$\frac{1.1}{1.4}$ 1.1 cm.

Eriodendron anfractuosum DC.

Obschon mir von dieser *Bombacee* nur äußerst wenig Material zur Untersuchung vorlag, möchte ich die gefundenen Resultate doch kurz erwähnen. Wegen der ausgesprochenen Exzentrizität und dem typischen Habitus bietet die genauere Verfolgung des Zuwachses für unsere Frage großes Interesse, und es ist zu wünschen, daß ein in den Tropen stationierter Botaniker eine größere Reihe von Beobachtungen ausführt.

Der Stamm steht vertikal, die Äste erster Ordnung sind in Quirlen angeordnet, haben eine horizontale Lage und bilden daher mit dem Stamm rechte Winkel, sie sind zudem noch geradlinig, wodurch sie in Gestalt und Anordnung ein geometrisch regelmäßiges Aussehen erhalten.

Die 12 Querschnitte, die mir zur Messung vorlagen, zeigten die folgenden Zuwachsgrößen:

Schnitt 1:	2.2	$\frac{5.3}{1.8}$	2 cm.
..	2:	2.4	$\frac{4.9}{2.2}$ 2.3 cm.
..	3:	1.8	$\frac{4.5}{1.5}$ 1.9 cm.
..	4:	2	$\frac{4.5}{1.3}$ 1.6 cm.
..	5:	1.5	$\frac{3.7}{1.2}$ 1.5 cm.

Schnitt 6:	$1.7 \frac{3.9}{1.1}$	1.5 cm.
.. 7:	$1.6 \frac{4}{1.3}$	1.5 cm.
.. 8:	$1.7 \frac{4.2}{1.2}$	1.6 cm.
.. 9:	$2.7 \frac{4.9}{2.1}$	2.5 cm.
.. 10:	$2.5 \frac{5.1}{2.1}$	2.7 cm.
.. 11:	$2.2 \frac{5.3}{1.6}$	2.1 cm.
.. 12:	$2.2 \frac{5.5}{1.8}$	1.8 cm.

Etwas Genaueres über die Gestalt der Äste und die Stellen, denen die Querschnitte entstammen, ist leider nicht bekannt.

C. Die wichtigsten Resultate der neuen Untersuchungen.

Im Folgenden sollen die ausführlich mitgeteilten Beobachtungen kurz zusammengefaßt und das Gesetzmäßige in dem scheinbar regellosen Verhalten festgestellt werden.

Es wurden von mir im ganzen 832 Querschnitte gemessen:

- 135 an *Quercus* spec.,
- 11 .. *Robinia pseudacacia*,
- 6 .. *Prunus avium*,
- 3 .. *Alnus glutinosa*,
- 20 .. *Ulmus* spec.,
- 246 .. *Pinus silvestris*,
- 11 .. *Abies pectinata*,
- 11 .. *Carpinus Betulus*,
- 9 .. *Platanus occidentalis*,
- 71 .. *Fraxinus excelsior*,
- 7 .. *Juglans regia*,
- 56 .. *Picea excelsa*,
- 234 .. *Fagus sylvatica*,
- 12 .. *Eriodendron anfractuosum*.

Von den 135 Messungen an *Quercus* beziehen sich 43 auf Stämme, 92 auf Äste. Von den 92 Astquerschnitten waren 40 hyponastisch, 27 epinastisch. Bei den schiefstehenden oder gekrümmten Stämmen waren 10 Querschnitte hyponastisch, 18 epinastisch. Bei schiefen Stämmen oder Ästen war in 76 Fällen der vertikale, in 26 der horizontale Durchmesser größer. Epinastische und hyponastische Querschnitte finden sich nicht nur an demselben Baum, sondern sogar an demselben Ast. Die

Astbasis zeigt in 11 Fällen Hyponastie, in 10 Epinastie. An 11 Ästen wurden eine größere Zahl von Querschnitten ausgeführt, welche ein sehr wechselndes Verhalten zeigten. Nur an 2 Ästen erfolgte der Zuwachs überall nach derselben Seite hin: alle übrigen Äste waren zum Teil hyponastisch, zum Teil epinastisch. Bei systematisch von der Astbasis nach der Spitze zu ausgeführten Schnittserien wechselten oft in buntem Durcheinander epinastische Querschnitte mit hyponastischen ab, bald überwogen an einem Ast die hyponastischen Teile die epinastischen an Länge, bald war es umgekehrt.

Trotz dieser scheinbar außerordentlich starken Unregelmäßigkeit ist bei einer genauen Prüfung ein gesetzmäßiges Verhalten nicht zu verkennen.

Was das Verhältnis des vertikalen zum horizontalen Durchmesser, oder genauer der vertikalen zur horizontalen Achse der elliptischen Querschnitte betrifft, so überwiegt nach den eben mitgeteilten Angaben der vertikale (75%). Daß die stärkste biegende Kraft in der Regel ebenfalls vertikal gerichtet ist, so wird hierdurch bei gleichem Materialverbrauch das Biegemoment vergrößert, die Biegefestigkeit erhöht, womit das Verhalten der Mehrzahl der Äste teleologisch erklärt ist. Auf 100 Fälle verhalten sich aber 25 gerade umgekehrt: diese Ausnahmen verlieren jedoch sofort an Bedeutung, wenn man die Größe der Zuwachsdifferenzen in vertikaler und horizontaler Richtung vergleicht. Eine Durchsicht der betreffenden Zahlenwerte zeigt deutlich, daß in den Fällen, in welchen der horizontale Durchmesser überwiegt, die Differenz nur eine sehr geringe ist, während im umgekehrten Falle die Unterschiede recht bedeutend sein können. Ferner ist hierbei zu berücksichtigen, daß durch nachträgliche Drehungen der Äste Störungen eintreten können, indem die ursprünglich vertikale Achse aus ihrer Richtung herausbewegt wird.

Um die verwickelten Verhältnisse bei dem vielfachen Wechsel der Richtung des stärksten Zuwachses leichter übersehen zu können, und um einige Anhaltspunkte für eine Erklärung dieses eigentümlichen Verhaltens zu finden, soll zuerst der einfache Fall eines }-förmig gebogenen Stammes besprochen werden. Der stärkste Zuwachs zeigte sich hierbei jeweils auf der konkaven Seite, sprang also in einem ganz kurzen Längsintervall von der einen auf die entgegengesetzte Seite des Stammes über, ähnlich wie ich dies früher (29) an einem *Fraxinus*-Stamm beschrieben und abgebildet hatte. Dieses Verhalten zeigten drei im großen und ganzen vertikal stehende, mit der genannten Krümmung versehene *Quercus*-Stämme (Stamm III, IV und V), und es kann nach den übrigen, im Verlauf der Untersuchungen gewonnenen Erfahrungen als sicher angenommen werden, daß alle *Quercus*-Stämme von ähnlicher Gestalt und ähnlicher Lage auch eine ähnliche Verteilung des

Zuwachses aufweisen. Diese Verteilung des Zuwachses hebt die vorhandene Krümmung in möglichst kurzer Zeit auf und beseitigt damit zugleich die aus der Krümmung für den Stamm erwachsenen Nachteile. Während der vertikal stehende, streng symmetrisch gebaute Baum bei Windstille den Stamm nur auf Druckfestigkeit beansprucht, erleidet der gekrümmte Stamm unter sonst gleichen Bedingungen auch die Einwirkung von Biegekräften. Bei bewegter Luft sind zwar bei einem Baum mit gekrümmtem Stamm der Hebelarm und die biegende Kraft dieselben wie bei einem gleich hohen und sonst gleich beschaffenen Baum mit geradem Stamm, nichtsdestoweniger liegen aber für den gekrümmten Stamm die Verhältnisse meist ungünstiger. Weht der Wind in Richtung der Krümmungsebene und im entsprechenden Sinne, so addieren sich die durch Wind und Kronengewicht erzeugten Biegekräfte und bringen daher unter sonst gleichen Umständen den gekrümmten Stamm eher zum Bruch als den geraden. Wirkt der Wind senkrecht zur Krümmungsebene des Stammes, so treten in dem mehr oder weniger horizontal gelagerten Stück der Krümmungsstelle Torsionskräfte auf, die im geraden Stamm fehlen, und die die Gefahr eines Abdrehens des Stammes an der gefährdeten Stelle nahe legen. Zudem verlangt der gekrümmte Stamm bei gleicher Höhe mehr Material, da er eben länger ist. Durch das eigenartige exzentrische Dickenwachstum wird also erstens eine Krümmung aufgehoben, die die Festigkeit des Stammes beeinträchtigt und zweitens eine unnütze Materialverschwendung vermieden.

Die komplizierteren Krümmungen an dem Stamm IX lassen sich ohne Schwierigkeit auf den eben betrachteten Fall zurückführen. Auch hier wird durch die ungleichmäßige Zuwachsverteilung eine rasche Ausgleichung der Biegungen herbeigeführt. Eine Ausnahme bildet nur Schnitt 6, bei welchem der stärkste Zuwachs in die entgegengesetzte Richtung fällt, wie bei den benachbarten Schnitten, ohne daß in der Figur eine entsprechende Krümmungsänderung sichtbar ist. Aus dem sonst sehr regelmäßigen Verhalten des Dickenwachstums bei ähnlichen Biegungen geht jedoch mit ziemlicher Sicherheit hervor, daß der Stamm in der Höhe des Schnittes 6 eine in entgegengesetzter Richtung verlaufende Krümmung zeigt, die in der Figur nicht eingezeichnet wurde, oder daß doch früher eine solche Krümmung vorhanden war. Auch bei Stamm XI wird durch das Dickenwachstum die ursprünglich vorhandene Krümmung gemildert.

Ein ähnliches Verhalten zeigen die gekrümmten Äste. Besonders durchsichtig sind die folgenden Fälle: Stamm II, Ast 2, Stamm X, Ast 5, Stamm XIII, Ast 1.

Bei stark hin- und hergekrümmten Ästen läßt sich dasselbe Prinzip erkennen. (Stamm XI, Ast 4, Stamm XII, Ast 1, 2 und 3, Stamm XIII, Ast 3.) Dann und wann zeigt der eine oder andere Querschnitt ein abweichendes Verhalten, was sicher in manchen Fällen nur scheinbar ist, indem die Krümmung in

der Figur nicht mit genügender Genauigkeit wiedergegeben wurde, oder indem früher die betreffende Stelle eine andere Krümmung zeigte, die zur Zeit der Untersuchung schon ausgeglichen war. Die Regelung des Dickenwachstums nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen bringt für den Ast ähnliche Vorteile mit sich wie für den Stamm und ist somit teleologisch erklärbar. Je nach der Gestalt des Astes wird bald die Oberseite bald die Unterseite gefördert sein.

Bei *Carpinus* erfolgt die Zuwachsverteilung an gebogenen Stämmen ebenfalls nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen. Über das Verhalten der Äste läßt sich zur Zeit nichts Genaues angeben, da zu wenig Beobachtungen vorliegen. Jedenfalls kann die Astbasis auch hier sowohl epinastisch als hyponastisch sein. Bei elliptischem Umriss waren die Querschnitte allgemein so orientiert, daß die große Achse und die Richtung der biegenden Kraft in ein und derselben Ebene lagen.

Gekrümmte Stämme von *Robinia* zeigen dieselbe Zuwachsverteilung wie *Carpinus* und *Quercus*. Das Verhalten der Äste ist wegen unzureichenden Beobachtungsmaterials noch nicht genügend klar gelegt. Die Astbasis zeigt sich auch hier bald hyponastisch, bald epinastisch, und dasselbe trifft für andere Stellen der Äste zu. Die stärkere Ausbildung der in Richtung der biegenden Kraft liegenden Querschnittachse ist meist deutlich ausgesprochen.

An *Platanus* wurden erst sehr wenige Messungen ausgeführt; die untersuchten Astquerschnitte waren epinastisch, die vertikalen Durchmesser größer als die horizontalen.

Ein hin- und hergebogener *Prunus*-Stamm war nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen gebaut; die wenigen Astquerschnitte wiesen Epinastie auf.

Die 7¹⁾ gekrümmten *Fraxinus*-Stämme zeigten ausnahmslos ein streng nach dem erwähnten Prinzip geregeltes Dickenwachstum, was an den Figuren, in welchen das Mark eingezeichnet ist, ohne weiteres in die Augen fällt. Der einzige Ast, an dem Messungen ausgeführt wurden, war an der Basis hyponastisch.

Bei *Ahorns* war der untersuchte verbogene Stamm deutlich nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen gebaut; Äste lagen nicht zur Untersuchung vor.

Für eine Beurteilung des exzentrischen Dickenwachstums an *Juglans* genügt das vorliegende Tatsachenmaterial nicht; die untersuchten Äste waren an der Basis teils hyponastisch, teils epinastisch, zum Teil auch oben und unten gleich verdickt, dasselbe gilt für *Ulmus*.

Eine größere Reihe von Beobachtungen konnten an *Pinus* ausgeführt werden. Von den gemessenen Querschnitten beziehen sich 87 auf Stämme, 159 auf Äste. Unter den 159 Astquer-

1) Das nach demselben Prinzip gebaute, aber sehr dünne Stämmchen VIII wurde nicht mitgezählt.

schnitten befanden sich 123 hyponastische, 28 epinastische. Im Gegensatz zu der bisher allgemein verbreiteten Annahme zeigen diese Zahlen aufs deutlichste, daß die *Pinus*-Äste nicht ausnahmslos Hyponastie aufweisen, daß epinastische Querschnitte sogar ziemlich häufig sind; im vorliegenden Falle machten sie 18% aus. An 97 Astschnitten war der vertikale Durchmesser größer als der horizontale, an 41 Astschnitten der horizontale größer als der vertikale. Gewöhnlich ist in letzterem Falle die Differenz nicht groß, wo aber die Unterschiede bedeutendere Werte erreichen, beruht dies wahrscheinlich auf einer horizontalen Krümmung des Astes; leider läßt sich dies zur Zeit aber nicht mit Sicherheit angeben, da bei Ausführung der Messungen hierauf nicht geachtet wurde.

Die neun schlangenartig gewundenen Stämme sind nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen gebaut und auch bei den gekrümmten Ästen trifft dies meistens zu. Ein Beispiel, das diesen Bau in überraschend regelmäßiger Weise zeigt, liefert Ast 7 von Stamm IV. Der Ast ist in vertikaler Richtung mehrmals auf- und abgebogen und immer findet sich an der konkaven Seite eine starke Förderung des Zuwachses, so daß abwechselnd hyponastische und epinastische Aststellen aufeinander folgen (vgl. ferner Stamm II, Ast 1, 6, 7, 8, 10, Stamm III, Ast 5, Stamm IV, Ast 6, 8, Stamm V, Ast 7, 8, Stamm VI, Ast 4, Stamm VII, Ast 2, 4. Doch auch in den Fällen, in welchen der Ast rein hyponastisch ist, wird dem genannten Prinzip häufig in der Weise Rechnung getragen, daß anstelle der stärksten Krümmung die Hyponastie besonders stark oder besonders schwach ausgebildet ist, je nachdem die betreffende Krümmung nach oben oder nach unten erfolgt. Deutliche Beispiele hierfür liefern Stamm III, Ast 1 und Stamm VII, Ast 1. Wo Biegungen fehlen oder nur sehr schwach sind, scheint, nach den bisherigen Beobachtungen, Hyponastie vorzukommen.

Von *Picea* wurden nur Stämme untersucht; wenn dieselben schlangenförmig gekrümmt, im großen und ganzen aber aufrecht gestellt waren, so erfolgte der Zuwachs nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen, wie das an dem Stämmchen VI besonders deutlich zu sehen ist. Bei Stämmen, die an einem steilen Hang stehen und daher an der Basis eine einfache Biegung besitzen, im übrigen aber gerade sind, ist die gekrümmte Stelle hyponastisch gebaut, während sich bei *Fagus* unter denselben Umständen Epinastie befindet. Der von Hartig beschriebene, zu einer vertikalen Schleife umgebogene Stamm war durchgehends hyponastisch, so daß an der Umbiegungsstelle das stärkste Dickenwachstum plötzlich auf die gegenüberliegende Seite überspringen mußte. Der von mir untersuchte, zu einer horizontalen Schleife umgebogene Stamm besaß in seinem horizontalen Teile eine oft außerordentlich stark ausgesprochene Hyponastie, wurde aber nach oben zu, wenn auch nur schwach, so doch immerhin deutlich epinastisch. Epinastische Schnitte kommen ferner an den schlangenartig gewundenen Stämmen vor,

z. B. Stamm V, Schnitt 5, Stamm VI, Schnitt 8. Die Hyponastie ist somit nicht nur für *Pinus*, sondern auch für *Picea* keine allgemeine Erscheinung.

Die beiden zur Untersuchung vorliegenden, bajonettartig gebogenen Stämmchen von *Abies* waren deutlich nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen gebaut.

Ein ziemlich zahlreiches Tatsachenmaterial liegt für *Fagus* vor. Es wurden im ganzen 234 Querschnitte gemessen, von denen sich 66 auf Stämme, 168 auf Äste beziehen. Von den 168 Astquerschnitten waren 40 hyponastisch, 88 epinastisch. Bei Ästen oder gebogenen Stämmen war in 100 Fällen der vertikale bzw. der in der Richtung der biegenden Kraft befindliche Durchmesser größer, in 67 Fällen überwog der dazu senkrecht stehende Durchmesser. Wo der horizontale Durchmesser überwiegt, ist die Differenz meist eine geringe, wenn der Unterschied aber bedeutender wird, so beruht dies wahrscheinlich auf horizontalen Krümmungen, event. auch auf nachträglichen Drehungen des Astes. Da die vorliegenden Beobachtungen diese Frage nicht entscheiden können, so ist bei spätern Untersuchungen auf diesen Punkt besonders zu achten. Die bajonettartig gebogenen oder schlangenartig gekrümmten Stämme hatten den Zuwachs nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen angeordnet. (Stamm I, XIV, XIX, XX, XXI, XXII). An Hängen stehende, in ihrem unteren Teile einfach gebogene Stämme (Stamm IV, V, VI, VII und VIII) stimmten im Dickenwachstum überein: die Biegungsstelle wies starke Epinastie auf, während *Picea* unter ähnlichen Umständen sich gerade entgegengesetzt verhielt. Wenn auf dem ganzen Verlauf der Krümmung das epinastische bzw. hyponastische Dickenwachstum gleich stark ist, so wird der Krümmungsradius nicht verändert und daher weder im einen noch im andern Fall eine Abschwächung der Biegung ermöglicht. Wenn dagegen das exzentrische Wachstum gegen die Stammbasis beständig zunimmt, dann wird bei Hyponastie mit der Zeit der Krümmungsradius der konvexen Seite etwas vergrößert.

Durch die Epinastie bei *Fagus* ist natürlich eine wenn auch nicht sehr starke Materialersparnis bedingt; auch wird der Hebelarm, an dem das Gewicht des senkrechten Stammes auf die Stammbasis wirkt, etwas geringer sein bei Epinastie als bei Hyponastie. Das Verhalten der *Picea*-Stämme zeigt jedoch sehr deutlich, daß die beiden eben genannten Momente für die Verteilung des Dickenwachstums nicht immer maßgebend sein können.

An unregelmäßig hin- und hergebogenen Ästen kommt das Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen häufig deutlich zum Ausdruck. Ein typisches Beispiel liefert der schlangenartig gekrümmte Ast 4 von Stamm XVII; der starke Zuwachs findet sich jeweils auf der konkaven Seite. Recht gute Beispiele liefern auch Stamm XII, Ast 3 und Stamm XIII, Ast 15. Das abweichende Verhalten einzelner Querschnitte hängt möglicherweise

mit dem Vorhandensein einer in der Figur nicht eingezeichneten oder einer bereits ausgeglichenen Krümmung zusammen. Wahrscheinlich sind auch früher vorhandene, in entgegengesetztem Sinn verlaufende Krümmungen daran schuld, daß zwei benachbarte Äste (Stamm III, Äste 1 und 2), die gleich alt, gleichgestaltet und gleichgelagert waren, gerade entgegengesetztes Dickenwachstum zeigten (der eine Ast hyponastisch, der andere epinastisch). Jedenfalls ist bei späteren Untersuchungen solchen Fällen besondere Aufmerksamkeit zu schenken.

Die geraden, streng horizontalen Äste von *Eriodendron* zeigten an allen der Untersuchung vorliegenden Querschnitten starke Epinastie.

D. Zusammenfassung.

1. Exzentrischer Wuchs an Stämmen.

Die von Ray aufgestellte Behauptung, die Durchmesser der Stämme seien allgemein nach einer bestimmten Himmelsrichtung am größten, erwies sich schon durch die Untersuchungen von Buffon und Duhamel als unrichtig, dagegen wurde durch zahlreiche Beobachtungen erwiesen, daß in einem kleineren Gebiete sehr häufig die Durchmesser in einer bestimmten Richtung gefördert sind. Die Erscheinung kann durch verschiedene Ursachen hervorgerufen werden. Einen großen Einfluß übt der Wind aus, indem nach Grundner, Guttenberg und Metzger die größten Durchmesser mit der Hauptwindrichtung zusammenfallen. Bei einseitiger Beastung findet nach R. Hartig und Rittmeyer der stärkere Zuwachs auf der beasteten Seite statt. Schiefstehende Stämme von Laubhölzern werden von R. Hartig als epinastisch bezeichnet, doch darf diesen Angaben ein hoher Wert nicht beigelegt werden, da das zugrunde liegende Tatsachenmaterial zu dürftig ist. Schiefstehende Koniferenstämme sollen nach R. Hartig und Wiesner hyponastisch sein, was jedenfalls nicht allgemein richtig sein kann, da der einzige von mir untersuchte schiefe Stamm epinastisch war (Stamm X von *Pinus*, Schnitte 9, 10, 11). Die Angaben über die Richtung des stärksten Durchmessers an Hängen lauten verschieden, was nicht auffallen kann, da der Einfluß des Windes sowohl als derjenige einseitiger Kronenbildung bald eine Zuwachssteigerung in Richtung des Hanges, bald in der Horizontalen herbeiführen wird. Bei gekrümmten Tannen-Stämmen ist nach Mer das Dickenwachstum auf der konvexen Seite gefördert, eine Behauptung, deren Unrichtigkeit aus unseren zahlreichen Beobachtungen ohne weiteres hervorgeht. Die Angabe Mers ist nur dadurch zu erklären, daß ihm einzig Stämme von der Gestalt unserer *Picea*-Stämme I und II vorgelegen haben. Solche im obern Teil vertikale, an der Basis einfach gebogene Stämme sind bei den bis jetzt untersuchten Koniferen (*Pinus* und *Picea*) hyponastisch, während *Fagus*-Stämme unter denselben Umständen stark epinastisch sind; andere Laubhölzer wurden hier-

auf noch nicht näher geprüft. Bajonettartig gebogene Stämme sind sowohl bei Koniferen als auch bei Laubbölkern streng nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen gebaut. Hierdurch wird eine Krümmung, die die Festigkeit des Stammes beeinträchtigt¹⁾, aufgehoben und eine unnütze Materialverschwendung vermieden. Auch schlangenartig hin- und hergebogene, im ganzen vertikal stehende Stämme folgen in ihrem Dickenwachstum dem Prinzip der Krümmungsausgleichung (*Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Quercus*, *Carpinus*, *Robinia*, *Prunus*, *Fraxinus*, *Alnus*, *Fagus*.) Das abweichende Verhalten einzelner Querschnitte ist jedenfalls oft nur ein scheinbares, indem in der betreffenden Figur die Einzeichnung einer kleinen Krümmung unterblieb, oder indem ein jetzt gerades und vertikales Stammstück früher gebogen war. In diesem letzteren Falle wird der exzentrische Bau überraschend sein und erst bei genauem Studium des Markverlaufes verstanden werden können.

2. Exzentrischer Wuchs an Ästen.

Während man früher die Äste allgemein für hyponastisch hielt (De Candolle, Treviranus, Nördlinger, H. v. Mohl) zeigten genauere Untersuchungen, vor allem diejenigen Kny's, daß an horizontalen Ästen von Laubbölkern die Hyponastie selten ist. An Koniferenästen hielt man bis jetzt die Hyponastie als die einzig auftretende Form des exzentrischen Dickenwachstums; die vorliegenden Untersuchungen zeigten jedoch, daß an den genauer geprüften *Pinus*-Ästen 18% der Querschnitte epinastisch waren, daß also Epinastie nicht allein möglich ist, sondern sogar ziemlich häufig auftritt. Für Laubholzäste hatten schon Kny und Wiesner gefunden, daß das Dickenwachstum manche Verschiedenheiten aufweist. Der exzentrische Bau kam in den ersten Jahren fehlen und erst später auftreten, die ursprüngliche Hyponastie kann mit zunehmendem Alter in Epinastie übergehen oder umgekehrt Hyponastie auf anfänglich vorhandene Epinastie folgen.

Die vorliegenden Untersuchungen zeigten deutlich, daß das Dickenwachstum an verschiedenen Stellen desselben Astes ein sehr ungleiches sein kann, indem oft zentrische, hyponastische und epinastische Querschnitte in buntem Wechsel aufeinander folgen. Bei schlangenförmig gekrümmten Ästen findet das Dickenwachstum meistens nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen statt, wofür Ast 7 (Stamm IV) von *Pinus* und Ast 4 (Stamm XVII) von *Fagus* sehr schöne Beispiele liefern.

Es wurden Äste der folgenden Spezies untersucht:

Quercus spec., *Carpinus Betulus*, *Robinia pseudacacia*, *Platanus occidentalis*, *Prunus avium*, *Fraxinus excelsior*, *Juglans regia*, *Ulmus* spec., *Pinus silvestris*, *Fagus sylvatica*, *Eriodendron anfractuosum*.

¹⁾ Siehe die ausführlichere Begründung bei der Besprechung der an *Quercus* ausgeführten Beobachtungen.

Das Befolgen dieses Prinzipes wird um so deutlicher, je mehr man das Augenmerk auf stärkere Exzentrizitäten lenkt und ganz schwache Zuwachsdifferenzen unberücksichtigt läßt. Es ist ja eine längst bekannte Tatsache, daß selbst an vertikalen Achsen der Querschnitt nur äußerst selten genau rund ist, daß also geringe Unterschiede in den Radienlängen sogar bei zentrischem Bau die Regel bilden und daher für uns außer Betracht fallen müssen.

Ein von dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen abweichendes Verhalten mag in manchen Fällen nur scheinbar vorhanden sein, indem kleinere Krümmungen nicht eingezeichnet wurden oder indem früher Biegungen vorhanden waren, die durch das exzentrische Dickenwachstum bereits ausgeglichen worden sind.

Wie schon von Kny und Wiesner konstatiert worden war, ist in der Regel bei horizontalen oder ziemlich stark geneigten Ästen der vertikale Durchmesser größer als der horizontale. Die Ausnahmen werden wahrscheinlich häufig in horizontalen Krümmungen oder in nachträglich eingetretenen Drehungen des Astes ihre Erklärung finden.

Wenn ich nun auch der Ansicht bin, daß die vorliegenden Untersuchungen von neuem etwas Licht auf die verwickelten Verhältnisse des exzentrischen Dickenwachstums geworfen haben, so ist uns doch ein klarer Einblick zur Zeit noch nicht möglich. Es scheint mir aber, daß die gemachten Erfahrungen uns einige Fingerzeige geben über den Weg, der bei späteren Untersuchungen einzuschlagen ist. Einmal muß die Gestalt und Lage des Stammes bzw. Astes in zwei zueinander senkrechten Ebenen (beim Ast muß die eine Ebene vertikal sein, beim Stamm muß die eine mit der Hauptkrümmungsebene zusammenfallen) genau gezeichnet, am besten photographiert werden. Hierauf hat man eine möglichst große Zahl von Querschnitten anzufertigen und den Verlauf des Markes festzustellen. Da nun aber bekanntlich selbst an mehrjährigen Zweigen noch nachträglich Krümmungsänderungen eintreten können (35), so sollten die für die Untersuchung bestimmten Zweige von Jugend auf beobachtet und allfällige Gestaltsveränderungen durch von Zeit zu Zeit ausgeführte Photographien fixiert werden. Bei der Messung der Exzentrizität hat man dann nicht nur das jüngste Stadium zu berücksichtigen, sondern auch die älteren Jahresringe in Betracht zu ziehen und die Zuwachsdifferenzen mit der jeweiligen äußeren Gestalt des Astes zu vergleichen. Wie notwendig dies ist, zeigen vor allem die beiden *Fagus*-Äste (Stamm III, Ast 1 und 2), die bei gleicher Gestalt und Lage entgegengesetztes Dickenwachstum besitzen.

Das entgegengesetzte Verhalten von an steilen Hängen stehenden *Pinus*- und *Fagus*-Stämmen, die im ganzen vertikal gerichtet, an der Basis eine einfache Biegung aufweisen, sowie

die Erfahrungen an genau horizontalen Ästen zeigen aber schon jetzt, daß das Prinzip der Krümmungsausgleichungen niemals alle Fälle in sich schließen kann. Die wenigen vorliegenden Bestimmungen über die mechanischen Eigenschaften exzentrischer Organe (20, 37) lassen jedoch hoffen, daß die genaue Verfolgung der Festigkeitsverhältnisse auf den beiden antagonistischen Seiten auch die bis jetzt noch dunkeln Fälle aufklären werde.

Freiburg (Schweiz), Januar 1905.

Literatur-Verzeichnis.

1. Knight: Nachricht von einigen Versuchen über das Absteigen des Saltes in den Bäumen. 1803. (Ostwalds Klassiker Nr. 62.)
2. De Candolle, A. P.: Pflanzenphysiologie. Übersetzt von Rœper. 1833. Bd. I. p. 41.
3. Treviranus: Physiologie der Gewächse I. 1835. p. 240.
4. Schimper, Carl: Amtlicher Bericht über die 31. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Göttingen im September 1854. Göttingen 1860. p. 87.
5. Nördlinger, H.: Die technischen Eigenschaften der Hölzer. 1860.
6. v. Mohl, H.: Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln. (Bot. Ztg. 1862.)
7. Kraus, G.: Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen. (Bot. Ztg. 1867.)
8. Hofmeister, W.: Allgemeine Morphologie der Gewächse. 1868.
9. Wiesner: Beobachtungen über den Einfluß der Erdschwere auf Größen- und Formverhältnisse der Blätter. (Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. W. 1868.)
10. Nördlinger: Deutsche Forstbotanik. 1874.
11. Kny, L.: Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. 1882.
12. Hartig, Th.: Vergleichende Untersuchungen über den Ertrag der Rotbuche. Berlin 1847.
13. Musset, M. Ch.: Comptes rendus. Vol. 65. 1867.
14. Nördlinger: Ovale Form des Schaftquerschnittes der Bäume. (Centralblatt für das gesamte Forstwesen. 1882.)
15. Grundner: Untersuchungen über die Querflächen-Ermittlung der Holzbestände. (Dissert. Berlin 1882.)
16. Hartig, Robert: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Forstgewächse. Berlin 1891.
17. —: Forstlich-naturwissenschaftliche Zeitschrift. Jahrg. V. Heft 2. 1896.
18. —: Das Rotholz der Fichte. (Forstlich-naturwissenschaftliche Zeitschrift Jahrg. V. 1896.)
19. Malpighi: Anatomies plantarum idea I. 115. 1671.
20. Duhamel: Physique des arbres. 1758.
21. Mer, Emile: Des causes qui produisent l'excentricité de la moelle dans les sapins. (Comptes rendus de l'Acad. des sciences 1888.)
22. Wiesner: Die Anisomorphie der Pflanzen. (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. CL. Abt. I. 1892.)
23. Metzger: Studien über den Aufbau der Waldbäume und Bestände nach statischen Gesetzen. (Mündener Forstliche Hefte. Heft 6.)
24. Wiesner: Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. XIII. 1895.)
25. Muschenbroeck: Introductio ad philosophiam naturalem. 1762.

26. Wilhelm, Gottlieb Tobias: Unterhaltungen aus der Naturgeschichte. Augsburg 1810.
27. Rittmeyer: Über die Stammform der Nadelhölzer an Hängen und ihre Ursache. (Österreichische Vierteljahresschrift für Forstwesen. Neue Folge Bd. XVI. 1898.)
28. Hartig, R: Holzuntersuchungen. Altes und Neues. 1901.
29. Ursprung, A.: Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums. (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1901.)
30. Lämmermayr: Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde. (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien 1901.)
31. Haberlandt: Physiologische Pflanzenanatomie. II. Aufl. 1896.
32. Kny: Über das Dickenwachstum des Holzkörpers an beblätterten Sprossen etc. (Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1877.)
33. Schacht: Der Baum. 2. Aufl. (1860) p. 97 und 98.
34. Schweinfurth: Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1867.
35. Jost: Über einige Eigentümlichkeiten des Kambiums der Bäume. (Bot. Ztg. 1901.)
36. Wiesner: Über die Epitrophie der Rinde und des Holzes bei den *Tiliaceen* und *Anonaceen* (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1904.)
37. Sonntag: Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Laubhölzer. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1903. Bd. XXXIX.)
38. Schwarz: Dickenwachstum und Holzqualität an *Pinus silvestris*. Berlin 1899.

On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae.

By

Rudolf Beer,

Westwood, Bickley, Kent (England).

With 3 Plates.

The striking character of the pollen grains of the *Onagraceae* has attracted the attention of botanists from a very early date.

Already in 1830 Purkinje examined and figured the pollen of several species („De cellulis Antherarum Fibrosis etc.“ Vratislaviae 1830) and since that time Hugo von Mohl, Fritsche, Schacht, Nägeli, Luerssen, Tschistiakoff, Sachs, Wille and Strasburger, as well as others have all paid greater or less attention to this subject. By far the most detailed account which we possess is that of Strasburger embodied in his two memoirs upon the cell-wall (1. „Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute“ 1882, pp. 95—100. 2. „Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute“ 1889, pp. 36—46).

In spite of this attention our knowledge of the development of these anthers is still incomplete and it was the purpose of the present research to re-examine the subject and, if possible, to add a few details to the existing accounts.

The species which have been examined are *Oenothera longiflora*, *O. biennis* and *Gaura Lindheimeri*. *Epilobium tetragonum* and *E. montanum* have also been examined but less thoroughly.

The early development of the anther takes place in quite the usual manner. A single longitudinal row of hypodermal cells (the archesporium) divide into an inner series of primary sporogenous cells and an outer row of primary parietal cells¹.

In the latter a succession of periclinal divisions follow one another until, usually, four layers of cells separate the column

¹) The terminology used here in that given in Coulter and Chamberlains „Morphology of Angiosperms“ 1903, p. 33.

of primary sporogenous cells from the epidermis. The outermost parietal layer is the endothecium or fibrous layer: within this follow (usually) two „middle layers“ and finally, adjoining the sporogenous tissue, the tapetum becomes differentiated.

As is well known the primary sporogenous cells of *Gaura* form a single longitudinal row. Subsequently certain of these sporogenous cells become „sterile“ and, by their division, form transverse septa, here and there, across the anther. The formation of these septa in certain members of the *Onagraceae* has already been described by Barcianu (Inaug.-Diss. Leipzig 1874 „Unters. über d. Blütenentwick. d. *Onagraceae*“ p. 21) and by Bower (Studies in the Morphology of spore-producing members. II. *Ophioglossaceae* 1896, p. 1).

Large raphide-sacs occur in the connective of all the species examined. The bundle of crystals of each sac is enveloped in a mucilage which stains violet with a mixture of methylene blue and fuchsin and pink with rutherfordium red. These reactions indicate a pectic body. The crystals and their mucilage sheath do not fill the entire sac but the space which is left between them and the wall of the sac is occupied by a material which has often a reticulate structure. In Heidenhain's Iron-haematoxylin the mucilage sheath becomes black whilst the reticular investment remains uncoloured (Fig. 14). No starch and no plastids were ever seen in the sacs which enclose raphides. Warming in his description of the anther of *Epilobium angustifolium* (Unters. über pollenbildende Phyllome und Kaulome. Bonn 1873, p. 23) calls attention to certain large, ellipsoidal cells which lie in the connective but the nature of which he left undetermined. These cells are the raphide-containing sacs mentioned above which reach quite a remarkable development in the species of *Epilobium*.

In *Oenothera biennis* and *O. longiflora* tannin also occurs in the anther, both in the epidermis and in a varying number of cells of the connective. On each side of the anther, along the line of future dehiscence, a longitudinal band of epidermal cells always remains free from tannin. The cells of these two lateral, tannin-free bands soon ceases to grow and become stretched and flattened by the enlargement of the anther. Beneath each of these two lines of peculiar epidermal cells a longitudinal air-passage is formed at a very early stage¹⁾. This passage arises, in the first place, by a separation of cells from one another at these spots but subsequently the cavity is enlarged by the cells bordering upon the space becoming flattened and destroyed by the growth of the anther.

In some anthers a curious development of the cell-walls bordering upon the air-passage was observed. The cell-walls in question become greatly thickened and cuticularised in a manner

1) Some time before the appearance of the callose mother-cell walls.

which was quite similar to that found in the walls of the pollen grains themselves. The air-passage in these anthers was therefore completely shut off by a continuous mantle of thick, cutinised membranes. The thickening and cuticularisation of these walls had taken place very early in the history of the anther long before the pollen-walls themselves had undergone such changes and indeed before the pollen-wall had put in its appearance at all (Fig. 1).

Stomata occur upon the anther but they are not very abundant. In anthers at about the time when the pollen-mother-cells are established the development of the stomata can be readily followed. It is seen that an initial cell is cut off from certain of the meristematic superficial cells of the anther and this becomes the direct mother-cell of the stoma (Figs. 2, 3 and 4). Starch can nearly always be found in the guard cells of the stoma although the other epidermal cells are quite free from this substance¹.

I have examined the anthers of *Gaura Lindheimeri* soon after the primary sporogenous cells have become definitely established by means of the cell-wall reagents recommended by Mangin.

I find that both pectic bodies and cellulose are present in the walls of the anther-cells at this time but that the cellulose is ordinarily masked by the pectic constituent. It is only after treating the sections with dilute acid followed by the action of dilute alkali that the cellulose can be clearly demonstrated. The walls of the sporogenous cells and of the tapetum contain less cellulose than the other regions of the anther.

The walls of the primary sporogenous cells are at first no thicker than those of the surrounding tissues but they soon increase in thickness and stand out conspicuously from the neighboring membranes. The very young anther contains only a trace of starch in fine granules. The occurrence of starch can first be detected in the filament of the stamen, it then spreads upwards to the cells of the connective which lie dorsal to the vascular bundle and it can next be seen in the primary sporogenous cells. This is the usual sequence of starch appearance but the conditions under which the plant has been grown and the time of day when the anthers have been fixed exercise, at all stages of development, considerable influence over the starch-contents of the anther.

Certain broad facts of starch-distribution, however, remain fairly constant in healthy plants grown under average conditions.

In *Gaura* the single longitudinal series of primary sporogenous cells becomes, without any further longitudinal division, the single column of pollen-mother-cells, each of which becomes

¹) A little starch occasionally occurs in the epidermal cells of the connective just over the vascular bundle, but never in any other part of the epidermis.

surrounded by a mucilaginous wall of peculiar nature. In *Epi-lobium tetragonum* the primary sporogenous cells undergo a single longitudinal division so that two rows of mother-cells are formed whilst in *Oenothera* a second longitudinal wall often follows the first so that either two or three mother-cells are seen in the transverse section of each pollen sac. The next important step in development is the formation of a mucilaginous wall round each mother-cell.

This wall is essentially similar to that which occurs in a corresponding position in other angiosperms. Mangin¹⁾ examined the mother-cell walls of a number of flowering plants and concluded, from their microchemical behaviour, that they consist of callose in a peculiarly pure state. In *Gentiana officinalis* and *Campanula rapunculoides* Mangin²⁾ noted some variations in the composition of the (special-) mother-cell wall.

From the facts that this wall, in the *Onagraceae*, stains deeply with a solution of corallin in soda (4% Na₂CO₃), with aniline blue, benzo-purpurin or congo red, that it gives none of the cellulose reactions with Iodine reagents and is insoluble in cuprammonia, and that it has no affinity for ruthenium red. I agree with Mangin in considering callose to be its only constituent.

In several respects, however, I find the reactions of the mother-cell wall to disagree from those usually attributed to callose. Callose is described as readily soluble in 1% caustic potash or soda. I find this statement to require some modification with regard to the mother-cell wall. The mother-cell wall of fresh material of *Aucuba japonica* dissolved with exemplary rapidity in 1% caustic soda but I have kept microtome sections of material of *Oenothera* fixed with Fleming's solution for over an hour in 1% caustic potash and still found the mother-cells undissolved at the end of that time. The mother-cell walls of fresh material of *O. biennis* had only disappeared after nearly 24 hours in 1% NaOH. I have found fresh material of the pollen-mother-cells of the Horse-chestnut equally resistant to 1% caustic alkali. In 10% caustic potash the mother-cell walls of *Oenothera* soon disappear. It will be seen from these remarks that there is some variation in the solubility of the mother-cell wall in dilute caustic alkalis.

Mangin has affirmed that callose is soluble in phosphoric acid but I have left the mother-cell walls of *Oenothera biennis* for many hours in strong phosphoric acid without obtaining any signs of their solution. Naphthol black, in acid solution, is said by Mangin to stain cellulose but to leave callose uncoloured. I have obtained precisely the opposite result. Bismarck brown,

¹⁾ Mangin, „Observations sur la membrane du Grain de Pollen mur“, (Bull. Soc. Bot. d. France. T. 36. 1889.)

²⁾ Mangin, „Observations sur le développement du pollen“, (Bull. Soc. Bot. d. France. T. 36. 1889.)

methylene blue and fuchsin are all described as pectic stains which leave callose uncoloured. I have found them all to stain the mother-cell walls although not nearly so deeply as the pectic membranes.

The origin of callose has formed the subject of repeated discussion. In the case of the callose of the Sieve-tubes some have asserted that this substance arises from the transformation of pre-existing cellulose whilst others believe it to be a direct product of protoplasmic activity originating without any relation to cellulose or other fore-runner. Hill in his account of the sieve-tubes of *Pinus*, takes up an intermediate position and believes that callose may originate sometimes directly and sometimes indirectly¹⁾.

In the case of the callose composing the pollen mother-cell walls there can be no doubt concerning its mode of origin.

It has already been mentioned that in the very young anther the walls of the primary sporogenous cells are poorer in cellulose than the other tissues of the anther. In somewhat older anthers, but still long before the mother-cell wall may be expected to appear, the membranes of the sporogenous cells no longer show any traces of cellulose. Even after treatment with dilute acid and alkali — as recommended by Mangin — I was unable to demonstrate any cellulose in these walls.

It is within these walls that the callose layer is developed. There is, here, no disappearance of either cellulose²⁾ or pectose to account for a transformation of these substances into callose. Whatever may be the explanation of the formation of callose in sieve-tubes, I think there can be no doubt that in the case of the pollen-mother-cells the callose is derived directly from the activity of the protoplast without the intermediation of cellulose.

Each mother-cell now divides to form the four special-mother-cells. The mitotic figure is rather small and not well adapted for studying the details of nuclear division.

I will content myself, therefore, with stating that in *Oenothera longiflora* the number of chromosomes which appear at the first and second divisions of the pollen mother-cell is seven. They are so small in size that I can only distinguish them as somewhat irregular granules: whether they have a definite and constant shape peculiar to each division (as seems likely) could not be certainly determined (Figs. 5—9). In the somatic divisions (which I have studied in the wall-cells of the anther) the chromosomes have the form of curved rods which are crowded

1) „The Histology of the sieve-tubes of *Pinus*“. (Ann. of Bot. Vol. XV. 1901. p. 597.)

2) The cellulose is lost sight of in the walls of the sporogenous cells far too long before the callose appears for these substances to have any connection with one another. Moreover the cellulose which occurs in the young sporogenous wall is merely a trace and could not possibly account for the massive callose wall.

together upon the spindle so that it is not easy to count them. I have distinguished 13 to 14 in some cases and the latter number will probably prove to be the correct one.

Between the cells of the tetrad, which results from this division. Septa are developed which form an extension of the mucilaginous mother-cell wall. Like the latter these septa also give the reactions of callose (Figs. 10 and 11).

Mangin¹⁾ has called attention to three delicate lines which run through the middle of the septa of the fully grown special-mother-cell wall and join one another at the centre of the tetrad.

He pointed out that these lines were often granular in structure and he believed them to be nitrogenous in nature.

Other authors have figured these radiating lines in the special-mother-cells of other plants: Strasburger figuring them both for *Althaea rosea* and *Gaura biennis* as long ago as 1882.

I have observed these lines in all the *Onagraceae* which I have examined. By careful focussing and by the comparison of series of microtome sections. I find these lines to be the optical expression of laminae. Most probably these laminae represent the first lamellae deposited after the completion of cell division. They differ somewhat from the rest of the special-mother-cell wall in their behaviour towards stains but their reactions still indicate their callose composition (Figs. 12 and 13). Moreover at a later stage, when the special-mother-cellwall breaks down and the pollen grains are liberated, these lamellae remain behind for some time unchanged and continue to give a very characteristic callose reaction with corallin-soda (Figs. 51 and 52).

In anthers which are a little older we observe the first appearance of the pollen membrane round each special-mother-cell.

We first recognise it as a very delicate film lining each cell-cavity of the tetrad. It is in most intimate contact with the callose wall and even reagents which cause general plasmolysis and considerable distortion of the cell-walls of the anther seldom separate the very young pollen membranes from the special-mother-cell wall. The protoplast of the cell is also firmly attached to the new membrane but it is easier to tear away the cytoplasm from it than it is to separate this film from the callose wall. From the first, however, it can be distinguished from the special-mother-cell wall by its behaviour towards reagents. It stains red with ruthenium red; it colours much more deeply than the callose wall with bismarck brown, fuchsin, or methylene blue; it is unstained by corallin soda, and it becomes yellow or brown in chlor-zinc-iodine solution.

¹⁾ Bull. Soc. Bot. d. France, T. 36, 1889, p. 391. Mangin described this in the special-mother-cell wall of *Althaea rosea*.

When tetrads at this stage are treated with 10% KOH the callose wall is dissolved and the protoplasts, each surrounded by the undissolved pollen membrane, are set free.

We may conclude from these reactions that the young pollen wall is composed of a pectic substance. The remains of the primary sporogenous cell wall, which also gives the reactions of a pectic body, can still be distinguished at the periphery of the tetrad. Although the association between the newly developed pollen membrane and the special-mother-cell wall is so close the demarcation between the two is always sharp and there is never a gradation of one into the other. Where the callose wall abuts upon the pectic membrane it is denser and refracts the light more strongly than the rest of the wall probably forming there a „Grenzhäutchen“ in Strasburgers sense.

The facts show that although the pollen wall is at first deposited in close contact with, and probably in actual attachment to, the special-mother-cell wall it is not derived from a transformation of the innermost lamella of this callose wall but is directly secreted as a pectic layer by the cell-protoplast. It is equally certain that the plasmoderma¹⁾ is not bodily transformed into the pollen wall but that this is deposited upon the surface of the plasmoderma, as Strasburger has shown in other cases.

As soon as the pollen membrane becomes slightly thicker it separates readily from the callose layers, and is then clearly recognised as an independent structure. The young pollen grain is a bluntly triangular, basin-shaped structure with the concavity of the „basin“ directed towards the centre of the tetrad. It measures about 19 to 20 μ across its broadest surface in *O. biennis*. At the apex of the three angles of the pollen grain the wall is extremely thin. The protoplasm fills the cell-cavity and contains a considerable quantity of starch (Figs. 15 and 16).

In pollen grains which are a little older [measuring about 22 to 24 μ across in *O. biennis*²⁾] the wall has thickened considerably and a mucilaginous material has been developed at the three angles of the cell at those spots which previously were thin (Fig. 17). This mucilage gives the reactions of a pectic substance and appears to be derived from the growth and physical alteration of the pollen wall at these points. The little plugs or discs of mucilage continue to enlarge and soon bulge so far within the cell that they overlap the unswollen pollen wall on each side.

¹⁾ I use this term as the equivalent of the german „Hautschicht“. The word was suggested for this purpose by Strasburger and first used by Stevens in his paper upon „Gametogenesis and Fertilization in Albugo“, (Bot. Gazette XXXII. 1901. p. 92.)

²⁾ In stating the size of the pollen grain I have always taken the measurement across the broad face of the grain from the tip of an interstitial body to the outer surface of the wall immediately opposite.

The name of „Zwischenkörper“, introduced by Fritsche, has been used by Nägeli and Strasburger in describing these peculiar mucilaginous discs of the Onagraceous pollen grain. I shall speak of these discs as „interstitial bodies“ in the present paper. Three is the normal number of interstitial bodies possessed by the pollen grains of all the species of *Onagraceae* which have been examined. In a few cases, however, I have noticed four or even five of these bodies whilst in others only two or one interstitial body occurred (Figs. 21 and 22). An interesting abnormality has been noticed in some pollen grains of this age. Instead of the single nucleus which is normal at this time pollen grains have been seen which contain two nuclei: a large one and a small one (Fig. 18). The case is probably to be compared with the irregularities which Juel¹⁾ and others have described in the nuclear division of the pollen-mother-cells of *Hemerocallis fulva* and is no doubt due to one or more chromosomes becoming separated from the rest and forming an independent nucleus.

There appears to be some variation in the exact time when the special-mother-cell wall breaks down and sets free the pollen grains. A large number of my preparations of *O. biennis* show this to occur at the comparatively early age that we are now considering (viz pollen 22—24 μ across). As was remarked above the first-formed laminae of the special-mother-cell wall maintain their individuality the longest and continue to give callose reactions for some time (Figs. 51 and 52). The rest of the wall now forms a homogeneous mucilage filling the pollen-sac and occupying all the spaces between the pollen-grains. It no longer has any affinity for corallin-soda and its reactions furnish no clue to its chemical nature.

As the pollen grains continue to develop the interstitial bodies become more prominent towards the exterior, giving the broader face of the grain a more pronounced triangular outline.

A secondary thickening layer is now formed within the first pollen wall.

This layer extends over the whole inner face of the first membrane of the pollen grain. It runs up the sides of each interstitial body as a cylindrical extension which gradually thins off as it approaches the apex of the body and dies away altogether at the summit itself (see Figs. 19 and 23). The micro-chemical reactions of the thickening layer do not exactly correspond with those which are characteristic of any of the ordinary cell-wall components and its chemical nature must for the present be left an open question. With a rather strong solution of Iodine in potassium iodide it gives a very beautiful violet colour but with chlor-zinc-iodine and with a calcium-chloride solution of Iodine it tinges only yellow or yellow-brown. Congo-

1) Juel, O. H., „Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* etc.“ (Prings. Jahrb. f. wiss. Bot. XXX, 1897, p. 205.)

red leaves it unstained. Methylene-blue and fuchsin mixture stains the layer pink or violet.

I have found that the first pollen-wall of the Horse-chestnut in its early stages, gives reactions which are almost identical with those of the secondary layer of *Oenothera*. Apart from the very striking violet reaction with the Iodine solution the properties of these membranes correspond fairly well with those characteristic of pectic substances and it is not improbable that we are here dealing with an association between a pectic body and a substance of unknown nature. Additional support is given to this view by the fact that the violet reaction becomes lost after treatment of the pollen grains with absolute alcohol, no doubt because the body which gives this reaction is soluble in alcohol. In its behaviour towards other reagents, however, the thickening layer remains unaltered after an immersion in alcohol. Cuticularisation takes place very early in these membranes¹⁾ and the violet-reacting body may be associated with the first stages of this process.

In alcohol material the thickening layer, at the early periods of its development, is often greatly swollen²⁾ and this becomes more marked and may even lead to the bursting of the pollen grain if this be examined in aqueous solutions.

The interstitial body is now³⁾ limited towards the cavity of the grain by a closing disc which has the same composition as the rest of that body although it is somewhat denser. The reactions of the whole interstitial body have undergone a change and are no longer those of a pure pectic body. With Iodine-reagents it colours yellow; with congo-red it stains uniformly red; with naphтол black it colours blue-black; with nigrosin it becomes black; with ruthenium red it stains red; with methylene blue-fuchsin mixture it colours blue, pink or violet according to the strength of the solution used; with corallin-soda solution it remains colourless.

The protoplast fills the cavity of the pollen grain at this stage but weak plasmolysing agents show that, whilst it is firmly fixed to the developing secondary layer, it is free from the bases of the interstitial bodies.

As the thickening layer of the pollen wall continues its development ring-shaped ridges make their appearance at the bases of the interstitial bodies. These are at first low and inconspicuous but soon become sharp and prominent features on the membrane (Figs. 23 and 24).

In pollen grains of *Oenothera longiflora*³⁾ which measure

¹⁾ After which they colour yellow to brown with Iodine in potassium iodide solution.

²⁾ This was already noticed by Strasburger in *Gaura biennis*.

³⁾ Pollen grains measure at this time 35 to 38 μ in *Oenothera biennis* and *O. longiflora*.

³⁾ Although I give here the actual description and measurement of the pollen of *Oenothera longiflora* the facts are essentially the same in *O. biennis*.

from about 40 to 45 μ the protoplast still completely fills the cell-cavity but it has become entirely free from its walls.

The further increase in the size of the pollen grain which now takes place is more rapid than that of the living protoplast which consequently no longer fills the cell-cavity (Fig. 24). We have here, in fact, conditions which strikingly recall those which Fitting and others¹⁻⁴ have described in the case of the megaspores of *Isoetes* and *Selaginella*.

These results have such an important bearing upon our conceptions of the growth of vegetable membranes and render some features of this process so difficult to understand that several botanists have hesitated to accept them until they could be placed upon a broader basis than was done by those who have examined the megaspores of the Lycopodiales.

With the exception of Fitting, these authors have exclusively rested their conclusions upon microtome sections. Invaluable as such sections are we must not overlook the fact that the long series of manipulations necessary for killing, fixing and embedding in paraffin introduce many possible sources of error and the results obtained by this means should be carefully checked by observations upon living material.

Fitting worked largely with living spores which he examined partly in physiological salt solution and partly in water.

Unfortunately he gives us no details of his methods and it would be very desirable to know exactly what was the strength of his physiological salt solution and whether this particular concentration was found by direct experiment to produce less change in the cell than any other strength. His selection of water as an alternative medium in which to examine the condition of the protoplast was most unifiable as water is known to affect the protoplasm and its osmotic condition.

The pollen grains of *Oenothera* are particularly favourable for investigation and I have attempted to make my examination of them as complete as possible. Fresh material has been examined in the first place and the results thus obtained have been compared with microtome sections of material fixed with strong and weak Flemming's solutions, with strong and medium chrom-acetic solution⁵, Merkel's fluid and Worcester's fluid⁶.

¹) Fitting, H., „Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoetes* und *Selaginella* etc.“ (Bot. Zeit. Bd. 58, 1900, pp. 107—164.)

²) Denke, P., „Sporentwicklung bei *Selaginella*“. (Beihefte z. Bot. Centr. Bd. XII, 1902, p. 182.)

³) Lyon, M. F., „A study of the Sporangia and Gametophytes of *Selaginella Apas* and *S. Rapensis*“. (Bot. Gazette Vol. XXXII, August-September 1901, pp. 124—141 and pp. 170—194.)

⁴) Campbell, H. D., „Studies on the Gametophyte of *Selaginella*“. (Annals of Bot. Vol. XVI, 1902, pp. 419—428.)

⁵) Formulae in Chamberlains „Methods in Plant. Histology“ p. 28.

⁶) Formula for this fluid was obtained from H. S. Reeds paper upon enzyme secreting cells of Zea and Phoenix. (Ann. Bot. April 1904, p. 271.)

The microtome sections were particularly useful in showing the exact relations which exist between the pollen grains and the other cells of the anther at the different periods of development.

I will give here a few of the measurements which I have made of the pollen grain, its cell-cavity and its protoplast. The stamens were examined directly after the removal of the flower buds from the plants which were all strong healthy individuals growing upon an open plot of ground. The pollen grains were carefully teased out of the anther into a drop of the fluid which was being studied and rapidly examined whilst still uncovered.

1. The stamens from one bud were successively examined in the following solutions (*O. longiflora*).

1. 0.6 % NaCl.

Pollen grain	= 42 μ .
" cavity	= 30 μ .
" protoplast	= 30 μ .

2. 0.75 % NaCl.

Pollen grain	= 46 μ .
" cavity	= 30 μ .
" protoplast	= 30 μ .

3. 2 % NaCl.

This caused complete plasmolysis.

Pollen grain	= 40 μ .
" cavity	= 26 μ .
" protoplast	= 18 μ .

4. Egg-white,

Pollen grain	= 40 μ .
" cavity	= 26 μ .
" protoplast	= 26 μ .

The results in this reagent were particularly uniform.

5. Strong Flemmings solution.

a) Pollen grain	= 42 μ .
" cavity	= 28 μ .
" protoplast	= 26 μ .
b) Pollen grain	= 42 μ .
" cavity	= 28 μ .
" protoplast	= 28 μ .

6. Strong chrom acetic solution.

Gave results similar to the Flemmings solution.

7. Merckels solution.

Pollen grain	= 40 μ .
" cavity	= 30 μ .
" protoplast	= 30 μ .

Although difficult to recognise at this stage Merckels solution caused the protoplast to swell up and enlarge somewhat.

II. The stamens from another bud were examined in

1. 0,75 % NaCl.

Pollen grain	= 62 μ . 68 μ , ¹⁾
" cavity	= 36 μ . 36 μ ,
" protoplast	= 24 μ . 30 μ .

2. Egg-white.

Pollen grain	= 62 μ . 70 μ ,
" cavity	= 36 μ . 36 μ ,
" protoplast	= 26 μ . 32 μ .

3. Strong Flemmings solution.

Pollen grain	= 64 μ . 70 μ ,
" cavity	= 38 μ . 40 μ ,
" protoplast	= 26 μ . 30 μ .

4. Merckels solution.

Pollen grain	= 66 μ ,
" cavity	= 40 μ ,
" protoplast	= 40 μ .

This caused the protoplast to swell up.

5. Strong chrom-acetic solution.

Pollen grain	= 66 μ ,
" cavity	= 36 μ ,
" protoplast	= 28 μ .

III. Stamens from another bud examined in

1. 0,75 % NaCl.

Pollen grain	= 80 μ ,
" cavity	= 46 μ ,
" protoplast	= 32 μ .

2. Examined in a drop of juice squeezed from the stem of *Oenothera longiflora*.

Pollen grain	= 76 μ . 76 μ . 80 μ ,
" cavity	= 42 μ . 44 μ . 46 μ ,
" protoplast	= 32 μ . 36 μ . 34 μ .

3. In 5% cane-sugar solution.

Pollen grain	= 72 μ ,
" cavity	= 42 μ ,
" protoplast	= 30 μ .

IV. In another bud pollen examined in a drop squeezed from stem of *Oenothera longiflora*.

Pollen grain	= 72 μ ,
" cavity	= 42 μ ,
" protoplast	= 34 μ .

V. In another bud pollen was examined in

1. 0,6 % NaCl.

Pollen grain	= 62 μ ,
" cavity	= 34 μ ,
" protoplast	= 28 μ .

¹⁾ The successive numbers (62 μ and 68 μ in this case) denote measurements of several pollen grains. Each vertical series of figures corresponds to one pollen grain.

2. Absolute Alcohol.

Pollen grain	= 62 μ ,
" cavity	= not measured,
" protoplast	16 μ .

Alcohol always caused great shrinkage of the protoplast.

VI. The following observations were made upon the pollen grains in the following media.

1. The stamen was placed in a drop of olive oil and the pollen carefully teased out without coming into contact with the air.

Pollen grain	= 68 μ .
" cavity	= 41 μ ,
" protoplast	28 μ .

2. Pollen grains teased rapidly into distilled water and immediatly examined showed a protoplast of 28 μ in pollen grain 68 μ across; very soon however the vacuoles of the protoplast enlarged, ruptured the separating arms and laminae of cytoplasm and ran together so that the protoplast slowly swelled up until it quite filled the pollen-cavity (42 μ).
3. In 2% cane sugar the results were similar to those in distilled water.
4. In 5% cane sugar.

The protoplast for some time maintained its size 28 to 30 μ . Later, however in some of the pollen grains changes similar to those of 2. and 3. were seen but much less marked.

5. In 0.6% NaCl.

The protoplast measured about 28 μ and it remained unaltered after a prolonged examination.

6. In 2% NaCl.

Protoplast measured only 20 μ and was obviously plasmolysed.

The following observations upon *O. biennis* may also be mentioned.

I carefully and as rapidly as possible teased out the pollen grains into a little of the mucilaginous fluid which can be squeezed from the anther itself. In a pollen grain measuring 68 μ and with a cavity of about 40 μ the protoplast measured 30 μ .

I then added a drop of 0.6% NaCl solution to the above, watching the effect all the time. The pollen grains remained unchanged both in their appearance and in their measurements.

In another similar experiment upon another bud from a different plant the measurement both in the anther-juice and in the 0.6% NaCl solution were:

Pollen grain	= 74 μ ,
" cavity	= 40 μ ,
" protoplast	= 30 μ .

I might occupy many pages in quoting similar measurements but as those which I have already mentioned are quite typical of the rest it would serve no useful purpose to do so. The general result has been to show that in 0.6% NaCl, 0.75% NaCl, 6% cane-sugar, egg-white and the plants own juice the protoplast has a very similar appearance and its measurements agree very well with one another at the different stages.

Moreover, after remaining in these solutions for some time little or no alteration, either in size or appearance, was observable. The average measurement in these solutions calculated from all my notes are as follows:

Pollen grain	pollen cavity	pollen protoplast
40 μ	26 μ	26 μ
62 μ	37 μ	27 μ
70 μ	39 μ	32 μ
74 μ	42 μ	34.25 μ
80 μ	46 μ	34.5 μ .

Strong Flemmings solution and strong chrom-acetic solution do not alter the protoplast very much in appearance but usually cause some shrinkage.

Merkel's fluid was not so satisfactory and it causes the vacuoles to swell up and the protoplast to enlarge.

Absolute alcohol causes very considerable contraction of the protoplast.

Distilled water enlarges the vacuoles and causes them to run together by breaking down the separating arms and laminae of cytoplasm. Consequently the whole protoplast swells up greatly.

Objection may still be taken to conclusions drawn from a study of the living pollen in the plants own juice, the salt solutions and in egg-white, on account of the possible influence which the mechanical operation of teasing out the pollen grains may have exerted.

That mechanical disturbances can affect the living contents of these cells is shown by the fact that if the pollen grains, in e. g. 0.6% NaCl solution, are covered by a cover glass and the pressure due to this is not relieved the protoplast gradually enlarges and may finally fill the cell-cavity. If, however, the precaution be taken, of preventing the pressure of the cover glass, by a fragment of anther or filter paper or by not covering the preparation at all no such change takes place in the protoplast.

An error from this cause, however, is extremely improbable as the pollen grains can be drawn out from the anther without actually subjecting them to the touch of an instrument and with only very little pressure or friction. This can be done by means of the fibrous mucilage which surrounds the pollen grains and binds them together in long strings.

Moreover microtome sections of pollen grains, fixed whilst lying untouched within the anther, show a rough parallel in

their measurements with those described for fresh material. I will not however, lay great weight on the evidence of the microtome sections as, in spite of every precaution, I never succeeded in entirely avoiding shrinkage of the pollen-protoplast even when all the other cells of the anther were un-contracted. I will add here a comparison between the measurements of the pollen from a living anther with those of microtome sections:

1. Fresh material of *Oenothera biennis* examined in the juice squeezed from the anther:

Pollen grain	74 μ ,
" cavity	40 μ ,
" protoplast	30 μ .

2. Sections of anther of about same age fixed in Flemmings solution:

Pollen grain	= 72 μ . 70 μ . 70 μ . 70 μ .
" cavity	= 42 μ . 40 μ . 40 μ . 40 μ ,
" protoplast	= 26 μ . 28 μ . 24 μ . 22 μ .

During the whole time that the protoplast is separated from the membrane in this way the latter continues to grow both in extent and in thickness. We are at present quite in the dark regarding the manner in which this growth takes place but a very brief theoretical consideration of the subject will be found among the conclusions at the end of this paper.

We must now enquire whence is derived the material necessary for this growth.

There are two sources from which the plastic material of the membrane might be derived, viz the protoplast of the pollen grain itself or the tapetum.

That metabolic processes of no mean order are taking place in the former is evident from a study of the changes which can be observed in it during this period.

Starch appears and disappears in the pollen grain in a manner which shows that carbohydrates are being used up in the cell; the cytoplasm continually grows less and less in amount whilst a liquid, apparently the direct consequence of the foregoing processes, gradually forms in the protoplasm.

This liquid first occupies small vacuoles in the cytoplasm, these continue to increase in size and run together (Fig. 24) until we find nothing left of the protoplasm but a hollow shell consisting of a plasmoderma (Hautschicht) and a nucleus, surrounded by a trace of granular cytoplasm (see Fig. 25 which gives a rather later stage). The centre of the shell is occupied by one enormous vacuole¹⁾.

There is no reason to doubt that this liquid diffuses out from the protoplast into the space which is forming between

¹⁾ Strasburger in his work of 1882 already wrote of *Gauva biennis*. „In meinen Alkoholpräparaten bildet der nach Anlage der Wand erschöpfte Inhalt der Pollenzelle nur noch ein unscheinbares Klümpchen“ cf. his Figs. 47, 48 and 49, Tafel VI.

itself and the pollen-wall and, in all probability, the latter derives the necessary materials for its growth from this source.

Unfortunately I could gain no knowledge whatsoever of the chemical nature of this liquid.

In the tapetum we can also observe evidences of metabolic activity but I can find nothing to show that any of the material which is being formed there is leaving the cells, on the contrary there is reason to believe that an accumulation of substance is taking place.

In the very young pollen grain¹⁾ the first wall appears as a single homogeneous lamella but when the grain has grown and measures about 40 μ across we can indistinctly recognise a structural differentiation in the outer membrane.

When the diameter of the pollen grain has increased still further (to about 55 to 60 μ) its first membrane can be clearly seen to consist of a thin, outer homogeneous layer and an inner "rodlet" layer (Stäbchenschicht or Anschlußlamella²⁾).

The growth of this membrane recalls Strasburger's³⁾ description of the first pollen-wall of *Althaea rosea* which, at a certain stage, was seen to consist of three lamellae; a middle "rodlet" layer (Anschlußlamella) which is bounded peripherally by two homogeneous layers. Of these the innermost lamella soon ceases to grow and becomes gradually more attenuated until it is lost sight of altogether; the two other lamella increase in thickness and the "rodlets" can be very clearly studied in older stages. A thickening layer is developed within the first pollen membrane of *Althaea*.

In *Oenothera* the first wall is so thin during its early development that I have not been able to determine whether the "rodlet" layer is ever bounded internally by an inner homogeneous lamella; it is certain, however, that by the time the pollen grain has reached 55 to 60 μ in diameter every trace of it has vanished.

The first pollen-wall now grows more rapidly in surface than the secondary thickening layer beneath it and consequently it becomes separated from that layer at all parts and only remains firmly fixed to the interstitial bodies. The continuation of this unequal growth in surface gradually throws the outer wall into irregular and sinuous folds. Both primary and secondary layers of the wall have meanwhile undergone a change in their chemical constitution and have become more or less completely cuticularised. The secondary layer no longer gives a pure violet colour with a solution of Iodine in potassium iodide but this has changed first to a violet-brown and then to a pure brown reaction.

¹⁾ This description of the pollen-wall applies both to *Oenoth. longiflora* and to *Oen. biennis* unless specially stated to the contrary. The measurements more particularly refer to *O. biennis* but the dimensions are only very slightly different in *O. longiflora*.

²⁾ Strasburger, "Die pflanzlichen Zellhäute". (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXI. 1898. p. 551.)

³⁾ l. c. p. 555.

The interstitial bodies are shut off from the cavity of the pollen grain by a well developed closing-disc which consists of two parts: an outer dense and homogeneous layer and an inner less dense, stratified lamina which is cap-shaped in form with the concavity directed towards the cell cavity. Lying on the outer lamina of the closing-disc is an aggregation of granular material which extends some little way up the sides of the interstitial body. The cavity of the interstitial body is no longer occupied by the mucilaginous deeply staining substance which filled it at an earlier period, but it now contains a watery fluid which does not readily stain. I believe that the mucilaginous material of the young interstitial body has been, to a great extent, used up in forming the closing-disc and that the granular substance which lies upon the outer portion of the disc is a remnant of the stainable material. (See Fig. 23.)

In pollen grains which measure between 85 μ and 95 μ in both *O. biennis* and *O. longiflora* the protoplast has become reduced to a hollow sphere or vesicle which has expanded again until it is nearly or quite in contact with the cell-wall (Fig. 25). At one point upon the protoplasmic vesicle a flattened, rather dense nucleus can be seen which encloses a nucleolus. A little finely granular cytoplasm surrounds the nucleus but in its other parts the protoplast appears to be reduced to a plasmoderma (Hautschicht) which surrounds the enormous central vacuole. Very soon the nucleus enlarges, becomes rounder and less dense and passes into the prophases of mitotic division (Fig. 26).

I have not followed the details of this division which leads to the formation of two distinct cells within the pollen grain: the large vegetative cell and the small generative cell. The latter is limited by a well marked plasmoderma (Hautschicht) (Fig. 27).

The tapetum now breaks down and its contents clearly furnish the material for the renewed growth of the pollen-protoplasts.

In order to understand the nature of this material it is necessary to consider the changes which take place in the tapetum during its earlier development.

In the very young anthers, before the full number of primary sporogenous cells is established, the tapetal cells contain a not very dense cytoplasm which encloses a single nucleus.

This nucleus, besides small, scattered chromatin granules, contains one to four nucleoli.

The nuclear membrane colours deeply with iron-haematoxylin or with methylene blue-fuchsin mixture. Very rapidly the cytoplasm increases in density and the originally single nucleus divides into several, as many as eight nuclei being not uncommonly met with in a cell (Fig. 30 and 31).

Until about the pollen-mother-cell stage the tapetal nuclei multiply exclusively by mitotic division but at the mother-cell stage nuclear figures occur which are strongly suggestive of

fragmentation. When the special-mother-cells have been established mitotic divisions are rarely met with whilst fragmenting nuclei occur on every side. Most of the tapetal nuclei now contain a single large nucleolus and a very deeply staining nuclear wall, besides this only a very little finely granular chromatic material can be seen lying near or upon the nuclear wall (see *n* Fig. 44).

In anthers in which the first pollen-wall is just making its appearance. I have several times seen the tapetal nuclei in the prophases of mitosis but I have never, at this period, succeeded in finding the later stages of division and I believe that mitosis is no longer completed by the nuclei. Nuclei which have every appearance of undergoing fragmentation are, however, very abundant both at this and at later stages of development (Fig. 32, 33, 34, 40, 42) Strasburger¹⁾ and later writers, in describing the tapetum of other plants, have found mitosis to be the only mode of nuclear division and they believe the constricted nuclei which occur in the cells to represent fusion and not fragmentation of the nuclei.

In *Oenothera* it is impossible to imagine that karyokinesis can be the only mode of nuclear multiplication.

In the first place mitotic divisions are never very frequent and it is difficult to account for the presence of six or seven nuclei in a young tapetal cell through their agency alone.

Moreover, mitotic figures cannot be found in the tapetum of *Oenothera* after the appearance of the first pollen wall so that if this is the only mode of division and the constricted nuclei, which are common both at this and at subsequent stages, really represent fusions it is impossible to see whence the constant supply of nuclei comes for these repeated fusions and which leaves the older tapetal cell with two or three nuclei to the last. The way in which these constricted nuclei often hang together by a narrow neck also favours the view that they are separating from one another and are not uniting (see especially Fig. 34).

The great disparity which after exists in the sizes of the nuclei of a cell is also what one would expect with direct rather than with indirect division (compare sizes of the two nuclei in Fig. 37).

For all of these reasons I consider that most of these constricted nuclei represent a fragmentation and not a fusion of nuclei.

Every constricted nucleus does not, however, necessarily imply nuclear multiplication.

There is no doubt that the tapetal nuclei alter their shape and often become very irregular in outline without this leading to a division of the nucleus or representing a fusion (see Fig. 36, 37). These changes in shape are evidently signs of the occurrence of an active metabolism in the cell and may be compared to the similar phenomena which have been described in the secreting cells of many animals.

¹⁾ Strasburger, E. „Teilungsvorgang d. Zellkerne etc.“ (Arch. f. Mikro. Anat. Bd. 21. 1882. pp. 574—575.)

This continuous nuclear multiplication, by both direct and indirect division, must lead to the accumulation of a large number of nuclei in each cell unless an opposite process, reducing their number takes place at the same time.

An glance at a section of an older anther will at once show that no excessive accumulation of nuclei occurs in the cell and I have succeeded in finding clear evidence of a nuclear degeneration taking place side by side with the nuclear multiplication.

In this process the nuclear membrane, which stains very deeply, becomes ruptured and shredded out into a group of fibres or narrow laminae whilst the nucleolus can also, in many instances, be seen to resolve itself into a coarse fibre.

There can be little doubt that the groups of fibres formed in this manner correspond to the structures which Meves¹⁾ has recently described in the tapetal cells of *Nymphaea alba* and which he has compared to the chondromiten of certain animal cells.

It is quite easy, in well fixed material,²⁾ to find all stages between a complete nucleus and one that is only represented by a group of fibres. In Fig. 43, 44 and 45 *d* and *f* I have drawn nuclei which are degenerating in this way.

These fibres, of nuclear origin, become gradually more numerous in older anthers, as the tapetal nuclei continue to divide and to degenerate, but whether they all persist as fibres or whether some of them are lost sight of in the course of further changes I am unable to say. It is certain, however, that the cytoplasm of the tapetal cells which are approaching disintegration stains very deeply and that it contains a large number of these fibres.

Just before tapetal disintegration the whole contents of the cell, apart from the unaltered nuclei,³⁾ break down into coarse granules which stain intensely with iron-haematoxylin and these become distributed among the pollen grains when the cell loses its individuality.

During the development of the anther starch appears and again disappears in the tapetum according to the conditions of growth and this shows that carbohydrates are being employed in metabolism.

The conclusion which may be drawn from the above facts is that a large part of the material which accumulates in the tapetal cells during their development and which subsequently passes into the pollen grains to replenish their exhausted protoplasts has at one time or another entered into the composition of the tapetal nuclei and that there is here, therefore, a direct relation between nuclear substance and cytoplasmic growth.

¹⁾ Meves, Fr. „Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondromiten in Pflanzenzellen.“ (Berichte d. Deutsch. bot. Gesell. XXII 1904. pp. 284—286.)

²⁾ Worcester's fluid is by far the best fixative for this purpose.

³⁾ Which are two or three in number.

The comparison which Meves has drawn between these deeply staining fibres of the tapetal cytoplasm and the chondromiten of certain animal cells is of the highest interest.

In a large number of actively functional cells, belonging to the most various tissues of the animal body, chromatic structures have been found in the cytoplasm und described under the names of mitochondrien, chondromiten, pseudochromosomes, yolk-nuclei, chromidien, apparato reticolare etc.

Goldschmidt¹⁾ has recently found good grounds for grouping all these structures together and he has shown by direct experiment that at least in some cases (e. g. muscle-cells of *Ascaris lumbricoides*) they are directly connected with the functional activity of the cell.

In the tapetum the fibres (or their derivatives) unquestionably play a prominent part in the cytoplasmic growth of the pollen-protoplasts and no doubt in the animal cell they are also in some way associated with the elaboration of complex organic substances.²⁾ In this relation it may be recalled that several physiological chemists have pointed out the probability of nuclein or one of its constituent molecular groups forming a centre or starting point for the synthesis of complex organic matters in the living cell.

The origin and chemical nature of these chromidial structures has, however, not yet been satisfactorily determined in all cases. In some cells which have been studied by Goldschmidt it is highly probable that they are derived from the chromatin of the nucleus.

I have shown above that the fibres in the tapetal cells of *Oenothera* possess a nuclear origin and may be referred to the transformation of the nucleoli and nuclear membranes.

The staining reactions and the behaviour of these nucleoli, whilst the nucleus is still intact, show that they are, at least partly, composed of chromatin whilst the nuclear wall also seems to owe its affinity for nuclear dyes to the deposition of finely granular chromatin upon its inner face or within its substance.

We see therefore that the fibres lying in the tapetal cytoplasm are to a great extent derived from the chromatin of the nucleus and that much of the substance that ultimately passes into the pollen grains is a derivative of chromatin.

The walls of the tapetum, during the greater part of the development of the anther are of a somewhat mucilaginous nature and can be very distinctly differentiated by means of an alkaline solution of congo red. In the older anther these

1) Goldschmidt, R. „Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen“. (Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogenie d. Tiere. Bd. XXI. 1904. p. p. 1—100.)

2) For example note the relation which Mathews found to exist between the deeply staining fibres and the Zymogen granules of certain pancreas and liver cells. (Journ. Morphol. XV. Suppl. 1899.)

walls become very thin and at the time when the tapetum disintegrates they become so attenuated that at some spots they are apparently interrupted altogether. It is obvious therefore that the tapetal walls offer no great hinderance to the passage of the cell-contents. It is more difficult, however, to understand how the tapetal substance passes through the thick, cuticularised pollen-wall to reach the protoplast. It must evidently do so in a state of solution but how the complex material of the tapetal cells is brought into solution can at present only be guessed at. Enzymes are probably the effective agents but we at present have no knowledge either of their source or nature.

We left the pollen grain at a stage when the protoplast, in the form of a hollow shell, had enlarged sufficiently to fill the cell-cavity once again. At a slightly later period the generative cell and the vegetative nucleus leave their peripheral position for one in the centre of the cell cavity where they are suspended, together with more or less cytoplasm, by three thick strands of cytoplasm and often several smaller ones as well. The three thick arms of protoplasm extend to the bases of the three interstitial bodies and it is a significant fact that the intine can first be recognised at these spots and that it here attains its greatest thickness (Fig. 28 and 29). It is difficult to avoid the conclusion that influences of some kind originate in the nucleus and pass along the three arms of cytoplasm to those spots at which new cell-wall lamellae are forming but we are at present quite in the dark as to the nature of these influences.

In still older pollen-grains, measuring from 108 to 112 μ in diameter, the intine forms a continuous layer over the whole inner face of the wall. It is thick and easily seen at the base of each interstitial body but it is extremely delicate elsewhere and can only be traced as a continuous membrane with some difficulty.

The intine gives very clearly the characteristic reactions of a pectic substance but I was not able to demonstrate the presence of cellulose in it with any certainty.

The interstitial bodies contain one or more yellowish globules which usually entangle an air-bubble in them. These globules appear to be of an oily nature for they are blackened by osmic acid and they are soluble in absolute alcohol.

The protoplasm, covered by the intine, now bores its way through the closing disc and enters the interstitial body which it soon entirely fills. I have followed this process most completely in the case of *Gaura Lindheimeri* and I will, therefore, refer to this plant in the present description.

In the quite young pollen grain of *Gaura* the interstitial bodies are composed of a homogeneous mucilage which in every way resembles that of *Oenothera* at a corresponding age.

In older grains this structureless mucilage becomes distinctly laminated. These laminae are very closely arranged at the base of the interstitial body and form there a closing disc.¹⁾

Above the closing disc the laminae are much more loosely placed and they often become drawn out and even broken at their middle by the growth of the interstitial body. At the apex of the interstitial body the laminae again are very densely arranged.

The intine forms quite a thick pad under each interstitial body but is very thin over the rest of the pollen grain. It contains both cellulose and a pectic body in its composition. Both substances are distributed equally through the thickness of the membrane and there is no differentiation of a pectic layer from a cellulose one.

When the intine and protoplast are about to penetrate the interstitial body we first find that a narrow cleft is bored through the middle of the closing disc (Fig. 46). Then a small fold of intine can be seen to pass into this slit (Fig. 47) and to gradually make its way to the centre of the interstitial body where the laminae are thin or quite broken through. Here it bulges out into a small, thick-walled sac (Fig. 48 and 49). The laminae of the interstitial body are gradually eaten away and the intine-sac continues to grow until it lies closely against the short teeth which alone remain of the interstitial laminae.

It is interesting to note that the intine must be of a very soft and even mucilaginous nature as it often moulds itself to all the irregularities on the wall and "flows" between the teeth which project from the interstitial wall. The opening in the closing disc gradually enlarges until the disc is reduced to a narrow and dense collar or ring (Fig. 50).

The manner in which the closing disc is perforated and the substance of the interstitial body slowly eaten away suggests the presence of a solvent, probably an enzyme, which is secreted by the protoplast and which carries out the work of disintegration. It is difficult otherwise to explain the appearance of a clean cut aperture in the closing disc before the intine grows out to force itself a way. Moreover, the slow dissolution of the interstitial laminae takes place before the intine comes into contact with them so that they cannot be mechanically broken down by the growth of that membrane.

The mature pollen grain of *Oenothera longiflora* measures between 170 and 180 μ across: it is quite filled by the protoplast which is densely crowded with starch. The two layers of the exine are again in contact with one another.

The outer layer is, however, only firmly attached over the interstitial bodies; it consists of an outer, homogeneous lamella which is continuous over the whole pollen grain and the inner

¹⁾ So closely are the laminae arranged in the closing disc that the laminated appearance is often lost sight of altogether and the disc appears granular.

"rodlet" layer which is interrupted over the apices of the interstitial bodies.

During the later growth of the pollen grain the secondary thickening layer has not increased in thickness but has, on the contrary, become stretched and very much thinner than it was at an earlier stage. (In Fig. 50 the secondary thickening layer has been drawn too thick.)

In *Oenothera longiflora* all the pollen grains do not reach maturity but a large proportion of them become arrested in their development. They all grow to about 90 μ in diameter, when their protoplast has become reduced to a hollow shell, but after that many of them are unable to continue their development owing, no doubt, to the tapetal substance being insufficient for the requirements of all the pollen grains.

I have not given any special attention to the germination of the pollen grain but I may mention that the intine of *Epilobium tetragonum* which gives the reactions of both cellulose and pectose, grows out into a tube which is often branched at its free end (Fig. 20).

The mature pollen grains of *Oenothera* are bound together in long strings by bundles of "fibrils" which lie between and round them. These fibrils are developed from the mucilage which, on an earlier page, we saw was derived from the disintegration of the special-mother-cell walls. These "fibrils" have entirely lost all affinity for callose dyes and have become very resistant to solvents. Their properties in many respects resemble those of cuticularised structures.

In the species of *Epilobium* short bands of the cuticularised mucilage bind together the pollen grains which, consequently, leave the anther in tetrads.

Summary and conclusions.

1. In the earliest stages of anther development all the cell-membranes contain both cellulose and pectose. The walls of the sporogenous cells, however, contain less cellulose than the other membranes of the anther. In older anthers the sporogenous cell-membranes give the reactions of a pectic substance alone.

2. The pollen-mother-cell wall consists of pure callose. This substance is formed directly as such by the protoplast and there can be no possibility, in the present case, of a transformation of cellulose into callose.

3. In the first and second divisions of the pollen-mother-cell seven chromosomes occur whilst in the somatic divisions fourteen is the approximate number of chromosomes. The presence of two nuclei, one large and the other very small, in some quite young pollen grains suggests the occurrence of irre-

gularities in the divisions similar to those described by Juel in *Hemerocallis fulva*.

4. The first pollen membrane is formed by the direct activity of the protoplast and is deposited as a delicate layer of pectic material upon the inner face of the special-mother-cell wall. Although it originates in the most intimate contact with the callose wall it is chemically distinct from this from the very first.

5. The interstitial bodies originate as specialised areas on the first pollen wall. These spots are at first characterised by their greater thinness; later a homogeneous mucilage is developed at these places. In older pollen grains a portion of this mucilage is deposited as a dense closing disc whilst, in *Oenothera*, the rest of the interstitial body is filled with a thin fluid. In *Gaura* more or less solid laminae are deposited throughout the interstitial body.

6. A secondary thickening layer is laid down by the protoplast within the first pollen membrane. This layer gives most of the pectic reactions but also a very distinct violet colour with a strong solution of Iodine in potassium iodide. It gives none of the usual cellulose reactions.

7. Both the first pollen wall and the secondary thickening layer are firmly attached to the protoplast when they are first developed.

In pollen grains which have reached 40 μ in size the protoplast is no longer fixed to the wall at any place although it still completely fills the cell cavity.

The pollen grain continues to grow and its walls increase both in thickness and in extent. Whilst the pollen grain doubles its diameter the cell-cavity increases in size from about 26 μ to about 46 μ . The protoplast, however, grows far less rapidly during this time and its diameter only enlarges from 26 μ to about 34 μ .

In consequence of this inequality in growth the protoplast becomes separated from the pollen wall by a space which is filled with liquid.

The conditions seem to be quite similar to those which Fitting and others have described in the megaspores of *Isoetes* and *Selaginella*.

In *Oenothera* also, as in the megaspores, the growth of the layers of the wall is not equally rapid and the first pollen wall becomes separated from the secondary thickening layer and is thrown into folds upon its surface.

These observations show that during the period of most active growth of the membrane (both in surface and in thickness) the protoplast is completely separated from it and we must conclude either that the growth of a cell-wall is a purely physical process or that the living protoplast can exert its influence across a space filled with liquid.

I may add here that, although the growth of a membrane whilst this is separated from the protoplast by an actual space

has only been found to occur in the few isolated cases mentioned above, other less extreme instances belonging to the same category of phenomena are not unknown. Wherever we find that a new lamella is interpolated between the protoplast and an older lamella and the latter still continues to grow in thickness or in surface it does so whilst it is neither in union or in contact with the living element of the cell.

Meanwhile changes are taking place in the protoplast and we find that a fluid is forming in the cytoplasm, partly at the expense of carbohydrates which have reached it from without and partly at the expense of the cytoplasm itself. This fluid is formed in vacuoles which gradually run together until the protoplast is reduced to a hollow sphere enclosing a single, large, central vacuole. We have reason to believe that this fluid diffuses out from the protoplast and furnishes material for the growth of the pollen-membrane.

The three most important features in the formation and development of the layers of the pollen wall may, therefore, be summarised as follows:

- I. Both the primary pollen wall and the secondary thickening layer originate in intimate connection with the plasmoderma (Hautschicht).
- II. The greater portion of the subsequent growth of both these membranes takes place by intussusception whilst they are completely separated from the protoplast.
- III. The material required for the growth of the membranes is derived from the secretory activity of the pollen-protoplast.

We can at present only vaguely guess at the most probable way in which the growth of these membranes takes place.

There are some facts, such as Ambronn's work¹⁾ upon the optical properties of the cuticularized walls, which indicate that the cell-wall may be underlaid by a crystalline structure and it is possible that when the membrane is first formed the protoplast (to which it is then firmly fixed) determines the character and the arrangement of these crystals.

The later growth of the membrane, even after it has become separated from the living element of the cell, may be considered to take place in a manner which depends upon the nature and relative positions of its crystalline components.

8. After the pollen protoplast has become almost completely exhausted by its secretory activity its substance is once more replenished by the material derived from the disintegration of the tapetum.

The very young tapetum contains a rather scanty cytoplasm and only a single nucleus. Later the tapetal cells are furnished with a denser cytoplasm and nuclei which may vary in number from one to eight. Until the end of the special-mother-cell

¹⁾ Ambronn, H. Ber. d. Deutsch. bot. Gesell. 1888. p. 226.

stage both mitotic and amitotic divisions of the nuclei take place but in older anthers the tapetal nuclei divide exclusively by amitosis. Side by side with this continuous multiplication of nuclei a nuclear degeneration can be observed in which the nuclear membrane and nucleolus are resolved into a group of deeply staining fibres or narrow laminae.

These fibres are no doubt identical with those observed by Meves in the tapetum of *Nymphaea alba*. These fibres have been compared by Meves to the chromidial structures found in certain animal cells and this comparison has a great interest in the light of Goldschmidt's recent work.

The fibres in the tapetum of *Oenothera* are found to be to a large extent derivatives of the chromatin of the nucleus and they increase in number as the cell advances in age and its nuclei continue to divide (fragment) and to break down.

The interesting conclusion is, therefore, reached that a large portion of the material which replenishes the exhausted pollen-protoplast has at one time or another entered into the composition of a tapetal nucleus.

9. The intine is a continuous membrane lining the entire inner surface of the pollen grain. It first appears and reaches its greatest development at the bases of the three interstitial bodies whilst over the rest of the pollen grain it extends as an exceedingly delicate layer. During the development of the intine three thick strands of cytoplasm connect the centrally placed nucleus with the spots beneath the interstitial bodies where the membrane is growing most vigorously. In *Oenothera* the intine gives the reactions of a pectic body but little or no cellulose can be detected in it. In *Gaura Lindheimeri* and *Epilobium tetragonum* both pectic bodies and cellulose occur in the intine.

10. The perforation of the closing disc of the interstitial body and the disintegration of the laminae of that body have been most closely followed in the pollen grains of *Gaura Lindheimeri*. The closing disc is perforated and the interstitial laminae are "eaten away" in advance of the growing intine in a manner which suggests the action of a solvent, probably an enzyme.

11. In *Oenothera longiflora*, even when growing under the most favourable conditions, many of the pollen grains become arrested in their development. They all seem to advance until their protoplast is completely exhausted by secretion but the tapetal material is insufficient to allow all of them to carry their development further.

12. The mature pollen grains are surrounded and bound together by "fibrils" which are derived from the special-mother-cell wall. When the special-mother-cell wall breaks down it forms at first a structureless mucilage which no longer gives any of the reactions of callose. Later this mucilage becomes drawn out into "fibrils" and these are very resistant to solvents.

Rudolf Beer.

Explanation of Plates 3, 4 and 5.

- Fig. 1. Lateral intercellular passage of anther of *O. biennis* in which the walls bordering upon the space have become thickened and cuticularised. Anther at stage of special-mother-cells.
- Fig. 2, 3 and 4. Successive stages in the development of stoma upon anther of *O. longiflora*.
- Fig. 5-7. Division of pollen-mother-cell showing seven chromosomes in *O. longiflora*.
- Fig. 8 and 9. Later stage of division of same. All material from which Fig. 5-9 were drawn was fixed with medium chrom-acetic mixture.
- Fig. 10 and 11. Special-mother-cells soon after completion of division. *Oenothera biennis*.
- Fig. 12 and 13. Special-mother-cells later stage to show differentiation of the first-formed septa from the later-formed layers of the wall. Fig. 12 examined in chlor-zinc-iodine solution to which a little phosphoric-iodine solution had been added. Fig. 13 examined in corallin soda solution *O. biennis*.
- Fig. 14. Raphide-sac of anther of *O. biennis*. Strong Flemming's sol. and Heidenhain's haematoxylin.
- Fig. 15 and 16. Young pollen grain of *O. biennis* immediately after formation of first pollen-wall strong Flemming's sol.
- Fig. 17. Slightly older pollen-grain of *O. biennis*. Interstitial bodies formed.
- Fig. 18. Similar pollen-grain to that in Fig. 17 but with two nuclei.
- Fig. 19. Pollen grain of *O. biennis* measuring $40\ \mu$ in diameter. Living material examined in .6% Na Cl solution.
- Fig. 20. Branched end of pollen-tube of *Epilobium tetragonum*.
- Fig. 21 and 22. Abnormal pollen grains of *O. biennis* with two and one interstitial body respectively. Examined in .6% Na Cl solution.
- Fig. 23. Pollen grain of *O. biennis* $45\ \mu$ across Flemming's solution methylene blue and fuchsin.
- Fig. 24. Pollen grain *O. longiflora* $70\ \mu$ across. Living material examined in .75% Na Cl solution.
- Fig. 25. Section of pollen grain of *O. biennis* measuring about $86\ \mu$ across the entire grain to show protoplast at end of the period of secretory activity and when it has expanded until it nearly fills the cell-cavity Flemming's sol. Heidenhain's haematoxylin and bismarck brown.
- Fig. 26. Similar pollen grain to Fig. 25 nucleus showing first stage of mitosis.
- Fig. 27. Section of pollen grain of *O. biennis* measuring about $86\ \mu$ across showing vegetative and generative (g) cells. Flemming's sol. Heidenhain's haematoxylin and bismarck brown.
- Fig. 28. Pollen grain of *O. biennis* measuring $150\ \mu$ across to show the three arms of protoplasm extending to the bases of the three interstitial bodies where the intine was just beginning to be formed. Living material examined in .6% Na Cl solution.
- Fig. 29. Pollen grain *O. longiflora* to show the three arms of cytoplasm. Fixed with Worcester's fluid. Methylene blue and fuchsin stain.
- Fig. 30. Tapetal cell of *O. longiflora* with 8 nuclei. Strong Flemming sol. Methylene blue and fuchsin preceded by crocein stain.
- Fig. 31. Tapetal cell of *O. longiflora* with 6 nuclei.
- Fig. 32-34. Tapetal cells of *O. biennis* to show direct division of nucleus. Strong Flemming's solution.
- Fig. 35-39. Tapetal cells to show constricted and irregular nuclei some of which may be stages of direct division to others no such significance attaches.
- Fig. 40-42. Tapetal cells from somewhat older anthers in which pollen grains measure from 60 to $95\ \mu$ across. To show constricted nuclei.

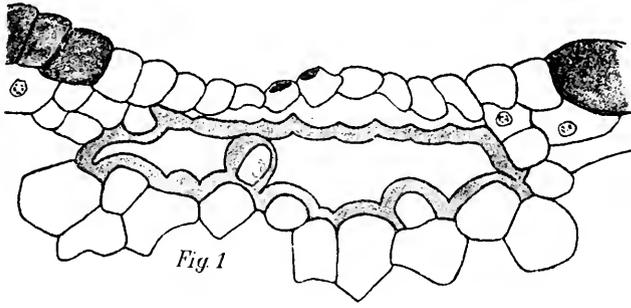


Fig. 1

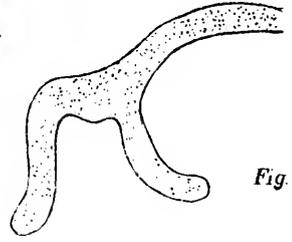


Fig. 20

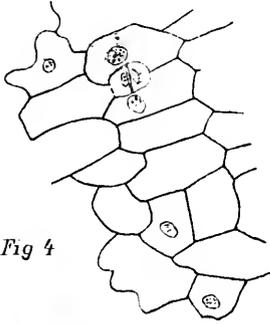


Fig. 4



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 18.

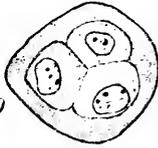


Fig. 10

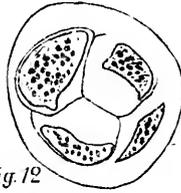


Fig. 12

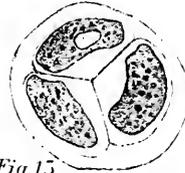


Fig. 15.

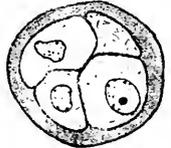


Fig. 11

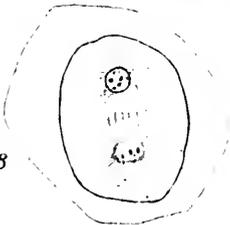


Fig. 8



Fig. 7



Fig. 6.

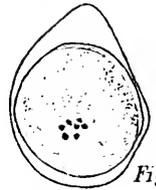


Fig. 5.

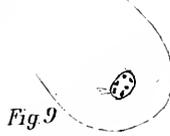


Fig. 9



Fig. 17.

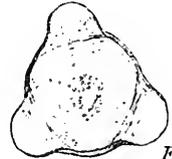


Fig. 19.

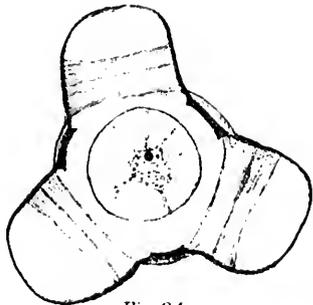


Fig. 24

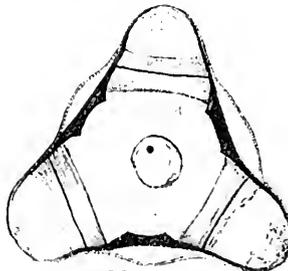


Fig. 25

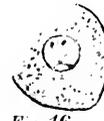


Fig. 16



Fig. 15



Fig. 14

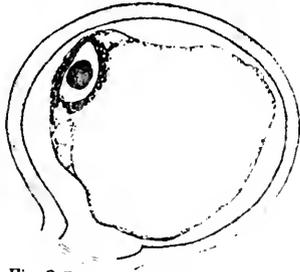


Fig. 25



Fig. 26

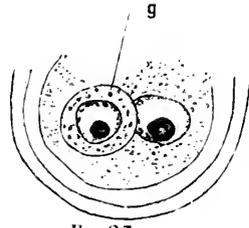


Fig. 27



Fig. 28

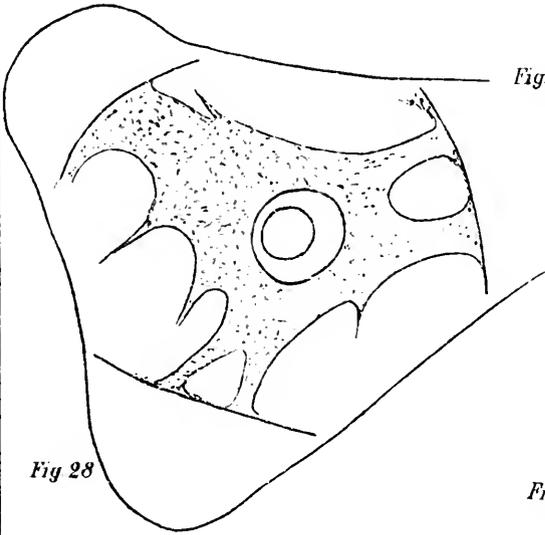


Fig. 29

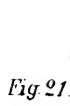


Fig. 30



Fig. 31



Fig. 32



Fig. 33



Fig. 34

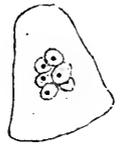


Fig. 35



Fig. 36

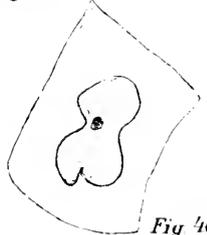


Fig. 37



Fig. 38

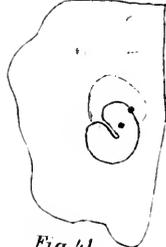


Fig. 39



Fig. 40

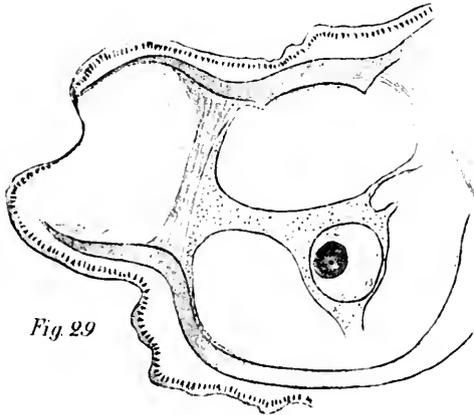


Fig. 41



Fig. 42

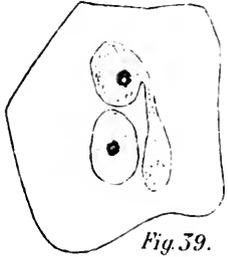


Fig. 43



Fig. 44





Fig. 52



Fig. 51

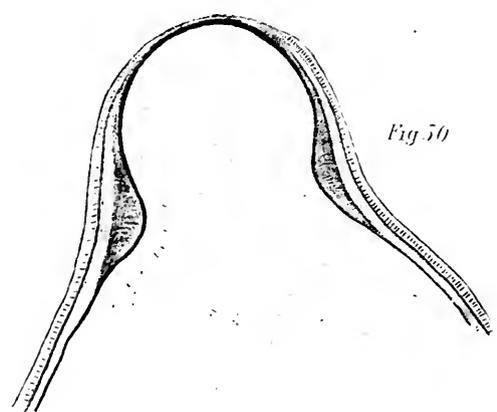
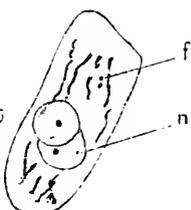


Fig. 50



Fig. 45



f
n

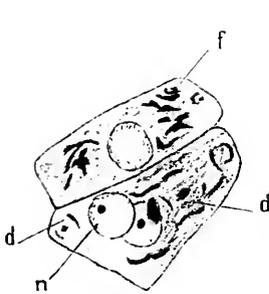


Fig. 44

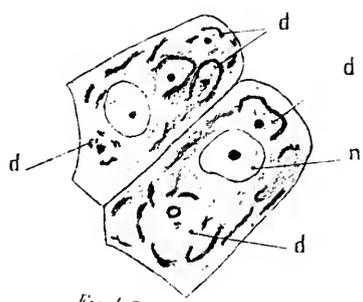


Fig. 45

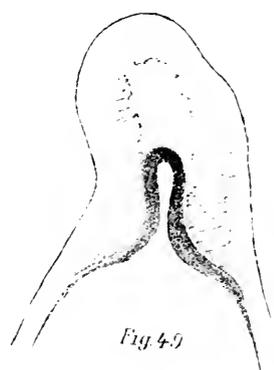


Fig. 49

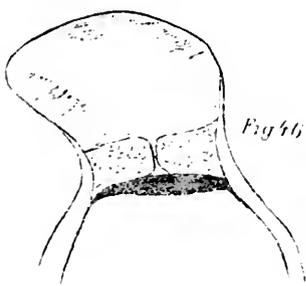
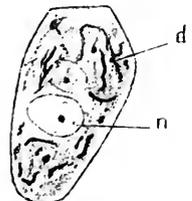
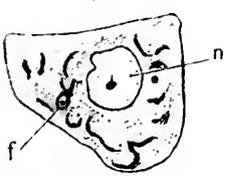


Fig. 46

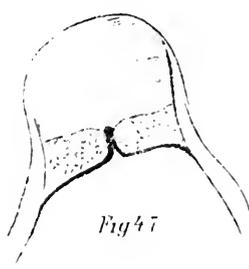


Fig. 47

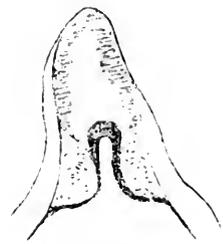


Fig. 48

- Fig. 43—45. Tapetal cells of *O. longiflora* to show chromidial fibres (f), degenerating nuclei (d) and intact nuclei (n). Worcester's fluid; methylene blue and fuchsin.
- Fig. 46—49. Interstitial bodies of pollen grain of *Gaura Lindheimeri* showing successive stages in its perforation and dissolution by the advancing intine Fig. 46—48 examined in chlor-zinc-iodine solution Fig. 49 stained with bismarck brown. All fixed with Flemming's solution.
- Fig. 50. Interstitial body of mature pollen grain of *O. longiflora*. Medium chrom-acetic. Bismarck brown.
- Fig. 51 and 52. Disintegration of special-mother-cell-wall. *Oen. biennis* strong Flemming. To show the first-formed lamellae of the wall still left intact whilst the later-formed layers have completely broken down. Fig. 51 congo red stain. Fig. 52 corallin soda.

Die Anatomie von *Epigaea repens* L.

Von

F. M. Andrews.

Mit Tafel VI—VIII.

Epigaea repens findet sich in Neufundland, Kentucky und Michigan und führt hier die Namen: trailing Arbutus, Mayflower und Ground Laurel. Sie wächst im allgemeinen auf sandigem oder felsigem Boden, besonders in etwas schattigen und nicht sehr dichten Wäldern, und zwar sowohl in Nadel- als auch Laubholzwäldern. An manchen Stellen überzieht sie den Boden mit einer dichten Decke.

Es ist eine niederliegende, holzige Pflanze, deren ganzrandige, immergrüne Blätter alternierend am Stamm stehen. Letzterer ist mit steifen, braunen Haaren bedeckt. Die Stammspitze besitzt zum Teil farblose Drüsenhaare.

Die fortwachsende Spitze des Stammes erhebt sich etwa 10 cm über die Erdoberfläche und trägt frühzeitig im Frühjahr (von März bis Mai) einen oder mehrere Büschel von großen duftenden Blüten. (Fig. 1). An dem Hauptstamm entstehen eine Anzahl Seitenzweige, die im jungen Zustand beinahe ganz farblos sind, da sie von der dichten Belaubung des Hauptstammes mehr oder weniger verhüllt werden. Sie bilden sich besonders während der Wachstumsperiode, können jedoch auch künstlich durch Feuchtigkeit hervorgerufen werden, wenn man eine Anzahl von Pflanzen in einem Gefäß hält. Die Seitenzweige sind mit einem sehr dichten Kleide von Haaren bedeckt, die im entwickelten Zustande vielzellig sind. Viele von ihnen sind Drüsenhaare und sondern einen Flüssigkeitstropfen ab. Besonders reichlich geschieht dies, wenn man die Pflanze in feuchter Atmosphäre hält (Fig. 15, Taf. VII). Vielleicht spielen diese Drüsenhaare vermöge ihrer Ausscheidungen eine Rolle bei der Lösung und Absorption von Nährstoffen aus dem humosen Boden, in welchem die Pflanzen wuchsen.

Fig. 15, Taf. VII gibt eine Darstellung von dem Bau der Drüsenhaare und zeigt auch einen Flüssigkeitstropfen am Ende.

Dies ist kugelförmig, von größerem Durchmesser als der Stiel und besteht aus vielen Zellen, die viel kleiner sind als die Stielzellen. Die Haare entstehen in der Epidermis und sind zuerst als kleine einzellige papillöse oder runde Erhebungen sichtbar, die dann rasch wachsen und sich teilen. Wenn das Längenwachstum des Stieles beinahe beendet ist, teilt sich die Endzelle weiter in kleine Zellen, die dann die oben erwähnte kugelige Anschwellung bilden. Wie Fig. 14, Taf. VIII zeigt, besteht ein Haar im Durchschnitt aus sechs peripheren und einer zentralen Zelle, doch ist diese Zahl nicht konstant. Die Zellen des Stieles sind mehr oder weniger langgestreckt, die des Endes annähernd isodiametrisch, doch kommen gelegentliche Ausnahmen vor. Alle besitzen ziemlich große Zellkerne, besonders große aber die Zellen des reifen Köpfchens, deren Funktion die obenerwähnte Sekretion ist. Sie nehmen etwa $\frac{1}{4}$ des ganzen Zellraumes ein. Auch das Plasma ist sehr reichlich. Plasmaströmung ist in allen Haarzellen, besonders aber in den Stielzellen zu beobachten.

Der Stamm von *Epigaea* (Fig. 1, Taf. VI). Die Zellen der Epidermis sind in der Flächenansicht polygonal und in der Längsrichtung des Stammes gestreckt. An den jungen Teilen sind zahlreiche Spaltöffnungen vorhanden, die jedoch (wie auch in einigen andern später zu beschreibenden Fällen) nicht immer die beiden üblichen Schließzellen besitzen. Zuweilen hat sich nur eine gebildet, während die andere nur unvollkommen oder garnicht entwickelt ist. Doch ist in allen Fällen eine Öffnung vorhanden. Auch noch in ziemlicher Entfernung von der wachsenden Stammspitze sind an dem niederliegenden Stengelteile Spaltöffnungen oder Spuren davon zu sehen. Doch verschwinden sie schließlich in dem Maße als die Epidermis älter und der Stamm blattlos wird. Das Wachstum der jungen Seitenzweige, die in den Blattachsen entspringen, ist sowohl im feuchten Raume als auch am natürlichen Standorte ziemlich energisch. Ich beobachtete einen Zuwachs von 1 cm in 48 Stunden.

Querschnitt des Stammes. Mikrotomschnitte durch in Paraffin eingebettetes Material geben gute Resultate nur bei den jungen Stengelteilen, für ältere sind sie nicht anwendbar, da das Paraffin nicht fest genug ist, um die holzigen, harten Stücke beim Schneiden festzuhalten. Doch lassen sich von den älteren Stengelteilen bei einiger Sorgfalt sehr gute Freihandschnitte anfertigen, die sich dann durch allmähliches Übertragen in Glycerin unter dem mit Kanadabalsam umrandeten Deckglas unbegrenzt lange halten. Sie werden vollkommen klar und sind ausgezeichnet zum Studium geeignet. Die verschiedenen Färbungen, die ich anwandte, werde ich bei Gelegenheit angeben.

Die Epidermis des Stammes besteht aus einer Zelllage, die Zellwände sind an den jungen Stengelteilen nur mäßig verdickt. Hier und da ist eine Spaltöffnung durchschnitten, deren Atemhöhle nicht groß ist. An den alten Stengelteilen sind alle Epidermiszellen viel dickwandiger, und zwar besonders an ihren

Außenwänden, die oft mehreremale so dick sind als die Innenwände (Fig. 23, Taf. VIII). Die Zellwände der Schließzellen sind gewöhnlich enorm verdickt, besonders an den Innenseiten, bisweilen so sehr, daß das Lumen fast ganz verschwunden ist (Fig. 23, Taf. VIII).

Die älteren Epidermiszellwände zeigen eine leicht gelbliche Farbe, die sich bei Anwendung von Chlorzinkjod sehr verstärkt und mithin von der Anwesenheit von Kutin herrührt. Die Kutinisierung erstreckt sich auch auf eine oder mehrere der subepidermalen Zellagen der Rinde. Letztere (Fig. 23, Taf. VIII) besteht aus 10–20 Reihen von Zellen, zwischen denen sich große Interzellularen befinden. Die der Epidermis benachbarten Rindenzellen sind ziemlich klein, die tiefer liegenden größer. Der Inhalt der Rindenzellen wird zu gewissen Zeiten tief rotbraun gefärbt, wenn Chlorzinkjod einwirkt, und erweist sich somit als stark tanninhaltig. An die innere Rindenzellschicht schließen sich Bastzellen an (Fig. 23 C), deren Wände sehr stark verdickt sind. Sie bestehen in jugendlichem Zustand aus Zellulose, werden aber später, wie die Phloroglizin-Salzsäure-Reaktion zeigte, stark verholzt. Ihr plasmatischer Inhalt ist verschwunden, sie besitzen lange Tüpfelkanäle (Fig. 22, C), die Mittellamella ist deutlich sichtbar, in den Winkeln ist oft ein schwach entwickelter Zwickel bemerkbar. Die Bündelscheide ist schwach entwickelt und schwer zu erkennen (Fig. 22, Taf. VIII, H).

Das Phloem besteht aus 10–20 Reihen von ziemlich kleinen unregelmäßigen Zellen (Fig. 22). Die Siebröhren sind viel weiter als die andern Zellen, gelegentlich sieht man auch die außerordentlich kleinen Geleitzellen. Alle Phloemzellen sind dünnwandig und leicht braun gefärbt. Die Markstrahlen des Holzes setzen sich in das Phloem fort und sind leicht durch ihre regelmäßige Struktur kenntlich. Das Kambium ist nicht sehr tätig, der Stengel erreicht demgemäß nur geringe Dicke. Der Übergang von den rechtwinkligen oder prismatischen Kambiumzellen zu den Holzzellen ist ziemlich unvermittelt, was mit der Trägheit des Kambiums zusammenhängt.

Das stark entwickelte Xylem besteht hauptsächlich aus Holzfasern und Gefäßtracheiden.

Spiralgefäße sieht man gelegentlich an dem inneren Rande des Xylems. Die Wände sind stark verdickt und oft von langen Kanälen durchsetzt (Fig. 22). Die jungen Markzellen sind dünnwandig und lebendig, später treten zweierlei Zellen auf (Fig. 20). Ein Teil bleibt dünnwandig, büßt aber seinen lebendigen Inhalt ein. Der andere besteht aus kleineren dickwandigen, getüpfelten Zellen, welche reichlich Stärkekörner führen und zwischen den großen dünnwandigen zerstreut liegen.

Die Stärke ist, wie es auch andere spezifisch schwerere Inhaltsbestandteile der Zelle tun, in das untere Zellende gesunken. Auch die Mittellamella ist oft zwischen den Tüpfelkanälen verdickt und gewährt ein perlschnurartiges Aussehen (Fig. 19 B). Die großen dünnwandigen Markzellen haben seichtere Tüpfel,

die in der Flächenansicht als kleine Poren erscheinen (Fig. 20 c). Die Jahresringe sind sehr ausgeprägt, desgleichen die Markstrahlen, die in Form von scharf begrenzten Linien durch das Xylem in das Phloem hineinlaufen.

Längsschnitte zeigen alle diese Zellen stark verlängert. Nur die kleinen dickwandigen Markzellen, deren charakteristische Verdickungen auch auf den Längsschnitten deutlich hervortreten, sind in transversaler Richtung mehr ausgedehnt. Die dünnwandigen Markzellen sind etwa dreimal so lang als breit.

Was das Spitzenwachstum des Stengels und der Wurzel sowie die Struktur der letzteren anbetrifft, so ist nichts bemerkenswertes hierüber zu berichten. Höchstens wäre erwähnenswert, daß das Xylem der Wurzel schon sehr früh, wenn letztere noch sehr klein sind, einen vollständigen Zentralzylinder bildet, dessen Elemente sehr stark verdickt sind. Auch fallen einige zerstreute besonders starke Gefäße auf.

Das Blatt. Die Dimensionen der Blätter schwanken nach Alter und Lage zwischen 2—7 cm Länge und 1—3 cm Breite. Sie sind mehr oder weniger oval im Umriß, gewöhnlich herzförmig an der Basis, rauh auf der oberen und haarig auf der unteren Seite, immergrün, dick und ledrig. Ober- und Unterseite sind etwa gleich grün. Die Blattstiele sind gleichfalls mit Haaren bedeckt. Die Aderung ist eine ganz ungewöhnlich feine, das Blatt kann geradezu als Muster einer feinen Aderung gelten.

Struktur des Blattes. Die Epidermis der Ober- und Unterseite hat stark verdickte Wände. Das Zellumen ist stark reduziert. Die radialen Wände der Zellen in einiger Entfernung von den Adern, haben einen geschlängelten Verlauf (Fig. 17, Taf. VII), sollten also ganz besonders fest in einander verzahnt sein, doch ist die Elastizität nicht sehr groß, da die Blätter jeden Alters und jeder Größe, wenn sie stark gebogen werden, leicht in der Epidermis einreißen. Die radialen Wände sind fernerhin durch eine große Zahl weiter und tiefer Kanäle ausgezeichnet. (Fig. 10, Taf. VII). Diese Tüpfel können leicht mit den scharfen, oben erwarteten Falten der Wände verwechselt werden. Besonders gut sind sie über den Adern zu sehen. Die Zellen der Epidermis enthalten gewöhnlich kein Chlorophyll, wenngleich in einzelnen Fällen Spuren davon zu sehen sind. Man muß sich natürlich hüten, gelegentlichen, durch den Schnitt verursachten Vermischungen der Zellinhalte Bedeutung beizulegen, eine Vorsicht, die oft genug von Beobachtern vernachlässigt wird.

Die Schließzellen haben wie gewöhnlich reichliches Chlorophyll und einen sehr deutlichen Zellkern, sie führen außerdem große Stärkekörner und Öltropfen. Die Epidermiszellen zeigen gewöhnlich reichliches Plasma mit deutlichem Kern. Über den Adern sind die radialen Epidermiszellwände nicht geschlängelt. (Fig. 17 u. 18). Gewöhnlich ist über jeder Atemhöhle nur eine Spaltöffnung. Fälle, in denen mehrere Spaltöffnungen zu einer

Atemhöhle gehören, sind selten. Sie kommen nach Tschirch¹⁾ bei einigen Begonien, wie *B. mauricata*, *spatulata*, *Dregei*, *heracleifolia*, wo 2—6 zusammen über derselben Atemhöhle anzutreffen sind, sowie bei *Papaver somniferum* vor. Auch für *Saxifraga sarmentosa* wird es angegeben.²⁾ Dieses seltene Vorkommen habe ich auch in einigen Fällen bei *Epigaea repens* beobachten können. Meine Aufmerksamkeit wurde zuerst auf diese Tatsache durch die gelegentliche Beobachtung von zwei dicht nebeneinander gelagerten Spaltöffnungen gelenkt, und Querschnitte zeigten mir, daß sie in der Tat sich über ein und derselben Atemhöhle befanden (Fig. 21, Taf. VII). In anderen Fällen fand ich gar 3 und 4 vereinigt. Die Spaltöffnungen von *Epigaea* erscheinen nie als Zwillingsspaltöffnungen, doch habe ich dies bei einer anderen Pflanze, die ich demnächst zu beschreiben gedenke, beobachtet. Zwischen den Spaltöffnungen lagen gewöhnlich zwei oder mehrere Epidermiszellen. Bloßes Vorkommen von dicht nebeneinander gelagerten Spaltöffnungen gestattet übrigens noch keinen Rückschluß auf eine gemeinsame Atemhöhle. Das zeigt erst ein genauer Querschnitt. In Fig. 21, Taf. VII war es nur möglich, zwei von den vier vorhandenen Spaltöffnungen darzustellen.

Eine andere Eigentümlichkeit der Spaltöffnungen an Blättern und Stengeln ist die schon oben erwähnte mangelhafte Entwicklung der einen Schließzelle. Die Spaltöffnungen kommen sowohl auf der Ober- als auch der Unterseite, doch zahlreicher auf der letzteren, vor. Das Mesophyll des Blattes besteht aus großen, dünnwandigen, dicht mit Chlorophyll erfüllten Zellen, zwischen denen weite Interzellularen vorhanden sind. Querschnitte durch die Gefäßbündel des Blattes (Fig. 24, Taf. VII) zeigen sehr dickwandige, verholzte Xylemzellen und leicht gefärbte, zarte Phloemzellen. Die Siebröhren sind weit.

Die Blüte von *Epigaea repens*. Die Blüten erscheinen von März bis Mai. Ihre Farbe schwankt zwischen weiß und rosa. Sie sind sehr wohlriechend. Sie stehen an den Enden der kleinen Zweige in Büscheln (Fig. 1, Taf. VI) und sind ziemlich groß, nämlich 1,5 cm lang und 1 cm breit. Der Kelch besteht aus fünf imbrikatén lanzettlichen Kelchblättern (Fig. 3 Taf. VI). Die Korolla ist tellerförmig. Sie hat gewöhnlich fünf Zipfel (Fig. 2, Taf. VI). Doch fand ich auch Exemplare mit vier und andere mit sechs Zipfeln. So zeigt z. B. Tafel VI eine Korolla mit sechs Zipfeln. Die Korolla ist viel länger wie der Kelch (Fig. 2, Taf. VI). Die Blütenröhre ist innen stark behaart (Fig. 4, Taf. VI). Bei starker Vergrößerung erscheinen diese Haare ganz durchsichtig. Sie haben (Fig. 9, Taf. VII) eine ziemlich dicke, außen rauhe Wand. Die Zellen zeigen eine sehr schöne Plasmaströmung: das Plasma strömt nach allen Richtungen in dem

¹⁾ Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie. Bd. I. p. 433, 437, Fig. 489, 1889.

²⁾ Viviani, Della struttura degli organ. element. tom. I. Fig. 4. p. 151, zitiert bei de Bary, Vergleichende Anatomie etc.

reich verzweigten System von Plasmabändern, die im Zellraum ausgespannt sind. Jede zweite Querwand ist sehr stark und ausgebogen. Es macht den Eindruck als ob die dünnwandigen Querwände erst durch spätere Zellteilungen angelegt werden.

Die Haare können sich verzweigen. Der Zellkern ist im Leben gewöhnlich schwer zu sehen, tritt jedoch nach Färbung mit 1% Methylgrünessigsäure sehr deutlich hervor. Außerdem sind viele kleine Öltröpfchen bemerkenswert (Taf. VII, Fig. 9A). Die Epidermis der Ober- und Unterseite der Blumenkronzipfel ist stark gerunzelt (Fig. 11 und 13, Tafel VII). Auch in diesen Zellen ist Öl in feinen Tröpfchen enthalten. Die Zellen der Zipfel haben regelmäßige Form. Die äußeren Epidermiszellwände sind etwas stärker als die inneren.

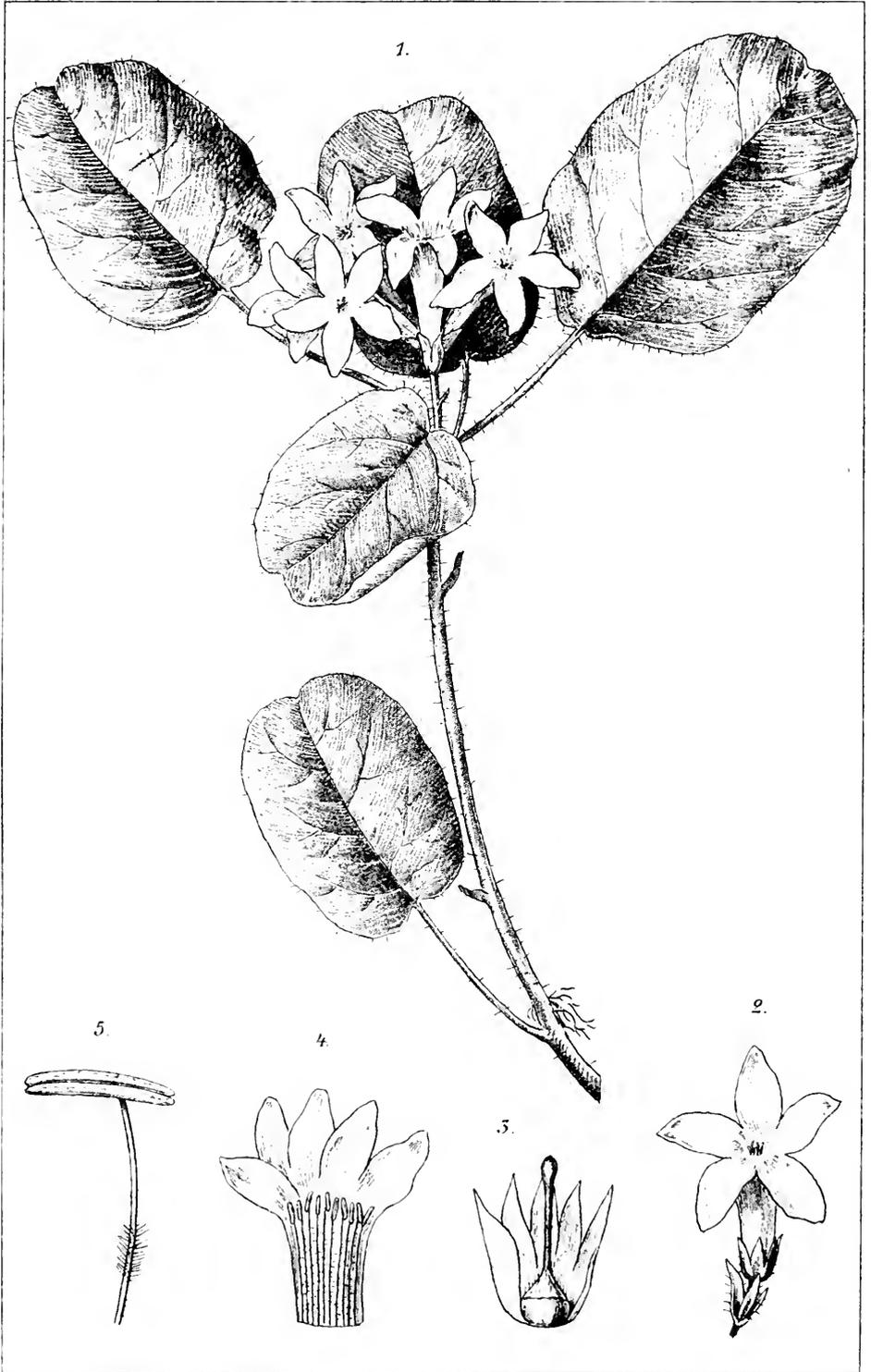
Die Staubgefäße, deren 10 vorhanden sind, sind mit der Röhre verwachsen und haben lange Filamente (Fig. 4, Tafel VI), die nahe der Basis einen Filz von Haaren tragen (Fig. 5, Taf. VI). Die Antheren sind dithezisch, oblong und öffnen sich durch einen Längsriß. Die Pollenkörner bleiben in Tetraden zusammengelagert (Fig. 6, 7, 8, Taf. VII). Das Pistill besteht aus einem eiförmigen, mit Haaren bedeckten, aus fünf Blättern zusammengesetzten und demgemäß fünffächrigen Fruchtknoten um einen schlanken Griffel mit fünfzähliger Narbe (Fig. 3, Taf. VI). Die Kapsel ist kugelig, etwas zusammengedrückt und lokulizid. Die Blüte ist heterostyl und oft diözisch.

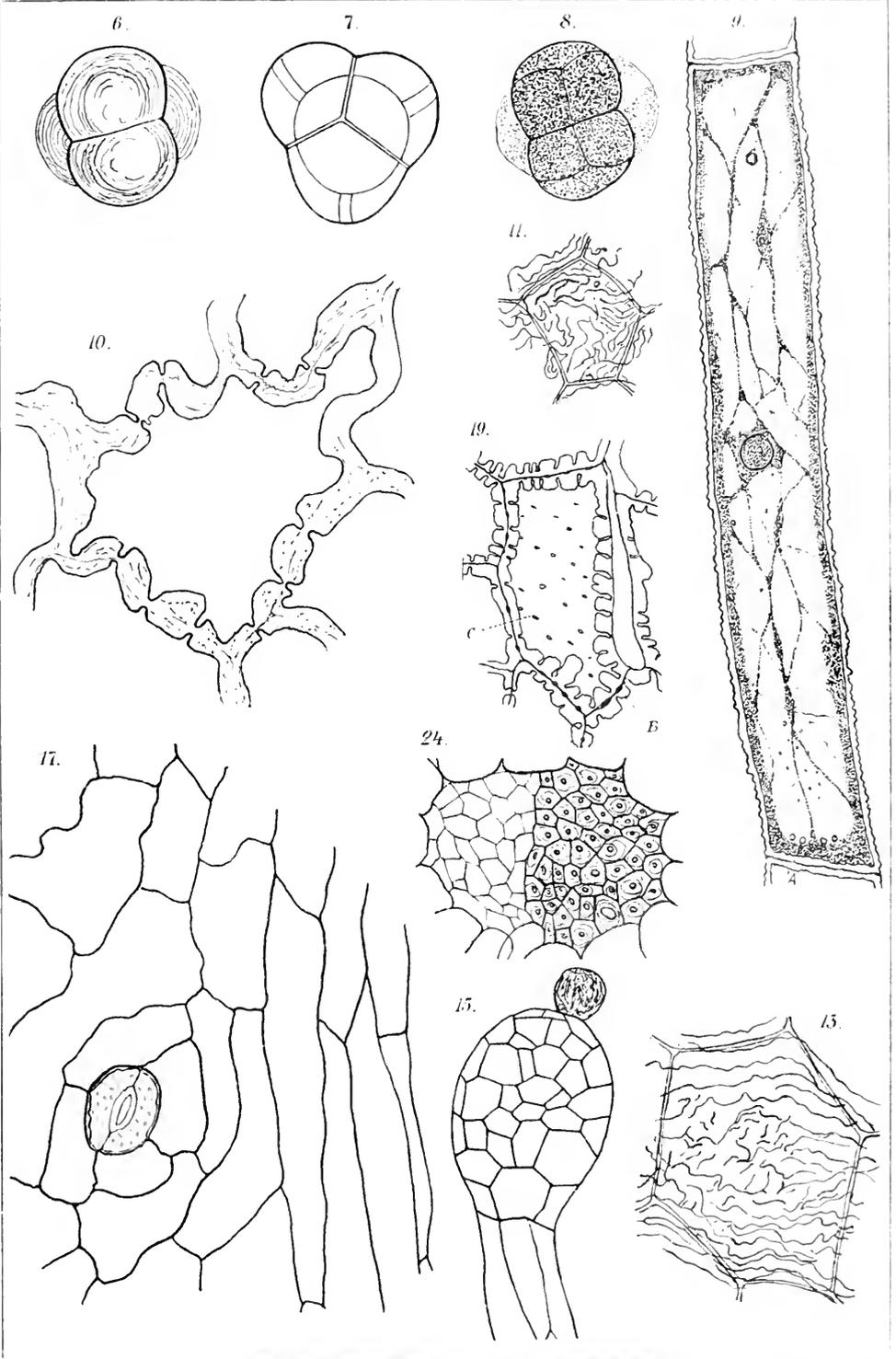
Der Pollen wächst, wie ich fand, am besten in einer 3.5% Zuckerlösung, der 1 Teil Gelatine beigelegt ist.

Figuren - Erklärung.

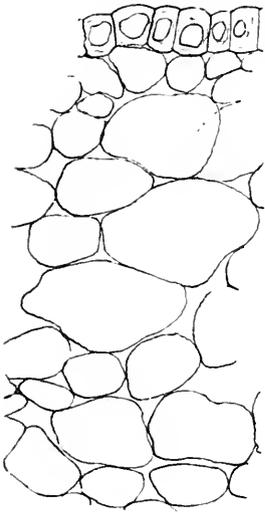
- Fig. 1. Zweigende von *Epigaea repens* mit Blüten. Natürliche Größe.
 Fig. 2. Einzelne Blüte, etwa 2mal vergrößert.
 Fig. 3. Einzelne Blüte, geöffnet. Korolla und Staubgefäße entfernt, um den Kelch und den Stengel zu zeigen, ca. 5 mal vergrößert.
 Fig. 4. Korolla aufgeschnitten, um die Insertion der Staubgefäße und die Haare zu zeigen, ca. 2mal vergrößert.
 Fig. 5. Einzelnes Staubgefäß, ca. 10 mal vergrößert.
 Fig. 6—8. Pollenkörner, ca. 50 mal vergrößert.
 Fig. 9. Zelle von einem Haar an der Innenseite der Korolla ca. 450 mal vergrößert.
 Fig. 10. Zelle der Blattoberseite mit Tüpfeln, ca. 450 mal vergrößert.
 Fig. 11. Zelle von der Unterseite der Blüte, die gerunzelte Oberfläche zeigend, ca. 540 mal vergrößert.
 Fig. 12. Dasselbe im Querschnitt, ca. 450 mal vergrößert.
 Fig. 13. Epidermiszelle der Oberseite der Blüte, ca. 450 mal vergrößert.
 Fig. 14. Querschnitt durch ein Haar von einem jungen Stengel, ca. 150 mal vergrößert.
 Fig. 15. Oberflächenaussicht des Endes eines solchen Haares, ca. 150 mal vergrößert.

- Fig. 16. Ein Stück der Epidermis der Blattoberseite mit Spaltöffnungen, ca. 450 mal vergrößert.
- Fig. 17. Dasselbe von der Blattunterseite nahe einer Ader, ca. 450 mal vergrößert.
- Fig. 18. Dasselbe von der Blattoberseite nahe einer Ader, ca. 450 mal vergrößert.
- Fig. 19. Zelle aus dem Mark mit Tüpfeln, ca. 540 mal vergrößert.
- Fig. 20. Große und kleine Markzellen. Die kleinen enthalten Stärke, ca. 450 mal vergrößert.
- Fig. 21. Querschnitt durch ein Blatt mit zwei Spaltöffnungen über einer gemeinsamen Atemhöhle, ca. 450 mal vergrößert.
- Fig. 22. Querschnitt durch das Xylem, ca. 450 mal vergrößert.
- Fig. 23. Querschnitt durch die Rinde, ca. 450 mal vergrößert.
- Fig. 24. Querschnitt durch ein Gefäßbündel des Blattes, ca. 540 mal vergrößert.

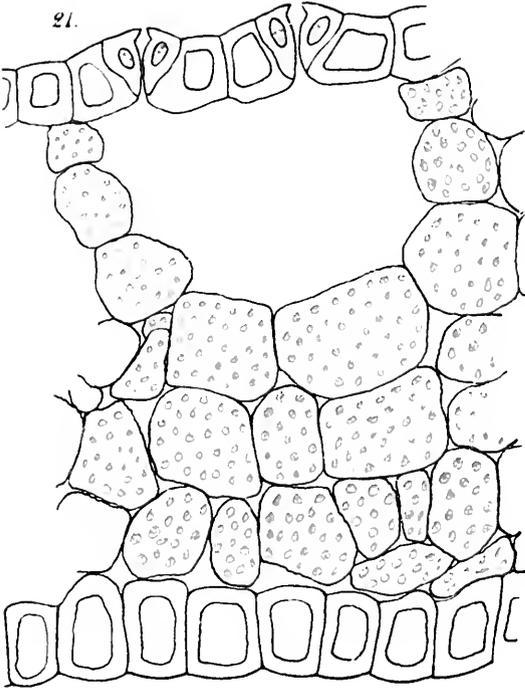




23.



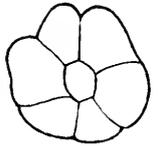
21.



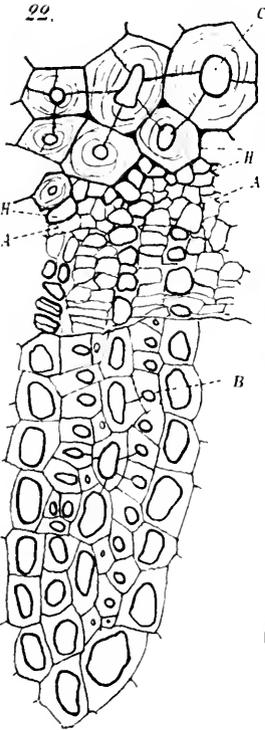
12.



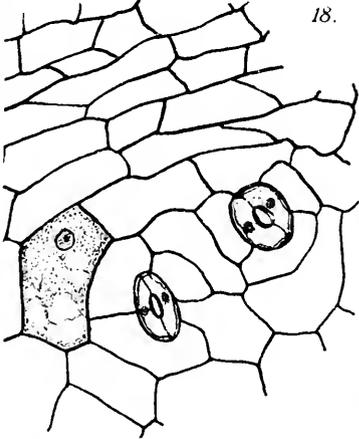
14.



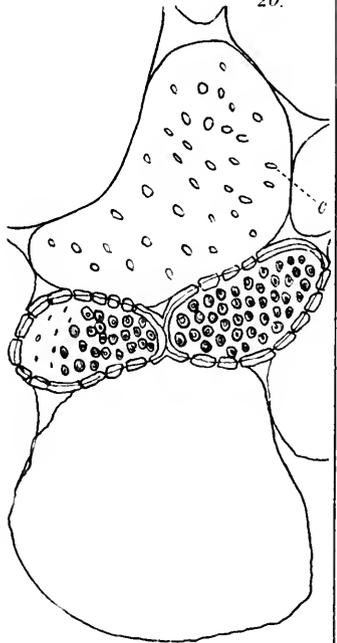
20.



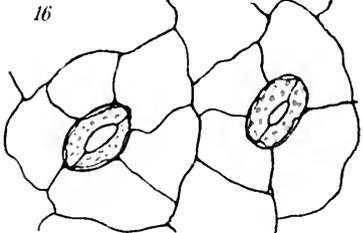
18.



20.



16.



Zur Anatomie und Biologie der Monokotylenwurzel.

Von

L. Lindinger.

(Mit 30 Abbildungen im Text.)

Die Klasse der Monokotylen besitzt neben der Mehrzahl von staudenartigen Gewächsen auch Baumgestalten, die an Mächtigkeit mitunter den größten Vertretern der Gymnospermen und der Dikotylen ebenbürtig sind und dann gleich diesen durch sekundären Dickenzuwachs zu ihrer großartigen Entwicklung gelangten. Während bei den zwei letztgenannten Klassen die Wurzeln, welche die Stämme in der Erde befestigen, alle in gleicher Weise, wenn auch nicht in demselben Grad wie der Stamm an Dicke zunehmen, um der auf ihnen lastenden Masse gewachsen zu sein, kommt die Verankerung der Stämme bei den baumförmigen Monokotylen meist auf andere Art zu stand. Das sekundäre Dickenwachstum der Wurzeln, in der Gattung *Dracaena* vorhanden, bildet bei den Monokotylen einen interessanten Ausnahmefall: bezeichnenderweise enthält die genannte Gattung die größte monokotyle Pflanzenform (*D. Draco*).

Im Durchschnitt wird die genügende Befestigung der Bäume im Boden durch jährliche Vermehrung der Wurzelzahl erreicht, wobei die Wurzeln, meist im Ring geordnet, aus der verbreiterten Stammbasis außerhalb des nächstälteren Wurzelkranzes hervorbrechen; als Beispiele seien *Chamaerops*, *Kingia*, *Nolina longifolia* (*Dasylirion longifolium*), *Furcraea Bedinghausi* (*Roezlia regia*) und *Livistona* angeführt. Extreme Verbreiterung der Stammbasis zeigen *Yucca guatemalensis*, wo sie scheibenartig, und *Nolina recurrata* (*Pincenectilia tuberculata*), bei der sie dick knollenförmig wird. Eine Erhöhung in der Sicherheit der Befestigung bei sonst dem erstgenannten gleichen Verhalten findet sich bei *Rhopalostylis*, *Sabal* und anderen Palmen insofern, als hier durch die bekannte Wachstumsweise der jüngeren Pflanze die definitive Stammbasis in die Erde verlagert wird.*)

*) Vergl. auch Dammer, Gartenflora, 46. Jahrg. 1897 p. 595 f. 652f; Natur u. Haus 6. Jahrg. 1897—98, p. 21—24.

Bei zwei *Liliaceen*-Gattungen ist die Aufgabe, den oft mächtigen, verzweigten Stamm aufrecht zu halten, den Wurzeln zum größten Teil entzogen und zwar nicht dem Stamm selbst, aber doch diesem gleichwertigen Organen übertragen. Die beiden Gattungen *Cordylina** und *Yucca*** treiben Stolonen, die unter normalen Umständen nicht zu neuen Individuen auswachsen und außer der Nebenfunktion als Reservestoffbehälter den Zweck haben, den Stamm sicher in der Erde zu befestigen, da die Wurzeln aus einer noch zu erwähnenden Ursache dazu schlecht geeignet sind. Während diese Triebe bei *Yucca* häufig nach allen Richtungen verlaufend, noch ganz das Aussehen und die Wachstumsweise von Stolonen besitzen, die Endknospe gelegentlich aus dem Boden herausheben und mitunter zu einer neuen Pflanze entwickeln, zeigen sie sich bei *Cordylina* stark verändert. In der Zahl meist auf zwei oder drei beschränkt, wachsen sie hier fast völlig senkrecht abwärts und übernehmen die Rolle der Gymnospermen- und Dikotylenpfehlwurzel***. Sie senden Wurzeln nach allen Seiten aus, die in akropetaler Reihenfolge hervorbrechen. Alte, kultivierte *Cordylinen* zeigen die veränderte Bestimmung der Stolonen sehr deutlich, indem die völlig wurzellose Stammbasis häufig aus der Erde emporgehoben, mit dem Erdboden in keine Berührung kommend, in der Ernährung auf die Stolonen angewiesen ist. Von Wurzeln sind letztere bei *Cordylina* und *Yucca* durch den Besitz von Niederblättern und durch den Mangel einer Endodermis gut zu unterscheiden; sie besitzen außerdem Dickenwachstum wie der Stamm. [Auch verschiedene *Dioscorea*-Arten besitzen Stolonen, z. B. *D. Batatas*. Diese haben große Ähnlichkeit mit denen von *Cordylina* (das dort Gesagte trifft in Bezug auf den Bau im allgemeinen auch hier zu), unterscheiden sich aber vor allem durch kürzere Lebensdauer. Sie wurden bisher für Wurzeln gehalten⁽²⁷⁾ und¹¹⁾ 2. Aufl. p. 339.]

Waren bei den soeben genannten Gattungen die Wurzeln als Befestigungsorgane von untergeordneter Bedeutung, so sind sie von desto größerer bei *Pandanus*, dessen Stamm eines ausgesprochenen Dickenwachstums wenigstens im unteren Teil entbehrt¹⁾. Hier wird der obere, durch primäre Zunahme bedeutend dickere Stammteil auf die etwa in der Fläche eines Kegelmantels orientierten mächtigen Stützwurzeln gestellt und

*) Von Nägeli (Beitr. z. wiss. Bot. I. 1858. p. 134f.) für *Calodracon* (= *Cordylina*) *Jacquinii* beschrieben.

**) Erwähnt von Millardet (Sur l'anatomie et le développement du corps ligneux dans les genres *Yucca* et *Dracaena*. Mém. soc. impér. sc. nat. Cherbourg. XI. [2^e sér. I] p. 342).

Eine junge *Yucca elata* mit abwärts wachsendem Stolon bildet Trelease ab (Further studies of Yucas and their pollination. Missouri Bot. Gard. 4. 1893. pl. 15); ferner sind die Stolonen an einer von dem gleichen Autor gegebenen Abbildung einer alten Pflanze von *Y. elephantipes* zum Teil sichtbar (The Yuccae. Miss. Bot. Gard. 13. 1902. pl. 51).

***)) Vergl. Sachs, Ges. Abhandl. II. p. 1186ff.: Vöchting, Bot. Zeit. 1881.

so der untere dünnere Teil ausgeschaltet. Ähnlich verhalten sich verschiedene Palmen, z. B. *Jriarteia*, und merkwürdigerweise auch die Keimpflanzen von *Dracaena Draco* trotz des schon an der unteren Grenze des Hypokotyls beginnenden Meristemzuwachses.

In ganz eigenartiger Weise dienen die Wurzeln bei *Velozia* zur Aufrechterhaltung der Pflanze. Bei manchen Arten erreichen die dicken, verzweigten „Stämme“ eine Höhe von etlichen Metern. Sie bestehen bei *Velozia plicata* und *V. candida* (und wohl auch bei den anderen Arten) nach Art des Stammes von *Dicksonia* in der Hauptsache aus Adventivwurzeln, welche durch die stehbleibenden Blattbasen hindurch abwärts wachsen, den dreikantigen dünnen Stengel dicht umkleiden und in ihrer Gesamtheit einen einheitlichen Stamm vortäuschen. An sich wäre der Stengel nicht im Stand, sich zu der gleichen Höhe zu erheben, zumal ihm das Zuwachsvermögen anderer *Liliifloren* zeit lebens mangelt.

Echtes sekundäres Dickenwachstum der Wurzel ist nach den derzeitigen Kenntnissen auf die Gattung *Dracaena* beschränkt. Es arbeitet in derselben Weise wie im Stamm, zeigt aber auf der Oberseite der Wurzel gesteigerte Tätigkeit. Diese einseitige Förderung, die in etwas an die Bildung der Tafelwurzeln von *Eriodendron* und *Ficus* erinnert, könnte man wohl aus der Wachstumsweise der Drazänen erklären. Berücksichtigt man, daß *Dracaena* im Vergleich zu anderen Monokotylenbäumen nur wenige Wurzeln besitzt, daß Stamm und Blattkrone immer schwerer darauf lasten, je höher sie emporstreben, daß vollends durch die Verzweigung des Stammes der Druck ganz bedeutend zunimmt, so werden die Wurzeln durch die angegebene Struktur auf die einfachste Weise instand gesetzt, den an sie gestellten Anforderungen nachzukommen. Die Hauptmasse des Zuwachses wird direkt in die Druckrichtung gelegt und der ganze Zuwachs wie ein Schuh auf den Zentralzylinder gestellt. Auf solche Weise entsteht ein biegungsfestes Gerüst, das sich, nach allen Seiten ausgreifend, langsam vergrößert, wohl in gewissem Verhältnis zur Zunahme der Krone.

I.

Das Dickenwachstum der Drazänenwurzel.

Die Fähigkeit der Drazänenwurzel, sich sekundär zu verdicken, ist schon seit geraumer Zeit bekannt. In der Literatur finden sich verschiedene Angaben vor, die, in der Beobachtung des Dickenwachstums einig, in Bezug auf Entstehung und Dauer der Meristemtätigkeit oft ziemlich von einander abweichen. Eine Zusammenstellung dieser Angaben, soweit sie mir bekannt sind, möge hier folgen.

Mohl fand bei *Dracaena Draco*, daß die feste äußere Faserschicht (= der Sekundärzuwachs) des Stammes auch in einem kurzen Abschnitt der Wurzel vorhanden ist und zwar auf der oberen Seite in stärkerer Ausbildung. Die Schicht wird mit

zunehmender Entfernung vom Stamm schwächer, um schließlich ganz zu verschwinden. (De structura Palmarum [in Martius, Genera et species Palmarum], München 1831. In der mir vorliegenden englischen Übersetzung von Henfrey p. 47.)

Meneghini wiederholt Mohls Angabe. (Ricerche sulla struttura del caule nelle piante monocotiledoni. Padova 1836 p. 32.)

Schacht kommt mehrmals auf ein Zuwachsvermögen zu sprechen. Einmal²⁾ schreibt er: „Durch den Cambiumring verdickt sich auch die Wurzel; bei monocotyledonen Pflanzen erlischt dessen Thätigkeit, selbst bei *Dracaena*, frühzeitig, die monocotyledone Wurzel erreicht deshalb niemals eine bedeutende Stärke. Der Cambiumring der monocotyledonen Wurzel verholzt in der Regel, eine seiner Zellenreihen bildet alsdann häufig einen zierlich verdickten Ring, welcher das centrale Gefäßbündelsystem umschließt.“ Ferner³⁾: „Der Ring einseitig verholzter Zellen, welcher bei *Dracaena*, bei der Sarsaparillawurzel etc. das centrale Gefäßbündelsystem begrenzt, entsteht aus einer Zellenreihe des Verdickungsringes, durch sein Auftreten wird das weitere Dickenwachstum der Wurzel unmöglich.“ An dritter Stelle⁴⁾: „Bei *Pandanus odoratissimus* und bei *Dracaena Draco*, wo Wurzeln von der Stärke eines Zolles und darüber aus der Rinde des Stammes hervorbrechen, verdicken sich dieselben noch eine zeitlang in der Weise wie der Stamm und zeigen in diesem Falle auch anatomisch dieselben Verhältnisse, schwächere Seitenwurzeln dagegen, welche in der Erde hervorbrechen, entwickeln sich von Anfang an nach dem monocotyledonen Typus der Wurzel.“

Caspary⁵⁾ läßt bei *Dracaena Draco*, *D. fruticosa*, *D. marginata* und *D. reflexa* die jetzt als Perikambium bezeichnete Schicht in Teilung eintreten und die Verdickung bewirken. Der entstandene Zuwachs soll dem des Stammes ganz ähnlich sein. „Die Schutzscheide [= Endodermis] kann bei weiterer Dickenzunahme der Wurzel den centralen Theil nicht mehr umfassen; sie wird zersprengt, und zwischen ihre einzelnen Theile schieben sich strahlig Parenchympartien ein, so daß ihre Zellen in kleineren Abtheilungen zu 1, 2, 7 und mehr bei einander dicht vor dem Cambium in der Rinde gefunden werden.“ An anderer Stelle⁶⁾ schreibt er von der Wurzel von *D. Draco*, daß sie sich oben verdicke.

Rauwenhoff (Bijdrage tot de Kennis van *Dracaena Draco* L. Verh. Kon. Akad. von Wetenschappen. Tiende deel. Amsterdam 1864) beschäftigt sich eingehend mit der Frage des Zuwachses in den Drazänenwurzeln und berücksichtigt auch die vorhandene Literatur. Zuletzt kommt er zu dem Resultat: Bij den wortel heb ik zijne (Casparys) *secundaire Leitbündel* niet teruggevonden (die misschien echter wel in oudere wortels dan ik onderzocht heb, kunnen voorkomen), en ik mis bij hem de beschrijving der kernscheide. (Nashrift p. 52.)

Millardet (l. c. p. 341) bestätigt die Beobachtungen von Mohl und Schacht. Er teilt die Ansicht, daß das Perikambium den Zuwachs verursache.

Wossidlo findet⁷⁾: „Einen ähnlichen Bau (wie bei jüngeren Wurzeln) zeigt auch der mittlere Theil älterer, sehr dicker Wurzeln: jene verholzte, scharf markierte Zellreihe aber ist auch unter dem Mikroskop nicht zu erkennen. Dagegen ist hier ein Kreis dichtgedrängter, aber nicht verschmolzener Gefäßbündel, welcher seinerseits von einer $1\frac{1}{4}$ — $1\frac{1}{2}$ Zoll dicken Schicht umgeben ist, die völlig mit der Holzschicht des *Dracaenen*-Stammes übereinstimmt.“ Weiter bemerkt er⁸⁾: „Die Wurzeln der *Dracaenen* weichen bezüglich ihres inneren Baues von denen der Palmen theilweise darin ab, daß sie eines ähnlichen, wenn auch beschränkteren Dickenwachstums (wie der Stamm) durch Bildung einer Holzschicht fähig sind, deren Stelle jedoch meist durch einen Kreis verholzter Zellen — die Schutzscheide — vertreten scheint.“

Falkenberg⁹⁾ bringt nur die Angaben von Caspary und Wossidlo.

Bringen Schacht und Wossidlo Meristemschicht und Endodermis in Beziehung, so schließen sich de Bary¹⁰⁾ und Haberlandt¹¹⁾ an Caspary an, indem sie dem Perikambium alter Wurzeln Meristemtätigkeit zuschreiben, wie nach ihnen sämtliche Autoren, die sich mit dem Gegenstand beschäftigten.

Eingehend untersucht Strasburger¹²⁾ die sekundäre Zunahme der Drazänenwurzel. Auch er läßt das Perikambium sich in ein Meristem umwandeln, Gefäßbündel bilden und die Endodermis sprengen. Er findet aber weiter, daß nach einiger Zeit das aus dem Perikambium hervorgegangene Meristem erlischt, während ein neues außerhalb der Endodermis aus der unmittelbar an diese grenzenden Rindenschicht entsteht. Er hat auch die einseitige Förderung beobachtet.

Im Lehrbuch¹³⁾ konstatiert Strasburger ebenfalls, daß das Meristem aus dem Perikambium (als Pericykel bezeichnet) hervorgehe. Zugleich gibt er es auch für andere Monokotylen an. Ich zitiere die Notiz wörtlich: „Es gibt auch einige monokotyle Pflanzenfamilien und Gattungen, so vornehmlich *Dracaena*, *Yucca*, *Aloineen*, *Dioscoreaceen* und einen Teil der Palmen, deren Stämme und Wurzeln befähigt sind, einen Cambiumring auszubilden. Er entsteht im allgemeinen außerhalb der zerstreuten Gefäßbündel, im Pericykel, aus Grundgewebe.“

Zu ähnlichem, aber in einem wesentlichen Punkt abweichenden Ergebnis kommt Morot¹⁴⁾. Zwar nimmt er ebenfalls an, daß die Bildung des sekundären Zuwachses normalerweise Aufgabe des Perikambiums sei, aber er hat ebenso wie Strasburger ein rindenbürtiges Meristem gefunden, das jedoch nach ihm nicht die zeitliche Fortsetzung des perikambialen bildet. In einem andern Fall hat er Teilungen in der Endodermis selbst beobachtet. Er gibt seine Funde mit folgenden Worten an: „Les faisceaux surnuméraires de la racine des *Dracaena*, qui normalement sont d'origine pérycyclique, peuvent aussi prendre naissance dans l'écorce. Du

moins. J'en ai observé des exemples chez le *D. reflexa* et le *D. marginala*. C'est ainsi qu'une racine du premier, de 20 à 25 mm de diamètre, présentait en dehors d'un endoderme à membranes fortement épaissies sur toute son étendue, un parenchyme cortical secondaire abondant, parcouru par de nombreux faisceaux. Le péri-cycle, au contraire, ne s'était pas que peu multiplié, et sur une partie seulement de son contour. — Sur un autre échantillon de la même espèce et dans une racine de *D. marginala*, j'ai vu l'endoderme lui-même se cloisonner par places.

(Cordemoy¹⁵) wiederum behauptet, daß der Ursprung des Sekundärzuwachses nur in der Rinde zu suchen sei, gibt aber eine gleichzeitige Verstärkung des Zentralzylinders durch meristematische Tätigkeit des Perikambiums an, welche die Endodermis auseinandertreibt und so eine Verbindung zwischen Zentralzylinder und Zuwachzone herstellt: „Mais, si l'on pratique des coupes transversales d'une racine d'un diamètre plus considérable, mesurant 72 millimètres comme dans l'échantillon que j'ai eu à ma disposition, on voit que ses cloisonnements tangentiels précoces du péri-cycle n'annonçaient pas le début de la formation du parenchyme secondaire. Celui-ci, avec tous ces faisceaux surnuméraires constitués aux dépens de certain de ses éléments, est tout entier dans l'écorce: il représente une écorce secondaire dont les premières assises reposent directement sur l'endoderme à épaississements en U. Le méristème secondaire d'où dérivent tous ces tissus a pris naissance dans les assises les plus internes de l'écorce primaire. Pendant que ce parenchyme secondaire se développait dans l'écorce, le péri-cycle cloisonnait tangentiellement ses cellules sur une partie de son étendue où il se montre composé de sept ou huit rangées de cellules disposées en files radiales. Mais cette multiplication des éléments péri-cycliques, augmentant le volume du cylindre central, a fait naître une pression, dirigée de dedans en dehors, qui a déterminé la rupture du cercle endodermique en certains points: deux cellules voisines de l'endoderme se sont écartées l'une de l'autre sous l'effort de la pression, laissant ainsi libre la communication entre le cylindre central et la zone cortical.“

Scott und Brebner¹⁶) kommen zu dem Resultat, daß beide Meristeme vorhanden und je nach dem Wurzelteil allein oder nacheinander tätig sind: „(1). In the adventitious roots of *Dracaena fragrans* and *D. Draco*, the secondary growth in thickness starts from a number of distinct points. One of these starting-points may be the base of root itself. The chief formation of secondary tissues, however, begins at the bases of rootlets, and thence extends both up and down the root, and also peripherally. — (2). At the base of the rootlets the thickening takes place entirely by means of a pericyclie cambium. At a distance from it there is usually only cortical cambium and consequently the whole of the secondary tissues are here external to the endodermis. In the transitional region there may

be first a pericyclic, then a cortical cambium, and the secondary tissues are here formed on both sides of the endodermis. — (3). The connection between the vascular tissues inside and outside the endodermis is not only maintained through the transitional region, but also by means of special bundles which traverse the endodermis at various points.“

Wright¹⁷⁾ beobachtete in der primären Wurzel wie in Adventivwurzeln ein Meristem, das aus dem Perikambium hervorgeht und eine exzentrische Entwicklung zeigt. Hier soll nur auf Wrights Angaben über die Meristemtätigkeit in den Adventivwurzeln eingegangen werden. Er stellt, ähnlich wie Scott und Brebner, den Zusammenhang von Seitenwurzelbildung und Beginn der Teilungen des Meristems fest, was nach ihm beides vom Perikambium ausgeht; die Fortsetzung der sekundären Verstärkung erfolgt in der Rinde. Er spricht sich folgendermaßen darüber aus: „An examination of the area of insertion showed the commencement of a pericyclic cambium on the side of the insertion, which extended to less than 1 millimetre above the insertion and to a greater distance below the insertion. Here, then, was a case in which cambium appeared independently at the insertion of the rootlet, first being purely pericyclic, and subsequently, after a scattering of the lignified endodermis, continued by the inner cells of the cortex. — According to Strasburger the roots of *D. reflexa* are epinastic, the secondary thickening beginning on the upper side and continuing to be more vigorous there. Certainly the pericyclic cambium is highly excentric.“

Schoute¹⁸⁾ bestätigt auf Grund seiner Beobachtungen die Angaben von Morot, Strasburger und Scott u. Brebner. Auch er beobachtete, daß der Zuwachs oft einseitig gefördert ist. Neu ist die Feststellung eines Falles in einer Wurzel von *Dracaena marginata gracilis*, in dem die Endodermis durch Resorption ihrer charakteristischen Verdickungen gewissermaßen verjüngt wurde. Diese verjüngte Endodermis nahm Teil an den Neubildungen. Als Hauptresultat der Schouteschen Arbeit ist für die vorliegende Untersuchung die Feststellung zu betrachten, daß ebenso wie im Drazänen-Stamm auch in der -Wurzel das Meristem anfangs Etagenmeristem ist; der genannte Autor vermutet, daß späterhin ein Initialmeristem den Zuwachs bewirkt.

Im Lauf meiner eigenen Untersuchung gelangte ich zu Ergebnissen, welche geeignet sind, auf die sich vielfach widersprechenden Angaben der Autoren einiges Licht zu werfen. Vor allem stellte sich heraus, daß das Meristem des echten sekundären Zuwachses in der Rinde entsteht und mit dem Perikambium absolut nichts zu tun hat.

Dank der Liebenswürdigkeit der Herren Prof. Dr. H. Solereder-Erlangen und Prof. Dr. E. Zacharias-Hamburg standen mir die Wurzeln der nachgenannten zehn Drazänenarten zu Gebot:

1. *Dracaena angustifolia* (H.),
2. — *Draco* (E.),
3. *Dracaena cusifolia* (H., aus der Flora-Köln).*)
- 4a. — *fragrans* (H.),
- 4b. — — var. *Lindenii* (H.),
- 4c. — — var. *Massangeana* (H.),
5. — *Godseffiana* (H.),
6. — *Lenneana* (E.),
7. — *marginala* (H.),
8. — *Sanderiana* (H.),
9. — *surculosa* (E.),
10. — *umbraculifera* (H.).

Die Pflanzen 2 und 6 waren im Kalthaus, die übrigen im Warmhaus gezogen.

Echtes sekundäres Dickenwachstum.

Nimmt man eine ältere Drazäne aus der Erde, so bemerkt man, daß vom Stammende dicke und dünnere Wurzeln entspringen (Fig. 1), die selbst wieder Wurzeln von verschiedenem Durchmesser aussenden und bis zu einer gewissen, nicht sehr großen Entfernung vom Stamm eine Korkentwicklung zeigen, die im Vergleich zum übrigen Wurzelteil energisch genannt werden kann (Fig. 1a). In Hinsicht auf andere Monokotylenbäume ist die Zahl der Wurzeln, zumal bei *D. angustifolia* und *D. surculosa*, gering (vergl. Rauwenhoff p. 51: *D. Draco*), der Durchmesser der Seitenwurzeln oft sehr groß. Die Korkschicht ist tief längsfurchig und zeigt an der Grenze von Stamm und Wurzeln häufig Formen, wie sie in stärkerer Ausbildung am Stamm von *Nolina* und *Testudinaria* auftreten. Schneidet man eine der angenehm veichenartig duftenden Wurzeln durch, so kann man schon makroskopisch vier Zonen unterscheiden: zu äußerst eine ansehnliche Korkhaut, darunter eine vielschichtige lebendige Rinde, in der Mitte den Zentralzylinder, der seiner Konstruktion nach zu den sogenannten anomal gebauten gehört¹⁹), und zwischen Rinde und Zentralzylinder eine ungleichmäßig, nämlich auf der der Erde abgekehrten Wurzelseite stärker entwickelte, mit dem Zentralzylinder fest verbundene und im Aussehen ihm ähnliche Schicht; den sekundären Zuwachs (Fig. 2, 3). Im übrigen Verlauf besitzt die Wurzel bei gleicher Dicke eine verhältnismäßig dünne Korkhaut mit zahlreichen dickwulstigen Lentizellen (Fig. 1b). Die Zuwachszone findet sich im höheren Alter der Pflanze auch in den stammnahen Wurzeln zweiter und höherer Ordnung und in den stammbürtigen dünnen Wurzeln.

Legt man da, wo die reichere Korkbildung einsetzt, Schnitte durch die Wurzel, so erhält man mit Leichtigkeit eine Schnittserie, welche die ganze Entwicklung des sekundären Zu-

*) Erwies sich nachträglich als *Yucca guatemalensis*. Auch *D. Lenneana* des Erlanger Gartens dürfte eine *Yucca* sein.

wachses von den ersten Teilungswänden an zeigt. Was zunächst den Kork anlangt, so treten die ersten Teilungen in der sechsten oder siebenten Rindenschicht auf. In Übereinstimmung mit Schoute beobachtete ich, daß die Korkhaut durch ein „Etagenkambium“ gebildet wird.

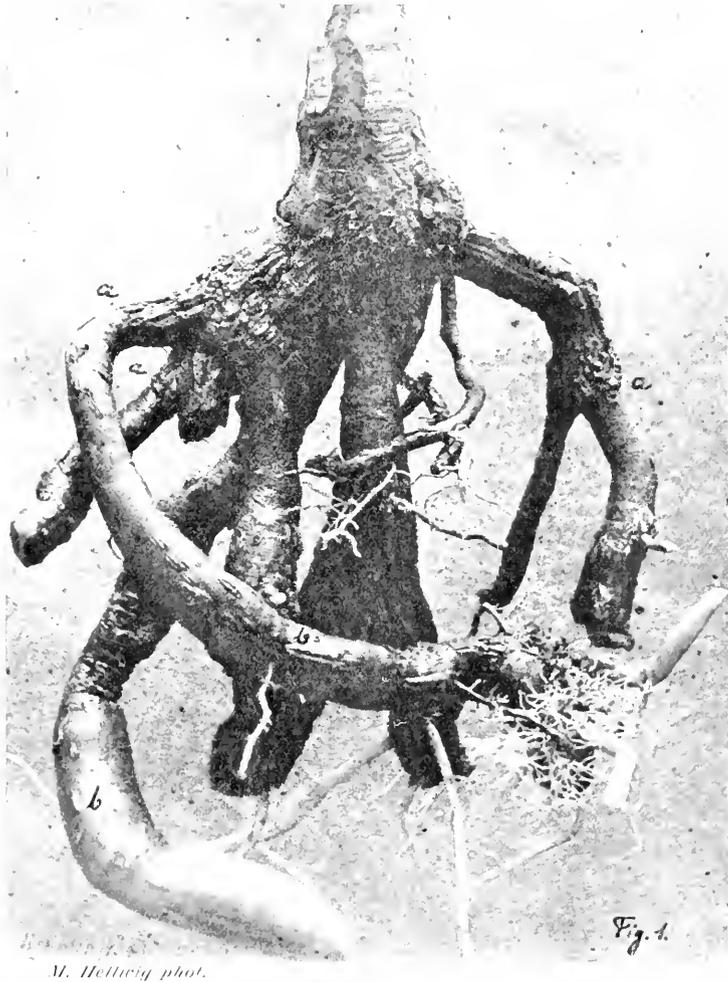


Fig. 1.

Zur Zeit des Auftretens der ersten Teilungswände, welche den Beginn des sekundären Dickenwachstums anzeigen, ist die Endodermis in der Regel völlig geschlossen, die Durchlaßzellen sind verholzt, die Zellen der Endodermis in der bekannten Weise U-förmig verdickt, auch das Perikambium ist verholzt (Fig. 4, 5, 6, 7). Von einer später zu erörternden Ausnahme abgesehen, bemerkt

man nicht, daß sich das Perikambium in größerer Ausdehnung auch nur verdoppelt hätte. Einzelne Zellen können sich selbstverständlich gelegentlich teilen, ein Vorgang, den man auch in solchen Monokotylenwurzeln bemerkt, welche die Rinde später abwerfen.

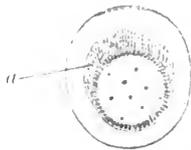


Fig. 2. $\times 11_2$.

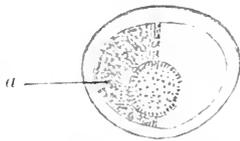


Fig. 3. n. G.

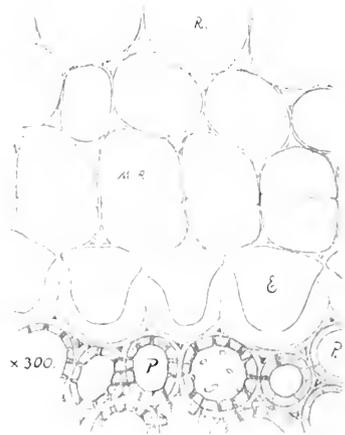


Fig 4.

Die ersten Teilungswände, die Anfänge des Meristems, treten in den weitaus meisten Fällen in der an die Endodermis

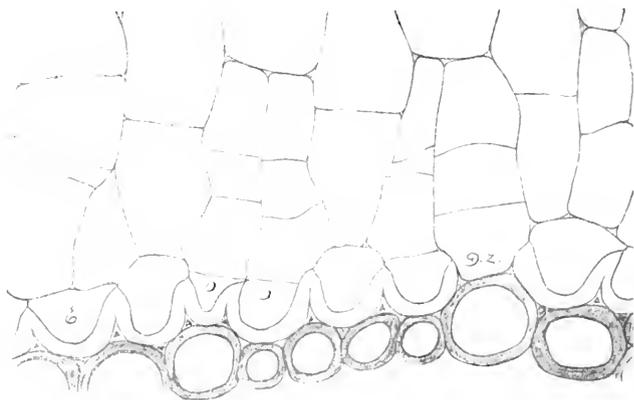


Fig. 5. $\times 300$

grenzenden Rindenschicht auf und zwar zunächst auf der Seite, welche der Erde abgewandt ist (Fig. 4, 5, 6, 14). Manchmal teilen sich — in denselben Wurzeln — auch einzelne Endodermiszellen (Fig. 5, 6). Meist verholzt jedoch deren Außenwand (Fig. 6, 7), so daß die Endodermis später nur noch an

der helleren Färbung der ursprünglichen Verdickungsschichten kenntlich ist. In alten Wurzeln ist diese Färbung gleichfalls verschwunden; die Endodermis läßt sich auch chemisch nicht mehr nachweisen. Anscheinend werden die Verdickungsschichten resorbiert und durch einfach verholzte Schichten ersetzt (vergl. die Angabe von Schoute). Durch aufeinanderfolgende Teilungen in den betreffenden Rindenzellen entsteht ein Meristem, das in späteren Stadien genau wie in älteren Stämmen arbeitet, nach innen Gefäßbündel und Parenchym, nach außen Rindenzellen bildet: es ist ein „Initialkambium“.

Raphidenführende Zellen werden nach beiden Seiten abgegeben. Bei *D. umbraculifera*, die ähnlich *Alor* reichlich tracheidal ausgebildete Zellen in der Wurzelrinde zeigt, entstehen solche auch im Meristem

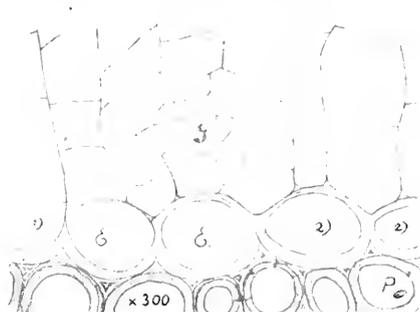


Fig. 6.

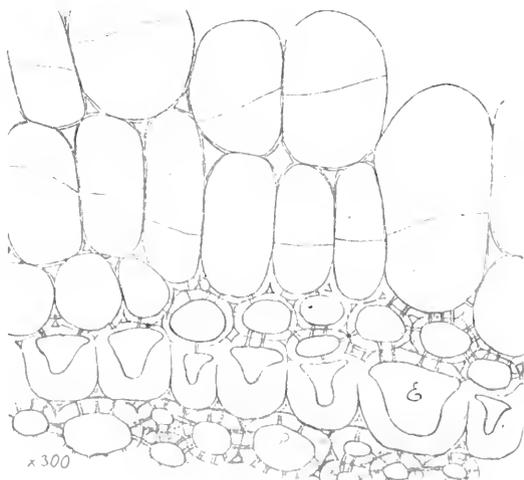


Fig. 7.

(Fig. 20). Sie sind möglicherweise den Speichertracheiden zuzuzählen. Die äußere primäre Rinde folgt der Zunahme erst durch Querdehnung und dann durch radiale Teilung ihrer Zellen.

Wie schon erwähnt, tritt das Meristem nicht allseitig zu gleicher Zeit auf (Fig. 2, 3, 11): es können sich z. B. an der Oberseite des

Zentralzylinders schon Gefäßbündel differenziert haben, während lateral die ersten Teilungswände vorhanden sind. Die sekundären Gefäßbündel erscheinen im Querschnitt radial stark gestreckt, oft dreimal länger wie breit und stehen wie im Stamm in Reihen; die Reihen sind, auf der Oberseite radial laufend, an den Seiten der Wurzel schräg nach oben gerichtet (Fig. 2, 3, 10); die anstoßenden Rindenzellen werden dadurch ungewöhnlich gedehnt. Offenbar hängt diese Anordnung der Gefäßbündelreihen ebenso wie die einseitige Förderung des ganzen Zuwachses mit Druckwirkungen zusammen, welche vom oberirdischen Teil der Pflanze ausgehen. Das Parenchym zwischen den Gefäßbündeln verholzt.

Das Meristem ist, wie Schoute feststellte, anfangs ein Etagenmeristem. Die Teilungen, die gelegentlich in Endodermiszellen auftreten (Fig. 5, 6), haben auf die Entwicklung des Meristems keinen Einfluß, da es meist bei der ersten Teilung bleibt; doch beweisen sie, daß die Zelle trotz der bedeutenden U-förmigen Wandverdickung noch meristematischen Charakter besaß.



Fig. 8. — 300

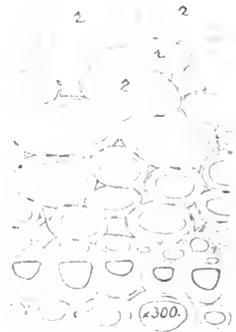


Fig. 9.

Mitunter entstehen sofort nach Beginn der Teilungen Gefäßbündel, bevor sich ein Meristemgewebe gebildet hat, so besonders bei *D. fragrans*, hauptsächlich in den dünneren Wurzeln. In älteren Wurzeln wird auch sekundäre Rinde gebildet, es muß das Etagenmeristem in ein Initialmeristem übergegangen sein. In der Wurzel von *D. umbraulifera*, deren Rinde viele verholzte, getüpfelte Zellen aufweist, die sich als tote Zellen selbstredend nicht mehr teilen können, greift das Meristem um sie herum, sie werden unverändert dem Zuwachs eingefügt. In höherem Alter der Wurzel werden derartige Zellen auch nach außen abgegeben (in der Figur 20 sind sechs solche deutlich zu sehen), die sich auf dem Querschnitt durch ihre eckige Form leicht von denen der primären Rinde unterscheiden lassen.

Bei *D. fragrans* verholzt häufig die innerste Rindenschicht, die Teilungen treten in den nächstfolgenden Schichten auf (Fig. 7). Die verholzten Zellen sind getüpfelt, ebenso die Außenwand der Endodermis (die Innenwand besitzt bei *Dracaena* wahrscheinlich nie Tüpfel). Die Zellen der Schicht ähneln sehr den Zellen der vielschichtigen Außenscheide*) von *Aloë* (Fig. 13).

Diese „Außenscheide“ von *D. fragrans* leitet über zu dem von allen anderen Drazänen abweichenden Verhalten von *D. surculosa*. Die Wurzeln dieser Art können ganz wie die der anderen Spezies in die Dicke wachsen, oft aber findet sich der Zuwachs, sofern überhaupt vorhanden, verbunden mit Verholzung der benachbarten Rindenzellen, wobei in diesen keine Teilungen stattfinden. Die Wurzeln einer und derselben Pflanze können sich verschieden verhalten. So fand ich, daß in einem Fall das Meristem erloschen war, die Verstärkung aber fortgesetzt wurde durch Verholzung der Rindenzellen, welche auf die letzten durch Teilung entstandenen Zellen folgten (Fig. 8). Mitunter entsteht überhaupt kein Meristem, es ist dann an Stelle des Zuwachses eine verholzte Rindenpartie vorhanden (Fig. 9), die oft einseitig gefördert ist wie sonst der Meristemzuwachs, indem auf der aufwärts gewandten Seite mehr Schichten verholzt sind als im übrigen Teil der Rinde; die Zahl der verholzten Zellen nimmt in den Schichten sukzessiv nach außen ab. Auch wenn an der Oberseite des Zentralzylinders ein Meristem tätig ist, greift es in manchen Fällen nicht auf die Unterseite über; hier sind vielmehr einige Rindenschichten der eben geschilderten Art vorhanden (Fig. 10). Daß auch durch diese Form der Verstärkung des Zentralzylinders eine Volumvergrößerung im mittleren Wurzelteil stattfindet, macht sich deutlich bemerkbar an der Querdehnung der darauffolgenden Rindenzellen (Fig. 8, 9r) sowie an ihren gelegentlichen Teilungen. Die Zellen dieser „Außenscheide“ sind auf dem Quer- und Längsschnitt in der Form nur unwesentlich von den unveränderten Rindenzellen verschieden, sie sind den verholzten Parenchymzellen äußerst ähnlich, welche sich zwischen den Gefäßbündeln des Zentralzylinders finden. Die äußere Rinde bleibt lebendig.

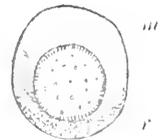


Fig. 10. — 1¹ 2.

[Die Anfangsteilungen glaube ich auch in einer Wurzel von *Aloë Commelyi* [*A. mitraeformis*] (bot. Garten Erlangen) gefunden zu haben. Leider gelang es mir nicht, älteres Material zu erhalten, um zu untersuchen, ob auch hier Gefäßbündel gebildet werden. Es ist ja nicht unwahrscheinlich, daß diejenigen *Aloë*-Arten, welche eine Größe erreichen ähnlich der der großen Drachenbäume — es sind dies *A. africana*, *A. Bainesi*, *A. dichotoma* und *A. speciosa* —, Dickenwachstum in den Wurzeln be-

*) Mit „Außenscheide“ bezeichne ich alle aus verdickten Zellen bestehenden Schichten der Innerrinde.

sitzen; ich muß aber bemerken, daß die sehr alten Exemplare von *A. arborescens*, *A. plicatilis* und *A. succotrina* des Erlanger

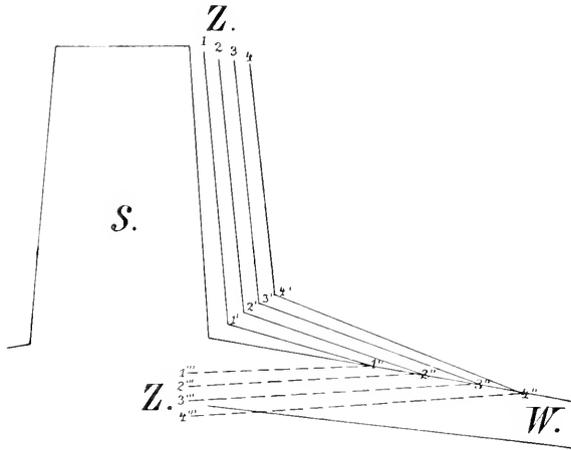


Fig. 11.

bot. Gartens nichts derartiges erkennen lassen, während das Meristem der Drazänenwurzeln schon bei vergleichsweise wenig-jährigen Pflanzen auftritt.]

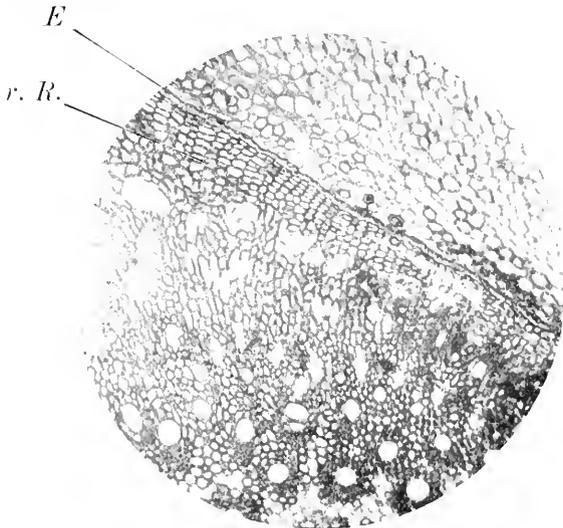


Fig. 12. $\times 48$.

Von *D. Godseffiana* und *D. Sanderiana* hatte ich nur Wurzeln ganz junger Pflanzen in Händen. Ich glaube es diesem Umstand zuschreiben zu können, daß hier kein Zuwachs beobachtet wurde.

In den Wurzeln der als *D. ensifolia* und *D. Lenneana* bezeichneten Gewächse war nie ein rindenbürtiges Meristem vor-

handen. Dagegen findet sich eine Außenscheide, die bedeutend abweicht von der bei *D. fragrans* und *D. surculosa* festgestellten und die ähnlich ist der bei *Yucca* vorkommenden.*) Hierauf soll in zweiten Teil der vorliegenden Arbeit näher eingegangen werden.

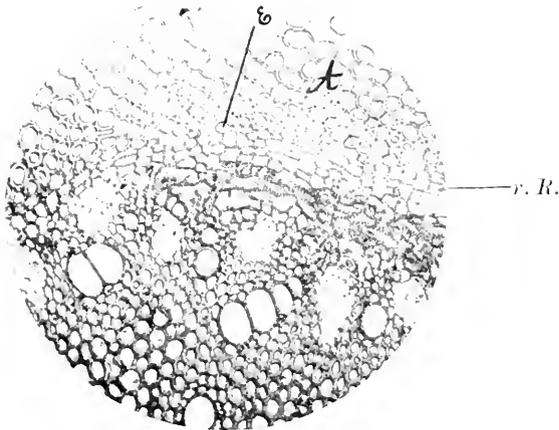


Fig. 13. × 48.

Lokales Dickenwachstum bei Bildung einer Tochterwurzel.

Nicht selten bemerkt man auf Querschnitten durch eine Drazänenwurzel, daß das Perikambium begonnen hat, sich zu

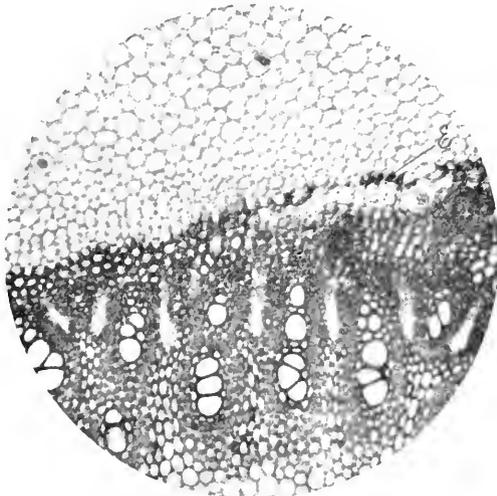


Fig. 14. × 48.

teilen, Gefäßbündel zu bilden: die Endodermis ist mitunter gesprengt (Fig. 14, 15, 16). Sollte nicht doch das Meristem zunächst im Perikambium auftreten?

*) Man vergleiche die Anmerkung auf Seite 328.

Diese Erscheinungen sind zurückzuführen auf ein lokal begrenztes Dickenwachstum bei Anlage einer

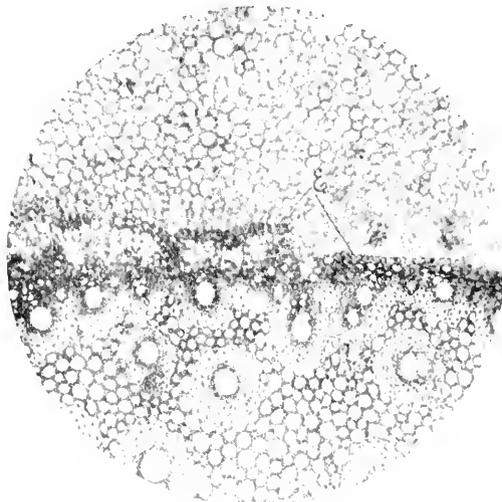


Fig. 15. 48.

Seitenwurzel. Das hierbei tätige Meristem ist, wie das der echten Verdickung, als Folgemeristem zu bezeichnen, entsteht aber aus dem

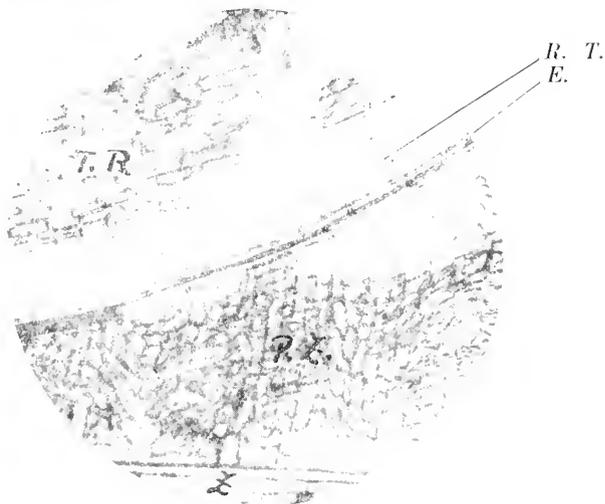


Fig. 16. 48.

Perikambium.*) Die neugebildeten Gefäßbündel vereinigen sich zum Zentralzylinder der Seitenwurzel; über ihren Anschluß an den Zentralzylinder der Mutterwurzel vergl. Falkenberg

*) Vergl. Nägeli u. Leitgeb, Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beitr. z. wiss. Bot. IV. 1868. p. 145.

[⁹⁾ p. 196]. In einer gewissen Entfernung vom Zentrum der Neubildung unterbleibt die Anlage von Gefäßbündeln, es werden



Fig. 17. $\times 48$.

hier tracheidale Zellen von der Größe der Perikambiumzellen nach innen abgegeben, die in radialen Reihen angeordnet sind

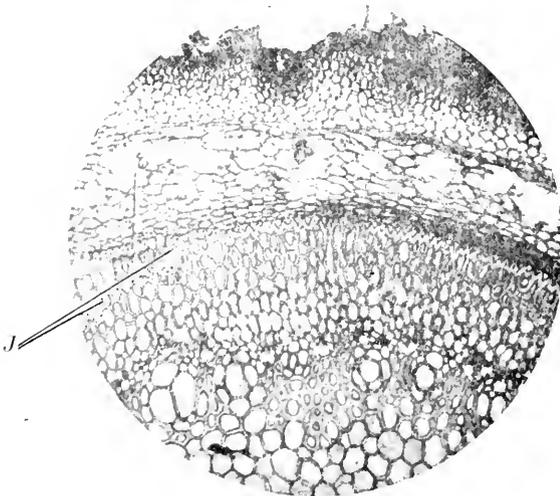


Fig. 18. $\times 48$.

und deren Zahl mit der Zunahme der Entfernung vom Zentrum abnimmt (vergl. auch Fig. 13 r. R.). An der Peripherie der Neubildung erlischt die Meristemtätigkeit des Perikambiums schon nach einmaliger Teilung. Auch über den neugebildeten Gefäßbündeln finden sich zuweilen solche Zellreihen (Fig. 12 r. R. und Fig. 13 r. R.). (An

einem mir vorliegenden Präparat von *Aloë succotrina* scheinen Zellen auch nach außen abgegeben worden zu sein, wenigstens sind die äußeren schon verholzt, während die mehr nach innen gelegenen noch unverholzt und in Teilung begriffen sind.) Die Endodermis und eine etwa vorhandene Außenscheide werden von der jungen Wurzel nach außen gedrängt und schließlich im Mittelpunkt des entstandenen Kegels durchbrochen. Bei *D. Draco* (Fig. 14) und *D. fragrans* (Fig. 15) fand ich die Endodermis oft mehrmals gesprengt.

Die Zellen der Endodermis und der nächstfolgenden Rindenschichten teilen sich im Anschluß an die Veränderungen im Perikambium gelegentlich ebenfalls. Ich fand solche Teilungen bei *D. Draco*, *D. fragrans* und *D. umbraculifera* (Fig. 16 R. T.), auch bei *Dichorisandra*, *Phoenix*, *Philodendron*, *Strelitzia*, *Yucca*. Der Befund bei *Philodendron*, es war *Ph. Selloum* C. Koch, war sehr interessant. Die Endodermiszellen hatten sich nicht geteilt, dagegen die Rindenzellen, welche zwischen der Endodermis und der von Reinhardt²¹⁾ als „Hornparenchymcylinder“ bezeichneten Außenscheide liegen. Die Teilungen fanden vorzugsweise in tangentialer Richtung statt und traten auch in schwach verholzten Zellen der Außenscheide auf, die dadurch auseinandergesprengt wurde. In der Außenrinde waren ebenfalls Teilungen zu bemerken, welche vorwiegend Radialwände zur Folge hatten.

Es werden bei den letztgenannten Teilungen immer nur meist dünnwandig bleibende Elemente von der Größe der Rindenzellen gebildet, bei *D. umbraculifera* in verhältnismäßig großer Zahl. (Fig. 16 R. T.) Die Teilungen werden nach einiger Zeit eingestellt; nur wenn das vorrückende Meristem des echten Zuwachses mit der genannten Zone zusammentrifft, verschmelzen beide. Die Endodermis bleibt jedoch stets als trennende Schicht zwischen Rinde und Perikambium (nebst beider Tochtergeweben) erhalten (Fig. 16 E.).

Diese Art von (lokalem) Dickenwachstum ist von dem rindenbürtigen schon dadurch sehr leicht zu scheidern, daß die meristematischen Zellen nach erfolgter Bildung der Seitenwurzel verholzen und ihrer Meristmnatur verlustig gehen. (Fig. 12.)

Die Masse der Neubildung bei dem eben geschilderten Vorgang ist in den *Dracaena*-Wurzeln durchaus nicht beträchtlicher als bei anderen *Liliifloren*, während sich in anderen Monokotylenfamilien Abweichungen feststellen ließen, z. B. findet sich bei dünneren Wurzeln, die vergleichsweise starke Seitenwurzeln entsenden, wie die *Bambuseen*, ein sukzessiv abnehmender Zuwachs auf der ganzen Peripherie des Zentralzylinders, ein Zuwachs, der lediglich durch mehrfache Teilungen des Perikambiums in gleichgeformte Zellen zustand kommt, während an Wurzeln von großem Durchmesser des Zentralzylinders der wie bei *Dracaena* einseitige Zuwachs unter Umständen eine bei dieser Gattung nie bemerkte Größe erreichen kann: so besaß eine Luftwurzel von *Philodendrum Selloum*, die 10 cm über der zerstörten Wurzelspitze zwei fast gleichstarke Seitenwurzeln gebildet hatte, an deren Austrittsstelle einen Umfang vom fünffachen des normalen.

Bei *D. fragrans* wurde mehrfach bemerkt, daß sich das Perikambium lokal geteilt hatte, ohne jedoch Gefäßbündel zu bilden; in einem Fall zählte ich drei Zellschichten. Die Zellen waren alle verholzt. Ähnliche Beobachtungen machte ich an Wurzeln von *Aloë succotrina*, *Doryanthes Palmeri*, *Pandanus reflexus* und *Strelitzia reginae*. Auch hier war ein aus dem Perikambium entstandenes, lokal begrenztes Meristem nach ziemlich ergiebiger Tätigkeit, die auch Gefäßbündel hatte entstehen lassen, wieder erloschen, seine Zellen verholzt. Die Endodermis war geschlossen. In diesen Fällen waren es offenbar nur Anlagen von Seitenwurzeln, die aus irgend einem Grund nicht zur Entwicklung gelangten. Eventuell handelt es sich auch bei dem von Warburg [1] p. 7] für *Pandanus* angeführten Fall von Regeneration aus dem Perikambium um eine nicht zustand gekommene Seitenwurzel.

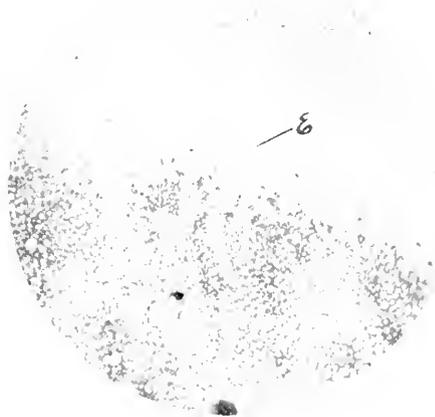


Fig. 19. 48.

Primäres Dickenwachstum im basalen Wurzelende.

In jeder Monokotylenwurzel, wie überhaupt bei Wurzeln und Stammorganen, hält die Differenzierung der Gewebe nicht Schritt mit dem Längenwachstum des betreffenden Organs. Wie schon erwähnt, sitzt der Zentralzylinder der jungen Wurzel mit breiter Basis dem der Mutterwurzel oder des Stammes auf und verjüngt sich von da rasch bis zu einer gewissen Entfernung von der Einfügungsstelle. Die Ausbildung seiner äußeren, im Kreis angeordneten Gefäßbündel findet erst statt, wenn das Längenwachstum des betreffenden Wurzelteils schon seit geraumer Zeit aufgehört hat. In dem prokambialen Gewebe, aus dem diese Gefäßbündel nebst dem sie umgebenden Parenchym entstehen, in diesem Gewebe also, das als ein primäres Meristem anzusprechen ist, finden besonders in der Nähe der Einfügungsstelle in den Stamm oder in die Mutterwurzel Teilungen statt, welche zu der Annahme führen

können, es sei hier sekundäres Dickenwachstum im Gang.*) In dieser Annahme wird man dadurch bestärkt, daß die frühzeitig differenzierte Endodermis vielfach auseinandergerissen ist, ihre Zellen erscheinen einzeln oder gruppenweise in die Rinde eingestreut (Fig. 17 E.), die unter dem meristematischen Gewebe liegenden Schichten sind erst schwach verholzt (man vergleiche damit Fig. 14 und 15). Aus meinen Schnittserien ergab sich, daß sich die zersprengte Endodermis, vorläufig nur schwach verdickt, nach erfolgter Ausbildung des Zentralzylinders ergänzt, und daß die Wände ihrer Zellen erst jetzt ihre endgültige Stärke erlangen. Die unter der Endodermis liegenden, an Zahl wechselnden Zellschichten zeigen oft eine etwas dunklere Färbung.***) als die Gefäßbündel, ihre Zellen stehen mitunter deutlich radial. (Bei *Dasy-*

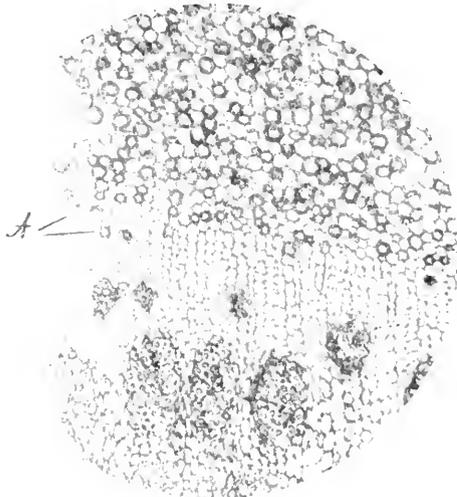


Fig. 20. 45.

pogon bromeliacifolius fanden sich sechs Zellschichten, deren drei äußere sehr starke Verdickungen besaßen (Fig. 18). Diese Schichten waren aber nur am basalen Wurzelteil in der angegebenen Zahl vorhanden und dürften identisch sein mit der von Schwendener²⁰⁾ für *Restio sulcatus* angegebenen Innenscheide.)

In einem Fall, bei *D. surculosa*, war von der Endodermis nichts zu bemerken, die in Bildung begriffenen Gefäßbündel, oder vielmehr der Zentralzylinder, bekundete Neigung, sich auf der aufwärts gekehrten Seite stärker zu entwickeln (Fig. 19), zeigte also ein ähnliches Verhalten wie der sekundäre Zuwachs.

* Die Abbildung 13, die Rauwenhoff (l. c.) auf Tafel 5 gibt, zeigt ein junges Gefäßbündel innerhalb der schwach verdickten Endodermis.

**) Der Farbenkontrast zwischen diesen verholzten Parenchymzellen und den nach innen folgenden Elementen — vor allem den Sklerenchymfasern — kommt in der Abbildung, welche Mirbel (Nouvelles notes sur le cambium, Mém. de l'acad. des sc. XVIII, pl. XII, fig. 4) von *Dracaena Draco* gibt, vorzüglich zum Ausdruck.

Gleichzeitiges Vorkommen der verschiedenen Meristeme.

Die Abbildungen 14 und 15 zeigen deutlich, daß das Meristem der echten sekundären Verdickung zu gleicher Zeit mit dem perikambialen Meristem tätig sein kann. Das Perikambium kann nur da in Teilung eintreten, wo seine Zellen nicht verholzt und abgestorben sind. Diese Beschaffenheit besitzt es nur an ganz bestimmten Stellen. Wird nun eine Seitenwurzel angelegt und trifft das vorrückende Meristem des Sekundärzuwachses damit zusammen, so verschmelzen die beiden Meristeme streckenweise miteinander, trennen sich aber später wieder, indem das rindenbürtige Meristem sich außerhalb der Endodermis schließt, während das perikambiale erlischt. Die starke Verholzung der Perikambiumzellen unterhalb des Meristems des Sekundärzuwachses ist in Figur 14 und 15 gut zu erkennen, Figur 14 zeigt auch die das rindenbürtige Meristem fortsetzenden Teilungen über der Endodermis, welche durch die perikambialen Neubildungen gesprengt ist. An den genannten Stellen schließt sich die Endodermis nicht mehr, sodaß sich hier die Produkte der beiden Meristeme in dauernder Berührung befinden.

Auch in den Wurzeln, deren Zentralzylinder noch nicht völlig ausgebildet ist, kann sowohl das Meristem des echten Sekundärzuwachses wie das einer Seitenwurzelanlage auftreten, wie ich in Wurzeln von *D. Draco* beobachtete. Im ersten Fall entstehen die Teilungen normal in den innersten Rindenschichten, im zweiten übernehmen die innerhalb der Endodermis liegenden Zellschichten die Aufgabe des Perikambiums.

Das gemeinsame Vorkommen von Sekundärzuwachs und Außenscheide wurde schon erwähnt, ebenso das Verhalten der Außenscheide bei der Bildung von Seitenwurzeln.

II.

Die Außenscheide.

Verbreitung, Art und morphologischer Wert der Außenscheide.

Die Entdeckung einer Außenscheide bei *Dracaena fragrans* und *D. surculosa* in Verbindung mit dem Sekundärzuwachs oder an dessen Stelle veranlaßte mich, die Wurzeln manch anderer Monokotylen auf Vorkommen und Art von Außenscheiden zu prüfen. Das Ergebnis dieser Untersuchung bewog mich, vorliegender Arbeit einen zweiten Teil anzufügen.

Wenn man als Außenscheide eine Verstärkung des Zentralzylinders durch einen ein- oder mehrschichtigen, der Innenrinde angehörigen Mantel aus dickwandigen Zellen bezeichnet, so ist diese Bildung in den Monokotylenwurzeln allgemein verbreitet; ihr Vorkommen ist längst bekannt.

Ich begegnete einer Außenscheide bis jetzt in den Wurzeln von

- Alismataceen*,
Amaryllidaceen,
Araceen [vergl. ¹⁰⁾ p. 135; ²¹⁾; ²²⁾; ²³⁾; ²⁴⁾],
Cecidolepidaceen,
Cycanthaceen,
Cyperaceen [vergl. ⁹⁾ p. 166; ²⁵⁾; ²⁶⁾],
Dioscoreaceen [²⁷⁾],
Eriocaulonaceen,
Gramineen,
Haemodoraceen,
Iridaceen,
Juncaceen,
Liliaceen [vergl. ¹²⁾ a p. 196; ²⁸⁾; ²⁹⁾],
Orchidaceen,
Pontederiaceen,
Xyridaceen.

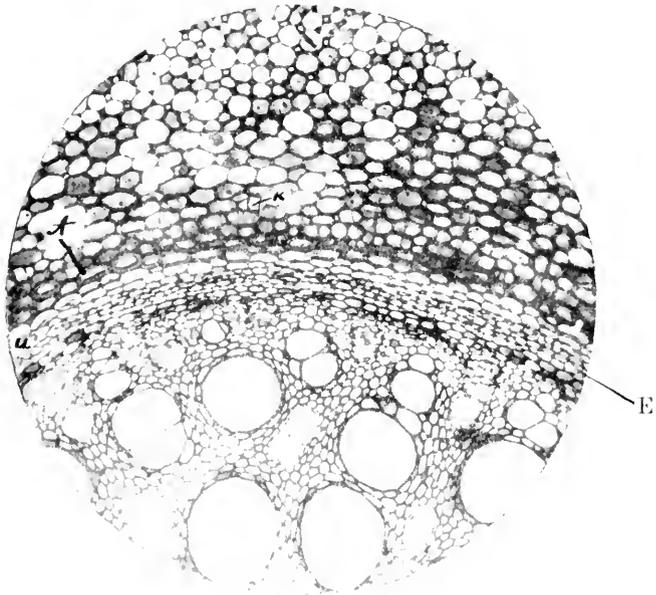


Fig. 21. $\times 48$.

Art und Stärke der Wandverdickungen sind sehr verschieden, ebenso die Form, vor allem aber ist es das Verhalten der Außenseiden. Doch weichen ihre Zellen im Umfang und in der Form nie stark von den übrigen Rindenzellen der betreffenden Wurzeln ab.

Die Lage der Außenseide zur Endodermis und der Bau der Innenrinde bieten Anhalt zu einer Gruppierung der erwähnten Familien. Die Gruppierung soll jedoch nur das Vorkommen gleicher Struktur bei verschiedenen Familien zeigen und ist weit davon entfernt, verwandtschaftliche Beziehungen konstruieren zu wollen. Ich möchte das nachdrücklichst betonen.

- I. Außenscheide durch mehrere Schichten unveränderter Rindenzellen von der Endodermis getrennt:
Araceen: Beispiel *Philodendron* [Fig. 21; vergl. 21; 22; 23,)]
- II. Außenscheide an die Endodermis grenzend:
- a) Zellen der Innenrinde, auch die Zellen der Außenscheide, in radialen Reihen*₁ angeordnet:
 1. *Alismataceen* (Fig. 22),
 2. *Cyperaceen*,
 3. *Eriocaulonaceen* (Fig. 23),
 4. *Juncaceen*.
 - b) Zellen der Innenrinde nicht in radialen Reihen angeordnet:
 1. *Amaryllidaceen* (Fig. 24, 25),
 2. *Cyclanthaceen* [*Ludoria crenifolia*],
 3. *Dioscoreaceen*,
 4. *Haemodoraceen* [*Lophiola aurea*],
 5. *Liliaceen* (die meisten Abbildungen).

Auf Grund des Verhaltens der Wurzelrinde kann in der Gruppe II b eine weitere Einteilung getroffen werden. Das hierfür in Betracht gezogene Merkmal trennt nicht nach Familien, sondern vereinigt Gattungen, welche nicht in dieselbe Familie gehören, in der gleichen Untergruppe.

Es kann dies nicht weiter auffallen, weil das Merkmal biologischer Natur ist. Je nachdem in den älteren Teilen der Wurzeln die Rindenpartien, welche außerhalb der Außenscheide liegen, lebendig bleiben oder absterben, bilden sich folgende Untergruppen:

Die äußere Wurzelrinde

		a) bleibt lebendig bei:	b) stirbt ab bei:
<i>Amaryllidaceen:</i>	<i>Doryanthes</i> (Fig. 25).		<i>Agave</i> ** <i>Alstroemeria</i> (Fig. 24), <i>Beschorneria</i> : <i>Furcraea</i> , <i>Polianthes</i> , <i>Prochnyanthes</i> .
<i>Dioscoreaceen:</i>	<i>Dioscorea discolor</i> .		<i>Testudinaria</i> .
	<i>Aloë</i> (Fig. 13, 29). <i>Asparagus</i> (Fig. 26).		<i>Cordyline</i> , <i>Dasylirion</i> (Schwenderer Taf. II, 20).
<i>Liliaceen:</i>	<i>Dracaena</i> (Fig. 7—10, 14 bis 17, 19, 20). <i>Semele</i> .		<i>Nolina</i> , <i>Xanthorrhoea</i> , <i>Yucca</i> . (? Fig. 12.)

*₁) Man vergleiche auch Nägeli u. Leitgeb (l. c.) IV, Tafel XX, 1, 2, 3 *Pontederia crassipes*: 6, 7, 8 *Oryza sativa*.

**₁) Abbildungen der Außenscheide von *Agave americana* gibt Mirbel (l. c. pl. XI). In Figur 3 sind jedoch die Zellen der Außenscheide viel zu lang gezeichnet.

Die Außenseiden der Gruppen sind morphologisch nicht gleichwertig: in den Wurzeln, deren Innenrinde radiale Anordnung zeigt, sind sie entschieden etwas anderes als z. B. bei *Aloë* oder *Dasyllirion*.

Schwendener [20] p. 64] weist darauf hin, daß in vielen Fällen (dies ist das bei Wurzeln gewöhnliche Verhalten*) die Scheide [— Endodermis] aus der innersten Zelle eines Parenchyms entsteht, dessen Zellen in radialen genetischen Reihen liegen.

Solche radial geordnete Innenrinde ist für die Wurzeln einer ganzen Reihe monokotyler Familien bezeichnend. Die Reihen entstehen durch zentripetale Teilungen, wie Flahault für die

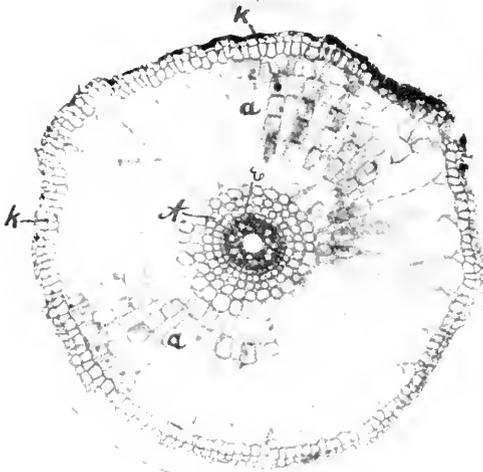


Fig. 22. 48.

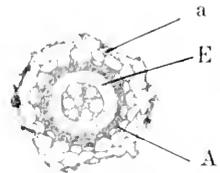


Fig. 23. 48.

Cannaccen angibt. Die innerste Zellschicht erhält die charakteristischen Wandverdickungen der Endodermis (vergl. Fig. 27, in einzelnen Endodermiszellen haben auch nach der Verdickung Teilungen stattgefunden; Fig. 30).

Ist nun eine Außenseide vorhanden, so ist sie durch Umbildung von Zellen der geschilderten Innenrinde entstanden. Die Wandverdickungen treten in wechselnder, für die Art jedoch konstanter Stärke auf.

Während sie z. B. bei *Sagittaria sagittifolia* (Fig. 22) gleich der Endodermis, die Schwendener als dünn bezeichnet (l. c. p. 30), verhältnismäßig schwach, immerhin aber sehr deutlich erkennbar sind, zeigen bei *Alisma Plantago* die 3—4 Zellschichten, welche auf die allseitig stark verdickte Endodermis folgen, ebenfalls stark verdickte Wände, daran reihen sich noch gegen fünf Schichten mit allmählich abnehmender Wandstärke.

Die bedeutendsten Außenseiden innerhalb des in Rede stehenden Wurzeltyps fand ich bei *Eriocaulonaccen* und *Juncaccen*. Fig. 23 zeigt einen Querschnitt durch die Wurzel von *Lachmo-*

caulon anceps. Die Endodermis ist allseitig bis zu fast völligem Schwinden des Zelllumens verdickt und besitzt die vielen Scheiden eigene helle Färbung. Dann folgt eine für den geringen Wurzeldurchmesser mächtige Außenscheide, deren innere Zellen das Lumen ebenfalls beinahe ganz eingebüßt haben. Sie ist braun gefärbt. Fast noch stärker ist die Außenscheide bei *Luzula* entwickelt. Die äußere Rinde stirbt ab. Wenn Tüpfel auftreten, sind sie sehr eng.

In der Gruppe der *Amaryllidaceen*, *Dioscoreaceen*, *Liliaceen* finden sich bedeutende Verschiedenheiten in Färbung, Wandverdickung, Tüpfelung und Schichtenzahl der Außenscheiden. Vergl. Schwendener. Hier soll besonders die von dem genannten Autor nicht unterschiedene Form näher betrachtet werden, welche sich in Wurzeln mit lebendig bleibender Rinde vorfindet.

Innerhalb der ganzen Gruppe werden die auf die Endodermis folgenden Rindenschichten zur Außenscheide umgebildet. Ihre Zellen sind schon frühzeitig verholzt, gleich groß mit den benachbarten Rindenzellen, besitzen reiche Tüpfelung und meist schräge Querwände. Während bei den Pflanzen, deren Wurzelrinde auch in älteren Stadien lebendig bleibt, die Außenscheide das geschilderte Aussehen bewahrt, verändert sie sich bei den Arten mit später absterbender Rinde derart, daß die Zellwände stärker verdickt, die Tüpfel enger werden. Die ganze Außenscheide erlangt gelbe bis braune Färbung, welche auf starke Verkorkung deutet. Der Korkmantel der Außenrinde bleibt noch lang erhalten, ist bei den *Agaveen* sehr derb und bildet nach dem Zerfall der äußeren Rindenzellen eine weitere, allerdings nicht mehr organisch angegliederte Hülle um den bereits von der Außenscheide umgebenen Zentralzylinder.

Nun zum morphologischen Wert der Außenscheide. Bei *Dracaena fragrans* und *D. surculosa* habe ich dargetan, daß eine Außenscheide in Verbindung mit dem Meristemzuwachs sowie an dessen Stelle auftreten kann, wobei beide Neubildungen ihre Entstehung gleichwertigen Elementen: den Zellen der inneren Rinde verdanken. In dem einen Fall entsteht ein neues Gewebe durch Neubildung, im andern durch Umformung von Zellen. Wie nun die Außenscheide in der Gruppe der *Amaryllidaceen* etc. aufgefaßt werden kann, dazu hat mir eine Notiz von Schoute den Weg gezeigt.

Schoute hat bei der Untersuchung des Monokotylenkorkes gefunden, daß die ursprünglichen Rindenzellen oft direkt verkorken, statt kambialen Kork zu bilden, und bemerkt dazu folgendes [18] p. 59]: Man kann die Zellen, welche ohne vorhergehende Teilung verkorken, nun am einfachsten als ein Cambium betrachten, in dem der „Verbrauch“ der Zellen angefangen hat vor der „Produktion“; die ungeteilten verkorkten Zellen also als Periderm mit Teilungen, die nicht zur Ausbildung gelangt sind.“

Wendet man diese Erklärung auf die Außenscheide der *Amaryllidaceen* etc. an, so kommt man zu folgendem Resultat:

Die Außenscheide kann als gleichwertig aufgefaßt werden dem Sekundärzuwachs der Drazänenwurzel, und zwar dem Sekundärzuwachs, der vor dem Auftreten der Initialscheide entstanden ist.

Da nur die inneren Rindenschichten meristematischen Charakter besitzen, so ist die Außenscheide auf diese beschränkt, auch die Umwandlung des Etagenmeristems der Drazänenwurzel in ein Initialmeristem dürfte darin begründet sein.

Man kann übrigens nicht nur an den Wurzeln feststellen, daß Außenscheide und Zuwachs genetisch zusammenhängen und auf die meristematischen Zellen der inneren Rinde zurückgeführt werden können. Zur Zeit wird angenommen, daß das Meristem der Monokotylenstämme mit Zuwachsvermögen in einiger Entfernung vom Vegetationskegel auftritt. Das trifft nur insofern zu, als mit Meristem die bekannte, durch vermehrten Bedarf an Gefäßbündeln bedingte, durch zahlreiche Teilungswände gekennzeichnete, zum Ring geschlossene Zone gemeint ist. In Wirklichkeit kommen schon lange vor dem Auftreten dieser Zone Neubildungen zustand. Jede Zelle der an den Zentralzylinder grenzenden Rindenschichten auf der bei *Dracaena fragrans* z. B. ziemlich bedeutenden, oft über 20 cm langen Strecke zwischen Scheitel und deutlich entwickelter „Zuwachszone“ ist im Stand, in Teilung einzutreten; auf Querschnitten kann man alle Stadien werdender Gefäßbündel beobachten. Dieselbe, d. h. eine homologe Zelle, kann aber auch einfach verholzen. Der Vorgang findet bei *D. Godseffiana* und *D. Sanderiana* durch eine ganze Reihe von Rindenschichten statt. Durch irgendwelche Gründe in diesem Stamnteil veranlaßter späterer Meristemzuwachs nimmt seinen Ursprung außerhalb dieser Scheide, die sich aus verholzten Parenchymzellen zusammensetzt. Bei der *Bromeliaceae Pitcairnia punicea* beschränkt sich der Dickenzuwachs lediglich auf die Bildung einer verholzten Rindenpartie rund um den Zentralzylinder, die mit der Entfernung vom Vegetationskegel an Zellenzahl und somit an Dicke zunimmt.

Es dürfte daher die Bildung einer Außenscheide in den Wurzeln von *Amaryllidaceen* etc. als eine Art sekundären Dickenwachstums aufzufassen sein.

Auch die Außenscheide der Wurzel von *Philodendron* reihe ich hier an, die der Innenrinde zuzurechnen ist, wenngleich sie durch einige unverdickte Zellschichten von der Endodermis getrennt bleibt. Die zahlreichen Teilungen, die besonders bei der Bildung einer Tochterwurzel in der gesamten Innenrinde auftreten (vergl. p. 17), beweisen auch für diesen Fall den meristematischen Charakter der betreffenden Rindenzone.

Im übrigen weicht die Außenscheide der von mir untersuchten Art (*Ph. Selloum*) von denen aller genannten Pflanzen ab. Sie besteht aus kurzen, annähernd isodiametrischen Zellen,

deren Lumen häufig durch einen großen Kristall fast vollständig ausgefüllt ist (Exkretablagerung?). (Fig. 21 k).

Die Funktion der Außenscheide.

Schwendener, Rikli, Went und Schulze haben Betrachtungen über die Funktion der Außenscheide angestellt.

Für Rikli²⁶⁾ ist die Außenscheide ein Schutzmittel gegen Druck: „Die Wurzeln der Cappfpflanze *Ficinia lateralis* (Kth.) weisen darauf hin, daß diese Pflanze jedenfalls zeitweise in ganz ausgetrocknetem Erdreich vegetieren muß. Durch das Austrocknen der Erde wird nun der radiale Druck bedeutend erhöht, die Pflanze muß aber diesem Druck entgegenwirken, um die Leitungsbahnen der Säfte offen zu halten. Bei dieser Pflanze sehen wir daher außerhalb der centralen Gefäßbündelzone nicht nur eine gemeinsame, stark verdickte Schutzscheide, sondern auch die drei bis sechs folgenden Schichten der Rinde sind noch stark verdickt; so wird die schützende Wirkung der äußeren Rindenschichten bedeutend erhöht.“

Ebenso ist für Went [23) p. 39] der Druck der maßgebende Faktor: „Ich möchte hier die Bemerkung einschleiben, daß es nicht wundernehmen darf, daß diese Schutzscheide bei den Nährwurzeln vieler *Aroiden* gefunden wird, deren Centralcylinder mit den vielen weithumigen Gefäßen leicht zusammengedrückt würde, während sie bei den Haftwurzeln fehlt, wo sie auch ganz überflüssig wäre, da der Centralcylinder fast nur aus sklerotischen Elementen besteht.“

Auch Schwendener hält die Außenscheide in der Hauptsache für eine Vorrichtung, dem Zentralzylinder Druck fern zu halten, aber er weist auch auf eine weitere mögliche Funktion hin [20) p. 58]: „Die mächtige Entwicklung der Außenscheide, wie sie oben für die Wurzeln von *Dasylium*, sowie verschiedene Gräser, Farnkräuter etc. konstatiert wurde, legt übrigens in vielen Fällen, zumal wenn auch der ganze Centralstrang ein entsprechend festes Gefüge zeigt, die Vermutung nahe, daß ihre Leistungen bei dauerndem Wassermangel sich nicht bloß auf den rein mechanischen Widerstand gegen radiale oder longitudinale Druck- und Zugkräfte beschränken, sondern dem leitenden Gewebe der Wurzel noch in einem ganz andern Sinne, schützend gegen Wasserverlust und allzu rasche Temperaturschwankungen, zugute kommen. Sie spielen hiernach, wenn auch nur nebenbei, dieselbe Rolle, welche anerkanntermaßen der Testa des Samenkorns oder dem dickwandigen Perikarpium behufs Erhaltung des Keimlings anvertraut ist. Diese Vermutung gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man erwägt, daß diese starken Außenscheiden gewöhnlich teilweise verkorkt, zuweilen überdies mit einem harzigen, braunen Zellinhalt versehen sind, der jedenfalls mit mechanischen Leistungen nichts zu tun hat.“

R. Schulze²⁹⁾ stellt das Vorhandensein einer Außenscheide, einer „mechanischen Verstärkung der Schutzscheide“, bei mehreren australischen *Liliaceen* fest. Die Struktur ist verschieden. Ein-

mal treten Zellen auf, die ähnlich denen der Endodermis U-förmig verdickt sind, so bei *Acanthocarpus Preissi*, *Astelia Banksi*, *A. venatroides*, *Borya* (*Calceolaria cyanca*) und *Lacmannia minor*. Das andere Mal besitzen die Zellen allseitig gleichmäßig verstärkte Wandung, hierher gehören *Dianella caerulea*, *Lacmannia brachyphylla*, *L. gracilis*, *L. grandiflora* und *Stypandra caespitosa*. Ausdrücklich bemerkt Schulze (p. 307): „Niemals habe ich in den Fällen, in denen die Schutzscheide durch außen an sie angrenzende Zellschichten verstärkt wird, streng prosenchymatische Zellformen angetroffen.“

Zur Erklärung dieser Bildungen zieht auch er Druck- und Zugverhältnisse heran, wiewohl für die beiden *Astelia* und für *Dianella caerulea* angegeben wird, daß Druckwirkungen bei dem Standort der genannten Pflanzen wohl außer Acht zu lassen sind. Somit würde die Außenscheide der drei Arten vor allem die Zugfestigkeit der Wurzeln erhöhen helfen.

Ich kann mich diesen Erklärungen, was Druck anlangt, hinsichtlich der von mir untersuchten Pflanzen nicht anschließen. Die Außenscheide mag ja die Druckfestigkeit des Zentralzylinders bedeutend erhöhen, es kommt aber darauf an, ob die Wurzel tatsächlich einem Druck ausgesetzt ist.*) Went spricht von epiphytischen *Araceen*. Zieht man in Betracht, daß deren Nährwurzeln (Luftwurzeln) entweder frei herabhängen oder an einer Stütze zur Erde laufen, also im ersten Fall garnicht, im zweiten nur einseitig mit einem Substrat Berührung haben, so ist es klar, daß hier von Druck keine Rede sein kann. Zudem besitzen viele Pflanzen, die dauernd feuchte Orte bewohnen, wie *Alismataceen*, *Cyclanthaceen*, *Pontederiacen*, Außenscheiden. Hier fällt auch der Druck weg, der, nach Rikli, durch austrocknende Erde auf die Wurzeln ausgeübt werden könnte.

Schwendener hat den Satz aufgestellt, daß die Rhizome, im gleichen Medium wachsend wie die Wurzeln, nach deren Modell gebaut seien. Eine starke Scheide finde sich im Rhizom, falls eine solche in der Wurzel vorhanden sei (Mechan. Prinzip, p. 129; ²⁰) p. 60). Von den bereits genannten Pflanzen besitzen nun *Cordylina*, *Polianthes* und *Yucca* ein Rhizom. Im Gegensatz zur Wurzel fehlt ihm wie den Stolonen eine Außenscheide völlig, beide zeichnen sich gerade dadurch aus, daß sie im Ver-

*) Eine speziell gegen Druck gerichtete Konstruktion scheint mir die auf Seite 340 erwähnte Innenscheide zu sein. Noch bemerkenswerter als *Dasyopogon bromeliaefolius* besitzt sie *D. Hookeri*, dessen Wurzel ich dank der Freundlichkeit des Herrn Dr. Diels-Berlin untersuchen konnte. Es sind hier innerhalb der Endodermis, zwischen dieser und den äußeren Gefäßbündeln, ebenfalls etwa sechs undeutliche Schichten von außerordentlich dickwandigen Zellen vorhanden. Der radiale Durchmesser der Zellen ist etwa doppelt so groß wie der tangential, ein gleiches Verhältnis findet sich bei den wahre Träger darstellenden Zügen von Parenchymzellen zwischen den Gefäßbündeln, auch die Radialwände der U-förmigen Endodermiszellen sind höher als die Innenwand. Die ganze Wurzel ist äußerst starr. In den Luftwurzeln monopodialer Orchideen vom *Vanda*-Habitus findet sich die geschilderte Struktur ebenfalls.

hältnis wenige Gefäßbündel und sehr viel parenchymatisches Grundgewebe besitzen, dessen Zellen als schwachwandig zu bezeichnen sind. Dazu kommt bei allen drei Gattungen eine Meristemzone.

Was zunächst die Außenscheide in den Wurzeln der *Alismataceen* und *Pontederiacen* betrifft, so ist es völlig klar, daß sie hier nicht den Zweck haben kann, den Zentralzylinder gegen Druck zu schützen, wenigstens nicht in dem Sinn, in dem die Angaben z. B. für *Dasylirion* und *Ficinia* gemacht sind. Die Wurzeln der Gewächse aus den genannten Familien sind während ihrer kurzen Lebensdauer stets in mehr oder minder feuchtem Medium eingebettet, teilweise wachsen sie auch frei ins Wasser hinein: in die Gefahr des Zer- oder auch nur Gedrücktwerdens kommt der Zentralstrang niemals.

Anders liegt die Sache, wenn man die Wurzeln auf Zugfestigkeit untersucht. In der Tat dürften sie in dieser Hinsicht stark in Anspruch genommen werden. Die Pflanzen der erwähnten Familien besitzen alle relativ ansehnliche Blätter und Blütenstände, welche dem Wind eine große Angriffsfläche bieten. Von Wasserströmungen kann man absehen, da die Pflanzen bewegtes Wasser meiden.

Außerdem dürfte die Struktur der Außenscheide in diesem Fall durch eine Funktion der Innenrinde beeinflußt sein, welche im Zusammenhang steht mit dem Boden, in dem die Pflanzen wurzeln. Die Rinde besitzt die Struktur des Aërenchyms, was bei *Sagittaria* durch das plattenweise Auftreten vielarmiger Zellen klar zum Ausdruck kommt (Fig. 22 a, ¹⁰ p. 221, Fig. 87). Die Nebenfunktion der Außenscheide wird wohl die sein, die Interzellularen, welche zwischen den mäßig verdickten, im Querschnitt rundlichen Zellen verlaufen, offen zu halten, eine Funktion, welche im äußeren Teile der Rinde von den vielarmigen Zellen übernommen ist.

Über die Aufgabe der Außenscheide bei *Lachnocaulon* und *Luzula* vermag ich nichts zu sagen.

Sehr guten Schutz gegen Druck gewährt zweifelsohne die Form der Außenscheide, welche uns in der Gruppe II b entgegentritt. Das schon erwähnte Verhalten der Rhizome von *Cordyline*, *Yucca* und *Polygonum* widerspricht dem nicht, denn auch zartwandige Pflanzenteile können vermöge des Turgors starkem Druck widerstehen. Wir werden aber auch hier wieder merken, daß die Außenscheide nicht nur mechanischen Anforderungen genügt. Es mag sein, daß die eine davon die ist, den Zentralzylinder gegen Druck zu schützen, der durch die austrocknende und sich zusammenziehende Erde ausgeübt wird, wie Rikli meint.

Auch die Erhöhung der Zugfestigkeit wird in Frage kommen, und wohl eher, als die der Druckfestigkeit. Denn die meisten Gewächse der Gruppe sind stattliche Pflanzen mit bedeutender Entwicklung der oberirdischen Organe. Ihre ver-

breiterte Stammbasis wird, mit Ausnahme von *Cordyline* und *Yucca* (siehe p. 322), lediglich durch die Wurzeln an den Boden geheftet, welche infolgedessen sehr zugfest gebaut sein müssen. Biegefestigkeit kommt bei dem geringen Gesamtdurchmesser der Wurzeln nicht in Betracht.

Damit übereinstimmend besitzen die Wurzeln von *Cordyline* und *Yucca* eine Außenscheide, die nicht so stark ist wie bei den vorgenannten Pflanzen, da die Wurzeln hier ja erst in zweiter Linie als Festigungsorgane dienen.

Die braune Färbung der Außenscheide und ihr Vorkommen bei Pflanzen von geringer Größe, wie *Alstroemeria*, *Lophiola*, *Polygonum*, *Prochnyanthes*, ist damit aber noch nicht erklärt.

Schwendener hat nun zuerst darauf hingewiesen, daß die Außenscheide sehr geeignet ist, die lebenden Teile des Zentral-

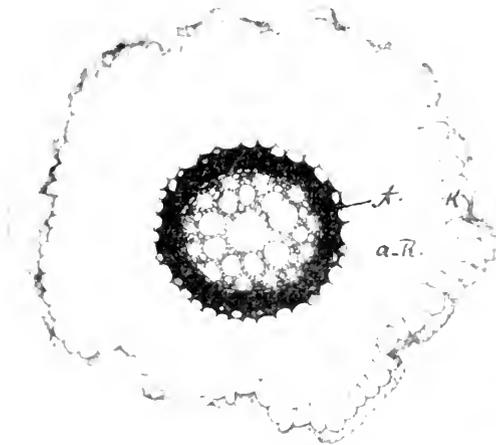


Fig. 24. 48.

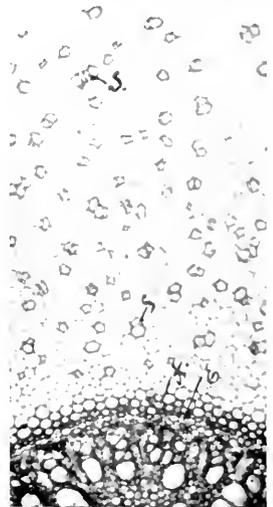


Fig. 25. 35.

zylinders gegen die Einflüsse des Klimas, vor allem gegen Temperaturschwankungen und Wasserverlust zu schützen. Auch die Korkhaut, die allein von der Außenrinde übrig bleibt, dürfte im gleichen Sinn wirken. In der Tat sind die betreffenden Pflanzen in Ländern zuhaus, wo sie einer alljährlichen Trockenperiode unterworfen sind. Nachdem diese Pflanzen in Stamm und Blatt Einrichtungen zeigen, welche ihnen die ungünstige Jahreszeit zu überdauern ermöglichen, wie Stammsukkulenz bei *Nolina* und *Yucca*, Blattsukkulenz bei *Agave* und *Furcraea*, kann es nicht wundernehmen, auch mal in Wurzeln eine Einrichtung zu treffen, welche geeignet ist, Wasserverlust durch Verdunstung zu vermeiden.

Noch eines wäre ins Auge zu fassen, das nämlich, daß die Außenscheide bei *Agave*, *Furcraea* und anderen Pflanzen mit

sogenannten kontraktile Wurzeln*) eine Rolle bei der Wurzelverkürzung spielen könnte insofern, als durch sie diese Verkürzung und die dadurch bewirkte Tieferstellung des Stammes fixiert wird. Der anatomische Befund widerspricht dem nicht (ich untersuchte die Wurzeln einer in Wasser gezogenen *Agave*). Die Kontraktion findet in den jungen Wurzeln statt: alle Wurzeln sind kontraktile, sie sind gegenüber den älteren Stadien sehr dick: die Außenscheide ist noch nicht vorhanden, die Endodermis noch unverdickt. Älter geworden lassen die Wurzeln eine kräftige, rötlich gefärbte Außenscheide erkennen, deren Zellwände nur erst wenig verholzt sind: von den anderen Rindenzellen sind die mehr einwärts gelegenen noch erhalten. Während die Zellwände der Außenscheide nur ganz unbedeutend gewellt sind, konnte ich im Gegensatz zu Rimbach (l. c. p. 12) im Zentralzylinder ausgiebige Wellung der Wände beobachten.

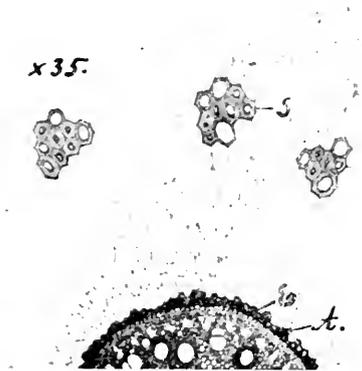


Fig. 26.

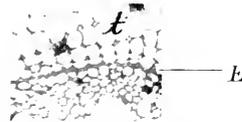


Fig. 27. — 48.

auch weisen vor allem die Vasa primaria ganz erhebliche geschlängelte Verbiegungen auf. In einem dritten Stadium endlich ist die äußere Rinde ganz abgestorben, die auch an dem früher kontraktile Wurzelteil vorhandene Außenscheide**) ist verholzt, ihre Zellen haben durch die Verdickung der Wände den größten Teil des Lumens eingebüßt.

Daß die kontraktile Wurzeln anderer Pflanzen (*Allium*, *Lilium*, *Narcissus*, *Crocus* etc.) keine Außenscheide aufweisen, steht mit der Annahme in keinem Gegensatz. Bei diesen mit vergleichsweise himfälligen oberirdischen Organen ausgerüsteten Gewächsen wird der als Knolle, Rhizom oder Zwiebel ausgebildete Stammteil allseitig von Erde umgeben, die ihn nach er-

*) Rimbach. Die kontraktile Wurzeln und ihre Thätigkeit. Fünftück. Beitr. z. wiss. Bot. II. 1898. Mit Angabe der einschlägigen Literatur.

**) Dagegen Rimbach p. 10: „An dem nicht kontraktile Spitzeil [!] der Wurzel von *Agave americana* zum Beispiel ist der Gefäßbündelcylinder von einer breiten Schicht dickwandiger Zellen umgeben, welche im stark kontraktile Basalteile der Wurzel nicht vorhanden ist.“

reicher Tieferlegung unverrückbar festhält. Diese Pflanzen konnten sich daher darauf beschränken, einige ihrer Wurzeln in eigene kontraktile Wurzeln umzubilden, die nach Erfüllung ihrer Aufgabe, den Vegetationskegel in eine bestimmte Tiefe zu verlagern, überflüssig sind, und daher nur eine kurze Lebensdauer besitzen. In einer anderen Lage befinden sich Formen gleich *Agave*. Deren ausdauernde oberirdische Teile bieten in ihrer oft mächtigen Entwicklung dem Wind eine große Angriffsfläche; somit besteht die Gefahr, daß der Stamm zum mindestens wieder um so viel aus der Erde herausgerissen wird, als ihn die Wurzeln hinabgezogen hatten: die Erde kann ihn nicht in der Weise

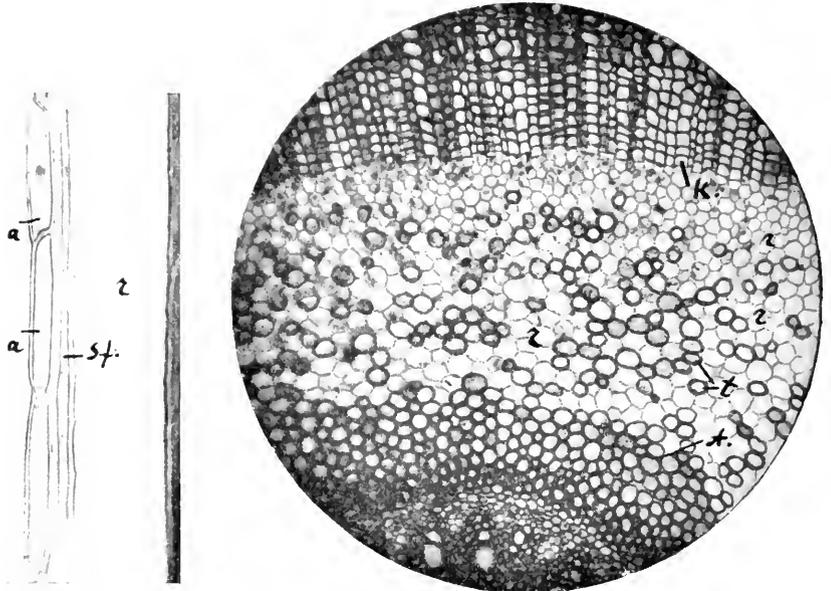


Fig. 28. 35.

Fig. 29. 35.

schützen wie z. B. bei *Lilium*. (Ich möchte hier einschalten, daß mit der Tieferbringung des Stammes wohl zweierlei erreicht, um nicht zu sagen angestrebt, wird. Bei krautigen Pflanzen, die nur für eine verhältnismäßig kurze Zeit über dem Boden erscheinen, gelangt der unterirdische Teil in eine Tiefe, die ihn gegen Wasserverlust und Temperatureinflüsse schützt, während bei *Agave* etc. das Hauptresultat wohl in der sicheren Verankerung des Stammes zu sehen ist.) Es muß also durch die Wurzel die Tieferlegung fixiert werden. Da nun zur Zeit der stärksten Wurzelverkürzung der Zentralzylinder in der Entwicklung häufig noch sehr zurück ist — am raschesten verholzt der gefäßbündelfreie Zentralteil —, wird die erwähnte Aufgabe von der Außenscheide übernommen.

Um den erwünschten Achsenstand rasch zu erreichen und absolut festzuhalten ist es für die Pflanze von Vorteil, wenn

alle in einer Vegetationsperiode austreibenden Wurzeln in diesem Sinn arbeiten. Das wird durch das Auftreten der Außenscheide ermöglicht. Der Zentralzylinder, welcher durch die infolge der Verkürzung aufgetretene Zerreiung und Zusammendrckung der ueren Rinde und durch ihr hierdurch erfolgendes Absterben gefhrdet ist, erhlt in der dickwandigen und verkorkten Außenscheide eine Hlle, welche den Verlust der schtzenden Auenrinde und der Korkhaut vllig ausgleicht.

Wie steht es aber mit der Außenscheide in den Wurzeln der Pflanzen, welche die Wurzelrinde nicht abwerfen? Hier kann die Außenscheide doch nicht beispielsweise die Aufgabe haben, Wasserverlust zu verhindern; denn erstens fehlt die Verkorkung der Außenscheide, zweitens bt der Korkmantel, welcher die Wurzel umgibt, diese Funktion aus. Auch gegen radialen Druck schtzt die Außenscheide hier wenig, da ihre Zellen dazu meist viel zu schwach verdickt sind. Auerdem wrde in dem Fall, da solcher Druck auf die Wurzel ausgebt wrde, die lebende Rinde frher als der Zentralzylinder zerdrckt werden. Abgesehen von Zugfestigkeit, die ja wohl durch jede Außenscheide erhht wird, und abgesehen davon, da man die betreffende Bildung als eine Aufspeicherung von Reservestoffen betrachten knnte, bleibt noch die Mglichkeit, da es sich um eine Vermehrung der Leitungsbahnen handelt.

Wie schon auf Seite 331 erwhnt wurde, kommen in der Wurzelrinde von *Alo* sehr viele tracheidale Zellen vor (Fig. 29 t). Gegen den Zentralzylinder nehmen sie an Zahl zu und schlieen mit den Querwnden fters aneinander, whrend sie gegen die Peripherie der Wurzel meist einzeln in die Rinde eingestreut sind. Je nher dem Zentralzylinder, desto seltener werden unverdickte Zellen, bis die innersten Rindenlagen sich nur aus tracheidalen verholzten Zellen zusammensetzen, welche eine ansehnliche Außenscheide bilden. Diese Außenscheide ist, wie bei allen untersuchten Monokotylen, mit alleiniger Ausnahme von *Dracaena surculosa*, rings um den Zentralzylinder gleich stark entwickelt und erreicht in alten Wurzeln (von Gewchshauspflanzen) eine Strke bis zu einem Viertel vom Durchmesser des Zentralzylinders. Sie besitzt bei *Alo* die gelbliche Frbung des Zentralzylinders und ihre Zellen gleichen seinen tracheidalen Elementen. Gerade bei *Alo* ist brigens die Endodermis hufig nur unbedeutend, oder nur in einzelnen Zellgruppen strker, verdickt.

Nachdem sich nun bei *Dracaena fragrans* vor dem Auftreten des Meristems die erste auerhalb der Endodermis liegende Rindenschicht in eine Schicht von tracheidalen, den Außenscheidenzellen von *Alo* vllig gleichen Zellen umwandeln kann, nachdem bei *Dracaena surculosa* nach dem Erlschen der Meristemttigkeit die Rindenzellen, welche auf die zuletzt gebildeten Teile des Sekundrwachses folgen, verholzen knnen und zu „Auenscheidenzellen“ werden, nachdem endlich bei der gleichen Pflanze der Meristemzuwachs vllstndig unterbleiben kann und dann durch eine zwar einseitig, wie der Meristemzuwachs gefrderte,

im übrigen aber typische Außenscheide vertreten wird, muß man annehmen, daß alle diese Bildungen dieselbe Bestimmung haben. Diese besteht für den Meristemzuwachs vornehmlich darin, die Leitungsbahnen der Pflanze zu vermehren. Man dürfte nicht fehlgehen, wenn man diese Bestimmung auch für die Außenscheide von *Aloë* annimmt. Das Gesagte gilt auch für *Doryanthes*.

Erwähnen möchte ich noch, daß die Außenscheide der Wurzeln, welche in höherem Alter die äußere Rinde abwerfen, sich in jungen Stadien im Bau nicht erheblich von der Außenscheide, z. B. bei *Aloë*, unterscheidet.

Bei *Doryanthes (Palmeri)* ist die Außenscheide nie sehr stark entwickelt, auch da nicht, wo es an der Stelle der größten mechanischen Inanspruchnahme — an der Austrittsstelle alter Wurzeln aus dem Stamme — am ehesten zu erwarten wäre, wenn die Außenscheide eben in dieser Hinsicht besonders in Anspruch genommen würde. Da nun aber doch die genannte Stelle eine mechanische Verstärkung erheischt, so glaube ich das Richtige getroffen zu haben, wenn ich sie in den gefächerten Sklerenchymfasern erblicke, die einzeln oder in Gruppen bis zu vier in die Rinde eingestreut sind (Fig. 25). (Sie besitzen zahlreiche Hof-tüpfel mit spaltförmigem schrägem Tüpfelkanal.) In älteren Wurzeln sind die Fasern nicht selten strangförmig aneinandergerichtet. Es ist dadurch eine gewisse Biegungsfestigkeit erreicht.

Diese bei den Wurzeln von *Liliifloren* nicht häufige Struktur begegnete mir ein zweites Mal bei einem *Asparagus* aus Natal. Hier treten in der sehr dicken Wurzelrinde Sklerenchymbündel auf (Fig. 26 u. 28), die aus mehreren, bis sechs, Fasern bestehen, welche von kürzeren, weitlumigen Zellen mit schrägen Querwänden begleitet sind. Alle Zellen sind reich an engen Tüpfeln.

Die Außenscheiden von *Asparagus* und *Semele* setzen sich aus meist sehr stark verdickten Zellen zusammen. Bei *Semele* wiederholen sie die Form der Endodermiszellen, sie sind ebenso wie diese allseitig weit getüpfelt. Über ihre Funktion kann ich nichts angeben.

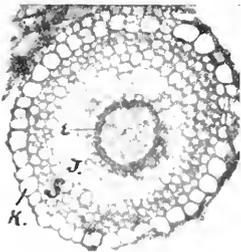


Fig. 30. 48.

Mantel von Sklerenchymfasern, der sich in den Wurzeln von *Araceen*, *Commelinaceen* (Fig. 30), *Flagellariaceen*, *Gramineen* (*Zea*

Zum Schluß möchte ich noch eine Bildung erwähnen, die von Schwendener zu den Außenscheiden gezählt wird. Es ist dies eine sklerenchymatische Zone in der Außenrinde der *Bromeliaceen*. Mit der Außenscheide, d. h. dem aus verdickten Zellen der Innenrinde bestehenden Gewebe hat sie jedoch nichts zu tun, sondern ist identisch mit dem der äußeren Rinde angehörigen, meist dicht unter der sekundären Epidermis entstehenden, häufig verkorkten

Mays), *Liliaceen* (*Asparagus*, *Bulbine frutescens*, *Lapageria*, nach Schulze [29] p. 360 f.) von *Alania*, *Borya*, *Johnsonia*, *Stawellia*) und *Velloziaceen* findet. Die Wurzeln dieser Pflanzen zeichnen sich durch hervorragende Biegungsfestigkeit aus.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Der Zentralzylinder der Drazänenwurzel wird in Stamm- bzw. Mutterwurzelnähe durch ein verhältnismäßig lange Zeit tätiges Primärmeristem vollendet.
2. Die Bildung der Tochterwurzeln erfolgt bei *Dracaena* wie bei sämtlichen sich verzweigenden Monokotylenwurzeln durch ein sekundäres, aus dem Perikambium hervorgehendes Meristem von beschränkter Lebensdauer.
3. Die Drazänenwurzel besitzt echtes, d. h. von anderen Neubildungen unabhängiges, sekundäres Dickenwachstum von vermutlich unbegrenzter Dauer.
4. Das Meristem, das dieses Dickenwachstum verursacht, steht in **keinem** Zusammenhang mit dem **Perikambium**, sondern nimmt seinen Ursprung in der **Rinde**.
5. Eine nicht meristematische, d. h. nicht durch Teilung meristematischer Zellen entstandene Verstärkung des Zentralzylinders erfolgt bei *Dracaena* in verschiedenen Fällen durch Umwandlung von Zellschichten der inneren Rinde in eine ein- bis vielschichtige Außenscheide. Diese Außenscheide kann zuweilen den Sekundärzuwachs teilweise oder völlig vertreten.
6. Die Bildung einer Außenscheide bei den Liliifloren kann aufgefaßt werden als eine Art sekundären Dickenwachstums: die Zellen, aus welchen die Außenscheide entsteht, können als ein Meristem betrachtet werden, „in dem der Verbrauch der Zellen angefangen hat vor der Produktion“.
7. Die Außenscheide der Wurzeln vieler *Liliifloren* scheint verschiedene Aufgaben zu besitzen. Einmal erhöht sie unstreitig die Druck- und Zugfestigkeit, dann schützt sie den Zentralzylinder vor klimatischen Einflüssen und Wasserverlust, fixiert die durch Zugwurzeln herbeigeführte Tieferstellung des Stammes und dürfte endlich in manchen Fällen eine Vermehrung der Leitungsbahnen bedeuten.

Verzeichnis der Literatur, soweit sie nicht schon im Text gegeben wurde.

- 1) Vergl. Warburg, *Pandanaceae*, Pflanzenreich IV, 9.
- 2) H. Schacht, Die Pflanzenzelle, der innere Bau und das Leben der Gewächse, 1852, p. 254.
- Der selbe, Anatomie und Physiologie der Gewächse. I. Teil. 1856, p. 305.
- 3) *ibid.*, I. Teil, 1856, p. 324.
- 4) *ibid.* II. Teil, 1859, p. 146.

- 5) Caspary, Die *Hydrilleen*. (Pringsh. Jahrb. I. Bd. 1858. p. 416.)
- 6) Ders., Über die Gefäßbündel der Pflanzen. (Monatsschr. Königl. preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin 1862. p. 178.)
- 7) Wossidlo, Über Wachstum und Struktur der Drachenbäume. (Jahresbericht der Realschule am Zwinger zu Breslau 1868. p. 27 u. 28.)
- 8) *ibid.* p. 29.
- 9) Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. 1876 p. 198.
- 10) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. 1877. p. 641.
- 11) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 1. Aufl. 1884 p. 376. 2. Aufl. 1904. p. 592.
- 12) a) Strasburger, Das botanische Practicum. 1884. p. 202. In neueren Auflagen ist der Sekundärzuwachs der Drazänenwurzel unberücksichtigt geblieben.
b) Ders., Histologische Beiträge. Heft 3, Über den Bau und die Ver- richtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen. 1891. p. 403—405. p. 508.
- 13) *ibid.* 6. Aufl. 1904. p. 118.
- 14) Morot, Recherches sur le pérycycle. (Ann. des sc. nat. Bot. 6. Sér. T. XX. p. 248.)
- 15) Cordenoy, Du rôle du pérycycle dans la racine du *Dracaena marginata*. (Bull. de la Soc. bot. de France. 1893. p. 145—147.)
- 16) Scott and Brebner, On the Secondary Tissues in Certain Mono- cotyledons. II. Secondary Growth in Thickness of the Roots of *Dracaena*. (Ann. of Bot. 1893. Vol. VII. p. 43—44.)
- 17) Wright, Observations on *Dracaena reflexa* Lam. (Ann. of the Royal Bot. Gardens, Peradeniya. Vol. I. Pt. II. Dez. 1901. p. 165—172.)
- 18) J. C. Schoute, Über Zellteilungsvorgänge im Cambium. Verh. der Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam (Tweede sectie). Deel IX. No. 4. 1902.
- 19) Vergl. H. Ross, Beiträge zur Anatomie abnormer Monokotylen- wurzeln. (Ber. der deutsch. bot. Ges. Bd. I. 1883. p. 331—338.) Ross er- wähnt die bezügliche Literatur.
- 20) Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. (Abh. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin aus dem Jahre 1882. p. 34 und Tafel I. Fig. 2.)
- 21) M. O. Reinhardt, Das leitende Gewebe einiger anomal gebauten Monokotylenwurzeln. (Pringsh. Jahrb. Bd. 16. 1885. p. 346.)
- 22) M. Lierau, Über die Wurzeln der *Araceen*. (Englers bot. Jahrb. Bd. IX. 1888. p. 1—38.)
- 23) Went, Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterwurzeln und Epi- phyten. (Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. XII. 1895. p. 1—72.)
- 24) Van Tieghem, Ann. sc. nat. 5. Sér. Tome VI.
- 25) Duval-Jouve, Bull. soc. Bot. de France. 1874. Tome XXI. p. 115.
- 26) Rikli, Pringsh. Jahrb. 1895. Bd. 27. p. 557.
- 27) Vergl. E. Bucherer, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der *Dioscoreaceen*. (Bibl. Bot. 1889. Heft 16.)
- 28) Berg, Atlas zur Waarenkunde. Tafel IV. Fig. 18.
- 29) R. Schulze, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Liliaceen*, *Hacmodoraceen*, *Hypoxidoidaceen* und *Velloziaceen*. (Englers bot. Jahrb. Bd. 17. 1893. p. 295—394.)

Erklärung der Abbildungen.

W-q. bedeutet Wurzelquerschnitt.

- Fig. 1. *Dracaena angustifolia*. Stammende mit Wurzeln; bei a Grenze des rindenbürtigen Sekundärzuwachses, bei b Lentizellen. Verkl.
- .. 2. *D. Draco*. } W-q.; bei a Zuwachs. In Fig. 3 ist der Zuwachs
- .. 3. *D. fragrans*. } nur zur Hälfte eingezeichnet.
- .. 4. *D. Draco*. Teil eines Wurzelquerschnittes. M. A. = Anfang des Meristems, R = Rinde, P = Perikambium, E = Endodermis.

- Fig. 5.) } Dasselbe, spätere Stadien. D. z. = Durchlaßzelle; Endodermiszelle
bei 1) geteilt, bei 2) auf der Außenseite verdickt. G = Gefäß-
" 6.) } bündel in Bildung. $\times 300$.
- " 7. *D. fragrans*. W-q. E = Endodermis, P = Perikambium. Die
auf die Endodermis folgende Rindenschicht ist in der Umwandlung
in eine Außenscheide begriffen, das Meristem entsteht aus
den beiden nächsten Schichten. $\times 300$.
- " 8. *D. surculosa*. W-q. Das Meristem ist erloschen, seine Zellen (m. z.)
sind verholzt, die Verholzung der angrenzenden Rindenzellen hat
begonnen. Bei r noch unverdickte Zellen. $\times 300$.
- " 9. Dasselbe. Meristem nicht vorhanden. Zahlreiche Rindenschichten
verholzt. Bei r noch unverdickte Zellen. $\times 300$.
- " 10. Dasselbe, schematisch. Rinde weggelassen. Auf der Unterseite
ist meristematischer Zuwachs (m) nicht vorhanden, die Lücke
durch verholzte Rindenschichten (r) ausgefüllt. $\times 11$.
- " 11. Schematische Darstellung der Zuwachszonen (Z) an Stammende
(S) und Wurzel (W) einer *Dracaena*. Die Rinde ist nicht ge-
zeichnet. Das Meristem rückt auf der Oberseite der Wurzel
rascher vor als auf der Unterseite.
- " 12. *D. Lenneana*. W-q. Perikambiales Dickenwachstum. E = Endo-
dermis, r. R = in Reihen stehende äußerste Zellen des Zuwachses.
Außerhalb der Endodermis sind einige Außenscheidenzellen sicht-
bar. $\times 48$. Vergl. Ann. p. 328.
- " 13. *Aloë succotrina*. W-q. E = Endodermis. r. R wie in Fig. 12, A
= Außenscheide. $\times 48$.
- " 14. *D. Draco*. W-q. Rechts perikambiales Meristem, E = gesprengte
Endodermis, links rindenbürtiges Meristem. $\times 48$.
- " 15. *D. fragrans*. Dasselbe in umgekehrter Reihenfolge. $\times 48$.
- " 16. *D. umbraculifera*. Wurzellängsschnitt, Z = Zentralzylinder, P, Z
= perikambialer Zuwachs, R, T = Teilungen der inneren Rinde,
T, R = tracheidale Rindenzellen. $\times 48$.
- " 17. *D. surculosa*. W-q. Primärmeristem beim Ausbau des Zentralzylinders.
Endodermis (E) vielfach gesprengt, ihre Zellen gruppenweise
im unverdickten Gewebe zerstreut. $\times 48$.
- " 18. *Dasygoyon bromeliacifolius*. W-q. E = Endodermis, J = Schwen-
deners Innenscheide. $\times 48$.
- " 19. *D. surculosa*. W-q. Endodermis nicht verdickt (E). Primärmeristem
beim Ausbau des Zentralzylinders. $\times 48$.
- " 20. *D. umbraculifera*. W-q. Initialmeristem. A = zur Rinde ab-
gegebene tracheidale Rindenzellen. $\times 45$.
- " 21. *Philodendron Sellowii*. W-q. E = Endodermis, A = Außenscheide,
k = Kristallzellen, u = unverdickte Zellen der Innenrinde. $\times 48$.
- " 22. *Sagittaria sagittatifolia*. W-q. E = Endodermis, A = Außen-
scheide, a = vielarmige Rindenzellen, k = Korkhaut. $\times 48$. Der
Schnitt hat die Platte der vielarmigen Rindenzellen leider nicht
günstig getroffen.
- " 23. *Lachnocaulon anceps*. W-q. E = Endodermis, A = Außenscheide,
a = abgestorbene Rinde. $\times 48$.
- " 24. *Alstroemeria Ligta*. W. Scharf gibt für *Alstroemeria Ligta* eine
einschichtige Endodermis an (Beiträge zur Anatomie der *Hypoxi-
deen* und einiger verwandter Pflanzen. Bot. Centralblatt 13. Jahrg.
1892. LII. Bd. p. 151), hat somit keine Außenscheide beobachtet;
dagegen stellt er eine solche für *Alstroemeria pulchella* fest, deren
Endodermis er 2-3schichtig nennt. Die Unstimmigkeit Scharfs
und meiner Beobachtungen ist wahrscheinlich auf verschiedenes
Alter des betr. Untersuchungsmaterials zurückzuführen. — W-q.
A = Außenscheide, a. R = absterbende Rinde, k = Korkschicht.
 $\times 48$.
- " 25. *Doryanthes Palmeri*. W-q. E = Endodermis, A = Außenscheide,
S = Sklerenchymfasern. $\times 35$.
- " 26. *Asparagus*-sp. W-q. E = Endodermis, A = Außenscheide, S =
Sklerenchym(?)bündel. $\times 35$.

- Fig. 27. *Musa Cavendishi*. W-q. E = Endodermis, A = radial angeordnete Zellen der Innenrinde. Drei Endodermiszellen haben sich nochmals geteilt. $\times 48$.
- „ 28. *Asparagus*-sp. Wurzellängsschnitt. r = Rindenzellen, S. f. = Sklerenchymfasern, a = weitlumige Zellen der Rindenbündel. $\times 35$.
- „ 29. *Aloë succotrina*. W-q. k = Korkgewebe, r = Rinde, t = tracheidale Rindenzellen, A = Außenscheide. $\times 35$.
- „ 30. *Tradescantia*-sp. W-q. E = Endodermis, J = radial angeordnete Innenrinde, S = Sklerenchymring der Außenrinde, k = verkorkte Schicht, sekundäre Epidermis. $\times 48$.

Die Abbildungen (2—10, 12—30) sind nach Handschnitten gefertigt. Für die mikrophotographischen Aufnahmen (12—30) stellte mir Herr Dr. C. Brick, der Leiter der Station für Pflanzenschutz in Hamburg, in liebenswürdigster Weise den photographischen Apparat der Station zur Verfügung. Bei der Anfertigung der Aufnahmen stand mir Herr R. Kluge hilfreich zur Seite. Beiden Herren spreche ich hiermit nochmals meinen Dank aus.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Göbel und Dr. R. Hertwig,

Professoren in München.

Herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal,

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Abonnementspreis 20 Mk. pro Jahrgang von 24 Heften.

Probenummern gratis und franco.

Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems.

Von

Albrecht Bethe,

Dr. phil. et med., Privatdozent der Physiologie an der Universität
Straßburg i. E.

Mit 95 Abbildungen im Text und 2 Tafeln.

Mk. 13,50, geb. Mk. 14,50.

Die Darwinsche Theorie.

Gemeinverständliche Vorlesungen über die Naturphilosophie
der Gegenwart,

gehalten vor Studierenden aller Fakultäten

von

Prof. Dr. A. Fleischmann

(Erlangen).

Mit 26 Textabbildungen. Mk. 7,50, geb. Mk. 8,50.

Die Deszendenztheorie.

Gemeinverständliche Vorlesungen über den Auf- und Niedergang
einer naturwissenschaftlichen Hypothese

gehalten an Studierende von

Prof. Dr. A. Fleischmann

(Erlangen).

Mit 124 Abbildungen. Mk. 6,—, geb. Mk. 7,—.

Untersuchungen über Gastrulation und Embryobildung

bei den Chordaten.

Von

Priv.-Doz. Dr. Fr. Kopsch,

Assist. am anatom. Institut in Berlin.

**I. Die morphologische Bedeutung des Keimhautrandes und die Embryo-
bildung bei der Forelle.**

Mit 10 lithographischen Tafeln und 18 Textabbildungen.

Preis Mk. 8,—.

Verlagsbuchhandlung Fr. Rivnáč in Prag.

Vergleichende Morphologie der Pflanzen.

Von

Dr. **Jos. Velenovský**,
Professor an der botanischen Universität in Prag.

I. Teil.

Mit 200 Abbildungen im Text und 2 lithographischen Doppeltafeln.
Gr. 8^o. 277 Seiten. Preis **Mk. 9,—**.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Formative Reize in der tierischen Ontogenese.

Ein Beitrag zum Verständnis der tierischen
Embryonalentwicklung.

Von

Dr. **Curt Herbst**,
Privatdozent in Heidelberg.

————— **Brosch. Mk. 5,—** —————

Kompendium der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Mit Berücksichtigung der Wirbeltiere.

Von

Dr. **L. Michaelis**.

Zweite Auflage.

Mit 50 Abbildungen und 2 Tafeln.

Geb. Mk. 4,—.

Lehrbuch der Anatomie des Menschen.

Von

Prof. Dr. **A. Rauber** (Dorpat).

Sechste Auflage.

I. Band: Allgemeiner Teil, Lehre von den Knochen, Bändern, Muskeln
und Eingewelden. Mit 1143 zum Teil farbigen Textabbildungen.

Mk. 17,—, geb. Mk. 19,—.

II. Band: Gefäße, Nerven, Sinnesorgane und Leitungsbahnen. Mit 900
zum Teil farbigen Textabbildungen.

Mk. 18,—, geb. Mk. 20,—.

Lehrbuch der allgemeinen Physiologie.

Eine Einführung in das Studium der Naturwissenschaft und der
Medizin von

Prof. Dr. **J. Rosenthal** (Erlangen).

Mit 137 Abbildungen.

Mk. 14,50, geb. Mk. 16,50.

Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin. in Marburg.

Band XIX.

Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

Leipzig
Verlag von Georg Thieme
1906.

Inhalt.

	Seite
Schürhoff, Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. (Mit 1 Tafel.)	359—382
Burns and Hedden. Conditions influencing regeneration of hypodotyl. (With 4 images in the text.)	383—392
Ursprung, Untersuchungen über die Festigkeitsverhältnisse an exzentrischen Organen und ihre Bedeutung für die Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums	393—408
Lepeschkin, Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasser- ausscheidung der Pflanzen. (Mit 4 Abbildungen im Text.) .	409—452
Schaffnit, Beiträge zur Anatomie der Acanthaceen-Samen. (Mit 18 Abbildungen im Text.)	453—521

Die Beiträge erscheinen in zwanglosen Heften im Umfange von ca. 35 Druckbogen für jeden Band. Preis des Bandes **16 Mk.**

Die Mitarbeiter erhalten ein Honorar von 30 Mk. pro Druckbogen, außerdem 50 Sonderabdrücke gratis, weitere Exemplare werden zum billigsten Preise berechnet. Arbeiten, welche zugleich als Dissertation erscheinen, werden nicht honoriert!

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Internationale Monatschrift für **Anatomie und Physiologie.**

Herausgegeben von

E. A. Schäfer
(Edinburg)

L. Testut
(Lyon)

und

Fr. Kopsch
(Berlin).

Die bisher erschienenen Bände kosten:

Bd. I—V.	M. 274,50	Bd. XIII.	M. 76,10
„ VI.	77,50	„ XIV.	48,80
„ VII.	87,—	„ XV.	73,—
„ VIII.	100,—	„ XVI.	70,50
„ IX.	76,30	„ XVII.	65,—
„ X.	93,50	„ XVIII.	75,—
„ XI.	92,60	„ XIX.	50,—
„ XII.	79,—	„ XX.	59,—

Bei Bezug der ganzen Reihenfolge statt 1397,30 nur **M. 1009,—.**

Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe.

Von

P. Schürhoff.

(Mit Tafel IX.)

Die vorliegende Arbeit soll von der Entstehung des Wundgewebes handeln. Sie beabsichtigt also, auf das physiologische Verhalten des Kernes gegenüber äußeren Einflüssen, in unserem Falle Wundreiz, näher einzugehen. Es wird sich dabei von selbst ergeben, daß auch der Frage näher getreten wird, in welcher Weise dieser Reiz als Reaktionsauslösung dient. Wir werden zunächst uns Klarheit darüber verschaffen, wie die Pflanze als Ganzes auf diesen Reiz reagiert, und uns weiterhin mit dem Verhalten des Kernes insbesondere befassen.

Pflanzen und Pflanzenorgane werden durch Wundreiz in verschiedener Weise zur Bildung eines Schutzgewebes angeregt. Es bilden sich bei diesem Wachstumsvorgang neue, wenig differenzierte Zellen, die von den verletzten sich in bestimmter Weise unterscheiden. Es wird entweder ein Korkmeristem gebildet, dessen äußere Schicht durch Verkorkung das Schutzgewebe bildet, oder es bildet sich ein parenchymatisches Wundgewebe. Letzterer Vorgang wird Kallusbildung genannt. Endlich können sich die verletzten Pflanzenteile vor weiteren Folgen der Verwundung dadurch schützen, daß die der Wundfläche zunächst liegenden Zellagen eingehen und durch Austrocknen und eventuelle Korkbildung einem weiteren Einflusse der Wunde vorbeugen. Von letztgenannter Wundreaktion wird im Laufe der Arbeit abzusehen sein.

Ein wichtiges Merkmal des Kallus ist, daß aus ihm unter günstigen äußeren Bedingungen meristematische Gewebe mit Sproß und Wurzelvegetationspunkten hervorgehen können. Durch Wundreiz entstehen also neue meristematische Gewebe aus Zellen, die bereits eine bestimmte Differenzierung erlangt hatten. Es tritt also gewissermaßen eine Verjüngung des Gewebes ein und damit auch der ruhenden älteren Kerne. Selbstverständlich reagieren nur lebendige, mit vollständigem Protoplast versehene

Zellen. Ob der Wundreiz ausgeübt wird durch Quetschung, Stich, Schnitt oder Brand, ist für die Bildung des Wundgewebes gleich¹⁾.

Der Kallus kann an allen Teilen der Pflanzen entstehen, doch sind naturgemäß solche Teile am meisten zur Bildung des Kallus befähigt, die in hervorragender Weise und für längere Zeit von der Pflanze benutzt werden. Es käme also hauptsächlich die Achse in Betracht; weiterhin würden besonders Reservestoffbehälter zur Vernerbung befähigt sein.

An der Bildung des Schutzgewebes nehmen die verschiedenen Gewebe mit mehr oder weniger Intensität teil. Am meisten ist naturgemäß das Kambium hierzu befähigt, weil die Kambialzellen am meisten schutzbedürftig sind, oder wenn wir den Vorgang vom kausalen Gesichtspunkte betrachten, weil sie das meiste Material zur Zellbildung führen; ihm folgen Parenchym und Markstrahlen. Um die Kernteilungen zu beobachten, hält man sich, wie aus obigem hervorgeht, am besten an die genannten Gewebe.

Nun besteht die Frage: Erfolgt die Kern- und Zellteilung bei der Bildung des Kallus und Wundkorkmeristems in analoger Weise, wie bei Zellen an anderen Vegetationspunkten, oder teilt sich der Kern durch Amitose, wie in einigen Dauergeweben?

Bei diesem letzten Punkt ist allerdings zu bemerken, daß eine Neubildung von Zellen durch amitotische Kern- und Zellteilung sehr auffallend sein würde und sich mit den gegenwärtigen Ansichten von dem physiologischen Verhalten des Kernes schlecht vereinigen ließe.

So sagt z. B. Strasburger²⁾: „Sehr zahlreiche Fälle direkter Kernteilung hatte ich wiederum Gelegenheit gehabt bei meiner Untersuchung über Bau und Wachstum der Zellhäute zu Gesicht zu bekommen. Sie traten mir, wie früher, nur in Zellen entgegen, welche sich nicht mehr teilten. In den meisten Fällen war der Inhalt der sich einschnürenden Kerne weniger reich als in den teilungsfähigen Zellen, doch kamen mir auch eingeschnürte Kerne mit reichem Inhalte vor. Dem Schwund des Kernes in der Zelle ging in manchen Fällen eine Fragmentation desselben voraus. — Soweit meine Erfahrungen bis jetzt reichen, wird bei den höher organisierten Pflanzen eine direkte Kernteilung von Zellteilung nie gefolgt; denn es fehlen bei der direkten Kernteilung die Verbindungsfäden, welche hier die Tochterkernanlagen an die richtige Stelle führen und die Stütze für spätere Verbindungsfäden und für die Zellplatte abgeben, und an welche die Zellteilung eben angepaßt ist. — So ist denn bis jetzt an Orten, wo Zellteilung mit indirekter Kernteilung verknüpft ist, Zellteilung mit direkter Kernteilung noch nicht beobachtet worden“.

1) Massart: La cicatrisation chez les végétaux.

2) „Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung.“

Der Kern hat nämlich vor allem zweierlei Arbeit zu erfüllen. In erster Linie dient er morphologischen Zwecken, indem er die Zellteilungsvorgänge reguliert, wobei es hauptsächlich auf die gleichmäßige Verteilung des Kinoplasmas ankommt. In zweiter Linie folgt die physiologische Bedeutung des Kernes, insofern er nämlich die Ernährungsvorgänge beherrscht. Es besteht nun in großen Kreisen die Anschauung, daß der Kern, um seiner erstgenannten Arbeit gerecht werden zu können, durchaus auf mitotische Teilung angewiesen ist. Im zweiten Falle kann er jedoch von der weniger komplizierten Amitose Gebrauch machen, da er hier in einer Zelle möglichst viele Energiezentren für die Ernährungsvorgänge bilden will, die durchaus nicht mit einander konkurrieren, sondern in demselben Sinne wirken. So schreibt z. B. Flemming¹⁾: „Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß man sich über die Fragmentierungen der Leukozytenkerne — und über die amitotische Kernteilung überhaupt — auch folgende Anschauung bilden könnte: Die Leukozyten finden ihre normale physiologische Neubildung gleich den Zellen anderer Gewebe durch Mitose; nur die auf diesem Wege neu entstandenen erhalten das Vermögen, länger fortzuleben und auf demselben Wege ihresgleichen zu erzeugen. Fragmentierung des Kernes mit oder ohne nachfolgende Teilung der Zelle ist überhaupt in den Geweben der Wirbeltiere ein Vorgang, der nicht zur physiologischen Vermehrung und Neubildung von Zellen führt, sondern wo er vorkommt, entweder eine Entartung oder Aberration darstellt, oder vielleicht in manchen Fällen (Bildung mehrkerniger Zellen durch Fragmentierung) durch Vergrößerung der Kernperipherie dem zellulären Stoffwechsel zu dienen hat. Wenn sich also Leukozyten mit Fragmentierung ihrer Kerne teilen, so würden hiernach die Abkömmlinge dieses Vorgangs nicht mehr zeugungsfähiges Material sein, sondern zum Untergang bestimmt, obwohl sie zunächst noch lange in den Geweben und Säften weiterleben können.“

Ein typisches Beispiel der bivalenten Eigenschaften des Kernes demonstrieren auch die *Characeen*. Die Internodialzelle wächst um das tausendfache ihres Volumens an. Ihr Kern teilt sich amitotisch. Im Augenblick der ersten Amitose ist über die Beherrschung der morphologischen Bildungen durch den Kern das Todesurteil gesprochen. Der Kern hat aufgehört, der Träger der erblichen Eigenschaften zu sein. Nie wieder ist er imstande, in den embryonalen Zustand überzugehen und neue Zellen zu schaffen. Das Experiment beweist uns dieses. Töten wir nämlich die sämtlichen Zellen von *Chara*, ausgenommen die Internodialzellen, so ist es auf keine Weise möglich, diese Zellen zur Neubildung von Zellen zu veranlassen. Wir sehen also, daß die Längsspaltung der Chromosomen der einzige Weg ist, auf dem der Mutterkern die Gesamtheit seiner Eigenschaften in ideal

¹⁾ Flemming: Über Teilung und Kernformen bei Leukozyten und über deren Attraktionssphären.

genauer Weise den Tochterkernen vererben kann. So bleibt der Kern bei einem Individuum unbegrenzt mit aller ihm inwohnenden Energie stabil, mag das einzelne Individuum auch, wie z. B. bei *Sequoia*, 5000 Jahre alt sein.

Wenn wir einen Überblick über die diesbezügliche Literatur uns verschaffen, so finden wir, daß über die Art der Kernteilung im Wundgewebe sich bisher noch keine Einigung hat erzielen lassen. Es handelt sich also um folgendes: Entweder entstehen aus Dauergeweben durch mitotische Teilung neue meristematische Gebilde, dann ist zur Bildung differenzierungsfähiger Zellen Mitose erforderlich, oder die Zellen entstehen durch amitotische Kern- und Zellteilung, dann würde die Amitose der Mitose in bezug auf Eigenschaften und Entwicklungsfähigkeit der durch sie entstandenen Zellen äquivalent sein, und könnte die Mitose durch Amitose zum mindesten zeitweilig ersetzt werden, ohne den betreffenden Geweben einen dauernden Nachteil zu hinterlassen.

Wenden wir uns zunächst zu den Autoren, die sich für Mitose aussprechen. So berichtet Kny¹⁾ bei seinen Versuchen über die Richtungsbeeinflussung neu entstehender Scheidewände, daß bei Kartoffelscheiben im Wundperiderm die Spindel der Mitose immer senkrecht zur Wundfläche orientiert war. Auch in einer neueren Abhandlung über dasselbe Thema²⁾ bleibt Kny bei diesen Angaben und beruft sich noch auf Némec³⁾, der sich folgendermaßen ausspricht: „Untersucht man die Scheiben der Kartoffelknollen auf ihre Kernteilung, so findet man, daß schon die achromatischen Figuren senkrecht auf die Richtung der sich später bildenden Scheidewand entstehen.“

Nathansohn⁴⁾ fand, daß beim Wurzelvegetationspunkt von *Vicia faba*, der durch Längsspaltung halbiert war, während der Regeneration der fehlenden Hälfte nur Mitosen sich vorfanden. Auch er konstatierte nochmals, daß beim Wundperiderm der Kartoffelknollen sich nur Mitosen bildeten. Ferner fand er beim Wundgewebe an abgeschnittenen Zweigen von *Sambucus nigra* nur Mitosen. Nur „bei *Populus nigra* habe ich auch Formen beobachtet, die als amitotische Teilungen zu deuten sind“. Bei diesem Objekt will Nathansohn auch häufig zweikernige Zellen aufgefunden haben: „Daneben fanden sich stets auch mitotische Teilungen, und es gelang nicht, das Objekt zu ausschließlich amitotischer Teilung zu zwingen.“ „Ich habe den Eindruck gewonnen, daß die großen, plasmaarmen und zellsaftreichen Zellen, wie sie besonders bei *Populus nigra* vorhanden sind, im allgemeinen am ehesten zur amitotischen Teilung neigen. Daß

1) Kny: „Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen, 1896.“

2) Kny: „Über der Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen, 1902.“

3) Némec: Über Kern- und Zellteilung bei *Sol. tub.* 1899.

4) Nathansohn: Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilungen, 1900.

diese Zellen aber infolge ihrer Protoplasmaarmut nicht die unbegrenzte Entwicklungsfähigkeit zu verlieren brauchen, lehrt die Tatsache, daß aus ihnen Vegetationspunkte entstehen.“

Endlich möchten wir noch die Angaben Zimmermanns¹⁾ hervorheben: Von Ladowsky wird „angegeben, daß in einzelnen Wurzeln von *Vicia faba* ausschließlich direkte Teilung der Kerne stattfinden soll. Ich bemerke zu dieser Angabe nur, daß ich in den letzten Jahren gewiß mehr als 100 Wurzelspitzen von *Vicia faba* zu untersuchen Gelegenheit hatte, aber in keinem Falle Ähnliches beobachtet habe.“

Ebenfalls sagt v. Wasielewsky: „Die Behauptung Ladowsky's, daß es Wurzeln von *Vicia* mit direkten Kernteilungen gäbe, darf man wohl bis zu etwaiger weiterer Bestätigung ignorieren. Unter den Tausenden von Zellteilungen, die ich gerade bei *Vicia* gesehen, habe ich nie eine spontan auftretende Amitose gefunden.“

Endlich glaube ich die Mische'schen Angaben nicht übergehen zu dürfen, der sich folgendermaßen erklärt: „Meine lebenden und gefärbten Präparate zeigten mir in der Nähe der Wunden des öfteren Teilungen der Kerne. Diese erfolgten stets nach dem mitotischen Typus, unzweifelhafte Fälle von Amitose kamen nie vor. Biskuitförmige Formänderungen sind nicht beweisend, umsoweniger, als die Form der affizierten Kerne sehr variabel ist. Oft können auch nicht ganz scharf gefärbte Metaphasen dem ungeübten Beobachter Bilder von Amitosen vortäuschen.“

Man hat ferner auf Karyokinese deshalb geschlossen, weil bisher bei den Zellteilungen, wo es zur Bildung weiter teilungsfähiger Zellen kommt, wenigstens was höher organisierte Pflanzen angeht, stets nur Mitose beobachtet war, während amitotische Teilungen eine Fragmentation des Kernes, gewissermaßen eine Absterbeerscheinung zur Folge hatten und auch nicht von Zellteilungen begleitet waren.

In diesem Sinne spricht sich Strasburger²⁾ aus: „Während in den einkernigen Zellen eine indirekte Kernteilung von einer Zellteilung fast stets begleitet wird, folgt eine solche auf eine direkte Kernteilung nicht.“ Auch Hegler³⁾ äußert sich in derselben Weise: „Die Mitose ist somit der einzige Vorgang, durch welchen der Kern unter Erhaltung seiner potentiellen Eigenschaften geteilt wird, denn mit der Fragmentation desselben sehen wir stets und in allen Fällen ohne Ausnahme den Verlust der Regenerationsfähigkeit Hand in Hand gehen.“

Wenden wir uns nunmehr zu den Autoren, die für direkte Kernteilung eintreten, so möchte ich zuerst Massart⁴⁾ anführen:

¹⁾ Zimmermann: Die Morphologie und Physiologie des pflanzl. Zellkerns. Jena (G. Fischer) 1896.

²⁾ Strasburger: Lehrbuch der Botanik. Jena (G. Fischer) 1904.

³⁾ Hegler: Untersuchungen über die Organisation der *Phycochromococcus*-Zelle 1901.

⁴⁾ Massart: La cicatrisation chez les végétaux. 1898.

„Dans les trois plantes que j'ai étudiées à ce point de vue (*Ricinus communis*, *Cucurbita ficifolia*, *Tradescantia virginica*) j'ai vu que la division est presque toujours directe. Je n'ai observé en tout que deux cellules qui présentaient de la caryocinèse; elle se trouvaient dans la tige de *Tradescantia*, en dehors de la stèle. Partout ailleurs je n'ai rencontré que de l' Amitose. M. de Brefeld n'a pas non plus constaté de la caryocinèse dans les cellules cicatricielles des feuilles. Il est probable que la division du noyau est directe dans tous les phellogènes cicatriciels. Les expériences de M. Kny sur la pomme de terre ne pourraient donc pas donner de résultats quant à la direction de la figure caryocinétique.“

Kny¹⁾ bleibt jedoch, wie schon erwähnt, bei seinen Angaben. Ferner sagt Massart in seinem Resumé der genannten Arbeit: Die Bildung des Wundphellogens sei durch direkte Kern- und Zellteilung charakterisiert. Auf diese Weise hat er sich in Gegensatz gebracht zu Kny¹⁾ und Némec²⁾; ebenfalls ist ihm durch Nathansohn³⁾ nachgewiesen, daß sich im Wundperiderm stets auch Mitosen vorfinden. v. Wasielewsky⁴⁾ erhielt zwar nicht durch Wundreiz, sondern durch Behandlung mit Chloralhydrat Amitose mit Zellteilung bei *Vicia faba*. Die Zellwandbildung soll jedoch meist ziemlich lange Zeit nach der Amitose erfolgen. Man finde infolgedessen häufig zweikernige Zellen. Es gelang ihm auch, diese durch Amitose gebildeten Kerne weiterhin sich karyokinetisch vermehren zu sehen.

Eine neue Arbeit von Némec⁵⁾, in der die Versuche v. Wasielewsky's nachgeprüft wurden, weist jedoch nach, daß die von Wasielewsky beobachteten Figuren degenerierte Mitosen sind und daß die Scheidewand infolgedessen immer auf mitotischem Wege entsteht.

In ähnlicher Weise entstehen durch Behandlung mit 5% Ätherlösung bei den Eiern von *Cyclops*⁶⁾ Pseudoamitosen, bei denen einzelne Chromosomen verklumpen resp. sich zu je einem Kern auszubilden suchen.

Pfeffer⁷⁾ steht auf dem Standpunkte, daß sich Mitose und Amitose vertreten können: „Die unberechtigte Annahme verschiedener Forscher, ohne die mitotische Kernteilung sei die dauernde Erhaltung und Vermehrung eines Organismus unmöglich, ist ebenso wie das Dogma von der Unentbehrlichkeit des

1) Kny: Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen.

2) Némec: Über Kern- und Zellteilung bei *Sol. tub.* 1899.

3) Nathansohn: Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilungen 1900.

4) v. Wasielewsky: Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. Leipzig 1902.

5) Némec. Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. (Jahrbuch f. wiss. Bot. XXXIX. 1904.)

6) Häcker. V.: Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. (Anatomischer Anzeiger. Bd. XVII. 1900. N. I.)

7) Pfeffer: Pflanzenphysiologie. Bd. II.

freien Sauerstoffs nur aus einer inkorrekten Verallgemeinerung entsprungen. Es ist auch nicht einzusehen, warum eine völlige erbgleiche Teilung nicht möglich sein soll, ohne daß sich die teilungstätigen Lebenseinheiten (Pangene, Biophoren) zu größeren sichtbaren Komplexen (Chromatinfäden etc.) gruppieren. Damit ist wohl vereinbar, daß mit dieser Gruppierung, wie es sicherlich der Fall sein dürfte, ein Vorteil verknüpft ist.“

Ferner führt Zimmermann¹⁾ eine Notiz Oliviers an. Der genannte Autor fand nämlich, „daß in Wurzelparenchymzellen von *Vicia faba*, wenn durch Einschneiden der Wurzeln der auf ihnen lastende Druck vermindert wird, ein abnormes Wachstum mit gleichzeitiger Vermehrung der Kerne eintrat, während die Zellteilung unterblieb. Die Kernvermehrung soll in diesem Falle jedenfalls größtenteils durch Fragmentation stattfinden; karyokinetische Figuren konnten wenigstens nicht beobachtet werden.“ Diese an sich schon recht unsichere Notiz ist widerlegt worden, so z. B. durch Nathansohn²⁾: „Wenn ich an den Wurzeln von *Vicia faba* den Vegetationspunkt durch Längsspaltung halbierte und die in Regeneration der fehlenden Hälfte befindlichen Gewebe untersuchte habe ich in diesen stets nur Mitosen gefunden.“ Ich möchte hier auch Shibata³⁾ erwähnen, der während der Pilzverdauung in den infizierten Knöllchenzellen von *Podocarpus* Amitose konstatierte, nachher fanden jedoch wieder normale Mitosen statt, und zwar waren die Chromosomen hinsichtlich ihrer Zahl und Anordnung durchaus nicht verändert worden. Shibata will die während der Pilzverdauung auftretende amitotische Kernteilung nicht als Absterbeerscheinung gedeutet wissen, sondern als ein schneller zum Ziele führendes Mittel der Kernvermehrung; bei seinen Amitosen erfolgte jedoch keine Zellteilung.

Ähnlich sind die Angaben Tischlers⁴⁾, der bei seinen Untersuchungen über Heterodera-Gallen fand, daß das anormale Gewebe durch mitotische Kern- und Zellteilung gebildet wurde, die Vielkernigkeit der Riesenzellen jedoch auf Amitose beruhte.

In analoger Weise spricht sich Chun⁵⁾ aus: „In keinem Falle bedingt die direkte Kernteilung bei den *Siphonophoren* eine nachfolgende Zellteilung; da auch in allen Fällen, wo bis jetzt direkte Kernteilung nachgewiesen wurde, es zur Bildung von vielkernigen Zellen kommt, ohne daß mit Sicherheit eine nachfolgende Zellteilung beobachtet wurde.“

¹⁾ Zimmermann: Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena (G. Fischer) 1896.

²⁾ Nathansohn: Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilungen. 1900.

³⁾ Shibata: Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. 1902.

⁴⁾ Tischler: Über Heterodera-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana*.

⁵⁾ Chun: Über die Bedeutung der direkten Kernteilung.

In den letztgenannten Fällen hat unseres Erachtens nach der Kern einen Teil seiner Aufgaben, nämlich die morphologischen erfüllt und kann sich um so intensiver seiner physiologischen Arbeit, der Regulierung der Ernährungsvorgänge zuwenden. Es liegt auf der Hand, daß er nicht der minutiösen Teilungsform der Mitose bedarf, um die für eine erhöhte Nahrungsverarbeitung nötige Kernsubstanz zu verteilen. In der Tat finden wir denn auch in vielen Zellen, in denen sich der Kern speziell für seine physiologische Arbeit differenziert hat, Amitosen und in deren Gefolge Vielkernbildung. Es sei unter anderem nur auf die Internodialzellen der *Characeen* hingewiesen.

Wir können also unterscheiden zwischen Vielkernbildung und zwischen Kernteilung, die eine Zellteilung im Gefolge hat. Stellen wir die Literatur nach einmal kurz zusammen: Es behaupten, Amitose finde statt mit Zellneubildung: Massart, Nathansohn, Lavdowsky, v. Wasielewsky, Olivier. Außerdem soll dies von Buscalioni¹⁾ behauptet werden. Es handelt sich um das Endosperm von *Vicia faba*. Hierüber schreibt Zimmermann²⁾: „Buscalioni konnte auch eine Längsspaltung der Chromosomen nachweisen, auf dieselbe folgt aber nicht wie bei der normalen Karyokinese ein Auseinanderweichen der Tochterchromosomen. Von einer Spindelbildung war ferner an den betreffenden Präparaten nichts zu beobachten, doch dürfte dies vielleicht der hauptsächlich auf die Darstellung des Chromatins abzielenden Präparationsmethode zuzuschreiben sein.“

Dieser Fall kann wohl nur schwer als typische Zellbildung durch Amitose angeführt werden. Zimmermann²⁾ selbst betrachtet diese Teilung als anormale Karyokinese³⁾.

An die Angaben Massarts und Buscalionis anknüpfend, sagt Nathansohn⁴⁾: „Aber mit der Erkenntnis, daß Amitose zur Bildung von Geweben führen kann, ist die Frage nach ihrer physiologischen Bedeutung noch nicht erledigt. Denn obwohl nunmehr feststeht, daß Amitose von Zellteilung begleitet sein kann, ist trotzdem die Anschauung sehr verbreitet, daß sie der Karyokinese physiologisch nicht gleichwertig ist und vor allem nie zur Bildung von Zellen embryonalen Charakters führen könne.“

Nathansohn ist also der Ansicht, daß die Amitose der Mitose völlig gleichwertig sei. Da wirft sich die Frage auf: Weshalb bedient sich die Natur der komplizierten Mitose und

1) Buscalioni, L.: Sulla frammentazione nucleare seguita dalla divisione della cellula.

2) Zimmermann: Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns.

3) Vergleiche auch: Schrammen: Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia faba*.

4) Nathansohn: Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilungen. 1900.

benutzt die Amitose nur bei Degenerationsvorgängen oder in sehr krankhaften Zuständen. Die äußeren Faktoren, unter denen eine Zelle sich entwickelt, sind doch so vielgestaltig, wenn wir Feuchtigkeit der Luft, Temperatur, Druck usw. berücksichtigen, daß wir bei jeder Zellbildung gewissermaßen ein neues Experiment vor uns haben. Warum treten denn die Amitosen nur nach derartigen Eingriffen in das Leben der Pflanze auf, unter denen das Individuum nur kurze Zeit entwicklungsfähig bleibt?

Greifen wir noch einmal auf v. Wasielewsky¹⁾ zurück. Er schreibt zum Schluß: „Als ein vorläufiges, doch gesichert erscheinendes Resultat kann ich mitteilen, daß die Hervorbringung der Amitose durch sehr verschiedene Reize wenigstens möglich erscheint. Daß nun die Pflanzenzelle auf Eingriffe so verschiedener Art, als es beispielsweise Narkose und Verwundung naheliegender Zellen ist, mit derselben Veränderung ihres Teilungsmodus zu reagieren befähigt ist. . . .“ Er hebt also hervor, durch Verwundung ebenfalls Amitose erhalten zu haben, jedoch findet sich über seine diesbezüglichen Versuche nichts Näheres bei ihm. Er teilt fernerhin mit, bei seinen Versuchen stets auch Mitosen und ebenfalls Übergänge zwischen Mitosen und Amitosen erhalten zu haben.

Es galt also, im folgenden vor allem festzustellen ob im Wundgewebe Mitosen oder Amitosen oder beide Teilungsarten arten nebeneinander vorkämen. Falls Amitosen festgestellt würden, so blieb als Unterfrage, ob durch dieselben auch Zellteilung eingeleitet würde.

Eigene Untersuchungen.

Bei der Auswahl der Pflanzen, an denen die Untersuchungen vorgenommen werden sollten, wurden Objekte, die bereits zu Untersuchungen dieser Art von den verschiedenen Autoren angewandt waren, in besonderem Maße berücksichtigt. Daher kamen vor allem folgende Pflanzen in Betracht!

*Ricinus communis*²⁾,
*Tradescantia virginica*²⁾,
*Cucurbita ficifolia*²⁾,
*Solanum tuberosum*³⁾,
*Populus nigra*⁴⁾.

Außerdem gelangten viele andere Pflanzen zur Untersuchung, die in ihrem Verhalten jedoch vollkommen übereinstimmten. Wir

1) v. Wasielewsky, Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose.

2) Massart: La cicatrisation chez les végétaux 1898.

3) Kny, Němec, Nathansohn.

4) Nathansohn: Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilungen. 1900.

werden daher im folgenden uns an charakteristische Repräsentanten halten. So wurde der Kallus untersucht bei *Populus* div. spec. (*nigra*, *albificans*, *alba*), *Salix*, *Vitis*, *Rosa* div. spec., *Geranium*, Achsen von *Tradescantia virg.*, *Ricin. communis*, ferner das Fruchtmesocarp von *Pirus*, *Cucumis*, *Cucurbita* etc.

Am 25. Mai wurden Stecklinge gesetzt von *Rosa*, *Populus*, *Vitis*, *Salix*, *Geranium*, *Syringa*, *Hedera* etc. Die Kultur fand in einem Sandkasten im Treibhause statt. Kallusbildung trat in ausgiebigster Weise ein am untern Ende der Stecklinge von *Populus*, *Rosa*, *Salix* und *Vitis*, daher wurden diese in bevorzugter Weise zur Untersuchung ausgewählt.

Zum Fixieren wurde vor allem die im hiesigen Institut gebräuchliche, schwächere Flemmingsche Lösung¹⁾ benutzt. Gefärbt wurde nach Flemmings Dreifarbenmethode¹⁾. Um die durch die Osmiumsäure hervorgerufenen Schwärzungen zu beseitigen, gelangten die Präparate aus dem Xylol nach Abspülen mit Alkohol für 24 Stunden in verharztes Terpentinöl.

Am 3. Juni wurde der Kallus von *Populus* und *Vitis* fixiert. Beide hatten an der Unterseite schöne Kallusbildung; bei *Populus* war die Reaktion am stärksten erfolgt.

Am 4. VI. wurde der Kallus von *Rosa* und *Salix* fixiert. Es zeigte sich, daß die noch fast ganz grünen Achsen den reichlichsten Kallus gebildet hatten. Am 5., 6., 7. VI. wurden die Kallusbildungen ebenfalls fixiert. Dann wurden neue Stecklinge gesetzt von *Salix* und *Populus*, nachdem durch den Versuch sich ergeben hatte, daß sie am besten auf den Wundreiz reagierten. Diese Stecklinge wurden benutzt, um die ersten Teilungen der gereizten Zellen verfolgen zu können.

Am 1. VI. wurden Kartoffelknollen in 1 cm dicke Scheiben geschnitten, dann in einer Glasglocke mittels Filtrierpapier feucht und in einem Treibhause warm gehalten. Die Fixierungen erfolgten nach 2–10 Tagen, am besten fanden sich Teilungsstadien nach 2–4 Tagen vor.

Bei *Ricinus* wurden die Wunden teils durch Quetschung²⁾ oder Schnitt und Stich angebracht. Wundgewebe bildete sich an den Außenflächen, wo die Rinde gesprengt war. Die Wunden, die im Innern verliefen, hatten kaum auf den Wundreiz reagiert, wie auch schon von Massart²⁾ beobachtet war.

Bei *Tradescantia* wurden die Wunden durch Längsschnitte hervorgebracht; zum Teil wurden die Stengel auch ganz durchstoßen. Auch hier wurden die Fixierungen vom zweiten Tage an vorgenommen.

Populus (nigra, albificans, alba).

Bei der mikroskopischen Untersuchung wies der Kallus von *Populus* zahlreiche Mitosen auf. Die Kerne sind im Verhältnis

¹⁾ Strasburger: Das botanische Praktikum.

²⁾ Massart: La cicatrization chez les végétaux.

zur Größe der Zellen klein. Die Mitosen zeigten in der Prophase und Metaphase den typischen Charakter embryonaler Teilungen. Das Plasma hatte sich stets dicht um die Spindel gelagert, während der übrige Teil der Zelle mit Saft erfüllt war. Die Teilungen fanden sich am reichlichsten drei bis sieben Zellenlagen von der Peripherie des Kallus entfernt. Auch fanden sich zahlreiche Zellen vor, die den Anschein erweckten, als ob sie zwei Kerne enthielten, doch wird dies Aussehen durch den weiter unten näher beschriebenen Verlauf der Membranbildung erklärt. Manche Kerne enthielten zwei bis sieben Nukleolen, doch waren dies stets ältere Kerne, immer viele Zellenlagen von der Peripherie des Kallus entfernt.

Beginnt die Prophase der Teilung eines Kernes, so gruppiert sich um denselben eine dichte Plasmamasse, die sich intensiv färbt. Von der plasmatischen Kernumhüllung laufen radiale Streifen zur Zellmembran. Wenden wir uns zum Kerne selbst. In der Ruhelage liegt der Nucleolus in der fadig-netzartigen Struktur des Kerngerüsts. Um den Nucleolus befindet sich gewöhnlich ein hellerer Hof. In der Prophase der Teilung sondert sich zuerst der Kernfaden heraus; die Bildung der achromatischen Figur wird dadurch eingeleitet, daß sich um den Kern zuerst eine periphere gleichmäßige Cytoplasmaschicht bildet, die sich allmählich nach zwei Polen verschiebt und sich dort zu Polkappen ausbildet, in denen das Cytoplasma eine körnig-faserige Struktur bekommt. Die Cytoplasmafäden strecken sich mehr und mehr und werden zu äußerst feinen Linien; sie bleiben entweder größtenteils parallel oder neigen in zwei Polen zusammen. Die Chromosomen haben sich herausgesondert. Der Nucleolus verschwindet, und die Kernmembran löst sich auf, die Cytoplasmafäden wachsen in das Kerninnere hinein, erfassen die Chromosomen und befördern sie zur Äquatorialplatte, zum Teil bilden sie sich als Stützfasern aus. Die Chromosomen sind kurz und füllen die ganze Äquatorialplatte aus, wie an Polansichten leicht zu sehen ist. Darauf folgt eine Längsspaltung der einzelnen Chromosomen; auch dieses Stadium ist an Polansichten am besten zu finden; darauf werden die Chromosomen auseinander gezogen und wandern längs den Stützfasern zu den Polen. Die Stützfasern zeichnen sich durch größere Dicke vor den Zugfasern aus. Aller Wahrscheinlichkeit nach werden sie auch noch benutzt, um Material zur Bildung der Zellplatte zu befördern.

Sobald die Tochterchromosomen anfangen, sich zu je einem Kern zu vereinigen, beginnt die Ausbildung der Zellplatte. Da die Zellen im Verhältnis zur Kernspindel sehr groß sind und nur wenig Plasma enthalten, kann die Scheidewand nicht sofort für den ganzen Durchmesser der Zelle angelegt und ausgebildet werden.

Nun unterscheidet Strasburger¹⁾ drei Arten von Membran-

1) Strasburger: Zellbildung und Zellteilung.

bildung (die beiden ersten werden auch von Treub²⁾ angegeben, nämlich:

1. „Der Kern bleibt in der Mitte der Zelle, die Zellplatte wächst an ihren Rändern, der Komplex der Verbindungsfäden weitet sich gleichmäßig aus und die Zellplatte erreicht so ziemlich gleichmäßig die Mutterzellwände. Dies ist die gewöhnliche Art der Zellplattenbildung in embryonalen Zellen, die Cytoplasmafäden bleiben ziemlich lange erhalten.

2. Die Zellplatte berührt gleich nach ihrer Anlage einseitig die Mutterzellwand, muß aber noch einen großen Teil des Zelllumens durchsetzen, um die andere Seite der Mutterzellwand zu erreichen, dann bewegt sich der Fadenkomplex mitsamt den Zellkernen gegen die entgegengesetzte Seite der Zelle, und die Zellplatte wächst, bis sie allseitig die Mutterzellwand erreicht hat.

3. Die Zellplatte setzt einseitig an die Mutterzellwand an und durchreißt nur einen kleinen Teil des Zelllumens. Der fehlende Teil muß ergänzt werden; dies erfolgt durch Wachstum des Fadenkomplexes an seinen freien Rändern; hier nimmt die Zahl der Fäden zu, in den wachsenden Teilen wird die Zellplatte ergänzt; es entstehen eigentümlich aussehende Komplexe von Verbindungsfäden, die das Zelllumen durchsetzen. Die fortwachsenden Ränder des Komplexes sind besonders inhaltreich. Schließlich ist der ganze Querschnitt der Zelle durchzogen“.

Hierzu möchte ich als vierte Art der Zellplattenbildung folgende anführen: Das Zelllumen ist sehr groß (z. B. ausgewachsene Mark- oder Parenchymzellen), die Spindel hingegen klein; sie liegt ziemlich in der Mitte der Zelle, frei in dem umgebenden Cytoplasma. Bei der Anaphase wird die Zellplatte in normaler Weise in den Verbindungsfäden angelegt und weiter ausgebildet. Währenddessen erfolgt eine Neubildung von Cytoplasmafäden peripher an der primären Spindel, und dort wird dann die Membranbildung begonnen. Ununterbrochen schreitet die Bildung der peripheren Cytoplasmafäden und somit die Er-

¹⁾ Treub: Quelques recherches sur la rôle du noyau dans la division des cellules végétales (pag. 29): „Lorsque le noyau en se divisant, se trouve tout près d'une des parois de la cellule la plaque cellulaire touche tout de suite après sa formation, contre cette paroi, tandisque de l'autre côté, elle est séparée de la paroi opposée par la plus grande partie de la cavité cellulaire. Dans les cellules vivantes, surtout dans celles de l'*Epipactis palustris*, comme dans un grand nombre de différentes cellules tuées par l'alcool, j'ai pu constater qu'alors le tonneau ou plutôt de demi-tonneau, se dirige, avec les deux jeunes noyaux vers le côté opposé de la cellule, en même temps que la plaque cellulaire s'accroît jusqu'à ce qu'elle touche partout à la paroi cellulaire. Après un traitement par l'alcool, opérant une construction du protoplasma j'ai très distinctement vu dans plusieurs cellules, qu'à partir du lieu où elle touche à la paroi cellulaire, la fente il se forme une membrane de cellulose, se rattachant à la paroi cellulaire, cette membrane se forme ainsi successivement, son aggrandissement suit de près l'accroissement de la plaque cellulaire; un peu après que celle-ci a atteint la paroi cellulaire opposée, la membrane de cellulose s'y rattache aussi et la cloison séparatrice est complète.

gänzung der Zellplatte fort, bis die Cytoplasmafäden ziemlich gleichzeitig an die Mutterzellwand anstoßen. Mit der Neubildung der peripheren Cytoplasmafäden geht die Auflösung der zentralen Strahlungen Hand in Hand.

Bei *Populus* erfolgt die Bildung der Scheidewand in oben zuletzt beschriebener Weise. Die Spindel wird gewöhnlich in der Mitte der Zelle ausgebildet und legt sich auch in den letzten Stadien der Teilung der Zellwand nicht an. Die Tochterkerne bilden sich sogleich bei der Anaphase in der cytoplasmatischen Figur der Zellplatte, dann rücken die Kerne, deren Chromosomen sich zu einem Faden vereinigt haben und als solche noch längere Zeit kenntlich bleiben, näher zusammen: die Spindel stellt zwei immer stumpfer werdende Kegel dar, die mit ihrer Basis einander berühren. Während nun allmählich die Zellwand in der Mitte der Spindel angelegt und ausgebildet ist, wandern die Cytoplasmafäden an der Berührungsebene der Kegel zentrifugal weiter, und zwar gleichmäßig in der ganzen Peripherie: die Kerne nähern sich nun mehr und mehr, bis sie ziemlich aneinanderstoßen. Die zentralen Cytoplasmastrahlungen sind verschwunden, und die Kerne erscheinen jetzt im Protoplasma eingebettet. Hat die Strahlung auf ihrer Wanderung die Zellwände erreicht, so wandelt sie sich langsam in homogenes Cytoplasma um: dieses bleibt aber immer noch einige Zeit an der Basis der ehemaligen Kegel liegen. Die Strahlungen werden undeutlich, die Fäden verschmelzen zum Teil und bilden weniger, aber dickere Fäden, letztere nehmen bei Dreifachfärbung schon braune Farbe an und gehen bald in homogenes, anfangs noch etwas körniges Plasma über. Das Plasma verringert sich allmählich, wahrscheinlich wird es zur Ernährung der Kerne verbraucht, die jetzt erst zu ihrer vollen Größe heranwachsen.

Ein sehr fortgeschrittenes Stadium der Anaphase in Polansicht gesehen, läßt meistens die beiden Kerne erkennen, die sich in dieser Lage größtenteils decken und wie amitotische Kernteilung ausssehen, man sieht jedoch in einiger Entfernung die kranzförmigen Cytoplasmastrahlungen; in etwas schräger getroffenen Schnitten sieht man mehr von dem unten liegenden Kern und immer ein Segment der Cytoplasmastrahlungen; noch schräger getroffene Schnitte zeigen die Kerne dicht nebeneinander, während nur ein kleiner Teil der Strahlung sichtbar ist. Wahrscheinlich ist dieses Stadium von Nathansohn für eine zweikernige Zelle angesehen worden. Figur 8a zeigt bei hoher Einstellung die Cytoplasmafäden von außen gesehen, während Figur 8b (dieselbe Zelle bei tiefer Einstellung) die Fäden in Längsschnitt zeigt. In den letzten Abschnitten der Membranbildung hat der Kern allmählich sein Ruhestadium erreicht.

Bei *Populus* wurden mehrere Hundert Mitosen untersucht, doch fand sich niemals eine amitotische Teilung vor; obwohl vielleicht manche Bilder zu Täuschungen hätten Anlaß geben können, waren sie doch stets einem Stadium der Zellwandbildung

einzureihen. An sich erscheint die Nathansohnsche Angabe schon schwach, daß bei an sich gleichen Reizen, bei gleichen Organen, der Kern bei Bildung gleich differenzierter Gewebe in so verschiedener Weise reagieren soll. Diese Amitosen stellen wahrscheinlich ebenso wie die zweikernigen Zellen in Polansicht getroffene Tochterkerne in der Anaphase vor. Wären Kernteilungen erfolgt ohne Zellteilung, vielleicht durch Amitose, so wären doch wahrscheinlich auch Zellen aufzufinden gewesen, die mehr als zwei Kerne besessen hätten. Endlich vermissen wir bei Nathansohn jede Angabe über das weitere Schicksal der zweikernigen Zellen.

Der Kallus von *Salix* wies ein gleiches Gewebe auf wie der bei *Populus*, nur waren bedeutend mehr mit Sekret gefüllte Zellen vorhanden: das Wachstum war, wie schon hervorgehoben, weniger intensiv wie bei *Populus* gewesen, daher fanden sich, da die Zellen bei *Populus* und *Salix* im Kallus gleich groß waren, weniger Mitosen vor. Auch fehlten die in den älteren Kalluszellen von *Populus* in Masse auftretenden Einzelkristalle. Die Kern- und Zellteilung verlief in genau derselben Weise wie bei *Populus*, auch hinsichtlich der Ausbildung der Scheidewand. Amitosen waren nicht aufzufinden.

Bei *Rosa* und *Vitis* war der Kallus hinsichtlich der Kern- und Zellteilungen denen von *Populus* und *Salix* vollkommen analog. Nie zeigten sich Amitosen.

Bei *Geranium* hatte sich kein eigentlicher Kallus gebildet; die verletzten Zellen waren eingegangen und die darunter liegenden Kerne hatten sich mitotisch geteilt. Besonders zahlreich waren diese Teilungen in den plasmareicheren Zellen längs der Gefäßbündel. Amitotische Teilungen fanden sich nicht vor.

Wenden wir uns zu *Ricinus communis*. Wir haben hier ebenso wie bei *Geranium*, jedoch in bedeutend ausgeprägterem Maße, zu unterscheiden zwischen Teilungen in plasmareichen und plasmaarmen Zellen. Die plasmareichen Zellen werden hier vertreten durch das Meristemgewebe, während im älteren Parenchym, besonders im Markparenchym und im Kollenchym sich die plasmaarmen größeren Zellen vorfinden. Die Kambialzellen teilen sich in durchaus normaler embryonaler Weise; der Unterschied besteht nur in der Richtung der Spindel. Diese steht bei Einschnitten in den Stamm senkrecht auf dieser Wunde und hat sich somit von der normalen Richtung um ca. 90° abgewandt. Die großen und plasmareichen Parenchym- und Kollenchymzellen zeigten in der Anaphase hinsichtlich der Zellwandbildung dasselbe Verhalten, wie die Zellen des Kallusgewebes. Die Zellplatte wird sukzedan ausgebildet in der Weise, daß der Komplex der Verbindungsfäden zuerst eine Zellplatte anlegt, dann am Rande der Platte allmählich in zentrifugaler Richtung die Zellplatte weiter ausbildet. Diesen Fall halte ich für besonders instruktiv, insofern er nämlich dartut, daß die Kern- und Zellteilung im Wundmeristem in durchaus normaler Weise verläuft, und daß

der Unterschied in der Anaphase nicht durch den Wundreiz an sich, sondern „durch die Größe des Zellumens im Verhältnis zu der Masse des vorhandenen Protoplasmas“¹⁾ bedingt wird. Massart²⁾ hat bei *Ricinus* keine Mitosen finden können, vielleicht liegt der Grund darin, daß er zu spät mit der Untersuchung eingesetzt hat: auch bei *Ricinus* waren nach 2 bis 4 Tagen die günstigsten Objekte für Mitosen zu finden. Die Fixierungen erfolgten in den Morgenstunden.

Bei *Tradescantia virginica* waren, wie schon erwähnt, Längsschnitte in der Achse angebracht. Von diesen Wunden wurden zum Zwecke der Untersuchung Längs- und Querschnitte hergestellt. Auf den Querschnitten waren die Teilungsstadien der Kerne relativ schwieriger aufzufinden, da die Zellen bei *Tradescantia* recht groß sind, und infolge dessen stets nur sehr wenig gereizte Zellen im mikroskopischen Bilde waren. Desto leichter fanden sich die Mitosen in Längsschnitten. Es fanden sich oft Wundränder, in denen jeder zweite oder dritte Kern in Teilung war, und fand diese Teilung immer auf mitotische Weise statt, während zu gleicher Zeit im Gesichtsfelde etwas weiter von der Wundstelle weg amitotische Teilungen zu sehen waren. Nestler³⁾ schreibt über die durch die Verwundung beeinflussten Kerne folgendes: „In einigen Fällen wurde die Beobachtung gemacht, daß der in traumatroper Umlagerung befindliche Zellkern mehr oder weniger bedeutend größer war als der in normaler Lage, also in den durch die Wunde nicht beeinflussten Zellen (Fig. 4). Bei *Tradescantia zebrina* (Epidermis des Blattes) hatte ein Zellkern in der ersten intakten Zellreihe vier Tage nach Anbringung der Verletzung einen Durchmesser von 24,6 μ , während die normalen Zellkerne nur einen Durchmesser von 10 μ besitzen; der Zellkern in der Umlagerung übertraf somit den normalen Kern ungefähr 15mal an Voluminhalt. Die allmähliche Abnahme der Größe der Kerne von der Wunde an bis in die 4. und 5. intakte Zellreihe wurde besonders auffallend bei den Epidermiszellen des Stengels von *Tradesc. viridis* (hort.) beobachtet. Da in späteren Stadien der Umlagerung derartige Größendifferenzen nicht mehr wahrgenommen wurden, so scheinen dieselben nach der Rückwanderung des Zellkerns wieder zu verschwinden. Eine nähere Erklärung dieser Erscheinung ist vorläufig nicht anzugeben; soviel aber scheint mir sicher zu sein, daß infolge der lokalen Wunde in den angrenzenden Zellen derselben für eine gewisse Zeit abnormale Verhältnisse bestehen, welche jene auffällige Veränderung hervorrufen; so mögen vor allem die Ernährungsverhältnisse der durch die Wunde beeinflussten Zellen ganz andere sein, als die der normalen Zellen.“ Diese Vergrößerung der Kerne nach 12—24 Stunden konnte ich gleichfalls konstatieren, doch war dies ganz allein darauf zurückzuführen, daß

1) Strasburger Zellbildung und Zellteilung.

2) Massart: La cicatrisation chez les végétaux. 1898.

3) Nestler: Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas.

die Kerne, die durch die Verletzung beeinflusst waren, sich in der Prophase befanden. Da Nestler nicht die neueren Fixierungs- und Färbungsmethoden anwandte, ist ihm dies allem Anscheine nach entgangen. Daher fand er auch, daß in späteren Stadien nach Bildung neuer Scheidewände diese Größenzunahme verschwunden war. Strasburger¹⁾ gibt in betreff der *Tradescantia*-Kerne an: „Der zur Teilung sich anschickende Kern nimmt an Größe zu.“ Im übrigen zeigen die Abbildungen 22 und 23 einen ruhenden Kern und einen Kern aus der nebenliegenden Zelle im Knäuelstadium, beide aus der Wundzone. Es läßt sich hier die Nestlersche Angabe der Vergrößerung der Kerne deutlich sehen, zugleich ist jedoch die Erklärung dafür geschaffen. Ebenfalls hier unterzubringen ist eine Notiz Miehes²⁾: „Allgemein scheint der Substanzgehalt etwas zuzunehmen; besonders auffallend war dies bei *Tradescantia viridis* der Fall, wo sämtliche in der Nähe der Wunde gelegenen Kerne reichliche körnige Substanzanhäufungen aufwiesen, die ganz den ersten Teilungsstadien glichen. Eine Teilung selbst beobachtete ich nicht.“ Die Mitosen zeigten ganz normalen embryonalen Charakter: in einzelnen Zellen war die Anaphase in derselben Form ausgebildet, wie bereits des öfteren für weithumige, plasmarme Zellen mitgeteilt wurde. Die Kerne sind bekanntlich bei *Tradescantia* recht groß, und ließen sich daher die Teilungen im Wundperiderm mit normal entstandenen Mitosen eingehend vergleichen. Überall ließ sich feststellen, daß die Teilungen im Wundperiderm von den normal entstandenen in keiner Weise abwichen. Auch fanden sich vielfach ältere Kerne, die in den langgestreckten Zellen ebenfalls eine gestreckte Form angenommen hatten, in mitotischer Teilung vor. In der Anaphase verliefen die Cytoplasmafäden der tonnenförmigen Spindel nicht glatt, sondern in zarten Wellenlinien von Pol zu Pol.

Als weiteres Untersuchungsobjekt wurden Kartoffeln verschiedener Herkunft, sowohl frische wie auch solche, die bereits ein Jahr gelagert hatten, verwandt. Die Methode der Verwundung und die weitere Behandlung der Wunden wurde bereits oben mitgeteilt. Bei der mikroskopischen Untersuchung erschwerten die durch Gentianaviolett mitgefärbten Stärkekörner den Überblick, doch waren die Kerne recht groß und leicht zu erkennen. Die ruhenden Kerne besaßen einen nur mit einer Vakuole versehenen Nucleolus; das Kerngerüst war grantuliert bis netzartig. Das um den Kern liegende Plasma war stets fein gekörnt. Bei der Prophase vergrößerte sich der Nucleolus, zeigte ein wabiges Gefüge und ließ jetzt mehrere Vakuolen erkennen. Dann sonderten sich die Chromosomen heraus. Die Anaphase zeigte oft merkwürdige Gestalt, veranlaßt durch die Form der Zellen und die Vielzahl der Chromosomen. Vor allem war wieder die sukzedane Ausbildung der Scheidewand zu sehen, wie sie auch von Némec³⁾ hier beobachtet und als eine be-

1) Strasburger: Das botanische Praktikum 1902.

2) Miehle: Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns.

3) Némec: Kern- und Zellbildung bei *Sol. tub.*

sondere, den Kartoffelknollen zukommende Art der Membranbildung angesprochen wurde. Wir haben aber gesehen, daß diese Ausbildung der Scheidewand hervorgerufen wird durch das Verhältnis der Plasmanmenge zur Größe des Zelllumens. Die Cytoplasmafäden vereinigten sich bei der Spindel nicht in einem Punkt, sondern liefen mehr oder weniger parallel. Infolgedessen boten die Anaphasen ein entsprechendes Bild. Waren die einzelnen Cytoplasmafäden sehr kurz, was durch die Größe der Zelle bestimmt wurde, so ergaben sich bei der Anaphase Bilder, die zwei nur wenig voneinander entfernte Chromosomenteller darstellten, die durch die Spindelfasern verbunden waren. Allmählich wurden diese Teller kleiner, verloren ihre flache Gestalt und wurden eiförmig, dann sonderte sich der Nucleolus heraus und die Chromosomen bildeten sich zurück. Die Spindelbildung erfolgt also bei Kartoffelknollen, ohne daß ein extranukleäres Zentrum sich bemerkbar machte; Strasburger¹⁾ schlägt vor, dieses Verhalten als diarch apolares den diarch multipolaren Fällen anzureihen. Untersuchungen bei *Cucurbita* div. Spec. zeigten genau dasselbe Verhalten hinsichtlich Kern- und Zellteilung und Ausbildung der Scheidewand. Die Wundenheilung setzte am zweiten Tage am intensivsten ein, und waren dann ersten und häufigsten Kernteilungen zu sehen. Die Wunden zeigten nach dreiwöchentlicher Vernarbung ein gut ausgebildetes Korkphellogen, das zum Unterschiede von den alten Zellen ohne Stärke oder sonstige Einschlüsse war.

Zur Untersuchung gelangte ferner *Taraxacum*, und zwar wurden hiervon die Blütenstiele benutzt kurz vor der Öffnung der Blüte. Dieses Objekt wurde durch Längsschnitte verwundet. Die Wundflächen wurden durch die Gewebespannung auseinandergezerrt und zeigten so schon makroskopisch eine starke Reaktion auf die Verwundung. Die Wunden wurden teils sofort, teils nach 10 Minuten, 2 Stunden etc. fixiert, um eventuell eine Wanderung des Kernes feststellen zu können²⁾. Ferner wurden bei *Taraxacum* und bei *Tradescantia* Epidermisstreifen abgerissen³⁾ und sofort fixiert, um die erste Wundreaktion zu beobachten. Bei der Untersuchung sowohl dieser wie auch einiger anderer Objekte ergab sich folgendes: Sofort nach der Verwundung findet eine Reaktion statt, indem die Kerne der Nachbarzellen sich der Wundseite anlegen. Im Laufe der ersten Stunde verlieren die verwundeten sowie die einige Zellagen unter ihnen befindlichen Zellen Wasser, der Turgor hört auf, das Protoplasma sowie die Zellmembran kontrahieren sich. Man sieht häufig, daß sich die Membranen korkzieherartig eingezogen haben. Dadurch, daß sich die Membranen in 4–8fachen Lagen aufeinander legen, entsteht ein Wundabschluß nach außen. In diesen eingehenden Zellen nimmt der Kern alsbald eine amöboide

1) Strasburger: Über Reduktionsteilung, Spindelbild, Centros. und Cilienbildner im Pflanzenreich.

2) Schrammen: Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia faba*.

3) Mische: Über Wanderungen des pilanzlichen Zellkerns.

Form an, endlich ist er kaum noch sichtbar zwischen den immer mehr aufeinanderrückenden Zellwänden, bis er schließlich seine Lebensfähigkeit verliert und eintrocknet. Kerndurchpressungen habe ich bei diesen Wunden, die durch Schnitte angebracht wurden, nicht beobachtet.

Daß die Kerne der Nachbarzellen sich der Wundseite anlegen, ist bereits von Nestler¹⁾ angegeben.

Bei *Taraxacum* wurden endlich auch Epidermistreifen vom Stengel abgerissen, um eventuell eine Kerndurchpressung konstatieren zu können. Auf Querschnitten zeigte sich die Epidermis mit den anhängenden Zellen 1—4 Lagen breit. Die Kerne zeigten nie eine Neigung, abnorme Formen anzunehmen, daher auch nie eine Kerndurchpressung zu finden war. Die Epidermistreifen wurden sofort mit Flemmingscher Lösung fixiert und mit den drei Farben tingiert. Längsschnitte (tangential) ließen ebenfalls keine Abnormitäten des Zellkerns erkennen.

Auch Farnprothallien wurden zur Untersuchung benutzt, und zwar $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{4}$ und 2 Stunden nach der Verwundung. Sie befanden sich in dem Stadium, in welchem auch die Befruchtung stattfand. Kerndurchpressungen waren nicht aufzufinden, der Kern der Nachbarzelle der Wunde hatte sich meistens schon an die Wundseite seiner Zelle gelagert. Auch sonst waren keine Desorganisationserscheinungen an den Kernen wahrzunehmen.

Dagegen gelang es mir, Kerndurchpressungen aufzufinden zuerst bei *Iris germanica*, dann bei den verschiedensten Objekten, und zwar bei der Epidermis sowohl wie auch an Schnittwunden, doch war die Vorbedingung, daß diese Wunden an Geweben angebracht waren, die noch sehr zart waren. So fanden die Durchpressungen in den Epidermiszellen nur in den jüngsten Regionen des Blattes statt; andere Kerndurchpressungen waren z. B. an noch nicht ausgewachsenen Filamenten²⁾ zu finden. Bei *Iris* fand ich, daß der Kern an der Seite, wo die Durchpressung stattfindet, sich intensiv rot färbt, während an der andern Seite die netzartige Struktur erhalten bleibt. Ist der Kern ungefähr zur Hälfte ausgetreten, so ist auch der zurückbleibende Teil fast homogen rot gefärbt und kontrahiert. Der Kern nahm aber oft auch sehr merkwürdige Gestalt an. Während er nämlich dem einen Ende der Zelle anlag und dort eine Durchpressung schon erfolgte, wurde ein Teil desselben Kernes nach der andern Seite bandförmig durch die ganze Länge der Zelle gezogen und trat an der neuen Berührungsfläche der Zellwand von neuem durch. Man sah dann, daß sich in der Zelle, der der Kern angehörte, die Kernmasse vor den Durchtrittsporen staute. Ein Zeichen dafür, daß eine wirkliche „Durchpressung“ stattfand.

Versuche an *Pirus* etc. hatten hinsichtlich der Kernteilungen im Wundmeristem dasselbe Ergebnis.

Was endlich den Wundreiz als Reaktionslösung betrifft, so

¹⁾ Nestler: Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas.

²⁾ Körnicke: Über Ortsveränderung von Zellkernen.

sagt allerdings Küster¹⁾: „Daß bei Entstehung des Kallus, des Wundholzes u. a. der Wegfall des Rindendruckes und ähnlicher Wachstumswiderstände nicht ohne Einfluß auf die Ausbildung des Wundgewebes ist, läßt sich als sehr wahrscheinlich bezeichnen; zu der Annahme, daß der Wegfall der Druckwirkung die Veranlassung der Wundgewebebildung abgibt, liegt aber keinerlei Nötigung vor: — sehen wir doch Gewebe der verschiedensten Art auch ohne vorherige Verwundung und Druckbefreiung und manche Wucherungen oder dem Einfluß stetig zunehmenden Gewebedrucks heranwachsen (endogen entstehende Wucherungen, Gallen, Intumeszenzen).“

Vor allem aber ist meiner Meinung nach zu unterscheiden zwischen physikalischen und chemischen Reizen. Zu der ersteren Art gehören die Verwundungen, wenn sie die Gewebespannung aufheben oder, wie unten nachgewiesen werden soll, einen Zug auslösen, der dem durch die Gewebespannung bewirkten Druck anfänglich entgegengesetzt ist. Daß dieser Zug die primäre Wirkung des Wundreizes ist und als sekundäre Wirkung die Bildung neuer Zellen hervorruft, geht vor allem auch daraus hervor, daß eine ausgedehnte Zellneubildung nur unter solchen Umständen vor sich geht, wo Fürsorge getroffen ist, daß der Turgor möglichst stark ist. Man hat es daher in der Hand, eine Wunde zu veranlassen, mit reichlicher Kallusbildung den Folgen der Verwundung entgegenzutreten, andererseits sie dazu zu bringen, den Wundabschluß durch Eintrocknen und Verkorkung der unter der Wundfläche liegenden Zellen zu bewirken.

Anders die chemischen Reize: Diese greifen bestimmte Bestandteile des Protoplasten selbst an und erzeugen je nach ihrer Art wieder neue Stoffe, die in wiederum verschiedener Art einwirken können. So haben wir z. B. alle durch Parasiten hervorgerufene Reize, vor allem auch Gallenbilder zu den chemischen zu rechnen, da das Experiment schon lehrt, daß durch bloße Verwundung nie eine gallenähnliche Bildung zustande kommt.

Dieses Experiment wird sehr häufig in der Natur selbst ausgeführt. Denn die ganze Lentizellenbildung beruht nur auf mechanischem Wundreiz. „Erst nach dem Aufreißen der Epidermis beginnen in dem angrenzenden Kollenchym die Teilungen, die zur Bildung des Periderms führen“²⁾. Auch hier bildet sich das Wundkambium, ohne jedoch Formen resultieren zu lassen, wie sie durch chemische Affektionen hervorgerufen werden.

Gehen wir nunmehr zur Erläuterung der primären Reaktion der Wunde über. Zunächst möchte ich mich zu *Ricinus* wenden. Wird der Stengel gequetscht, so entstehen, wie aus Figur 42 hervorgeht, vier Wunden, zwei innere und zwei äußere. (Von Massart³⁾ wird diese Art der Verwundung bei *Ricinus* schon angeführt, ebenfalls bei Küster⁴⁾, daher halte ich mich auch

1) Küster: Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

2) Strasburger: Das botanische Praktikum.

3) Massart: La cicatrisation chez les végétaux, 1898.

4) Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, Jena 1903.

zuerst an dies „klassische“ Beispiel.) Infolge der Gewebespannung wird im Innern ein Druck in der Richtung der Pfeile a stattfinden (Fig. 43). Die äußeren Wunden dagegen werden durch die Gewebespannung in entgegengesetzter Weise beeinflusst. (Pfeile d.) Auf mechanische Weise wird die Wunde dann bald so verändert sein wie Fig. 43 darstellt. Es werden also die äußeren Wundflächen in hervorragender Weise durch den Zug der Rinde gedehnt, während die inneren Wunden wieder geschlossen werden. Die Gewebespannung steht nun ferner jedesmal in Korrelation mit dem Turgor. Sobald also der Rindendruck durch die Wunde zum Teil aufgehoben wird, tritt eine bedeutend erhöhte Turgeszenz der Zellen ein, die nicht mehr unter dem Rindendruck stehen, also der Zellen der Wundzone. Der Turgor wirkt in der Richtung der Pfeile b (Fig. 43). Es ist nun klar, daß die Rückwirkung der Gewebespannung sich vor allem an den peripheren Teilen der Wunde äußert, hingegen die inneren Zellen hauptsächlich der Dynamik des Turgors unterstehen. Eine Folge davon ist, daß nach einiger Zeit¹⁾ reichliche Wachstumsbeschleunigung eintritt, während sie bei den inneren Wunden unterbleibt. So schreibt z. B. Strasburger²⁾: „Die Feuchtigkeit beeinflusst das Wachstum sowohl als Reiz, wie auch durch die Begünstigung des Turgors bei verminderter Transpiration.“

Als zweites Beispiel möchte ich für den Wundreiz und seine Wirkung die so oft zur Demonstration desselben verwandten Kartoffelknollen anführen. Während die Zellen der unverletzten Knolle unter gleichmäßiger Oberflächenspannung stehen, wird diese, sobald die Knolle in Scheiben geschnitten ist, an der Wundfläche aufgehoben. Die Zellen werden also dem gleich großen Drucke wie vorher, nur in entgegengesetzter Richtung unterworfen sein. Der Druck hat sich in Zug verwandelt. Ebenfalls tritt hier die Turgeszenz als Faktor auf, so daß eine Wundperidermbildung nur bei hinreichender Feuchtigkeit zustande kommt.

Wenden wir uns nunmehr zu Stammstücken, die durch Querschnitte verwundet sind. In dieses Gebiet fallen vor allem die Stecklinge und die verschiedenen Arten von Veredelungen. Durch die Verwundung wird der Druck, unter dem die inneren Gewebe stehen, an der Schnittfläche aufgehoben, sie werden sich also hervorwölben. Die äußeren Gewebe werden sich in der Richtung der Pfeile zusammenziehen; auf diese Weise wird die vorher ebene Wunde zu einem Kugelabschnitt, sie vergrößert also bedeutend ihre Oberfläche. Da alle Punkte dieser Oberfläche

¹⁾ Strasburger: Lehrbuch der Botanik.

²⁾ „Durch den gesteigerten Zug wird in vielen Pflanzen eine gewisse Beschleunigung des Wachstums (bis zu 20%) verursacht, nachdem zunächst, wenigstens bei plötzlich gesteigerter Inanspruchnahme, während 1—2 Tagen eine Verlangsamung (bis zu 80%) eingetreten war. Da eine solche transitorische Verlangsamung auch durch eine plötzliche Steigerung der Turgorspannung verursacht wird, so scheint sie in erster Linie eine Folge der Störungen zu sein, die durch den schnellen Wechsel hervorgerufen werden. Pfeffer, Bd. II.

zentrifugales Bestreben haben, so ist hiermit auch die Entstehung der Lohdenkeile auf mechanische Ursache zurückgeführt.

Die Frage: Wie verhält sich der Kern gegenüber dem Wundreiz findet also ihre Antwort zugleich in dem Verhalten des Kernes bei Dehnung des Gewebes, sei es, daß diese auftritt als Zug von außen (Gegendruck der Gewebespannung) oder als Druck von innen (Turgordehnung).

Als Ergebnis vorliegender Arbeit wäre also folgendes anzusehen:

I. Die Kernteilung im Wundmeristen und im Kallus erfolgt nur durch Mitose. Massarts Behauptung, daß diese Gewebe durch Amitose entstanden, ist durch zahlreich aufgefundene Mitosen in den verschiedensten Stadien widerlegt. Es wurden nie Amitosen im Wundgewebe aufgefunden, während mehrere Tausend Mitosen beobachtet wurden. Gleichfalls war Mitose schon konstatiert von Kny, Némec und Nathansohn. Letzterer gibt jedoch an, im Kallus von *Populus nigra* auch Amitosen gefunden zu haben; diese Ausnahmestellung von *Populus nigra* läßt sich nicht aufrecht erhalten, sondern die als Amitosen angesprochenen Bilder finden ihre Erklärung in der sukzedanen Ausbildung der Scheidewand. Vorliegende Untersuchungen bilden einen neuen Stützpunkt für die Ansicht, daß zur Zellneubildung mitotische Kernteilung unbedingt erforderlich ist, und daß Amitosen als krankhafte oder Degenerationserscheinungen aufzufassen sind. Das Bedürfnis, neue Zellen resp. Zellwände zu schaffen, veranlaßt stets, wie wir gesehen haben, sogar ältere Kerne, die z. B. bei *Tradescantia* zu direkter Teilung neigen, sich wieder auf mitotischem Wege zu teilen.

II. Ferner können wir die Art der Membranbildung in plasmaarmen weitlumigen Zellen als sukzedan-zentrifugal bezeichnen, d. h. die Ausbildung der Scheidewand erfolgt durch Anlage neuer Spindelfasern in der Peripherie der Zellplatte, während die älteren Cytoplasmastrahlungen wieder aufgelöst werden und ihre Substanz wahrscheinlich zur Bildung neuer Strahlungen weiter verwandt wird.

III. Der Kern der Nachbarzellen wandert schnell nach der der Wunde zunächst liegenden Zellwand. Nach mehreren Stunden schickt er sich zur Teilung an, die von Nestler beobachtete Vergrößerung der Kerne findet ihre Erklärung in der Vorbereitung zur Mitose.

IV. Endlich wäre als Ergebnis der Arbeit anzuführen: Der Wundreiz hebt die Gewebespannung auf, hierdurch entsteht ein Gegendruck, der die Zellen dehnt und sie zwingt, durch wiederholte Teilungen die Festigkeit des Gewebes wieder herzustellen. Die Verwundung bringt als primäre Wirkung also die Aufhebung der Gewebespannung und die Äußerung des Gegendrucks, als sekundäre Wirkung erst die Entstehung neuer Zellen hervor. Die Entstehung des Wundgewebes läßt sich also auf mechanische Ursachen zurückführen.

Literatur.

1. Buseciani, L.: Sulla frammentazione nucleare seguita dalla divisione della cellula. (Giornale della Reale Acad. di med. Torino 1892.)
2. Chun: Über die Bedeutung der direkten Kernteilung. (Schriften der physik. ökon. Gesellsch. zu Königsberg i. Pr. Jahrg. 31. 90.)
3. Flemming, W.: Über Teilung und Keruformen bei Leukozyten und über deren Attraktionssphären. (Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 37. 91.)
4. Häcker, V.: Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. (Anatom. Anzeiger Bd. XVII. 1900. Heft I.)
5. Hegler: Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle 1901. (Jahrbuch f. wiss. Bot. Bd. 36.)
6. Körnicke: Über Ortsveränderung von Zellkernen. (Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn.)
7. Kny: Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. (Jahrb. für wiss. Bot. 1896.)
8. —: Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. (Jahrb. für wiss. Bot. 1902.)
9. Küster: Pathologische Pflanzenanatomie (Jena, Fischer, 1903)
10. Laidowsky: Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen. (Anat. Hefte Bd. IV. 1894.)
11. Massart: La cicatrisation chez les végétaux 98. (Extrait du tome I. VII. des Mém. couronnés et autres Mém. publ. par l'Acad. royale de Belgique.)
12. Miché, H.: Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns. Flora. Bd. 88. 1901. Heft I.)
13. Nathansohn: Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilungen 00. (Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XXXV. Heft I.)
14. Němec: Über Kern- und Zellteilung bei Sol. tub. 99. (Flora. 1899.)
15. —: Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf Kern- und Zellteilung. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXIX. 4.)
16. Nestler, A.: Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. (Sitzungsberichte der Kais. Acad. d. Wissenschaften. Wien Bd. CVII. 1898. Heft VII.)
17. Olivier: Expériences sur l'accroissement des cellules et la multiplications des noyaux. (Bull. de l. Soc. bot. de France T. 29. 1882.)
18. Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie. Bd. II.
19. Rosenber, O.: Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. (Flora, 1904.)
20. Schrammen: Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia faba*. (Inaug.-Dissert.) Bonn 1902.
21. Shibata: Cytologische Studien über die endotrophen Mycorrhizen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVII. 1902. Heft IV.)
22. Strasburger: Zellbildung und Zellteilung. (Vide 23.)
23. —: Das botanische Praktikum. Jena (Fischer) 1902.
24. —: Über Reduktionsteilung, Spindelbild, Centros. u. Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena (Fischer) 1900.
25. —: Noll, Schenk, Karsten: Lehrbuch der Botanik. Jena (Fischer) 1904.
26. Tischler: Über Heterodera-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana*. (Bericht d. bot. Gesellsch. 1901.)
27. Treub: Quelques recherches sur la rôle du noyau dans la division des cellules végétales. (Publié par l'Accad. Royale Amsterdam. 1878.)
28. v. Wasielewsky: Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. (Habilitationsschrift) Rostock 1902.
29. Ziegler: Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich. (Biolog. Zentralblatt. Bd. XI. 1891.)
30. Zimmermann: Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena (Fischer) 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—9) *Populus nigra*. Vergröß. 1000. 2—20 Tage nach der Verletzung.

Fig. 1. Spindel aus dem Kallus. Längsspaltung der Chromosomen und Auseinanderweichen. Der Kern ist von einer dichten Plasmahülle umgeben und befindet sich in der Mitte der Zelle.

„ 2. Die Tochterchromosomen sind an den Polen angelangt. Der Kern liegt in der Zellmitte.

„ 3. Bildung der Zellplatte. Die Chromosomen in den Tochterkernen haben sich aneinander gereiht. Die Tochterkerne nähern sich; die Spindel hat sich verbreitert.

„ 4. Weitere Ausbildung der Zellplatte. Die Kerne liegen beiderseits der Zellplatte an, die Spindelfasern sind in der Mitte bereits unkenntlich geworden. An den Rändern wird die Zellplatte ergänzt.

„ 5. Schräg getroffener Schnitt. Man sieht den halben Kranz der peripheren Strahlungen und einen Tochterkern.

„ 6. Bildung der Zellplatte schräg von oben gesehen. Nur der obere Kern und die Cytoplasmastrahlungen sind zu sehen.

„ 7. Eine Pseudoamitose. Rechts ist der Kranz der fortschreitenden Spindelfasern sichtbar.

„ 8. a) Eine sukzedane Ausbildung der Zellplatte bei hoher, b) bei tiefer Einstellung.

„ 9. Kern, der sich gerade zur Teilung anschickt.

Fig. 10—15. *Ricinus communis*. 2 Tage nach der Verletzung. Vergr. 1000, Fig. 15 2000.

Fig. 10. Spindel aus dem Kambium; durch die Verletzung hat sich die Spindel senkrecht zur Wundfläche gestellt.

„ 11. Zellplattenanlage einer durch die Wunde beeinflussten Kambialzelle; durchaus normal.

„ 12. Sukzedane Ausbildung der Zellplatte in einer größeren Parenchymzelle. Links die sich peripher fortbewegende Spindel.

„ 13. Pseudoamitose. Links die schräg getroffenen Spindelfasern.

„ 14. Pseudoamitose. Der Kranz der Cytoplasmastrahlen ist zur Hälfte sichtbar.

„ 15. Pseudoamitose. Rechts und links sieht man die Spindelfasern. Die Kerne liegen nicht der alten Zellwand an.

Fig. 16—21. *Solan. tuberos.*; Knolle Vergr. 1000. 2—3 Tage nach der Verwendung.

Fig. 16. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen. diarch apolare Spindelbildung.

„ 17. Die Zellplatte ist in der Mitte bereits vollkommen ausgebildet; sie wird peripher ergänzt. Die Tochterkerne rücken sich näher. Die Spindelfasern sind nur noch an den Enden, wo sie noch mit der Zellplattbildung beschäftigt sind, sichtbar. In den Tochterkernen haben sich die Chromosomen zu einem Faden vereinigt.

„ 18. Anaphase; erste Anlage der Zellplatte.

„ 19. Die Tochterchromosomen sind an den Polen angelangt. Dadurch, daß die Zelle in der Spindelrichtung nur geringen Durchmesser hatte, entstanden zwei tellerförmige Platten von Chromosomen.

„ 20. Ein Stadium etwas später wie Fig. 16 für *Sol. tub.* charakteristisch.

„ 21. Pseudoamitose. Die beiden Tochterkerne, deren Chromosomen noch sichtbar sind, liegen übereinander. An beiden Seiten sind die zellplattbildenden Spindelfasern sichtbar.

Fig. 22—28. *Tradescantia virgin.* Vergr. 500. 2 Tage nach der Verwundung.

Fig. 22. Kern in der Prophase; die Chromosomen haben sich heraus gesondert. Der Kern übertrifft in seiner Nähe befindliche ruhende Kerne bedeutend an Größe.

„ 23. Ruhender Kern, um den Größenunterschied zu Fig. 22 zu zeigen.

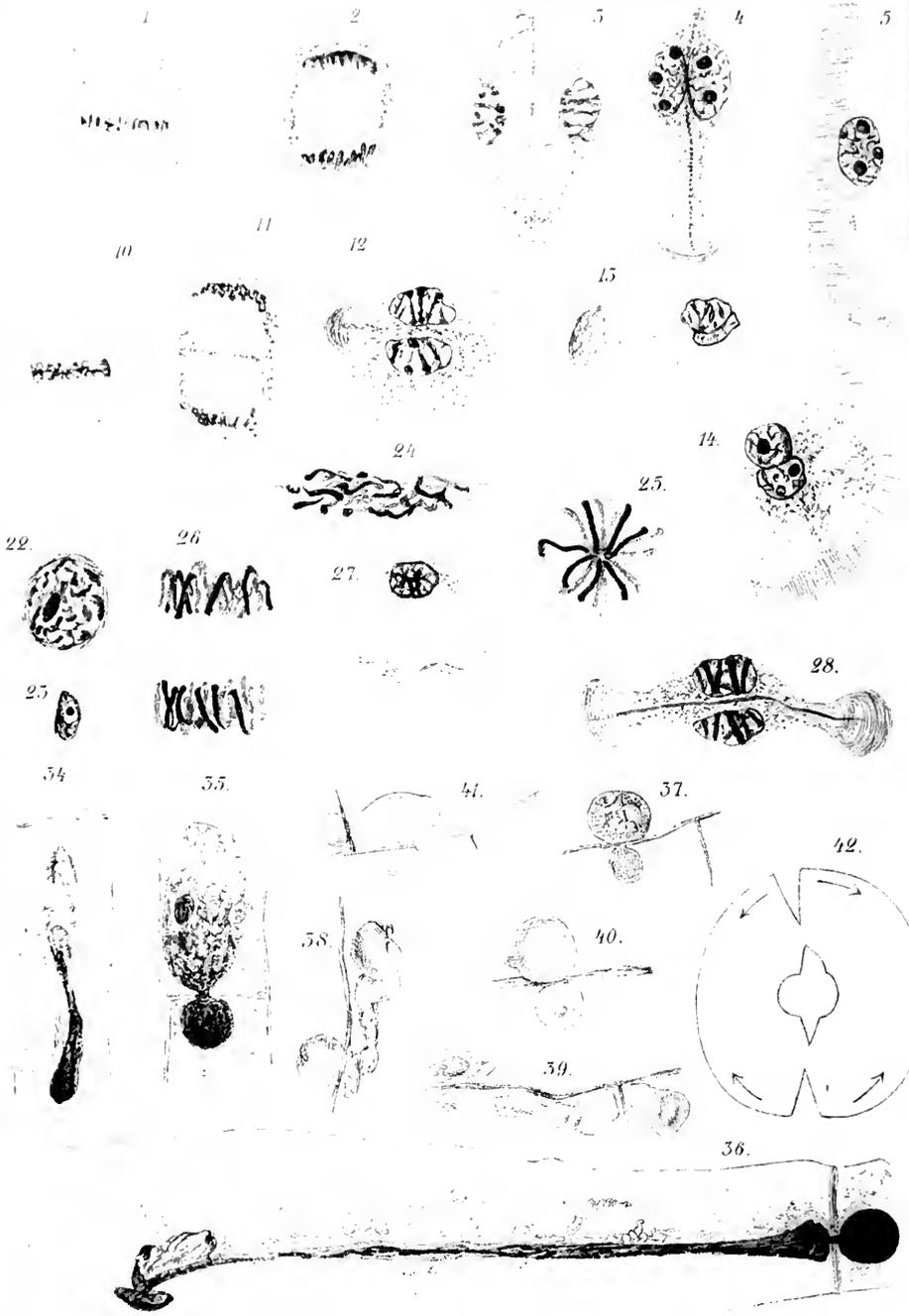
- Fig. 24. Spindel in einer alteren Zelle.
 .. 25. Kernplatte.
 .. 26. Anaphase: die Tochterchromosomen sind an den Polen angelangt, die Verbindungsstränge laufen in zarten Wellenlinien von Pol zu Pol.
 .. 27. Zellplattbildung in einer kleineren Zelle. Die Zellplatte ist gleichmäßig angelegt worden. Die Cytoplasmastrahlungen ziehen sich vom Tochterkern und der Zellplatte gleichmäßig zurück und verschwinden.
 .. 28. Zellplattbildung in einer großen Zelle. Die Kerne sind einander nahe gerückt. Die Zellplatte ist zum Teil fertig; an den Rändern wird sie durch die Spindelfasern ergänzt.

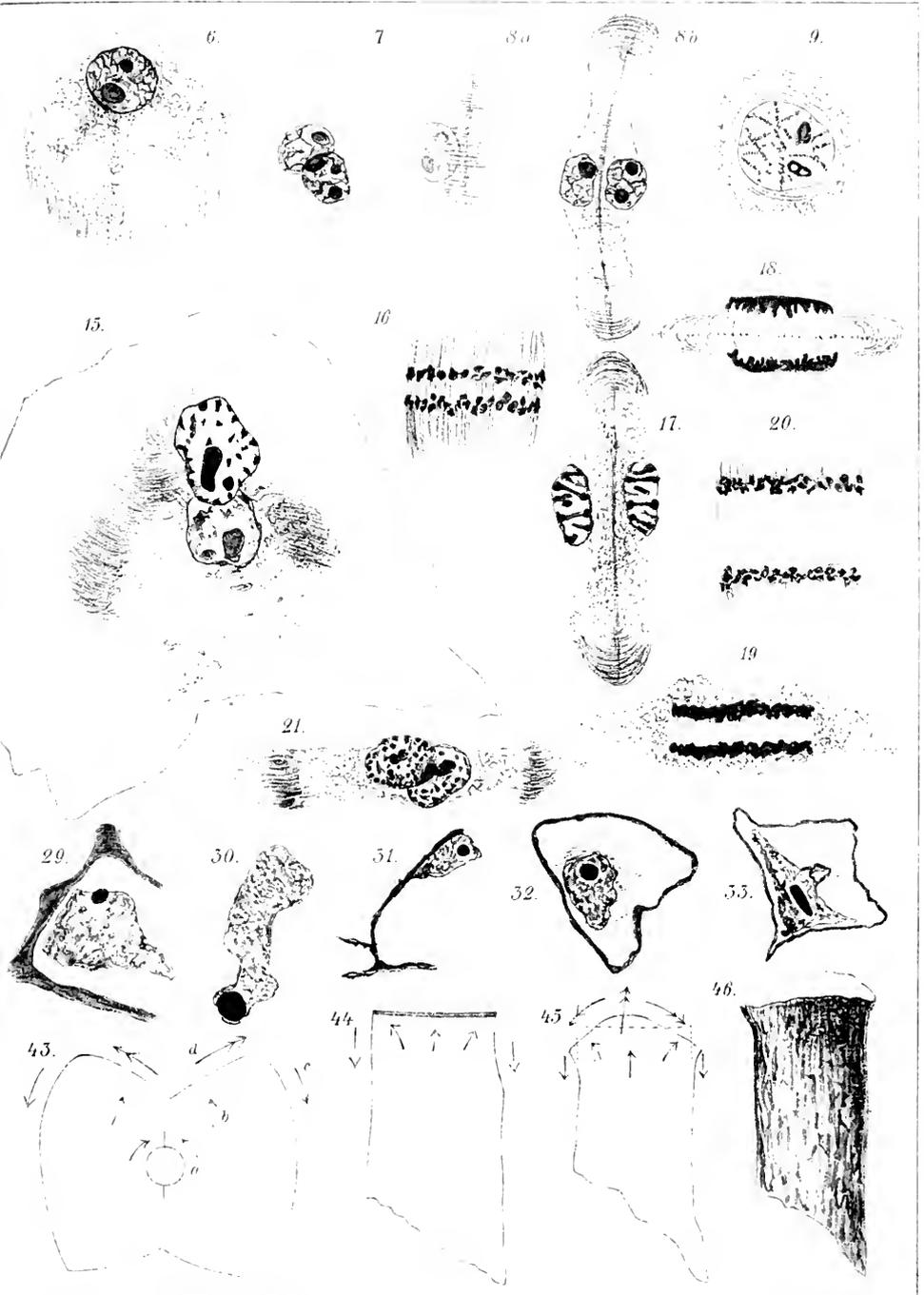
Fig. 29—33. *Taraxacum officinale*. Vergr. 2000.

- Fig. 29. Kern zwei Stunden nach der Verwundung. Derselbe liegt in der Zelllage direkt an der Wundstelle; er hat bereits amöboide Form angenommen. Vom Protoplasten ist weiter nichts sichtbar.
 .. 30. Kern 2 Stunden nach der Verwundung; amöboide Form großer Nukleolus.
 .. 31. Kern 2 Stunden nach der Verletzung. Der Kern ist bedeutend zusammengeschrumpft; er hängt an einem Membranfetzen in die Wunde hinein.
 .. 32. Kern 10 Minuten nach der Verwundung fixiert. Beginn der amöboidalen Form. Das Trophoplasma ist noch sichtbar.
 .. 33. Kern 2 Stunden nach der Verletzung. Amöboidale Form des Kerns.

Fig. 34—41. *Iris germanica*. Vergr. 1000.

- Fig. 34. Kern der abgezogenen Epidermis. Chromosomiumessigsäure-Fixierung. Dreifärbung. Der Kern hat sich in die Länge gezogen, das fortwandernde Ende ist dunkelrot gefärbt, während der andere Teil des Kerns noch fädig-netzartige Struktur besitzt.
 .. 35. Kern wie Fig. 34. Ein Teil des Kerns ist durch die Zellwand bereits durchgetreten. Im unteren Teil des Kerns sieht man die beginnende Deformierung. Die dunkel gezeichneten Teile waren stets rot gefärbt.
 .. 36. Kern wie vorher: Der Kern hat einen Fortsatz durch die ganze Länge der Zelle getrieben, ein Teil ist dort durchgetreten, ein anderer ist in eine andere Zelle gewandert, man bemerkt, daß sich die Kernmasse vor der Durchtrittsstelle staut, daß eine Durchpressung stattfindet.
 .. 37—41. Kerne der abgezogenen Epidermis in Methylgrünessigsäure sofort nach der Verwundung beobachtet. Die Kerne haben ein glänzendes Aussehen angenommen, zum Teil erscheinen sie traubig-wulstig deformiert.
 .. 42. Schematischer Querschnitt eines durch Zusammenpressen verletzten Stengels von *Ricinus*. Die Pfeile zeigen an, in welcher Weise die Rinde sich zusammenzieht.
 .. 43. Schematischer Querschnitt von *Ricinus* 8 Tage nach der Verletzung. Die Doppelpfeile zeigen an, in welcher Weise die Wunde gedehnt wird. Zugleich wird durch den Turgor die äußere Wunde nach außen, die innere aber nach innen zusammengedrückt, wie die innern Pfeile andeuten.
 .. 44. Schematischer Längsschnitt durch das Wurzelende eines Stecklings. Die innern Pfeile zeigen die Richtung an, in welcher der Turgor einen Druck ausübt; die äußeren Pfeile zeigen an, wie die Rinde sich zusammenzieht.
 .. 45. Dasselbe Objekt nach einigen Tagen. Die Bedeutung der einfachen Pfeile wie vorher. Die Doppelpfeile zeigen an, in welcher Weise jetzt die der Wunde zunächst liegenden Zellen gedehnt werden. Die punktierten Linien bezeichnen das Stammende vor der Einwirkung des Turgors und vor der Zusammenziehung der Rinde.
 .. 46. Äußere Ansicht des Stadiums wie in Fig. 43. Man erkennt wie durch die Kräfte in Richtung der einfachen Pfeile in Fig. 43 der Lohdenkeil geschaffen ist.





Conditions influencing regeneration of hypocotyl.

By

Prof. George P. Burns

and

Mary E. Hedden.

(With 4 images in the text.)

It has long been known that the hypocotyls of many seedlings will produce, under some conditions, one or more „adventitious“ shoots.¹⁾

The writers cited, worked with uninjured seedlings and established the following facts.

First, that many seedlings produce „adventitious“ buds normally. Irmisch points out that about 50 % of the seedlings *Anagallis arvensis* do this.

Second, that many seedlings produce these buds only under exceptional conditions. Wydler found that only those seedlings which he kept in crocks produced hypocotyl buds, those in the open never doing so. Braun found the same and agreed with Irmisch and others, that an abundance of water might be the causal factor.

1) Röper. Enumeratio Euphorbiarum. 1824.

Bernhardi. Linnaea VII. 1832. p. 572.

Chavannes, Monographie des Antirrhinum. 1833.

Wydler. Bot. Ztg. 1850. Nr. 22. Flora. 1856. Nr. 3.

Berner Mitteil. Nr. 485—487.

Irmisch. Über die Keimung und die Erneuerungsweise von *Convolvulus sepium* und *C. arvensis*, sowie über hypokotylische Adventivknospen bei krautartigen phanerogamen Pflanzen. (Bot. Ztg. Bd. XV. 1857. p. 433. Flora. 1853. p. 522. Flora. 1857. p. 439.)

Braun. Adventivknospenbildung am ersten (hypokotylen) Stengelglied. (Sitzungsber. der Naturf.-Ges., Berlin. 1870; vergl. auch Bot. Ztg. Bd. XXVIII. 1870. p. 438.)

Zabel. Entwicklung der von der Achse abgetrennten Keimblätter. (Bot. Jahresber. Bd. X. 1882. p. 32.)

Beyerinck. Over regeneratieverschynsels aan gespleten vegetation punten van stengels en over bekervorming. (Bot. Centralbl. 1883. p. 231.) Beobachtung und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam 1886.

Third, that plants which as seedlings did not normally produce these buds often produce them, near the surface of the ground in the fall. These buds often live over winter and produce a new plant the following spring.

Fourth, that these adventitious shoots did not have the normal leaf arrangement. The leaves were not transversely placed but perpendicularly and that the leaves were not of the same size. The anisophylly was well marked the lower leaf being the larger.

Küster¹⁾ added to the above work some experiments, introducing a wound stimulus. He cut away the cotyledons at different lengths below their insertion and found that the



Fig. 1. *Linum usitatissimum*.

[Enlarged.] Cotyledons removed Jan 25 1904 when seedling was 2 cm high. Photographed March 3. In plant to the right the first bud was removed.

tendency to the production of adventitious buds was greatly increased. While other writers found the production on a few individuals, Küster found in the case of *Anagallis coerulea* and *Linaria Cymbalaria* that every wounded individual produced one or more such hypocotyl buds. There was no fixed law as to place of origin in the hypocotyl.

Küster²⁾ further confirmed the previous observations in regard to anisophylly. Experiments aimed to determine the cause of this phenomenon were not successful.

¹⁾ Küster, Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen. (Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XIV. p. 316.)

— Beobacht. über Regenerationserscheinungen an Pflanzen. II. (Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XV. p. 421.)

Adventitious buds were also produced on the epicotyl when the main vegetation point was cut away. In this case the buds in the axil of the cotyledons develop, but their development appears to have no influence on the development of „adventitious“ buds.

Material and methods. This paper deals largely with conditions influencing the production of adventitious buds on the hypocotyl.

The plants used were *Linaria bipartita splendida*, *Antirrhinum majus* and *Linum usitatissimum*.

The cotyledons were cut away just below their insertion; usually when the seedling was from two to three cm high.

After this operation the plants were placed under various external conditions which will be taken up separately.

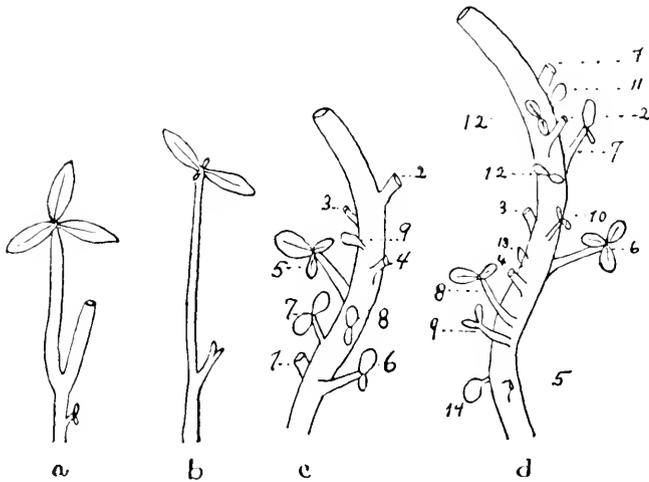


Fig. 2.

Linaria a b. The cotyledons were removed from a; b was not injured. Note difference in number of leaves in regenerated shoot. *Antirrhinum* c and d. The order of shoots is shown by the figures. Note size, number and arrangement of leaves in regenerated buds.

The experiments were started in November 1903 and carried on through the following year.

The results obtained confirm those of Küster. All individuals of the plant named whose cotyledons and part of the hypocotyl were removed produced numerous buds.

General description. In the course of from 5—9 days after the operation the hypocotyl buds began to appear as small eruptions on the epidermis. A day or two before the buds appear, the hypocotyl becomes somewhat swollen.

The number of these buds varied in the three different plants *Linaria* produced from 1—6 buds, *Antirrhinum* from 1—14, and *Linum* from 1—60 or more. Every epidermal cell of *Linum*

seemed capable of forming a bud, the hypocotyl in some cases was almost completely covered with buds from base to apex.

The buds were developed near the base of the hypocotyl in *Linaria*, but in *Antirrhinum* and *Linum* they were more generally distributed.

As a rule the hypocotyl of *Antirrhinum* and *Linum* became bent sometimes as much as 90° and the buds then tended to crowd on the upper side, very few if any were produced on the under side. These buds either developed one after the other or several at a time, but no very definite arrangement was ever determined. In the majority of cases, however, the second bud developed below the first.

In several cases the hypocotyl buds were cut off as soon as they formed, and in this way an almost indefinite number could be forced to develop. They were produced either above or below the origin of the first buds: there was no fixed rule. Seldom more than two of the buds developed into shoots, generally one, but if they were cut off some of the undeveloped buds took their places, or a new shoot was formed on the stem of the old one. As soon as the hypocotyl shoots began to develop they grew very rapidly and took the place of the main axis, which became bent over to one side. After a week or two the undeveloped buds died, the shoots evidently growing at their expense. The hypocotyl buds when produced on uninjured plants of *Linaria*, as observed by Bernhardt, became the flower stalk and the main stem soon died. One other fact should be mentioned in this connection. Often the seed coats cling to the cotyledons and do not allow them to open. They are not then exposed to the light and cannot serve as assimilating organs. In such cases the hypocotyl produced buds as if it had been wounded. This was tested further by covering the cotyledons with plaster of paris. In this case regeneration took place. It is thus evident that not the wound¹⁾ but the absence of the normally present functioning cotyledons give the first stimulus. The length of time required for the production of such „adventitious“ buds differs, widely depending as we will see to some extent upon external conditions. This is not entirely true. In November a large number of seedlings were decapitated and kept in the greenhouse. The first buds appeared only after 37 days. The same experiments conducted in January later gave results in one third of that time.

Anisophylly. The phenomenon²⁾ varies with different individuals but not with changing external conditions as far as learned.

Linaria bipartita splendida develops only a few buds when the cotyledons are removed. Out of 140 individuals, 2 developed

¹⁾ Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich. (Biolog. Centralblatt, Bd. XXII.) 1902. Weitere Studien über Regeneration. (Flora, 1903, p. 132.)

²⁾ Küster, l. c.

a bud with one leaf, 12 buds with two leaves, 126 buds with three leaves at the first node. Subsequent nodes produced the normal number of leaves.

The same fact is true but less marked in *Linum* and *Antirrhinum majus*. Many of the first plant produce the first adventitious buds with three leaves while the second bud on the same individual had only two at the first node.

With *Antirrhinum*, 9 in 51 produced three leaves, one in 51 produced four while the others produced two, on the first node.

Experiments.

A. Uninjured plants. It may be best perhaps to give result of experiments and observations on uninjured seedlings. Previous reference has been made to the facts that potted plants and plants in places produce these buds in some species while in others the phenomenon is a regular occurrence on a large number of individuals.

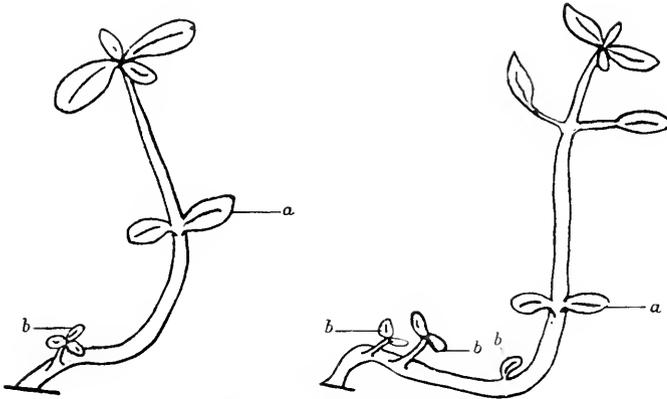


Fig. 3. *Antirrhinum majus*.

Two seedlings grown in a damp chamber without support. In both cases „adventitious“ buds were produced a. cotyledons. b. „adventitious“ buds.

The number of shoots is always few and their position varied, but the larger per cent is always found near the base. The three plants named produced these buds when kept in a crock in a damp chamber in the following per cent. *Linum* 7%, *Linaria* 19%, and *Antirrhinum* 30%. Usually only one bud was developed and the near the base.

Plants of *Antirrhinum* do not stand erect and often bend over on the ground. In this case buds develop on the upper side of the horizontal part. Eight plants were placed in a damp chamber and tied to wires so that they grew erect, and eight plants placed in the same conditions but without support. The latter plants developed in every case buds while none of those erect did so.

B. Wounded seedlings. Moisture. The effect of moisture on production of these buds on the hypocotyl is shown in the following:

Antirrhinum seedlings were prepared as above described and one set placed in a damp chamber, the other in the laboratory where the air was much drier. Other factors were of course held as nearly constant as possible. *Antirrhinum* showed a difference of about one day in favor of the damp atmosphere. The same held true for *Linum*. In the case of *Linaria*, this was not the case although there was a slight advantage in favor of the plants kept in the damp. In 140 seedlings, plants developed buds in three days regardless of the moisture content of the air, while of 35 plants kept in a damp chamber 5 produced buds in four days and in another crock of the same number in dry atmosphere one produced a bud in five days.

The effect of moisture is more pronounced in the number of buds formed. In all cases the plants in the damp chamber produced many more buds.

Temperature. The temperature experiments were conducted mostly with *Linum*. The experiments were set up like the preceding, except that the varying factor was temperature. The results obtained were as follows: plants at 10–15° in damp chamber produced buds in 10 days, those at 25° in 8 days, while four seedlings out of eleven at 30–35° produced buds in four days. Higher temperatures killed the plants.

Not only did the plants in higher temperatures produce buds sooner but the number of buds produced was always greater.

No Seedlings	Temp.	No days to regenerate	Size	Moisture
12	10–15°	10	25 cm	wet
8	25	8	"	"
4	25	9	"	"
11	30–35	4	"	"

Linum. Relation of temperature to regeneration. The table show the results of one set of experiments.

Age. Experiments were conducted with *Linum* to determine if possible at what age the cells of the hypocotyl lose the ability to produce these buds. It was first determined what age the hypocotyl ceases to grow. To determine this the hypocotyl at different ages was marked every 2 mm with India ink and observed later. These experiments showed that the last part to stop elongating is the part immediately beneath the cotyledon. The hypocotyl usually ceases elongating entirely when it is 2.5 to 3 cm long, under ordinary conditions.

A comparison of the figures already given show that on young seedlings there is no tendency toward developing shoots

on the parts still elongating. After a few days all elongation ceases and the epidermal cells of the hypocotyl are all practically alike. Plants were allowed to grow longer periods with the result shown in the table:

Age in days	No. used	Temp.	Time to regenerate	No. Plants in given time	to buds
5	10	30° max	4 d	5	several
15	80	30 ..	7 d	80	..
29	60	30 ..	7 d	80	..
48	60	30 ..	8 d	60	..
55	8	30 ..	19 d	3	few
69	16	30 ..	11 d	4	esch. 2

Liium. Relation of age to regeneration.

This shows that the time required for the first buds and the number of these buds decreases in a general way with the age of the seedling.

The buds on old seedlings appear near the base of the hypocotyl. It would thus appear that this part of the hypocotyl can produce buds easier than other parts. It will be recalled in this connection that some plants produce such buds at the base, after the movement of food material to the flowers and fruits ceases. This part is especially disposed to produce buds.¹⁾

Gravity. Experiments on this line failed to show that the position and number of the buds, and the anisophylly were in any way dependent upon gravity.

Light. A large number of seedlings were revolved on the klinostat in a horizontal position in the plant house for 14 days in a diffuse light. No regeneration took place, and it seemed at first to show that gravity was an important factor. However, a second set were turned the same way in another place, in bright light and every plant regenerated in 9 days. Decapitated seedlings were then turned to give equal illumination on all sides and buds developed equally on all sides and with no preference for either end.

A third set of seedlings were then turned horizontally in the laboratory with the wounded end toward the south window and in 8 days buds began to appear. They were however, crowded toward the wounded end.

A fourth set of decapitated seedlings were placed in a horizontal position in a south window and a remarkable arrangement of buds was found in some cases. At first the buds appeared on the upper side near the base. The hypocotyl however, gradually turned up at the end and buds appeared on

¹⁾ Goebel. Über Regeneration im Pflanzenreich. (Biol. Centralblatt, 1902. p. 385.)

what had been the underside but was now the side turned toward the window. (Fig. 1, b.)

Another set (Fig. 1a) of decapitated seedlings were placed in a dark chamber with the light admitted from one side only. After seven days numerous buds appeared but all were on the side turned toward the window, with no tendency toward either end of the hypocotyl.

The crowding of buds on one side is well shown in fig. 1 and fig. 4. These experiments show that light, and a rather strong light is the direction power in the distribution of buds, at least in the case of *Linum*. Observations on the other plants make it probable that it has the same influence with other plants. Finally it was thought that perhaps the light was a factor only in so far as it produced food material and that this was the

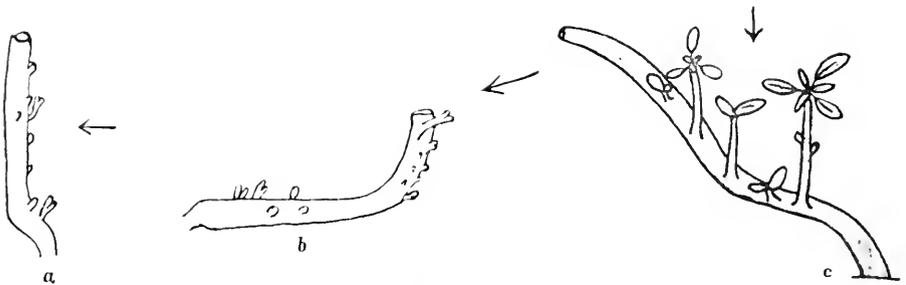


Fig. 4. *Linum usitatissimum*.

a b. Seedlings showing the effect of light on the position of shoots. Direction of light indicated by arrows. *Antirrhinum* c. Same as a and b.

direction force. According seedlings whose cotyledons were enclosed in Plaster of Paris cast, were placed in the dark. These seedlings in no case produced buds although there was still present food material in the cotyledons.

Discussion.

When we compare the results obtained from the above experiments and observations with those recorded by writers we find many points of contact.

1. The wound is not the cause of the development of „adventitious“ stems. This is shown in at least three cases:

- a) development of buds on injured plants in damp chambers, in small pots etc.,
- b) development of one or more buds at the base of the hypocotyl near the end of the growing season and
- c) the production of buds on the hypocotyl when the cotyledons are enclosed in Plaster of Paris¹⁾ or remain the seed coats.

¹⁾ Winkler, Ber. d. Deut. Bot. Gesell. XX. 1902. p. 31.

In all these cases there is a hindrance to the normal movement of materials in the plant — organs which normally function — have ceased either entirely or partially to do so, in one case from internal, in the others from external causes. That is, the production is due to correlation and not to the wound.

2. The experiments confirm the observation of Goebel¹⁾ that embryonic tissue reacts easier than old tissue. The young hypocotyl is apparently able to produce a bud from every part of the epidermis. This ability gradually is lost as the plant gets older. In old plants however, this ability is retained by the part nearest the base, that is the oldest part of the hypocotyl. This part is especially predisposed to produce buds. Even in the young plants the first bud usually appears nearer the base than apex of the hypocotyl of decapitated seedlings.

It was not determined whether or not any special cells in the epidermis differed from others in complexity of structure or amount of protoplasm contained as is the case in certain leaves.²⁾

3. Polarity. Decapitated seedlings do not show polarity. The origin of the first buds in many cases is toward the base of the hypocotyl. The origin of the bud at base of the old plant confirms this also.

Under the paragraph on light however, we saw that „polarity“ became very marked in *Linum* when the upper part of the decapitated seedling was strongly illuminated. Without light and a relatively strong light, regeneration did not take place.

The fact has been noted in other cases that buds were produced only on the light side. On the other hand Hornschuck thinks that weakened illumination may be a factor in the development of buds on leaf of *Malaxis paludosa*, a suggestion with which Goebel does not agree.³⁾

In many cases Goebel⁴⁾ has pointed out the relation of the place of origin of „adventitious“ buds to the fibrovascular bundles. This is seen in case of *Begonia Rex*, *Utricularia*, *Cardamine pratensis*. (See illustration.)

The facts observed on seedlings with the light experiments seem to run parallel with these. The bundles are the places through which material is moving. In our young seedlings the bundles are not well developed. When however, the cotyledons are removed or cease to function, their work is taken up by the epidermis. The cells of this develop a vast amount of chlorophyll and all movement is to and from them. Very soon after they originate one or more are connected with the conducting system, the others perish. Only those cells exposed to light, function as the cotyledons and hence all flow of material is to and from the lightest side. Light is then an indirect cause of

1) Goebel. Über „Regeneration im Pflanzenreich“. (Biol. Centralbl. 1902.) Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

2) Klebs. Regenerationen bei *Utricularia*. Bd. 93. p. 118.

3) — Flora. 93. p. 118.

4) Biol. Centralbl. Flora. 93. etc.

location of buds, while the principal factor is determining the location in relation to movement of food materials in plants.

Conclusions.

1. The young hypocotyls are capable of developing more buds and in a shorter time than old ones.

2. Moisture is principal factor in formation of buds on uninjured seedlings of plants studied.

3. In injured seedlings, the time and number of buds is dependent upon light, moisture and heat.

4. The position of buds is due indirectly to light, directly to the movement of materials in plants.

5. The base of old plants is predisposed to but production,

6. Good vegetative conditions are best for production of buds on hypocotyl.

University of Michigan, February 1905.

Untersuchungen über die Festigkeitsverhältnisse an exzentrischen Organen und ihre Bedeutung für die Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums.

Von

A. Ursprung.

Nachdem ich schon früher¹⁾ nachgewiesen hatte, daß an einem im großen und ganzen aufrechtstehenden Stamme von *Fraxinus excelsior*, der eine bajonettartige Verbiegung aufwies, durch das exzentrische Dickenwachstum die Krümmung ausgeglichen wurde, zeigte ich vor kurzem,²⁾ daß dem besprochenen Modus des Dickenwachstums eine allgemeinere Bedeutung zukommt.

Basierend auf einer großen Zahl von Beobachtungen wurde gefunden, daß in dem einfachen und durchsichtigen Falle der bajonettartigen Krümmung eines sonst vertikalen Stammes nicht eine einzige Ausnahme von der genannten Regel sich nachweisen ließ. Wir sind daher berechtigt, zu sagen, daß in bajonettartig gekrümmten Stämmen das exzentrische Dickenwachstum nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen erfolgt. Dieses Verhalten fand sich auch bei komplizierter verbogenen, schlangenartig gewundenen Stämmen bestätigt: selbst Äste, die eine mehr oder weniger horizontale Lage besaßen und schlangenartig gekrümmt waren, zeigten häufig eine ähnliche Anordnung des sekundären Zuwachses wie die Stämme.

Daß dieses Prinzip nicht alle Fälle des exzentrischen Dickenwachstums in sich fassen kann, geht schon daraus hervor, daß oft auch Organe, denen jegliche Krümmung fehlt, exzentrischen Bau aufweisen. Die früheren Untersuchungen haben jedoch gelehrt, daß man streng zu unterscheiden hat zwischen Organen, die nicht gekrümmt sind, und zwischen Organen, die nicht mehr gekrümmt sind, da eben schwache Krümmungen durch

¹⁾ Ursprung, A. Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums. (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1901.)

²⁾ Ursprung, A. Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum von Stämmen und Ästen. (Beihefte z. bot. Centralb. Bd. XIX. 1905. Abt. 1. Heft 2.)

das exzentrische Dickenwachstum ausgeglichen werden können. Die Verteilung des Zuwachses an früher schlangenartig verbogenen Ästen soll jetzt vollständig unberücksichtigt bleiben.

Aber selbst an gekrümmten Organen kommt dem Gesetze keine allgemeine Gültigkeit zu, was ich auch in meiner letzten Arbeit ausdrücklich betont habe. Stämme, die weder bajonettartig, also doppelt oder schlangenartig, also mehrfach, sondern einfach gekrümmt sind, zeigen ein Verhalten, das mit dem Prinzip der Krümmungsausgleichung nichts zu tun hat und ebenfalls besonders zu untersuchen ist.

An horizontalen Ästen war bis jetzt nur die elliptische Querschnittsform oder bei rundem Querschnitt die Rotholzbildung teleologisch erklärt, durch die Vergrößerung der Biegefestigkeit in vertikaler Richtung, d. h. in Richtung der biegenden Kraft. Dagegen blieb es völlig unverständlich, weshalb bald Epinastie, bald Hyponastie vorkommt.

Durch die schönen Untersuchungen von Sonntag¹⁾ wurde nachgewiesen, daß an Stämmen und Ästen von *Picea* das Weißholz zugfester ist als das Rotholz, das Rotholz druckfester als das Weißholz. Hiermit ist nun auch eine kausalfinale Erklärung dafür gegeben, daß das Weißholz auf der Zugseite, das Rotholz auf der Druckseite sich findet. Auf das exzentrische Wachstum selbst wird aber hierdurch noch kein Licht geworfen. Auch bei zentrischem oder diplonastischem Bau kann theoretisch genau dasselbe Ziel erreicht werden, ja es will scheinen, als ob Diplonastie, bei welcher oben Weißholz und unten Rotholz ausgebildet ist, besonders günstig sein müßte. Sollte man aber diesen Punkt dadurch zu erledigen suchen, daß man von Konstruktionsvariationen spricht oder es spezifischen Eigentümlichkeiten zuschreibt, daß gleichgestaltete und gleich gelagerte Organe bald so, bald anders sich verdicken, so hat man damit natürlich gar nichts erklärt, das eine Fragezeichen wird einfach durch ein anderes ersetzt.

Die Entdeckung der Verschiedenheiten in der Zug- und Druckfestigkeit auf den antagonistischen Seiten erklärt wohl die verschiedene Ausbildung der auf den beiden Seiten der neutralen Schicht gelegenen Gewebe, sie erklärt die Unsymmetrie in Bezug auf die anatomische Struktur, nicht aber die Exzentrizität.

Ebenso ist es völlig unbekannt, weshalb an Hängen stehende Buchen und Fichten, die an der Basis eine einfache Krümmung aufweisen, bei gleichen äußeren Verhältnissen und gleicher Gestalt des Stammes gerade entgegengesetztes Dickenwachstum zeigen.

Ich hoffe in dieser Abhandlung einen Beitrag zu liefern zur Lösung der Frage nach der Bedeutung des exzentrischen Dickenwachstums an geraden und einfach gekrümmten Organen im allgemeinen und nach dem Zweck der Spezialfälle, besonders der Epinastie und Hyponastie.

¹⁾ Sonntag, P. Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. (Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XXXIX. 1903. Heft 1.)

Die Betrachtung, von der ich ausging, ist die folgende: Wenn an einem geraden, horizontalen, auf Biegung durch die Schwere beanspruchten Ast durch Ausbildung eines elliptischen Querschnittes die Biegefestigkeit erhöht werden soll, so kann das auf drei Arten geschehen, durch Diplo-, Epi- und Hyponastie. Je nach den Festigkeitsverhältnissen des Holzes auf der Ober- und Unterseite wird nun bald die eine, bald die andere Art des exzentrischen Dickenwachstums größeren Vorteil bieten. Wir haben hierbei drei Fälle zu unterscheiden.

1. Die Zugfestigkeit auf der Oberseite ist gleich der Druckfestigkeit auf der Unterseite.

2. Die Zugfestigkeit auf der Oberseite ist größer als die Druckfestigkeit auf der Unterseite.

3. Die Zugfestigkeit auf der Oberseite ist kleiner als die Druckfestigkeit auf der Unterseite.

Wenn an einem geraden horizontalen Ast die Zugfestigkeit auf der Oberseite gleich ist der Druckfestigkeit auf der Unterseite, dann muß es vom mechanischen Standpunkt aus ziemlich gleichgültig sein, welche Art des Dickenwachstums eingeschlagen wird, denn so lange die Festigkeitsverhältnisse der aufgestellten Bedingung¹⁾ entsprechen, wird in jedem Falle die Widerstandsfähigkeit der beiden antagonistischen Seiten für die ihnen zukommende mechanische Beanspruchung annähernd dieselbe sein. Einen gewissen Vorteil muß allerdings die Diplonastie bieten, da bei der gleichen Entwicklung des Zuwachses nach der Ober- und Unterseite hin das Mark in die neutrale Faserschicht zu liegen kommt und so das am wenigsten widerstandsfähige Gewebe in diejenige Zone gelagert wird, die am wenigsten widerstandsfähig zu sein braucht.

Ist an einem geraden, horizontalen Ast die Zugfestigkeit auf der Oberseite größer als die Druckfestigkeit auf der Unterseite, so muß vom mechanischen Standpunkt aus Hyponastie am zweckmäßigsten sein, um durch größere Quantität zu ersetzen, was durch geringere Qualität nicht erreicht werden konnte. Tritt zur Verbreiterung der Jahresringe noch eine Verdickung der Zellmembranen auf der Unterseite hinzu, dann wird auf doppelte Weise die Druckfestigkeit der Unterseite erhöht.

Den umgekehrten Fall haben wir dann, wenn an einem geraden, horizontalen Ast die Zugfestigkeit auf der Oberseite kleiner ist als die Druckfestigkeit auf der Unterseite. Es wird dann auch das Dickenwachstum in zweckmäßiger Weise hauptsächlich nach der entgegengesetzten Seite hin erfolgen, um das schlechtere Material durch größere Masse zu kompensieren. Natürlich muß auch hier durch eine Verdickung der Wände die Ausgleichung beschleunigt werden.

Komplizierter gestalten sich die Verhältnisse an gekrümmten Organen. Wir wollen als Beispiel einfache Biegungen nehmen,

¹⁾ Genauer, wenn Zug- und Druckfestigkeit auf der Unterseite gleich Zug- und Druckfestigkeit auf der Oberseite.

wie sie an der Basis von Stämmen, die an Hängen stehen, häufig vorkommen. Ist die Zugfestigkeit der Oberseite gleich der Druckfestigkeit der Unterseite, dann erscheint uns Epinastie zweckmäßiger, weil damit eine gewisse — wenn auch nicht sehr große — Materialersparnis und eine Verkürzung des Hebelarmes, an dem das Stammgewicht wirkt, verbunden ist. Überwiegt die Druckfestigkeit der Unterseite die Zugfestigkeit der Oberseite, dann ist epinastische Ausbildung auch noch aus dem bei horizontalen Ästen erwähnten Grunde am Platze. Wenn dagegen die Zugfestigkeit der Oberseite einen größeren Wert hat als die Druckfestigkeit der Unterseite, dann wird Hyponastie erwünscht sein, um der Druckseite die nötige Widerstandsfähigkeit zu erteilen. Epinastie würde andererseits den Vorteil der Materialersparnis und der Verkürzung des Hebelarmes mit sich bringen. Es dürfte dann je nach den in den einzelnen Spezialfällen vorhandenen Verhältnissen bald das eine, bald das andere Moment entscheidend sein.

Es handelt sich jetzt wieder um die Aufgabe, diese rein aprioristischen Betrachtungen durch experimentelle Untersuchungen zu prüfen. Eine allfällige Nichtbestätigung würde auf die Unrichtigkeit dieser Überlegungen oder auf die Vernachlässigung eines anderen Momentes hindeuten.

Als Untersuchungsmaterial verwendete ich die unterste Partie einfach gekrümmter, an Hängen stehender Buchen- und Fichtenstämme. Es handelt sich speziell um die früher¹⁾ erwähnten Stämme *Picea* Stamm I, Querschnitt 1, *Fagus* Stamm VIII, Querschnitt I. Ferner wurden auch an einem horizontalen, geraden Ast von *Eriodendron* Bestimmungen ausgeführt.

Methode.

Sowohl bei den Versuchen über die Zugfestigkeit als auch bei denen über die Druckfestigkeit wurden Frühholz und Spätholz jeweils getrennt untersucht.

Zur Bestimmung der Zugfestigkeit gebrauchte ich die bekannte, allgemein übliche Methode. Es wurden aus dem Holz Streifen von etwa 3 cm Länge und 3—5 mm Breite und Tiefe herausgeschnitten, und in der mittleren Partie alles Holz bis auf die zu untersuchende Stelle entfernt.

Von den dicken Enden des Streifens wurde das eine in den am Tisch in umgekehrter Lage befestigten Schraubstock eingespannt, das andere in einem kleinen Handschraubstock befestigt. An den Handschraubstock wurde ein Blechgefäß angehängt, in das man behutsam so lange Wasser fließen ließ, bis der Riß erfolgte. Der Querschnitt, an dem der Riß stattfand, wurde bei 2500facher Flächenvergrößerung aufgezeichnet und der Inhalt mit in qmm eingeteiltem Papier ermittelt.

¹⁾ Ursprung, A. Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum von Stämmen und Ästen. (Beihefte z. Bot. Centralb. Bd. XIX. 1905. Abt. I. Heft 2.)

Die Ermittlung der Wandfläche erfolgte durch genaues Aufzeichnen einer Querschnittspartie auf starkes Schreibpapier und durch Wägen desselben vor und nach dem Ausschneiden der Zellulina.

Zur Bestimmung der Druckfestigkeit dachte ich mir eine Methode aus, die, wie ich nachträglich erfuhr, mit der von v. Kowalski¹⁾ benützten ziemlich übereinstimmt. Holzstreifen wurden so zugeschnitten, daß am obern Ende ein aus dem zu untersuchenden Gewebe bestehender Stift vorhanden war von 1 bis 2 mm Länge und ca. 1 qmm Querschnitt. Der untere, dickere Teil des Streifens wurde in den in aufrechter Stellung am Tisch befestigten Schraubstock eingespannt. Auf den Stift drückte eine glatt abgeschliffene Stahlnase, die an dem einen Ende eines Messinghebels eingeschraubt war; an seinem andern Ende war der Hebel um eine horizontale Achse leicht drehbar. Den Hebel belastete man durch einen Kessel, in den man so lange Wasser fließen ließ, bis der Holzstift zerquetscht wurde. Der Stift war natürlich so eingespannt worden, daß der Druck möglichst in der Längsrichtung wirkte. Trotz aller Vorsicht gelang es nicht immer, ein Zerknicken zu verhüten; diese Versuche wurden aber natürlich zu der Berechnung nicht verwendet. Der Inhalt der Querschnittsfläche war vor dem Versuche auf die oben angegebene Weise bestimmt worden.

Versuchsergebnisse.

Es werden die folgenden leicht verständlichen Abkürzungen gebraucht:

Q = Querschnittsfläche (Wand + Lumen).

W = Wandfläche.

G = Gewicht (bei den Zugversuchen = Handschraubstock + Kessel, bei den Druckversuchen = Druck des Hebels, vermehrt um das auf den Hebelarm des Druckpunktes umgerechnete Gewicht des Kessels).

Z_q = Zugfestigkeit, bezogen auf die Einheit des Querschnittes.

Z_w = Zugfestigkeit, bezogen auf die Einheit der Wandfläche.

D_q = Druckfestigkeit, bezogen auf die Einheit des Querschnittes.

D_w = Druckfestigkeit, bezogen auf die Einheit der Wandfläche.

¹⁾ v. Kowalski, Untersuchungen über die Festigkeit des Glases. Dissert. Göttingen 1889.

I. Zugfestigkeit.

a) *Picea excelsa*.

α) Oberseite, Frühholz. $\frac{W}{Q} = 0,567$ (Mittel aus 2 Bestimmungen).

- Versuch 1: Q = 1,64 qmm, W = 0,93 qmm, G = 11,90 kg,
 Zq = 7,26 kg, Zw = 12,79 kg,
 „ 2: Q = 2,64 qmm, W = 1,50 qmm, G = 15,17 kg,
 Zq = 5,75 kg, Zw = 10,11 kg,
 „ 3: Q = 1,71 qmm, W = 0,97 qmm, G = 16,00 kg,
 Zq = 9,36 kg, Zw = 16,48 kg,
 „ 4: Q = 2,00 qmm, W = 1,13 qmm, G = 15,09 kg,
 Zq = 7,55 kg, Zw = 13,35 kg,
 „ 5: Q = 1,68 qmm, W = 0,95 qmm, G = 7,61 kg,
 Zq = 4,53 kg, Zw = 8,01 kg,
 „ 6: Q = 0,58 qmm, W = 0,33 qmm, G = 4,53 kg,
 Zq = 7,81 kg, Zw = 13,73 kg.

β) Oberseite, Spätholz. $\frac{W}{Q} = 0,769$.

- Versuch 1: Q = 1,11 qmm, W = 0,85 qmm, G = 15,70 kg,
 Zq = 14,14 kg, Zw = 18,47 kg,
 „ 2: Q = 0,84 qmm, W = 0,65 qmm, G = 17,20 kg,
 Zq = 20,45 kg, Zw = 26,46 kg,
 „ 3: Q = 0,49 qmm, W = 0,38 qmm, G = 8,78 kg,
 Zq = 17,92 kg, Zw = 23,11 kg,
 „ 4: Q = 1,02 qmm, W = 0,78 qmm, G = 13,02 kg,
 Zq = 12,76 kg, Zw = 16,69 kg,
 „ 5: Q = 0,57 qmm, W = 0,44 qmm, G = 6,51 kg,
 Zq = 11,42 kg, Zw = 14,80 kg,
 „ 6: Q = 0,81 qmm, W = 0,62 qmm, G = 16,57 kg,
 Zq = 20,46 kg, Zw = 26,73 kg.

γ) Unterseite, Frühholz. $\frac{W}{Q} = 0,583$.

- Versuch 1: Q = 2,79 qmm, W = 1,63 qmm, G = 10,71 kg,
 Zq = 3,84 kg, Zw = 6,57 kg,
 „ 2: Q = 2,62 qmm, W = 1,53 qmm, G = 17,50 kg,
 Zq = 6,68 kg, Zw = 11,44 kg,
 „ 3: Q = 1,22 qmm, W = 0,71 qmm, G = 6,95 kg,
 Zq = 5,69 kg, Zw = 9,79 kg,
 „ 4: Q = 2,73 qmm, W = 1,59 qmm, G = 8,41 kg,
 Zq = 3,08 kg, Zw = 5,29 kg,
 „ 5: Q = 2,45 qmm, W = 1,43 qmm, G = 9,70 kg,
 Zq = 3,96 kg, Zw = 6,78 kg,
 „ 6: Q = 1,73 qmm, W = 1,01 qmm, G = 9,27 kg,
 Zq = 5,36 kg, Zw = 9,17 kg.

δ) Unterseite, Spätholz. $\frac{W}{Q} = 0,813$ (Mittel aus 3 Bestimmungen).

- Versuch 1: $Q = 0,95$ qmm, $W = 0,77$ qmm, $G = 9,03$ kg,
 $Z_q = 9,51$ kg, $Z_w = 11,73$ kg,
 „ 2: $Q = 1,02$ qmm, $W = 0,83$ qmm, $G = 6,51$ kg,
 $Z_q = 6,38$ kg, $Z_w = 7,84$ kg,
 „ 3: $Q = 1,04$ qmm, $W = 0,85$ qmm, $G = 5,49$ kg,
 $Z_q = 5,28$ kg, $Z_w = 6,46$ kg,
 „ 4: $Q = 1,17$ qmm, $W = 0,95$ qmm, $G = 9,62$ kg,
 $Z_q = 8,22$ kg, $Z_w = 10,12$ kg,
 „ 5: $Q = 1,72$ qmm, $W = 1,39$ qmm, $G = 13,18$ kg,
 $Z_q = 7,66$ kg, $Z_w = 9,48$ kg,
 „ 6: $Q = 0,87$ qmm, $W = 0,71$ qmm, $G = 8,48$ kg,
 $Z_q = 9,75$ kg, $Z_w = 11,94$ kg.

b) *Fagus sylvatica*.

α) Oberseite, Frühholz. $\frac{W}{Q} = 0,650$ (Mittel aus 2 Bestimmungen).

- Versuch 1: $Q = 1,66$ qmm, $W = 1,08$ qmm, $G = 17,55$ kg,
 $Z_q = 10,57$ kg, $Z_w = 16,25$ kg,
 „ 2: $Q = 1,67$ qmm, $W = 1,09$ qmm, $G = 17,97$ kg,
 $Z_q = 10,76$ kg, $Z_w = 16,48$ kg,
 „ 3: $Q = 1,08$ qmm, $W = 0,70$ qmm, $G = 8,25$ kg,
 $Z_q = 7,64$ kg, $Z_w = 11,78$ kg,
 „ 4: $Q = 1,36$ qmm, $W = 0,88$ qmm, $G = 11,52$ kg,
 $Z_q = 8,47$ kg, $Z_w = 13,09$ kg,
 „ 5: $Q = 1,75$ qmm, $W = 1,14$ qmm, $G = 16,07$ kg,
 $Z_q = 9,18$ kg, $Z_w = 14,09$ kg.

β) Oberseite, Spätholz. $\frac{W}{Q} = 0,728$.

- Versuch 1: $Q = 0,85$ qmm, $W = 0,62$ qmm, $G = 10,37$ kg,
 $Z_q = 12,20$ kg, $Z_w = 16,72$ kg,
 „ 2: $Q = 1,08$ qmm, $W = 0,79$ qmm, $G = 13,23$ kg,
 $Z_q = 12,25$ kg, $Z_w = 16,74$ kg,
 „ 3: $Q = 1,55$ qmm, $W = 1,13$ qmm, $G = 16,73$ kg,
 $Z_q = 10,79$ kg, $Z_w = 14,81$ kg,
 „ 4: $Q = 1,50$ qmm, $W = 1,09$ qmm, $G = 10,53$ kg,
 $Z_q = 7,02$ kg, $Z_w = 9,66$ kg,
 „ 5: $Q = 1,41$ qmm, $W = 1,03$ qmm, $G = 10,86$ kg,
 $Z_q = 7,70$ kg, $Z_w = 10,54$ kg.

γ) Unterseite, Frühholz. $\frac{W}{Q} = 0,579$.

- Versuch 1: $Q = 2,38$ qmm, $W = 1,38$ qmm, $G = 12,60$ kg,
 $Z_q = 5,29$ kg, $Z_w = 9,13$ kg,

- Versuch 2: $Q = 3,51$ qmm, $W = 2,03$ qmm, $G = 14,60$ kg,
 $Zq = 4,15$ kg, $Zw = 7,19$ kg,
 „ 3: $Q = 3,28$ qmm, $W = 1,89$ qmm, $G = 16,70$ kg,
 $Zq = 5,09$ kg, $Zw = 8,83$ kg,
 „ 4: $Q = 3,04$ qmm, $W = 1,76$ qmm, $G = 10,35$ kg,
 $Zq = 3,40$ kg, $Zw = 5,88$ kg,
 „ 5: $Q = 2,43$ qmm, $W = 1,41$ qmm, $G = 11,35$ kg,
 $Zq = 4,67$ kg, $Zw = 8,05$ kg.

d) Unterseite, Spätholz. $\frac{W}{Q} = 0,710$.

- Versuch 1: $Q = 2,41$ qmm, $W = 1,71$ qmm, $G = 17,72$ kg,
 $Zq = 7,35$ kg, $Zw = 10,36$ kg,
 „ 2: $Q = 1,28$ qmm, $W = 0,91$ qmm, $G = 11,92$ kg,
 $Zq = 9,32$ kg, $Zw = 13,09$ kg,
 „ 3: $Q = 1,39$ qmm, $W = 0,98$ qmm, $G = 9,47$ kg,
 $Zq = 6,81$ kg, $Zw = 9,66$ kg,
 „ 4: $Q = 1,20$ qmm, $W = 0,85$ qmm, $G = 9,07$ kg,
 $Zq = 7,56$ kg, $Zw = 10,67$ kg.

c) *Eriodendron anfractuosum*.

e) Unterseite.

- Versuch 1: $Q = 1,17$ qmm, $G = 3,60$ kg, $Zq = 3,07$ kg,
 „ 2: $Q = 1,96$ qmm, $G = 6,85$ kg, $Zq = 3,48$ kg,
 „ 3: $Q = 2,98$ qmm, $G = 12,11$ kg, $Zq = 4,06$ kg,
 „ 4: $Q = 2,77$ qmm, $G = 10,36$ kg, $Zq = 3,73$ kg,
 „ 5: $Q = 3,35$ qmm, $G = 8,66$ kg, $Zq = 2,58$ kg,
 „ 6: $Q = 2,75$ qmm, $G = 12,20$ kg, $Zq = 4,44$ kg.

f) Oberseite.

- Versuch 1: $Q = 4,97$ qmm, $G = 4,99$ kg, $Zq = 1,00$ kg,
 „ 2: $Q = 2,81$ qmm, $G = 6,51$ kg, $Zq = 2,32$ kg,
 „ 3: $Q = 3,96$ qmm, $G = 3,63$ kg, $Zq = 0,92$ kg,
 „ 4: $Q = 3,18$ qmm, $G = 4,80$ kg, $Zq = 1,51$ kg,
 „ 5: $Q = 2,34$ qmm, $G = 4,75$ kg, $Zq = 2,03$ kg.

II. Druckfestigkeit.

a) *Picea excelsa*.

e) Oberseite, Frühholz. $\frac{W}{Q} = 0,567$.

- Versuch 1: $Q = 1,48$ qmm, $W = 0,84$ qmm, $G = 5,65$ kg,
 $Dq = 3,81$ kg, $Dw = 6,72$ kg,
 „ 2: $Q = 1,13$ qmm, $W = 0,64$ qmm, $G = 4,01$ kg,
 $Dq = 3,55$ kg, $Dw = 6,27$ kg,
 „ 3: $Q = 1,54$ qmm, $W = 0,88$ qmm, $G = 5,94$ kg,
 $Dq = 3,85$ kg, $Dw = 6,75$ kg,
 „ 4: $Q = 1,88$ qmm, $W = 1,07$ qmm, $G = 4,75$ kg,
 $Dp = 2,52$ kg, $Dw = 4,45$ kg.

- Versuch 5: $Q = 1.49$ qmm, $W = 0.84$ qmm, $G = 3.96$ kg,
 $Dq = 2.66$ kg, $Dw = 4.71$ kg.
 „ 6: $Q = 1.64$ qmm, $W = 0.93$ qmm, $G = 4.43$ kg,
 $Dq = 2.70$ kg, $Dw = 4.77$ kg.

β) Oberseite, Spätholz. $\frac{W}{Q} = 0.769.$

- Versuch 1: $Q = 0.95$ qmm, $W = 0.73$ qmm, $G = 4.01$ kg,
 $Dq = 4.21$ kg, $Dw = 5.49$ kg.
 .. 2: $Q = 0.56$ qmm, $W = 0.43$ qmm, $G = 3.86$ kg,
 $Dq = 6.89$ kg, $Dw = 8.97$ kg.
 .. 3: $Q = 0.81$ qmm, $W = 0.63$ qmm, $G = 3.75$ kg,
 $Dq = 4.62$ kg, $Dw = 5.95$ kg.
 .. 4: $Q = 0.75$ qmm, $W = 0.58$ qmm, $G = 4.27$ kg,
 $Dq = 5.69$ kg, $Dw = 7.36$ kg.
 „ 5: $Q = 0.70$ qmm, $W = 0.54$ qmm, $G = 5.29$ kg,
 $Dq = 7.56$ kg, $Dw = 9.79$ kg.

γ) Unterseite, Frühholz. $\frac{W}{Q} = 0.583.$

- Versuch 1: $Q = 0.99$ qmm, $W = 0.58$ qmm, $G = 3.72$ kg,
 $Dq = 3.76$ kg, $Dw = 6.42$ kg.
 „ 2: $Q = 0.87$ qmm, $W = 0.51$ qmm, $G = 3.43$ kg,
 $Dq = 3.94$ kg, $Dw = 6.72$ kg.
 .. 3: $Q = 1.04$ qmm, $W = 0.61$ qmm, $G = 4.84$ kg,
 $Dq = 4.65$ kg, $Dw = 7.93$ kg.
 .. 4: $Q = 1.09$ qmm, $W = 0.63$ qmm, $G = 3.75$ kg,
 $Dq = 3.44$ kg, $Dw = 5.95$ kg.
 „ 5: $Q = 1.16$ qmm, $W = 0.68$ qmm, $G = 4.66$ kg,
 $Dq = 4.01$ kg, $Dw = 6.87$ kg.

δ) Unterseite, Spätholz. $\frac{W}{Q} = 0.813.$

- Versuch 1: $Q = 0.76$ qmm, $W = 0.61$ qmm, $G = 4.80$ kg,
 $Dq = 6.31$ kg, $Dw = 7.86$ kg.
 .. 2: $Q = 1.39$ qmm, $W = 1.13$ qmm, $G = 9.25$ kg,
 $Dq = 6.65$ kg, $Dw = 8.18$ kg.
 .. 3: $Q = 1.13$ qmm, $W = 0.92$ qmm, $G = 7.79$ kg,
 $Dq = 6.90$ kg, $Dw = 8.47$ kg.
 .. 4: $Q = 0.90$ qmm, $W = 0.74$ qmm, $G = 6.36$ kg,
 $Dq = 7.06$ kg, $Dw = 8.59$ kg.
 „ 5: $Q = 0.69$ qmm, $W = 0.56$ qmm, $G = 4.49$ kg,
 $Dq = 6.51$ kg, $Dw = 8.02$ kg.
 .. 6: $Q = 0.93$ qmm, $W = 0.76$ qmm, $G = 5.39$ kg,
 $Dq = 5.79$ kg, $Dw = 7.09$ kg.

b) *Fagus sylvatica*.

a) Oberseite, Frühholz. $\frac{W}{Q} = 0,650$.

- Versuch 1: $Q = 0,93$ qmm, $W = 0,61$ qmm, $G = 6,79$ kg,
 $Dq = 7,30$ kg, $Dw = 11,13$ kg.
- „ 2: $Q = 0,81$ qmm, $W = 0,53$ qmm, $G = 5,56$ kg,
 $Dq = 6,87$ kg, $Dw = 10,49$ kg.
- „ 3: $Q = 1,00$ qmm, $W = 0,65$ qmm, $G = 7,83$ kg,
 $Dq = 7,83$ kg, $Dw = 12,05$ kg.
- „ 4: $Q = 0,78$ qmm, $W = 0,51$ qmm, $G = 4,81$ kg,
 $Dq = 6,16$ kg, $Dw = 9,43$ kg.
- „ 5: $Q = 0,80$ qmm, $W = 0,52$ qmm, $G = 5,48$ kg,
 $Dq = 6,85$ kg, $Dw = 10,54$ kg.
- „ 6: $Q = 0,78$ qmm, $W = 0,51$ qmm, $G = 5,98$ kg,
 $Dq = 7,67$ kg, $Dw = 11,73$ kg.
- „ 7: $Q = 0,67$ qmm, $W = 0,44$ qmm, $G = 4,48$ kg,
 $Dq = 6,69$ kg, $Dw = 10,18$ kg.

β) Oberseite, Spätholz. $\frac{W}{Q} = 0,728$.

- Versuch 1: $Q = 1,04$ qmm, $W = 0,76$ qmm, $G = 9,28$ kg,
 $Dq = 8,92$ kg, $Dw = 12,21$ kg.
- „ 2: $Q = 1,30$ qmm, $W = 0,95$ qmm, $G = 9,05$ kg,
 $Dq = 6,96$ kg, $Dw = 9,52$ kg.
- „ 3: $Q = 1,15$ qmm, $W = 0,84$ qmm, $G = 10,13$ kg,
 $Dq = 8,81$ kg, $Dw = 12,06$ kg.
- „ 4: $Q = 0,65$ qmm, $W = 0,47$ qmm, $G = 5,82$ kg,
 $Dq = 8,96$ kg, $Dw = 12,38$ kg.
- „ 5: $Q = 0,57$ qmm, $W = 0,42$ qmm, $G = 5,03$ kg,
 $Dq = 8,82$ kg, $Dw = 11,98$ kg.
- „ 6: $Q = 1,28$ qmm, $W = 0,93$ qmm, $G = 9,13$ kg,
 $Dq = 7,13$ kg, $Dw = 9,82$ kg.
- „ 7: $Q = 0,52$ qmm, $W = 0,38$ qmm, $G = 3,94$ kg,
 $Dq = 7,57$ kg, $Dw = 10,37$ kg.
- „ 8: $Q = 0,90$ qmm, $W = 0,66$ qmm, $G = 6,63$ kg,
 $Dq = 7,36$ kg, $Dw = 10,05$ kg.

γ) Unterseite, Frühholz. $\frac{W}{Q} = 0,579$.

- Versuch 1: $Q = 1,18$ qmm, $W = 0,68$ qmm, $G = 7,35$ kg,
 $Dq = 6,23$ kg, $Dw = 10,81$ kg.
- „ 2: $Q = 1,94$ qmm, $W = 1,12$ qmm, $G = 10,11$ kg,
 $Dq = 5,21$ kg, $Dw = 9,03$ kg.
- „ 3: $Q = 1,24$ qmm, $W = 0,72$ qmm, $G = 8,69$ kg,
 $Dq = 7,01$ kg, $Dw = 12,07$ kg.

- Versuch 4: $Q = 1,20$ qmm, $W = 0,69$ qmm, $G = 7,14$ kg,
 $Dq = 5,95$ kg, $Dw = 10,35$ kg.
 „ 5: $Q = 1,70$ qmm, $W = 0,98$ qmm, $G = 9,33$ kg,
 $Dq = 5,49$ kg, $Dw = 9,52$ kg.
 „ 6: $Q = 1,85$ qmm, $W = 1,07$ qmm, $G = 10,77$ kg,
 $Dq = 5,82$ kg, $Dw = 10,06$ kg.

d) Unterseite, Spätholz. $\frac{W}{Q} = 0,710$.

- Versuch 1: $Q = 1,30$ qmm, $W = 0,92$ qmm, $G = 8,31$ kg,
 $Dq = 6,39$ kg, $Dw = 9,03$ kg.
 „ 2: $Q = 1,12$ qmm, $W = 0,79$ qmm, $G = 7,13$ kg,
 $Dq = 6,36$ kg, $Dw = 9,03$ kg.
 „ 3: $Q = 0,93$ qmm, $W = 0,66$ qmm, $G = 4,86$ kg,
 $Dq = 5,23$ kg, $Dw = 7,37$ kg.
 „ 4: $Q = 0,51$ qmm, $W = 0,36$ qmm, $G = 4,18$ kg,
 $Dq = 8,20$ kg, $Dw = 11,61$ kg.
 „ 5: $Q = 1,48$ qmm, $W = 1,05$ qmm, $G = 9,13$ kg,
 $Dq = 6,17$ kg, $Dw = 8,69$ kg.
 „ 6: $Q = 1,08$ qmm, $W = 0,77$ qmm, $G = 8,08$ kg,
 $Dq = 7,47$ kg, $Dw = 10,49$ kg.
 „ 7: $Q = 0,60$ qmm, $W = 0,43$ qmm, $G = 3,86$ kg,
 $Dq = 6,44$ kg, $Dw = 8,97$ kg.
 „ 8: $Q = 0,56$ qmm, $W = 0,39$ qmm, $G = 3,35$ kg,
 $Dq = 5,98$ kg, $Dw = 8,59$ kg.

c) *Eriodendron fractuosum*.

a) Unterseite.

- Versuch 1: $Q = 1,90$ qmm, $G = 8,06$ kg, $Dq = 4,24$ kg.
 „ 2: $Q = 3,46$ „ $G = 13,93$ „ $Dq = 4,02$ „
 „ 3: $Q = 2,06$ „ $G = 8,95$ „ $Dq = 4,34$ „
 „ 4: $Q = 1,25$ „ $G = 6,26$ „ $Dq = 5,01$ „
 „ 5: $Q = 3,15$ „ $G = 13,00$ „ $Dq = 4,12$ „
 „ 6: $Q = 3,82$ „ $G = 13,65$ „ $Dq = 3,57$ „

β) Oberseite.

- Versuch 1: $Q = 2,31$ qmm, $G = 5,15$ kg, $Dq = 2,23$ kg.
 „ 2: $Q = 3,59$ „ $G = 4,45$ „ $Dq = 1,24$ „
 „ 3: $Q = 2,68$ „ $G = 5,56$ „ $Dq = 2,07$ „
 „ 4: $Q = 3,92$ „ $G = 5,65$ „ $Dq = 1,44$ „
 „ 5: $Q = 2,72$ „ $G = 5,02$ „ $Dq = 1,84$ „
 „ 6: $Q = 3,01$ „ $G = 2,76$ „ $Dq = 0,92$ „
 „ 7: $Q = 2,94$ „ $G = 4,88$ „ $Dq = 1,66$ „

Die folgende Tabelle gibt eine übersichtliche Zusammenstellung der Versuchsergebnisse, wobei für jede Versuchsreihe das arithmetische Mittel berechnet ist.

		Zugfestigkeit des Gewebes			Zugfestigkeit der Wand	
		<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>	<i>Erioden- dron</i>	<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>
Oberseite.	Frühholz	7,04	9,32	1,55	12,41	14,34
	Spätholz	16,19	9,99		21,04	13,69
Unterseite	Frühholz	4,77	4,52	3,56	8,17	7,81
	Spätholz	7,80	7,76		9,59	10,94

		Druckfestigkeit des Gewebes			Druckfestigkeit der Wand	
		<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>	<i>Erioden- dron</i>	<i>Picea</i>	<i>Fagus</i>
Oberseite.	Frühholz	3,18	7,05	1,63	5,61	10,79
	Spätholz	5,79	8,07		7,51	11,05
Unterseite	Frühholz	3,96	5,95	4,22	6,78	10,31
	Spätholz	6,54	6,53		8,03	9,22

Schon Sonntag hatte nachgewiesen, daß die Zugfestigkeit des Weißholzes, das auf Zug in Anspruch genommen wird, größer ist als die des Rotholzes, das Druckkräften ausgesetzt ist. Diese Eigenschaft gilt sowohl für das Holzgewebe als auch für die Zellwände. Die Druckfestigkeit war größer beim Rotholz als beim Weißholz in bezug auf das Holz als ganzes, während die Wände ungefähr dieselbe Widerstandsfähigkeit besaßen.

Die Untersuchungen von Sonntag, die sich nur auf Nadelhölzer bezogen, werden durch unsere Messungen an *Picea* vollständig bestätigt. Bei Laubhölzern liegen die Verhältnisse nicht so einfach: schon die wenigen Bestimmungen, die bisher ausgeführt wurden, zeigen, daß bald die Zugseite zugfester ist als die Druckseite, bald umgekehrt, und daß auch die Druckseite bald druckfester, bald weniger druckfest ist als die Zugseite.

Was die Zuverlässigkeit der Zahlenwerte anbetrifft, so geht schon aus der bei der Druckfestigkeit angewendeten Versuchsmethode hervor, daß es sich nicht darum handeln konnte, physikalische Konstanten zu ermitteln. Da aber die Bestimmungen mit großer Sorgfalt ausgeführt wurden, und die Zahlen der einzelnen Versuchsreihen so gut übereinstimmten, als das bei einem so unhomogenen Gewebe zu erwarten ist, so können immerhin die Verhältnisse zwischen den für die Zugfestigkeit sowohl als auch für die Druckfestigkeit gefundenen Werte Anspruch auf Genauigkeit machen. Die Zahlen, welche die Druck-

festigkeit angeben, dürften im allgemeinen etwas zu klein sein. Es ist auch wichtig, daß die zur Festigkeitsbestimmung der Ober- und Unterseite dienenden Holzstückchen jeweils von demselben Querschnitt stammten. Aus der tabellarischen Zusammenstellung der Messungsergebnisse folgt, daß bei dem hyponastischen *Picea*-Stamm die Oberseite bedeutend zugfester ist als die Unterseite, die Druckfestigkeit hat auf der Unterseite einen etwas höheren Wert als auf der Oberseite: dies gilt sowohl für das Gewebe als auch für die Wand. Bei dem epinastischen *Fagus*-Stamm ist die Oberseite sowohl zugfester als druckfester als die Unterseite, doch sind die Unterschiede in der Zugfestigkeit größer als in der Druckfestigkeit. Das entgegengesetzte Verhalten von *Fagus* zeigt der epinastische *Eriodendron*-Ast, die Unterseite ist zug- und druckfester als die Oberseite, und zwar sind die Unterschiede in beiden Fällen außerordentlich stark. Da eine deutliche Zonenbildung fehlte, so war eine gesonderte Behandlung von Früh- und Spätholz nicht möglich.

Was vom mechanischen Standpunkt aus am meisten interessieren muß, das ist die Vergleichung der Zugfestigkeit der Oberseite mit der Druckfestigkeit der Unterseite, und zwar die Festigkeit der Gewebe als solcher und nicht etwa der Wände. Hier ist nun allerdings die Zuverlässigkeit der Zahlenwerte nicht mehr so groß, wie bei der Vergleichung der Zugfestigkeiten bzw. der Druckfestigkeiten untereinander. Immerhin ist soviel sicher, daß die Zahlen für die Druckfestigkeit eher etwas zu klein sind, und daß bei den großen Differenzen kleinere Ungenauigkeiten für unsere Zwecke überhaupt außer Betracht fallen.

Aus der Tabelle ist direkt abzulesen, daß für *Picea* das Frühholz der Oberseite doppelt so widerstandsfähig ist, für die mechanische Beanspruchung, der es ausgesetzt ist, als das Frühholz der Unterseite für die Beanspruchung, die es zu erleiden hat. Das Spätholz der Oberseite ist sogar noch mehr als zweimal so widerstandsfähig als das Spätholz der Unterseite. Bei *Fagus* verlaufen die Unterschiede in demselben Sinne, sind aber viel geringer; während bei *Picea* die maximale Differenz zwischen der Ober- und Unterseite 76% beträgt, erreicht sie bei *Fagus* nur 40%, also ungefähr die Hälfte.

Bei *Eriodendron* ist die Unterseite für die ihr zukommende Beanspruchung beinahe dreimal so widerstandsfähig als die Oberseite (64%).

Wir haben somit bei *Picea* sehr deutlich den Fall 2 verwirklicht, von dem wir bei unseren einleitenden theoretischen Auseinandersetzungen gesprochen haben. Die stärkere Ausbildung der Unterseite, die aus mechanischen Gründen gefordert wurde, um die geringere Qualität durch eine größere Quantität auszugleichen, findet sich tatsächlich in der Natur: der fragliche *Picea*-Stamm ist hyponastisch. Der *Eriodendron*-Ast illustriert in ebenso klarer Weise den Fall 3. Die Zugfestigkeit der Oberseite steht zurück hinter der Druckfestigkeit der Unterseite. Der

geforderten stärkeren Ausbildung der Oberseite entspricht die außerordentlich deutliche Epinastie. In dem *Fagus*-Stamm endlich haben wir ein Beispiel, das sich unserem Falle 1 nähert, bei welchem die Zugfestigkeit der Oberseite gleich der Druckfestigkeit der Unterseite vorausgesetzt ist. In Wirklichkeit ist die Verwandtschaft mit Fall 1 vielleicht noch größer als dies aus unseren Bestimmungen hervorgeht, da die Zahlenwerte für die Druckfestigkeit — wie schon bemerkt — möglicherweise etwas zu niedrig ausgefallen sind. Es begreift sich daher, daß der gekrümmte *Fagus*-Stamm Epinastie zeigt, da hiermit sowohl eine Materialersparnis als auch eine Verkürzung des Hebelarmes verbunden ist. Eine Materialersparnis ist deshalb vorhanden, weil der Zuwachs hauptsächlich auf der konkaven, d. h. der kürzeren Seite der Krümmung erfolgt. Bei Epinastie wird auch die Holzmasse vornehmlich auf der der Ansatzstelle des Stammes zugekehrten Seite angelagert, und daher der Hebelarm an dem das Gewicht des senkrechten Stammes und der Krone auf die Stammbasis wirkt, etwas geringer als bei Hyponastie. Anderseits ist es auch verständlich, daß der gekrümmte *Picea*-Stamm hyponastischen Bau besitzt, da den mit der Epinastie verbundenen Vorteilen bei *Picea* ein kolossaler Nachteil gegenübersteht, der bei *Fagus* sich nicht findet. Dieser Nachteil liegt in der Gefährdung der Druckfestigkeit der Druckseite und infolgedessen auch der Biegefestigkeit des Stammes. Da aber der Besitz der notwendigen mechanischen Widerstandsfähigkeit eine der Grundbedingungen darstellt für die Existenzmöglichkeit eines Baumes, so leuchtet die hyponastische Ausbildung des *Picea*-Stammes ein.

Daß Äste, die eine ähnliche Gestalt besitzen, wie die eben besprochenen Stämme auch inbezug auf das Dickenwachstum sich ähnlich verhalten werden, liegt wohl auf der Hand und ist übrigens für Koniferen auch schon mehrfach nachgewiesen worden¹⁾. Bei den geraden und horizontalen Ästen von *Eriodendron* liegen die Verhältnisse klar vor Augen, da weder eine Materialersparnis noch eine Verkürzung des Hebelarmes in Betracht kommen kann, und daher die mechanischen Eigenschaften allein über die Art des exzentrischen Dickenwachstums entscheiden.

Zusammenfassung.

Nachdem durch Hartig die großen Differenzen im anatomischen Bau des Rot- und Weißholzes festgestellt worden waren, zeigte Sonntag, daß auch die mechanischen Eigenschaften der

¹⁾ So unter anderem von mir in meinen „Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum von Stämmen und Ästen“ wie auch von Schwarz in „Dickenwachstum und Holzqualität von *Pinus silvestris*“.

beiden Holzarten bedeutende Unterschiede aufweisen. Das Weißholz ist zugfester als das Rothholz, das Rothholz druckfester als das Weißholz. Mit Hilfe dieser Untersuchungen ließ sich teleologisch erklären, weshalb das Rothholz auf der Unterseite, das Weißholz auf der Oberseite angebracht ist. Eine sehr wichtige Frage war damit aber noch nicht gelöst. Zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums ist es vor allem wichtig zu wissen, warum und wozu mehr Rothholz gebildet wird als Weißholz, denn nur in diesem Falle liegt das Mark exzentrisch. Es sind ferner die Ursachen dafür aufzudecken, daß der stärkere Zuwachs bald nach unten, bald nach oben erfolgt.

In meiner letzten Arbeit über diesen Gegenstand habe ich nachgewiesen, daß an bajonett- oder schlangenförmig gekrümmten Stämmen das exzentrische Dickenwachstum nach dem Prinzip der Ausgleichung der Krümmungen erfolgt, und daß dasselbe häufig auch bei nicht vertikalen Ästen gilt. Die Zweckmäßigkeit dieses Wachstumsmodus wurde ebenfalls früher auseinandergesetzt.

Hier versuchte ich nun an einigen charakteristischen Beispielen auch jene Fälle teleologisch zu erklären, die bisher noch dunkel geblieben waren. Es handelte sich dabei vor allem um einfach gekrümmte und horizontale, gerade Organe. Zur Untersuchung wurden zwei möglichst gleich gestaltete und an demselben Standort gewachsene, an der Basis einfach gekrümmte Stämme von *Picea* und *Fagus* verwendet. Der *Picea*-Stamm war in seinem gekrümmten Teil deutlich hyponastisch, der *Fagus*-Stamm ebenso deutlich epinastisch: das dritte Objekt bestand in einem horizontalen und geraden Ast von *Eriodendron aufractuosum*.

Es zeigte sich, daß dasjenige Moment, das für die Ausbildung des exzentrischen Dickenwachstums in erster Linie von Bedeutung ist, in dem Verhältnis der Druckfestigkeit der Unterseite zur Zugfestigkeit der Oberseite besteht.

Ist die Oberseite bedeutend widerstandsfähiger (auf Zug) als die Unterseite (auf Druck), so ist — zum mindesten bei geraden oder einfach gekrümmten Organen — Hyponastie am zweckmäßigsten (*Picea*). Besitzt die Unterseite eine viel größere Widerstandsfähigkeit als die Oberseite, so gilt dasselbe für die Epinastie (*Eriodendron*). In beiden Fällen wird die geringere Qualität des Gewebes jeweils durch eine größere Quantität ersetzt. Ist die Qualität auf beiden Seiten ungefähr gleich, dann sind es andere Momente, die darüber entscheiden, welche Art des exzentrischen Dickenwachstums eingeschlagen werden soll. Da der Besitz der notwendigen Festigkeit für Stamm und Ast eine der fundamentalsten Existenzbedingungen darstellt, so ist es klar, daß das zuerst genannte Moment in vorderster Linie die Art des einzuschlagenden Dickenwachstum vorschreiben wird. Ist aber einmal dieser primären Forderung Genüge geleistet, dann können auch Momente zweiter und dritter Ordnung —

Materialersparnis, Verkleinerung des Hebelarmes — bestimmend eingreifen; sie werden vor allem dann den Ausschlag geben, wenn die Zugfestigkeit der Oberseite der Druckfestigkeit der Unterseite annähernd gleich ist.

Es muß die Aufgabe weiterer Versuche sein, die hier an einigen ausgewählten Beispielen ausgeführten Untersuchungen auf eine möglichst große Zahl von Pflanzen auszudehnen.

Freiburg (Schweiz) im März 1905.

Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen.

Von

Dr. W. W. Lepeschkin,

St. Petersburg.

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Der aktive Wasseraustritt aus verletzten Pflanzen gehört bekanntlich mit zu denjenigen Erscheinungen, welche die Aufmerksamkeit der allerfrühesten Pflanzenphysiologen auf sich gelenkt hatten, sodaß letztere diesem Vorgang die Mehrzahl ihrer Arbeiten widmeten. Später gewann diese Erscheinung um so mehr an Interesse, als sie zur Beantwortung der gesamten bisher noch rätselhaften Frage über die Wasserbewegung in der Pflanze in Anspruch genommen wurde. Trotz dieses Interesses aber und der Untersuchungen, die vielfach, um die Ursache der Erscheinung ins klare zu bringen, unternommen wurden, bleibt der Vorgang des Pflanzenblutens bisher immer noch rätselhaft.

Der Meinung der ersten Autoren nach sollte die wasser-austreibende Kraft in der Wurzel entstehen.¹⁾ Durch spätere Untersuchungen erfuhr jedoch diese Meinung keine Bestätigung: es erwies sich, daß der aktive Wasseraustrieb auch vom Stengel allein ohne eine Beteiligung der Wurzel hervorgerufen werden kann.²⁾ In den letzten Jahren wurde schließlich von mehreren Forschern festgestellt, daß das Wasserauspressen auch von den oberflächlich gelagerten Pflanzenorganen erzeugt werden kann.³⁾ Während die Zellen, welche beim Wasserauspressen durch die

1) Ray, Hoffmeister u. a.

2) Pitra, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 11, 1877, p. 437. Kraus, Flora, 1882, p. 2.

Wieler, Beitr. z. Biol. d. Pflanz., herausg. v. F. Cohn, Bd. 6, 1893.

3) Haberlandt, Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. z. Wien, 1894 — 1895, I. Abt. Bd. CIV u. CIV, II. Abt.

Nestler, Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. z. Wien, Math. naturw. Kl. 1896—1899, Bd. CV, CVI, CVIII.

Trenb., Annal. d. Jardin. bot. d. Buitenzorg. Bd. 2, p. 32. Molisch, Botau. Ztg. 1902.

letzteren die erforderliche Kraft entwickeln, in vielen Fällen bestimmt waren, blieben sie bekanntlich beim Wasseraustrieb aus den Stengeln und Wurzeln noch unerkannt. Dementsprechend blieb auch die Ursache dieser Erscheinung trotz den vielfach und verschiedentlich ausgesprochenen Hypothesen für die Mehrzahl der Botaniker eine terra incognita.

Bekanntlich versuchten schon Dutrochet (1837)¹⁾, Brücke (1841)²⁾ und hauptsächlich Hofmeister³⁾ die Erscheinung des Blutens durch die osmotischen Kräfte zu erklären; der letztere konstruierte auch einen Apparat, der das Bluten demonstrieren sollte, ohne jedoch ganz klar zu machen, auf welche Weise die Gewebespannung einen dauernden Wasserstrom in der Pflanze unterhalten könnte. Die Hofmeistersche Zelle wurde später von Sachs⁴⁾ vervollkommenet, indem der letztere zur Erklärung des einseitigen Wasserstroms die Hypothese der ungleichen Permeabilität der entgegengesetzten Wände in der Zelle vorschlug. Als durch die späteren Untersuchungen Pfeffers⁵⁾ festgestellt worden war, daß der osmotische Druck in der Zelle von der Plasmahaut geschaffen wird, fand sich Sachs genötigt, sich mit Pfeffer einverstanden zu erklären und die Ursache des einseitigen Wasserstroms aus den Zellenwänden in das Hyaloplasma zu übertragen.⁶⁾ Doch konnte auch die Sachs-Pfeffersche Hypothese keine vollständige Befriedigung der Bestrebungen nach einer physikalisch-chemischen Erklärung des Vorgangs leisten. Durch die Ergebnisse der Untersuchungen über den Einfluß von Sauerstoff und Giften auf das Bluten wurde die Möglichkeit, den kontinuierlichen Wasserstrom durch osmotische Kräfte zu erläutern, sehr zweifelhaft gemacht. Man mußte zu der Lebenstätigkeit der Zellen zurückgreifen. Diese Notwendigkeit äußerte sich in späteren Hypothesen von Godlewsky und Wieler.

Der erstere dieser Forscher⁷⁾ sucht den kontinuierlichen Wasserstrom in der Pflanze durch das periodische aktive Zusammenziehen des Plasmanschlauchs der Wasser austreibenden Zellen einerseits und durch die periodische Veränderung im Stoffwechsel, die zum Schwanken der osmotischen Eigenschaften der im Zellsaft gelösten Stoffe führt, andererseits zu erklären. Wieler⁸⁾ zieht dagegen vor, der Lebenstätigkeit der Zellen die notwendigen Unterschiede in den osmotischen Eigenschaften des Plasmas selbst besorgen zu lassen, indem er sich also dem zweiten Schema von Pfeffer⁹⁾ anschließt.

1) Memoires. Brüssel. 1837. p. 201.

2) Annal. d. Phys. u. Chemie. 1841.

3) Flora. 1862.

4) Experimentalphysiologie. 1865. p. 297. Lehrbuch d. Botanik. IV. Aufl. 1874. p. 6.

5) Osmotische Untersuchungen. 1877.

6) Vorlesungen üb. Pflanzenphysiologie. 1887. p. 259.

7) Godlewski, Jahrbüch. f. wiss. Botanik. Bd. 15. 1884. p. 604.

8) Wieler, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, herausg. v. F. Cohn. Bd. 6. 1893. p. 164 u. folg.

9) Osmotische Untersuchungen, p. 223.

Betrachten wir nun all die seit Jahren ausgesprochenen Hypothesen über die Ursache des aktiven Wasserauspressens aus der Pflanze, so kommen wir zum Schlusse, daß die Voraussetzungen niemals durch die direkten Beobachtungen bestätigt wurden, indem sie nur einige unbegreifliche Tatsachen, die beim Bluten gefunden waren, verständlich zu machen versuchten. Das Fehlen der direkten Prüfung der Hypothesen wird aber ganz begreiflich, wenn wir uns daran erinnern, daß der Ort der Kraftentwicklung beim Wasseraustrieb, wie gesagt, noch nicht gefunden war. Andererseits waren die einfachsten Fälle des Blutens (einzellige Pflanzen und Trichome der Laubblätter einiger Phanerogamen) inbezug auf die Ursache des Wasserauspressens sonderbarerweise fast gänzlich außer acht gelassen. Da aber der richtigste Weg zur Erklärung einer jeden Erscheinung von den einfachsten Tatsachen ausgehen muß, schien mir für die erfolgreiche Erläuterung des Blutens zunächst der Versuch notwendig zu sein, die Ursachen der Wasserausscheidung gerade in den genannten einfacheren Fällen festzustellen.

In der vorliegenden Arbeit möchte ich nun, gestützt auf Beobachtungen und Experimente, die an einzelligen Pflanzen und Trichomen der Phanerogamen angestellt wurden, eine scharfe Grenze zwischen den durch physikalisch-chemische Kräfte erklärlichen resp. nicht erklärlichen Tatsachen zu ziehen versuchen, um ein näheres Einsehen in den Mechanismus des Blutens in diesen Fällen zu gewinnen.

I. Die aktive Wasserausscheidung durch einzellige Pflanzen.

Jedem, der sich mit dem Studium der Schimmelpilze beschäftigte, ist das Auftreten von Wassertropfen an den in die Luft ragenden Mycelteilen, besonders aber an den Sporangien- und Konidienträgern sehr wohl bekannt. Diese Tatsache wurde noch um die Mitte des 18. Jahrhunderts von Schmitz¹⁾ beschrieben, blieb aber bis jetzt fast gar nicht untersucht.

Brefeld,²⁾ der eingehend die Morphologie der *Mucoraceae* studierte, sucht das Auftreten der Wassertropfen durch die „Konzentration des Protoplasmas“ während der Sporenbildung zu erklären. Wie man aus seinen Erörterungen schließen kann, wird der Wasserüberschuß, der die Bildung von wasserärmeren Sporen stören könnte, in Form von Tropfen aus der Zelle herausgetrieben. Zopf³⁾ spricht in seinem Lehrbuche die Meinung aus, daß die Tropfen — wenigstens bei *Pilobolus* — durch den

1) Linnæa. 1843. Bd. 17. p. 472.

2) Über Schimmelpilze. 1881. H. 4. p. 68 u. H. 1. p. 12.

3) Die Pilze. p. 186.

osmotischen Druck, welcher sich zur Zeit der Sporenreife entwickelt, aus der Zelle herausgepreßt werden. Wilson¹⁾ meint dagegen, diese Erscheinung bei *Pilobolus* durch osmotisches Wasseranziehen der auf der Zellenoberfläche sich befindenden Stoffe erklären zu können, wie es beispielsweise in den Nektarien der Fall ist. Seine Meinung stützt der zuletzt genannte Forscher auf die Tatsache, daß, wie seine Versuche zeigen, die Wasserausscheidung an den mittelst eines Pinsels ausgewaschenen Sporangienträgern nur gering ist und oft aufhört. Wie es scheint, neigt auch Pfeffer²⁾ der Erklärung Wilsons zu, indem er es jedenfalls nicht für bewiesen hält, daß die Wassertropfen mittels osmotischen Druckes aus der Zelle herausgepreßt werden.

Mit dem Angeführten erschöpft sich das gesamte Literaturmaterial inbezug auf die Wasserausscheidung durch einzellige Pflanzen. Im nachstehenden sollen nun meine Beobachtungen und Versuche, die sich vorzugsweise auf *Pilobolus* beziehen, dargelegt werden:

1. Die Beschreibung der Wasserausscheidung bei *Pilobolus*.

Der gelbe sporogene Endfaden von *Pilobolus*, der aus dem Substrat herausragt, trägt gewöhnlich an der farblosen Spitze einen großen durchsichtigen Tropfen, welcher, nachdem man ihn mit einer Kapillarpipette entfernt hat, während der folgenden 30—50 Minuten durch einen neuen ersetzt wird. Mit dem weiteren Wachstum treten allmählich auch kleinere Tropfen auf der ganzen Strecke des Fadens auf, was übrigens bei einigen *Pilobolus*-Arten (z. B. *P. Oedipus*) erst nach der Absonderung und dem Anschwellen des Sporangiums bemerkbar wird. Nach der Abtrennung des letzteren durch eine Scheidewand vom übrigen Fadenteile hört entweder die Wasserausscheidung an der Spitze gänzlich auf oder schreitet nur sehr langsam vor.

Zum näheren Studium der Wasserausscheidung ist die Beobachtung der Erscheinung unter dem Mikroskop in einer Feuchtkammer zu empfehlen, deren Deckgläschen mit verdünntem Glycerin bestrichen ist. Die auftretenden Tropfen werden mit dem Okularmikrometer gemessen und mit einer vorher in die Feuchtkammer eingeführten Kapillarpipette abgezogen. Die derart gemachte Beobachtung zeigte, daß die Wasserausscheidung stets aus derselben Stelle der Oberfläche ununterbrochen und ganz regelmäßig stattfindet. In meinen Versuchen wurden die Tropfen von 0,2 mm Durchmesser 5—10 mal abgezogen und blieb die Zeit des Heranwachsens derselben an einer bestimmten Stelle sehr konstant (7—12 Minuten). An verschiedenen Stellen der Sporangienträger dagegen sind die

1) Unters. a. d. botanisch. Inst. zu Tübingen. 1881. p. 15.

2) Pflanzenphysiologie. 1897. p. 256.

Mengen des ausgeschiedenen Wassers in der Zeiteinheit ungleich. Am energischsten geht die Tropfenbildung an den direkt unter und über den oberen Erweiterungen gelagerten Zonen der reifen Sporangienträger vor sich, die bei einigen *Pilobolus*-Arten (z. B. *P. Kleinii*) durch ihre orangegelbe Farbe charakterisiert sind.

Bevor wir die vorhandenen Hypothesen über den aktiven Wasseraustritt aus Pflanzen zur Beurteilung der eben beschriebenen Sekretion bei *Pilobolus* anwenden, sollen hier zunächst die Tatsachen dargelegt werden, die uns einen näheren Einblick in den untersuchten Vorgang gestatten und zum richtigen Schluß verhelfen.

2. Einfluß der inneren und äußeren Faktoren auf die Wasserausscheidung bei *Pilobolus*.

Zur quantitativen Bestimmung der ausgeschiedenen Wassermenge wurden die Tropfen in den zu beschreibenden Versuchen mit einer graduierten Kapillarpipette (mit Hilfe eines Säulchen gefärbten Wassers graduiert) gesammelt, deren Teilungen ungefähr je 0,03 mm groß waren. Das Volumen der von 10 Sporangienträgern während einer Stunde ausgeschiedenen Flüssigkeit, in Teilungen der Pipette ausgedrückt, soll im weiteren der Kürze halber als Wasserausscheidungsenergie bezeichnet werden.

a) Einfluß der Luftfeuchtigkeit und des Zellenturgors. In der trockenen Laboratoriumluft hört das Wachstum sowie auch die Wasserabsonderung bei *Pilobolus* trotz der reichlichen Wasserzufuhr zu den unteren Teilen der Sporangienträger gänzlich auf.

Nach dem Versetzen der Pilzrasen in die Laboratoriumluft fangen die Sporangienträger bald an zu vertrocknen und werden so schlaff, daß sie sich biegen und schließlich zugrunde gehen. Hand in Hand mit der Verminderung des Zellenturgors wird auch die Wasserausscheidungsenergie immer kleiner und bald hört das Tropfenaufreten gänzlich auf. Erst in sehr feuchter Luft (wenigstens 90 rel. Feuchtigkeit) werden die Sporangienträger wieder völlig turgeszent und die Wasserausscheidung beginnt aufs neue.

Die Verminderung des Zellenturgors kann auch durch die Übertragung der Pilzrasen auf Salzlösungen mit demselben Erfolge erzielt werden. Die Plasmolyse der reifen Sporangienträger von *Pilobolus* beginnt bei einem Gehalt von 1,4% NaCl in der plasmolisierenden Lösung. Dementsprechend hört die Wasserausscheidung auf, nachdem die Pilzrasen auf diese Lösung gebracht werden. Trotz der sehr großen Luftfeuchtigkeit hört sie aber schon bei einem Gehalt von 1% in der Lösung auf und wird sehr vermindert, wenn der Pilz auf die 0,5% ige NaCl-Lösung übertragen wird.

Es sei aber darauf aufmerksam gemacht, daß der Versuch leider nicht lange fortgesetzt werden kann, weil sich der Pilz an die konzentriertere Lösung sehr leicht akkommodiert und den Turgor seiner Zellen schon während einer Nacht wieder herstellt. Mit der Herstellung des Turgors aber beginnt auch die Tropfenausscheidung.¹⁾

b) Einfluß der übrigen Mycelteile auf die Wasserausscheidung aus den Sporangienträgern. Die abge sonderte sporogene Zelle mit den emporragenden Fäden kann abends ohne einen Nachteil für das weitere Wachstum vom übrigen Mycelium abgeschnitten werden. Wenn aus den derart separierten sporogenen Zellen die Sporangienträger am nächsten Morgen herangewachsen sind, bleiben die Wasserausscheidung und Sporenschleuderung derselben denjenigen des intakten Pilzes ganz gleich, vorausgesetzt, daß die Zellen mit einer genügenden Wassermenge versorgt werden. Das gesamte sich ausscheidende Wasser wird also von den Sporangienträgern aus dem die unteren Erweiterungen derselben umgebenden Substrat (Flüssigkeit) aufgenommen. Die Wasseraufnahme und Wasserabsonderung wird demnach bei *Pilobolus* durch dieselben Zellen ausgeführt.

c) Einfluß der Temperatur. Bekanntlich vergrößert sich das Bluten der Pflanzen mit der Temperatur sehr beträchtlich; dementsprechend könnte man erwarten, daß sich auch die Wasserausscheidungsenergie bei *Pilobolus* mit der Temperatur steigern würde. Das wurde in der Tat auch durch meine Beobachtungen bestätigt. Die in der nachstehenden Tabelle angeführten Zahlen, welche die Ausscheidungsenergie ausdrücken (siehe oben), wurden an den Sporangienträgern, die sich in mit Wasserdampf gesättigter Luft befanden, ermittelt. Um die Verdunstung, die während des Wasseraufnehmens mit der Pipette erfolgen könnte, zu vermeiden, wurden die Glasglöckchen, welche die Pilzräschen bedeckten, nur um so viel gelüftet, daß die Pipette hineingeführt werden konnte. Das Sammeln der Tropfen verlangte 2—3 Minuten.

Aus der umstehenden Tabelle ersieht man, daß die Wasserausscheidungsenergie fast proportional mit der Temperatur wächst. Bei 0° kommt es nur zur Entwicklung der kleinen sporogenen Fäden, die bei dieser Temperatur keine Sporangien und normalen Sporangienträger bilden können. Die Wasserabsonderung bleibt dabei gänzlich aus. Dieselbe ist dagegen bei 37° C. so groß, daß sie von der Wasseraufnahme durch die unteren Erweiterungen der Sporangienträger nicht gedeckt werden kann; daher vermindert sich bei dieser Temperatur der Zellenturgor sehr beträchtlich und hört das Wachstum auf.

¹⁾ Um die Versuchsdauer zu verlängern, ist anstatt NaCl-Lösungen die isosmotische Zuckerlösung zu empfehlen, weil die Akkommodation an NaCl hauptsächlich auf der leichten Durchdringlichkeit des Salzes in die Zellen beruht. (Das wurde später durch direkte Analyse des Zellsafts bewiesen.)

Die fertigen Sporangienträger können während des einige Stunden dauernden Verbleibens bei 35° C. so viel am Turgor

Tabelle.

Nr. der Versuche	Die Temperatur in Celsius	Der Versuch dauerte		in Stunden	Die Anzahl der Sporangienträger	Die Menge d. ausge- schied. Flüssigkeit in Teilungen der Kapillarpipette	Wasserausschei- dungsgenergie	Anmerkung	
		von:	bis:						
1	0°	—	—	600	36	0	0	Bei dieser Temperatur geht das Pilzwachstum nur bis zur Bildung der sporogenen Fäden. Die Entwicklung der oberen Erweiterungen an den Sporangienträgern wurde niemals beobachtet.	
2	3-4°	11h 25m V. M.	3h nächst. Tages	27,5	44	18	0,2	Mitte: 19	
3	18°	5h N. M.	9h V. M. n. Tag	16	28	90	1,9		
4	"	9h 40m V. M.	12h 50m N. M.	3,2	35	21	2		
5	"	12h 50m V. M.	3h 30m N. M.	2,6	35	19	2,1		
6	"	9h N. M.	10h V. M. n. T.	13	24	58	1,8		
7	"	10h V. M.	1h N. M.	3	31	19	2		
8	25°	6h N. M.	10h V. M. n. T.	16	38	170	2,8		Mitte 28
9	"	10h V. M.	1h N. M.	3	35	27	2,6		
10	"	6h N. M.	10h V. M. n. T.	16	24	112	3,0		
11	30°	10h V. M.	1h N. M.	3	32	33	3,5	Mitte 3,6	
12	"	10h 15m V. M.	2h N. M.	3,7	26	33	3,4		
13	"	11h 15m V. M.	2h N. M.	2,7	30	32	3,9		
14	35°	8h 30m V. M.	10h V. M.	1,5	35	24	4,6	Mitte 4,5	
15	"	11h 20m V. M.	12h 50m N. M.	1,5	28	17	4		
16	"	12h V. M.	1h N. M.	1	36	18	5		
		Sporangienträger d. Versuches 16 wurden nach der Einwirkung von 35° C. in die von 18° C. versetzt.							
17	18°	1h 10m N. M.	3h N. M.	2,8	36	5	0,5	Das Sporenschleudern findet statt, und zwar etwas verspätet.	

abnehmen, daß sie sich biegen und schließlich zu grunde gehen. Bei höherer Temperatur kommt das noch eher zustande, indem sich nämlich die Wasserausscheidungsenergie mit der Temperatur bis zum Tode des Pilzes steigert.

d) Einfluß der Sauerstoffatmung. Bekanntlich wurde durch die Untersuchungen von verschiedenen Forschern festgestellt, daß das Pflanzenbluten bei Abwesenheit von Sauerstoff allmählich aufhört. Demnach könnte man voraussetzen, daß auch die Tropfenausscheidung bei *Pilobolus* ohne Sauerstoff nicht stattfindet, eine Voraussetzung, welche durch meine Versuchsergebnisse jedoch nicht bestätigt wurde.

Eine Glasröhre, die ein Pilzräschen enthielt, wurde gewöhnlich durch zwei Kautschukröhren mit einer starken Wasserpumpe einerseits und einem Gasometer, das mit reinstem Stickstoff gefüllt war, anderseits verbunden. Indem man abwechselnd 8—12mal die Luft aus der Röhre auspumpte und diese mit Stickstoff füllte, konnte man eine viel vollkommene Entfernung von Sauerstoff aus der den Pilz umgebenden Atmosphäre erzielen, als es beispielsweise in den Versuchen Wieler's der Fall war, der die Luft aus dem Gefäße heraubtrieb, indem er Wasserstoff von oben hineintreten ließ.¹⁾ Trotz einer so vollständigen Entfernung von Sauerstoff aber dauerte die Wasserausscheidung an den Sporangienträgern von *Pilobolus* wie vorher fort.

Wenn am Abend die Pilzrasen mit den oben aus dem Substrat ausgewachsenen sporogenen Fäden in den sauerstofflosen Raum versetzt waren, konnte man am nächsten Morgen an den herangewachsenen Sporangienträgern nur einen Unterschied in schwächerer Pigmentation der Sporangien und etwas verlangsamter Sporenreife (im Vergleich zu den Kontrollrasen, die in der Luft blieben) bemerken. Das Wachstum und die Wasserausscheidung waren dagegen im sauerstofflosen Raum ganz normal. Die Höhe der Sporangienträger und die Breite der oberen Erweiterungen derselben blieben denjenigen des Pilzes, der sich in der Luft befand, ganz gleich. Der Turgor der Zellen war also nicht vermindert und auch die Wasserausscheidungsenergie blieb ungeändert.

e) Einfluß von anästhesierenden und giftigen Stoffen. In den Versuchen Wieler's hörte das Bluten nach dem Versetzen der Wurzel in Chloroformwasser auf. Meine Versuche an *Pilobolus* zeigten dagegen, daß der Vorgang in diesem Falle etwas komplizierter ist. Wenn der Inhalt von anästhesierenden Stoffen, Chloroform und Äther, in der den Pilz umgebenden Atmosphäre sehr langsam vergrößert wird und die ersten Mengen derselben klein genug genommen werden, so hört das Tropfenaufreten auf. Der Versuch ist am einfachsten in der Weise auszuführen, daß man an die Wand des den Pilzrasen überdeckenden Glasglöckchens einen Tropfen vom bestimmtem

¹⁾ l. c. p. 64.

Volumen aufbringt. Bei Chloroform muß der erste Tropfen so groß sein, daß nach dem Verdunsten desselben der Inhalt des anästhesierenden Stoffes in der Luft unter dem Glöckchen nicht größer als 0,01 g in 100 cc betragen würde: die neuen Tropfen werden hierauf alle 2—3 Minuten, bis ein Gehalt von 0,1 g in 100 cc der Luft erreicht wird, eingeführt. Dasselbe gilt auch für Äther.

Wenn die Bedingung der allmählichen Gehaltvergrößerung an Chloroform und Äther in der den Pilz umgebenden Luft dagegen nicht erfüllt wird, oder wenn die Dosen zu groß sind, tritt statt des Erlöschens der Wasserabsonderung eine Verstärkung derselben auf. Es erwies sich, daß Chloroform und Äther in diesem Falle mit gleichem Erfolge durch Dämpfe von Alkohol, Salzsäure, Ammoniak, Schwefelwasserstoff u. a. ersetzt werden können. Das verstärkte Tropfenaufreten kann auch durch die Übertragung der Pilzrasen auf die Lösungen der genannten Stoffe sowie auch auf Coffein in Wasser hervorgerufen werden. So findet eine ausgiebige Wasserausscheidung an den Sporangienträgern schon $\frac{1}{2}$ Minute nach dem Versetzen der Pilzrasen auf eine 0,5—1%ige Spirituslösung statt. Eine ziemlich starke Wirkung wird schon durch eine 0,05%ige Lösung von HCl erreicht, eine etwas schwächere durch $\frac{1}{2}$ 0% Coffein.

Die verstärkte Wasserabsonderung setzt sich eine Zeitlang auch nach der Entfernung der Reagentien, resp. nach dem Versetzen des Pilzes in von Giften freie Luft fort. Je größer die Giftmengen und je dauernder die Einwirkung derselben waren, desto länger ist diese Nachwirkung. Wenn die Pilzrasen zu lange der Giftwirkung unterworfen waren, kann die Menge des ausgeschiedenen Wassers nicht von der durch die unteren Erweiterungen aufgenommenen Wassermenge gedeckt werden; der Zellentgorg nimmt beträchtlich ab und kann, wie es bei der Einwirkung höherer Temperatur der Fall ist, so klein werden, daß die Sporangienträger knicken und schließlich zugrunde gehen.

Tabelle.

Einige Beispiele der Giftwirkung.

<i>Pilobolus longipes</i> . Mittlere Wasserausscheidungsenergie während der Nacht (22° C).	4.1
Der Pilz wurde der Einwirkung der Alkoholdämpfe ausgesetzt (5 Minuten): Wasserausscheidungsenergie . . .	250
Nach dem Entfernen aus der giftigen Atmosphäre: während 25 Minuten Wasserausscheidungsenergie	56
Nach Verlauf von 50 Minuten	10
<i>Pilobolus Kleinii</i> . Mittlere Wasserausscheidungsenergie während der Nacht (18° C).	2
Nach dem Versetzen der Pilzräschen auf eine 0,5%ige Coffeïnlösung während 2 Min. Wasserausscheidungen.	42
Nach dem Übertragen auf destilliertes Wasser, während 10 Min.	25
Während der folgenden 10 Minuten	10
Nach Verlauf von einer Stunde	3

Bei der Einwirkung der giftigen Stoffe, sowie auch höherer Temperatur wird also die Verstärkung der Wasserausscheidung bei *Pilobolus* gemeinsam mit der Abnahme des Zellenturgors beobachtet. Im Gegensatz dazu wird, wie erwähnt, die Wasserausscheidungsenergie, sowie auch der Zellenturgor nach der Übertragung des Pilzes in die trockene Luft oder auf die Salzlösungen herabgesetzt. Indem ich auf diese eigentümlichen Verhältnisse hinweise, möchte ich auf die Erklärung derselben etwas später zurückkommen.

f) Einfluß der Beleuchtung. Das zerstreute Tageslicht übt, wie es scheint, keinen Einfluß auf die Wasserabsonderung bei *Pilobolus*; wenigstens war in meinen Versuchen die Wasserausscheidungsenergie im Dunkeln, von geringen Meßfehlern abgesehen, derjenigen im zerstreuten Lichte gleich. Bekanntlich bildet *Pilobolus microsporus* keine Sporangien im Dunkeln;¹⁾ trotzdem findet die Tropfenausscheidung auch an den enorm ausgestreckten sporogenen Fäden mit gleicher Energie wie im Licht statt. Wenn also der Einfluß zerstreuten Lichtes auf die Wassersekretion nicht beobachtet werden konnte, so gilt das nicht für das direkte Sonnenlicht, dessen Wirkung aus dem folgenden Versuche zu ersehen ist:

Um 8 Uhr morgens wurden gleichzeitig 4 Pilzräschen, gut begossen, mittels kleiner Glasglöckchen, von denen 2 mit Zinnfolie verdunkelt waren, mit nassem Fließpapier an den Wänden überdeckt und an das direkte Sonnenlicht gebracht. Nach Verlauf von 2 Stunden wurden von den 46 verdunkelten Sporangienträgern 28 Pipettenteilungen Flüssigkeit gesammelt, während an den belichteten Sporangienträgern kein Tropfen aufgetreten war. Danach wurden die belichteten Pilzräschen verdunkelt und die verdunkelten ins Sonnenlicht gebracht. Wie zu erwarten war, wurden nach 2 Stunden von den jetzt verdunkelten 40 Sporangienträgern 15 Pipettenteilungen Flüssigkeit gesammelt, während die belichteten trocken geblieben waren.²⁾

Der Einfluß direkten Sonnenlichts auf die Wasserausscheidung bei *Pilobolus* erwies sich also dem Einfluß kleiner Mengen von Chloroform und Äther identisch.

g) Einfluß des Zellenalters. Früher wurde schon erwähnt, daß die Wasserausscheidung hauptsächlich an der Spitze des sporogenen Fadens stattfindet, während sie an der ganzen Strecke desselben anfangs fehlt. Mit dem weiteren Wachstum des Fadens beginnt aber das Tropfenaufreten auch hier und verstärkt sich allmählich, bis die Wasserausscheidung einen konstanten Wert erreicht. 3—5 Stunden vor dem Platzen der Kolumella und dem Fortschnellen der Sporen vermindert sich aber die Wasserausscheidung an den reifen Sporangienträgern

¹⁾ Brefeld, Über Schimmelpilze. H. 4, p. 76 u. H. 8, p. 275.

²⁾ Später wurde die Verdunkelung mittels eines berußten Glasglöckchens erzielt und das Versuchsergebnis blieb dem eben beschriebenen gleich.

nach und nach, um bald aufzuhören. Der Zellenturgor¹⁾ ändert sich, wie meine Untersuchung zeigte, dabei fast gar nicht; das Aufhören der Wasserabsonderung bei der Sporangienreife kann demnach nur auf die Veränderung der inneren Verhältnisse (Konstellationen) in der Zelle zurückgeführt werden.

3. Die Anwendung der in der Literatur vorhandenen Hypothesen zur Erklärung der Wasserausscheidung bei *Pilobolus*.

Aus den im letzten Kapitel beschriebenen Tatsachen ersieht man, daß sich der Einfluß von verschiedenen äußeren Einwirkungen auf die Wassersekretion bei *Pilobolus* einerseits und das Bluten höherer Pflanzen andererseits sehr ähnlich äußert. Beide Sekretionen wachsen beispielsweise beträchtlich mit der Temperatur: so ist die Wasserausscheidungsenergie von *Pilobolus* bei 38° C. Smal so groß, als die bei 8°; das ganz gleiche Verhältnis wurde auch von Wieler²⁾ für die Blutungsenergie von *Vitis* bei 8° und 38—40° C. gefunden. Chloroform unterdrückt die Blutung sowie auch die Tropfenausscheidung bei *Pilobolus*, während diese beiden Erscheinungen durch manche Gifte (z. B. Coffein) verstärkt werden. Bekanntlich hört das Bluten höherer Pflanzen nach dem Übertragen der Wurzel in die Salzlösungen auf: dieselbe Erscheinung wurde von mir auch für die Sekretion bei *Pilobolus* konstatiert.

Die beobachtete Ähnlichkeit des Einflusses der äußeren Einwirkungen auf die beiden Sekretionen veranlaßt uns, auch auf die Ähnlichkeit der Ursachen derselben zu schließen und bei der Erklärung des Mechanismus der Wasserausscheidung bei *Pilobolus* zunächst die Gültigkeit der schon früher zur Erklärung des Blutens vorgeschlagenen Hypothesen, die ja eigentlich nur den kontinuierlichen einseitigen Wasserstrom durch eine lebendige Zelle erläutern, zu prüfen.

Von Anfang an sehen wir uns genötigt, auf die Erklärung der Wassersekretion bei *Pilobolus* mit Hilfe der schon in der Einleitung erwähnten Hypothese Godlewski's zu verzichten, weil dieselbe einerseits eine ruckweise Tropfenausscheidung und andererseits ein periodisches Zusammenziehen des Plasm Schlauchs verlangt, was bei *Pilobolus* nie von mir beobachtet wurde. Die Wasserausscheidung findet hier, wie wir wissen, ganz ununterbrochen und regelmäßig statt.

Wir wenden uns also der Betrachtung der Pfefferschen Hypothesen zu³⁾:

Eine dieser Hypothesen, Schema III, die eine ungleiche Verteilung der osmotischen Stoffe in der Zellwand, und zwar die Anhäufung derselben in demjenigen Teil der Zellhaut, von welchem aus die Wasserausscheidung stattfindet, wurde, wie

1) Durch Plasmolyse gemessen.

2) l. c. p. 61.

3) Osmotische Untersuchungen. 1877 p. 223 u. folg.

schon erwähnt,¹⁾ von Wilson zur Erklärung der Sekretion bei *Pilobolus* angewandt. Doch konnte man schon aus der mikroskopischen Beobachtung der Erscheinung schließen, daß die Erläuterung Wilson's nicht zutreffen kann. Die Zeit des Herauwachsens der neuen Tropfen bleibt, wie wir wissen, an einer bestimmten Stelle der Sporangienträger ganz konstant. Wenn das Tropfenaufreten durch osmotisches Wasseranziehen der auf der Zelloberfläche sich befindenden Stoffe bedingt wäre, so wären dieselben schon mit den ersten abgesogenen Tropfen zum größten Teil entfernt und würden neu auftretende Tropfen von gleichem Volumen durch den Überrest der Stoffe nicht in der gleichen Zeitdauer angezogen werden können.

Um die Unrichtigkeit der Annahme Wilson's zu beweisen, sollte man jedoch eine Wiederholung des Versuches dieses Forschers unternehmen; derselbe wurde von mir, allerdings in einer etwas modifizierten Form, ausgeführt, da sogar laut Wilson's eigener Angabe die Wasserausscheidung nach dem Abwaschen der Sporangienträger mittels eines Pinsels nicht immer aufhörte.

Die reifen Sporangienträger von *Pilobolus* werden beim Eintauchen in Wasser sehr leicht verletzt, weil sie sich beim Herausnehmen aus demselben biegen und am Substrat kleben. Deshalb wurde in meinen Versuchen nasses Fießpapier vorsichtig zwischen die Sporangienträger gelegt und dasselbe nach dem Herausnehmen der Pilzrasen aus dem Wasser mit einer Pinzette wieder entfernt. Um eine vollständige Berührung der Sporangienträger mit Wasser zu erzielen, wurden die beim Eintauchen an derselben sitzen bleibenden Luftbläschen stets mit einem Pinsel herausgetrieben. Nach dem Einbringen in feuchte Luft setzten die derart ausgewaschenen Sporangienträger die Wasserausscheidung wie vorher fort. Es sei jedoch darauf aufmerksam gemacht, daß der Versuch nur mit jüngeren Sporangienträgern spätestens 3—5 Stunden vor dem Platzen der Kolumella und dem Fortschmelzen der Sporen ausgeführt werden muß, weil die Wasserausscheidung, wie erwähnt, mit der Reife der Sporangienträger nach und nach aufhört und das Versuchsergebnis infolge dessen mißdeutet werden kann.

Die Beobachtungen der Tropfenbildung unter dem Mikroskope stimmen bei *Pilobolus* also mit dem Resultat des eben beschriebenen Versuches vorzüglich überein. Daß sie aber mit den Angaben Wilson's im Widerspruch stehen, wird durch sein Versuchsverfahren erklärt. Derselbe wusch die Sporangienträger des Pilzes mittels eines Pinsels, wobei auch eine sehr dünne Fettschicht auf der Oberfläche derselben soweit entfernt wurde, daß das aufs neue ausgeschiedene Wasser nicht in Form von Kugeltropfen auftrat, sondern sofort niederfloß und sich dadurch der Beobachtung entzog. Daß sich die Wasserausscheidung auch in diesem Falle fortsetzt, kann

man am leichtesten durch Lackmuspapier feststellen, da das Sekret alkalisch reagiert.

Wenn auch die obigen Beobachtungen das Fehlen eines wasseranziehenden Stoffes auf der Oberfläche der Sporangienträger beweisen, so könnte man doch vielleicht denken, daß ein Vorrat desselben in den Zellwänden in solcher Menge vorhanden sei, daß er beim Eintauchen der Pilzrasen in Wasser nicht ganz gelöst wird, oder daß osmotisch wirkende Stoffe durch die Tätigkeit des Protoplasmas aufs neue gebildet werden.

Die angeführten Einwendungen werden aber durch die chemische Analyse der sich ausscheidenden Flüssigkeit und des Zellsafts nicht bestätigt. Es erwies sich, daß die erstere 0,5% an mineralischen Salzen in Lösung enthält, und daß ihr im Gegensatz zu dem Zellsaft organische Verbindungen gänzlich fehlen.¹⁾

Wäre in der Zellwand ein größerer Vorrat der anorganischen, wasseranziehenden Stoffe vorhanden, so könnte er nur auf diosmotischem Wege hierher gelangt und nicht aus der Wandsubstanz selbst in der Weise entstanden sein, wie es beispielsweise von manchen Forschern in den Nektarien angenommen wird. Demnach könnte auch der vorausgesetzte Vorrat nur in der Menge vorhanden sein, die in der die Zellwände imbibierten Lösung von der Konzentration des Zellsafts enthalten ist,²⁾ und würde derselbe schon durch die ersten ausgeschiedenen Tropfen herausgewaschen werden. Was nun die Tätigkeit des Protoplasmas anbelangt, so kann sie aus der Zellwandsubstanz nur organische Stoffe entstehen lassen.

Wir können also für bewiesen halten, daß die wasseraustreibende Kraft nicht von der Oberfläche der Sporangienträger von *Pilobolus*, sondern vom Innern der Zellen wirkt. Daß aber das ausgeschiedene Wasser nicht bei der Verdichtung vom Plasma während der Sporenbildung entsteht (Brefeld), erhellt schon daraus, daß die ausgiebigste Wasserabsonderung an den Sporangienträgern stattfindet, und daß dagegen dieselbe an den Sporangien, also den Stellen der Plasmaverdichtung, bei der Sporenreife, nur gering ist, oder vollständig fehlt.

Das zweite Schema Pfeffer's verlangt bekanntlich eine ungleiche Verteilung der osmotisch wirkenden Stoffe im Plasma.

1) Die aus den Sporangienträgern von *Pilobolus longipes* ausgepreßte trübe Flüssigkeit wurde bei 60° C. eingetrocknet. Der Rückstand wurde mit kaltem Wasser behandelt, wobei nur zwei Drittel desselben in Lösung ging. Der lösliche Teil bestand aus 34,8% organischen Substanzen (Kohlhydrate fehlten), 20,5% K₂O und Na₂O (hauptsächlich K₂O), Al₂O₃ und Fe₂O₃ 19,3%, SO₃ 1,5%, P₂O₅ 14,5%, Cl 4,2%, CO₂ 1,4% und schließlich unbedeutenden Mengen von SiO₂. Insgesamt enthielt der Zellsaft 1,2% unlösliche und 2,9% lösliche Substanzen. Die qualitative Zusammensetzung der ausscheidenden Flüssigkeit ist, mit Ausnahme von organischen Stoffen, derjenigen des Zellsafts ganz gleich. Die alkalische Reaktion wird durch K₂CO₃ bedingt.

2) Da die Wasserausscheidung und das Wachstum nur in der mit Wasserdampf gesättigten Luft stattfindet, ist die Verdunstung der Flüssigkeit nur sehr gering.

Der osmotische Druck ist in denjenigen Zellteilen größer, in welchen die Stoffe reichlicher angehäuft sind, und pflanzt sich nach Gesetzen der Hydrostatik nach der Seite der geringeren Anhäufung derselben fort. Von da aus wird unter dem Drucke, welcher die Differenz zwischen dem kleineren und größeren Drucke darstellt, das Wasser nach außen befördert. Um den kontinuierlichen Wasserstrom durch die Zelle zu unterhalten, muß also das Plasma stets für die Unterhaltung der Ungleichheit der Stoffverteilung Sorge tragen. Dies wird nun, nach der Meinung Wieher's.¹⁾ mit Hilfe der Sauerstoffatmung erzielt.

Die Sauerstoffatmung übt, wie wir sahen, keinen Einfluß auf die Wasserausscheidung bei *Pilobolus*. Doch könnte man deswegen nicht auf die Unbrauchbarkeit der Erklärung dieses Vorgangs nach dem zweiten Schema Pfeffer's schließen, weil die erforderliche Kraft auch von der intramolekularen Atmung geliefert werden könnte. Ganz unbegreiflich vom Standpunkt der betrachteten Hypothese aus ist dagegen das Aufhören der Sekretion während der Chloroform- und Äthernarkose, welche bekanntlich eine Verstärkung der Atmung bewirkt.²⁾ Andererseits gehört, wie wir wissen, die Hauptmenge der osmotischen Stoffe im Zellsaft der Sporangienträger zu den anorganischen Stoffen, und ist die ständige Neubildung derselben aus der Plasmasubstanz mit Hilfe der Atmung unmöglich.

Setzen wir nun voraus, daß der Wasserstrom durch die Zelle gerade von dem organischen, also kleineren Teile der Stoffe unterhalten wird,³⁾ die an einer beliebigen Stelle des Plasmas angehäuft und neu gebildet werden. Da die Hypothese die Fortpflanzung des Druckes durch die Zelle verlangt, muß sie auch die Diffusion der wirkenden Stoffe nach der Seite des kleineren Gehalts derselben im Plasma und Zellsaft voraussetzen. Die Konzentration des letzteren würde sich also immer vergrößern, während die Menge des ersteren immer geringer werden müßte. Die Untersuchung zeigte dagegen, daß die Konzentration des Zellsafts der Sporangienträger mit dem fortschreitenden Wachstum immer herabgesetzt wird. So werden beispielsweise die jungen sporogenen Fäden von *Pilobolus Kleinii* bei einem Gehalt von 3,7 % Salpeter in der plasmolysierenden Lösung plasmolysiert, während die reifen Sporangienträger schon bei 2,3 % die Plasmolyse erfahren. Andererseits würde man kaum voraussetzen können, daß das sich immer mehr erschöpfende Plasma stets größere Mengen von osmotischen Stoffen produzieren könnte.

Wir kommen also zum Schlusse, daß weder das dritte noch das zweite Schema Pfeffer's zur Erklärung der Wasserausscheidung bei *Pilobolus* taugt.

¹⁾ l. c. p. 164 u. folg.

²⁾ Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. I. 1897. p. 575.

³⁾ Diese Stoffe können nun, da sie ein großes Molekül haben, das, wie wir wissen, durch die Plasmahaut nicht diffundieren kann, einen kleinen osmotischen Druck ausüben.

Wenden wir uns jetzt zur Betrachtung des ersten Schema Pfeffers, das bekanntlich eine ungleiche Permeabilität der Plasmahaut, und zwar eine solche für gelöste Stoffe verlangt, weil der Unterschied in dem osmotischen Drucke zweier Membranen nur durch ihre verschiedenen Durchlässigkeiten für osmotische Stoffe bedingt wird.¹⁾ Die Möglichkeit der Anwendung dieses Schemas zur Erklärung der Sekretion bei *Pilobolus* würde man für bewiesen halten können, wenn es gelänge, auf experimentellem Wege zu zeigen, daß die unteren wasseraufsaugenden Teile der Sporangienträger einen größeren osmotischen Druck entwickeln können, als die oberen wasserausscheidenden Teile derselben.²⁾ Glücklicherweise haben wir es mit einer so großen Zelle zu tun, daß sich in der Tat ein Versuch in erwähnter Beziehung ausführen läßt. Wir lassen einfach die beiden Teile der Sporangienträger um die Höhe des von ihnen entwickelten Druckes in der Zelle wetteifern. Der folgende Versuch wird uns zeigen, daß die Beurteilung der Druckhöhe in der Zelle gemäß der Breite der oberen Erweiterungen der Sporangienträger erfolgen kann.

Um 9 Uhr abends wurden mehrere mit sporogenen Fäden bewachsene Pilzräschen auf Zuckerlösungen (in größeren mit Glasperlen gefüllten Gefäßen) von 18 %, 9 %, 4,5 %, sowie auch auf Wasser übertragen. Am nächsten Morgen wurde die Breite der oberen Erweiterungen der herangewachsenen Sporangienträger unter schwacher Vergrößerung mit dem Okularmikrometer gemessen.

Es erwies sich, daß diese Breite an den Sporangienträgern, die sich auf dem Wasser befanden, zwischen 42 und 56 Teilungen des Okularmikrometers schwankte und durchschnittlich (aus 50 Messungen) 49 betrug, während dieselbe an den Sporangienträgern, welche auf 4,5 %, 9 % und 18 % Zuckerlösungen gewachsen waren, folgerecht in Durchschnittszahlen 38, 29 und 14 Mikrometerteilungen betrug. Da Zucker jedenfalls nicht giftig ist (die Sporangienträger waren auch in meinem Versuche gewöhnlich von normaler Länge und trugen gut entwickelte Sporangien mit reifen Sporen), müssen wir die Ungleichheit in der Breite der oberen Erweiterungen auf die Verschiedenheit im osmotischen Drucke in der Zelle zurückführen.³⁾ Umgekehrt kann also diese Breite uns zur Charakteristik der Druckhöhe in der Zelle dienen.

Die Abschätzung der Druckhöhen, welche durch die wasseraufsaugenden resp. ausscheidenden Teile

1) Pfeffer, Physiologische Untersuchungen. 1872. p. 303.

Osmotische Untersuchungen. 1877. p. 228. S. auch Oswalds Lehrbuch.

2) Wir dürfen auch vor dem Beginn der Sekretion von einem osmotischen Drucke der oberen Teile der Plasmahaut reden, denn der Plasmanschlauch ist allseits von der mit Wasser durchtränkten Zellwand umgeben.

3) Die Konzentration des Zellsafts war in allen Sporangienträgern annähernd gleich und nach dem Übertragen aufs Wasser schollen die oberen Erweiterungen in einigen Stunden auf.

der Plasmahaut entwickelt werden. Versuch I. Nachdem die dünne Fettschicht auf der Oberfläche der sporogenen Fäden durch Waschen und Reiben mittels eines Pinsels soweit entfernt worden war, daß sich dieselbe leicht mit Wasser benetzen ließ, wurden die Fäden insgesamt mit den unteren Erweiterungen vom übrigen Mycel abgeschnitten und von klebenden Substratteilchen durch Waschen befreit. Eine Hälfte der auf die beschriebene Weise behandelten sporogenen Fäden wurde mit den oberen, also normal in die Luft ragenden Teilen, ins Wasser getaucht und derart mit Fließpapier befestigt, daß die unteren Erweiterungen über die Flüssigkeitsoberfläche herausragten. Die andere Hälfte der Sporangienträger wurde mit den unteren Erweiterungen ins Wasser getaucht, während die Fäden in der Luft blieben. Nach Verlauf von 12—15 Stunden (gewöhnlich am nächsten Morgen) wurde die Breite der oberen Erweiterungen der Sporangienträger (die Sporangien und Sporen waren überall gut entwickelt) gemessen. Es erwies sich, daß dieselbe an den Sporangienträgern, welche mit den unteren Erweiterungen ins Wasser getaucht waren, normalerweise durchschnittlich 46 Mikrometerteilungen betrug, während die Breite der sich unter dem Wasser befindenden Sporangienträger nur 9—15 war.

Da die Sauerstoffatmung keinen Einfluß auf das Wachstum der Sporangienträger ausübt (siehe oben), würde man die anormal kleine Breite der oberen Erweiterungen von den unter Wasser gewachsenen Sporangienträgern nicht auf den Sauerstoffmangel zurückführen können. Da weiter der Versuch auch dann gelingt, wenn dieselben nicht ungekippt, sondern in normaler Stellung an den Fäden zwischen nassem Fließpapier befestigt werden, kann auch der Geotropismus bei der Beurteilung des Versuches nicht berücksichtigt werden.

Wir sehen uns also genötigt, aus dem beschriebenen Versuche den Schluß zu ziehen, daß die Plasmahaut der unteren wasseraufsaugenden Erweiterungen der Sporangienträger einen viel größeren osmotischen Druck in der Zelle entwickeln kann, als die Plasmahaut der oberen wasserausscheidenden Teile derselben.

Versuch II. Die reifen Sporangienträger, welche in derselben, wie in dem vorigen Versuche beschriebenen Weise präpariert waren, wurden an ihren oberen Erweiterungen und Fäden mit nassem Fließpapier derart befestigt, daß die unteren Erweiterungen frei blieben, und sodann der plötzlichen Einwirkung von Chloroformdämpfen ausgesetzt (siehe Seite 417). Trotz der langandauernden Einwirkung der Dämpfe aber traten an den unteren Erweiterungen keine Wassertropfen auf. Die Untersuchung zeigte dagegen, daß sich das Zellenvolumen um ein Drittel verkleinerte, welcher Umstand darauf hinweist, daß das unter der Einwirkung von Chloroform verstärkte Wasseraustrreten durch die oberen Teile der Sporangienträger erfolgt war. Die letzteren setzen also der Saftfiltration einen kleineren Widerstand

entgegen, als die unteren Erweiterungen und können demnach nur einen kleineren Druck in der Zelle zurückhalten.

Die Resultate der eben angeführten Versuche zeigen, daß an den Sporangienträgern von *Pilobolus* die Forderungen des Pfefferschen Schema I erfüllt sind: Die Plasmahaut der oberen Erweiterungen und Fäden kann einen kleineren Druck in der Zelle schaffen als derjenige der unteren Erweiterungen. Die Wasserausscheidung bei *Pilobolus* würde also nach den physikalisch-chemischen Gesetzen befriedigend erklärt werden können, wenn die Tatsachen, welche bei der Untersuchung der äußeren Einwirkung auf die Sekretion gefunden waren, auch nach dem Schema I erläutert wären.

Bevor wir aber zur physikalisch-chemischen Erklärung dieser Tatsachen schreiten, müssen wir eine nähere Abhängigkeit der Wasserausscheidungsenergie (nach dem Schema I) von den Größen, welche eine Veränderung unter den äußeren Einwirkungen erfahren können, klar zu legen versuchen. Inbezug auf die Einwirkung der Temperatur sind diese Größen: Osmotischer Druck und Permeabilität der Membranen.

4. Die Wasserausscheidungsenergie nach dem ersten Schema Pfeffer's.

Wenden wir uns zuerst einer theoretischen Betrachtung des Schemas zu, indem wir uns ein mit einer Lösung von der Konzentration C gefülltes und mit zwei semipermeablen Membranen beiderseits verschlossenes Rohr in Wasser getaucht vorstellen.

Setzen wir nun voraus, daß die eine Membran A einen kleineren osmotischen Druck als die andere Membran B entwickeln kann, und bezeichnen wir die entsprechenden Druckgrößen durch P_A und P_B . Wenn der Druck im Rohre bis zu P_A gestiegen ist, so wird jede neue Steigerung des Druckes das Zurückpressen des Wassers durch die Membran A bedingen. Da aber die Membran B noch bei dieser Druckhöhe saugt, so wird die Wasserausscheidung seitens der Membran A so lange erfolgen, bis im Gefäße noch osmotische Stoffe vorhanden sind (infolge der Exosmose wird die Menge derselben fortdauernd geringer).

Nach dem Austreten der ersten Tropfen aus der Membran A kann der Druck im Rohre steigen (wenn das Saugen schneller als die Ausscheidung erfolgt), erreicht aber nie die Größe P_B . Der stationäre Wasserstrom durch das Rohr wird dann erreicht, wenn die in der Zeiteinheit ein- und austretenden Wasservolumina gleich groß werden. Wenn wir vorläufig annehmen, daß Konzentration und Volum der Lösung im Rohre konstant sind, so muß auch der innere Druck in demselben im stationären Zustand unverändert bleiben. Dieser konstante Druck, den wir durch P_x bezeichnen, ist also größer als P_A (oder demselben gleich) und kleiner als P_B .

Da in unserem Rohre, oder anders gesagt, in der Zelle die Membran A den Druck P_A zurückzuhalten imstande ist, kann die Wasserausscheidung seitens dieser Membran als eine Filtration unter dem Druck $P_x - P_A$ angesehen werden. Da weiter die Membran B den osmotischen Druck P_B in der Zelle entwickeln kann, kann auch das Saugen des Wassers von außen durch die Membran B als eine Filtration, aber in negativer Richtung, also in die Zelle, unter dem Drucke $P_B - P_x$ angesehen werden.

Pfeffer¹⁾ hat durch mehrfache Versuche die Proportionalität zwischen der in der Zeiteinheit filtrierenden Wassermenge und dem Drucke, unter dem die Filtration durch die Ferrocyankupfermembran vor sich geht, bewiesen. Bezeichnen wir die Geschwindigkeiten der Wasserausscheidung und -Aufsaugung entsprechend durch v u. w , so ist $v = a(P_x - P_A)(I)$ u. $w = b(P_B - P_x)^2(Ia)$, wo a und b die entsprechenden Koeffizienten der Proportionalität sind. Da aber diese Geschwindigkeiten im stationären Zustande gleich sind, haben wir:

$$a(P_x - P_A) = b(P_B - P_x), \text{ woraus sich} \\ (II) \dots P_x = \frac{a \cdot P_A + b \cdot P_B}{a + b} \text{ ergibt.}$$

Setzen wir $a = b$, so ist

$$(III) \dots P_x = \frac{P_A + P_B}{2}$$

Im einfachsten Falle ergibt sich also der Druck in der Zelle als Mittelgröße zwischen dem osmotischen Drucke der Membran A und demselben der Membran B.

Indem wir in (I) P_x durch dessen Wert aus II ersetzen, haben wir:

$$(IV) \dots v = \frac{a \cdot b}{a + b} (P_B - P_A).$$

Wenden wir nun uns zur Klarlegung der Abhängigkeit des osmotischen Druckes von der Permeabilität der Membran zu.

Die theoretisch berechneten (nach Arrhenius) und experimentell von Pfeffer gefundenen Größen des osmotischen Druckes vergleichend, zeigte Tammann,³⁾ daß dieselben in einem

1) Osmotische Untersuchungen. S. 419.

2) Die Richtigkeit dieser beiden Formeln kann auch mathematisch bewiesen werden, worüber ich schon vor einem Jahre berichtet habe (Zeitschrift für physikalische Chemie. VLVIII. 4. S. 596). An dieser Stelle möchte ich einen Druckfehler, der in jenem Aufsatz erfolgt war, korrigieren. Auf der Seite 597 bedeutet m die Masse der durch die Membran filtrierenden Wassermenge, also die ganze Masse, die in der Zelle enthalten ist, und nicht die Flüssigkeitsmenge, welche durch die Membran in der Zeiteinheit hindurchgeht.

3) Zeitschrift für physikalische Chemie. 1892. S. 99.

bestimmten Verhältnis stehen. Es erwies sich zwar, daß die Größe $\frac{p-p_b^1)}{2p}$ annähernd konstant ist²⁾ (p ist der Druck nach Arrhenius und p_b der Druck nach Pfeffer). Andererseits ist diese Größe dem Verhältnis der Grammmolekülzahlen des durch die Außenwand getretenen und an der Innenwand bleibenden Stoffes $\frac{\gamma}{n_v}$ gleich:

$$(V) \dots \frac{p-p_b}{2p} = \frac{\gamma}{n_v} \text{ (s. seine Tabelle S. 441).}$$

Die Versuche Tammann's zeigten auch, daß die Menge des durch die Ferrocyankupfermembran durchgetretenen Stoffes der Konzentration der Lösung, von welcher aus die Exosmose vor sich geht, proportional ist.

Aus allem Mitgeteilten schließt Tammann, daß die Nichtübereinstimmung der gemessenen Drucke (Pfeffer) mit den berechneten (Arrhenius) durch die Permeabilität der Ferrocyankupfermembran für Salze bedingt wird. Je größer die Permeabilität der Membran ist, desto kleiner wird der osmotische Druck gefunden werden. In der Tat haben wir aus (V):

$$p = p \left(1 - \frac{2\gamma}{n_v}\right) \dots (VI).$$

Der Einfachheit wegen bezeichnen wir das Verhältnis $\frac{2\gamma}{n_v}$, in welchem γ mit der Permeabilität der Membran wächst und n_v bei konstanter Konzentration in der Zelle unverändert bleibt, durch μ , und nennen wir es im weiteren kurz die Permeabilität der Membran.³⁾

Wir schreiben also:

$$p_b = p(1 - \mu).$$

Wenn wir nun die Permeabilitäten der Membranen A und B entsprechend durch μ_1 und μ_2 bezeichnen, so haben wir:

$$P_A = p(1 - \mu_1) \text{ und } P_B = p(1 - \mu_2) \text{ oder:}$$

$$(VII) \dots P_A = RCT(1 - \mu_1) \text{ und } P_B = RCT(1 - \mu_2), \dots (VIII).$$

(C = die Konzentration der Lösung in der Zelle, T = die absolute Temperatur, R = eine Konstante. μ_1 und μ_2 hängen, wie gesagt, nicht von der Konzentration der Lösung ab.)

1) In der Abhandlung Tammann's ist hier ein Druckfehler erfolgt.

2) Hängt also nicht von der Konzentration der Lösung ab.

3) In meiner oben zitierten Abhandlung wurde mit der Permeabilität der Membran das Verhältnis der durch die Flächeneinheit der Membran in der Zeiteinheit exosmierenden Stoffmenge (in g) zu der Konzentration der Lösung, von welcher aus die Exosmose stattfindet, bezeichnet $\left(\frac{p}{c}\right)$. Dieses

Verhältnis ist offenbar dem Quotient $\frac{2\gamma}{n_v}$ proportional. In der Abhandlung wurde unter anderem auch darauf hingewiesen, daß die von Tammann aufgestellte Abhängigkeit der experimentell gefundenen Drucke von der Permeabilität der Membranen auch mathematisch vorausgesagt werden kann.

Indem wir in (IV) schließlich P_A und P_B durch deren Werte aus (VII) und (VIII) ersetzen, haben wir für jedes beliebige Moment:

$$(IX) \dots v = \frac{ab}{a+b} CTR (\mu_1 - \mu_2)$$

Die erhaltene Formel IX zeigt die Abhängigkeit der Wasserausscheidungsenergie (nach dem ersten Schema Pfeffer's) von der Konzentration der Lösung in der Zelle, von der Temperatur und den Permeabilitäten der beiden Membranen für gelöste Stoffe, sowie auch für Wasser bei der Filtration, weil die Konstanten a und b mit der Permeabilität für Wasser wachsen.

Diese Formel kann, wenn auch nur qualitativ, zur Wasserausscheidung bei *Pilobolus* angewandt werden, indem man die Plasmahaut der aufsaugenden und ausscheidenden Teile der Sporangienträger als die Membranen B und A des theoretischen Schemas betrachtet.

Früher wurde schon darüber berichtet, daß die Wasserausscheidung bei *Pilobolus* tropfenweise von bestimmten Stellen der Oberfläche der Sporangienträger erfolgt. An diesen Stellen, deren Zahl sich bis zu 100 steigern kann, ist demnach die Plasmahaut für die im Zellsaft gelösten Stoffe besonders permeabel. Wenden wir uns jetzt mit Hilfe der erhaltenen Formel zur Erklärung der Tatsachen, die bei der Untersuchung der Einwirkung von verschiedenen Einflüssen auf die Wasserausscheidungsenergie gefunden werden, zu:

5. Die Erklärung der Einwirkung der äußeren und inneren Einflüsse auf die Sekretion.

a) Einfluß von Salzlösungen. Nach der Übertragung der Pilzrasen auf die Salz- resp. Zuckerlösungen berühren sich die wasseraufsaugenden Teile der Sporangienträger mit denselben, wobei der osmotische Druck P_B um die Größe $C_B TR (1 - \mu_3)$ vermindert wird. Hier sind C_B die Konzentration der äußeren Lösung, T die absolute Temperatur, μ_3 die Permeabilität der Plasmahaut der unteren Erweiterungen für den in der Außenflüssigkeit gelösten Stoff. Die Wasserausscheidungsenergie wird also auf folgende Weise ausgedrückt werden:

$$v = \frac{a}{a+b} \frac{b}{a+b} TR [C (\mu_1 - \mu_2) - C_B (1 - \mu_3)] \dots (X).$$

Je größer die Konzentration C_B der äußeren Lösung ist, desto kleiner ist die Wasserausscheidungsenergie. Bei $C (\mu_1 - \mu_2) = C_B (1 - \mu_3)$ hört die Wasserausscheidung schließlich auf. In meinen Versuchen kommt das bei einem Gehalt von 1% NaCl in der Außenlösung, also bei der Konzentration, die etwa isosmotisch mit der Konzentration des Zellsafts ist,¹⁾ zustande.

¹⁾ Die Plasmolyse beginnt eigentlich bei 1,4% NaCl, zugleich vermindert sich aber das Zellenvolumen fast um die Hälfte (siehe unten).

Mit der Verminderung des Druckes P_B wird auch der Druck in der Zelle und demnach auch der Zellenturgor herabgesetzt (siehe Formel II). Das Aufhören der Wasserausscheidung ist hier also mit der Verminderung des Zellenturgors verbunden.

Bei der Beschreibung der Versuche wurde schon erwähnt, daß sich der Pilz an die Salzlösungen sehr leicht akkommodiert, indem das Salz in die Zelle endosmiert. Die Eigenschaft der Sporangienträger, ihren inneren Druck auf Kosten des Salzes zu erhöhen, kann zum Beweis der Richtigkeit der Formel IX in bezug auf die Verstärkung der Wasserausscheidungsenergie mit der Vergrößerung der Konzentration des Zellsafts nutzbar gemacht werden.

Abends wurden einige mit sporogenen Fäden bewachsene Pilzräschen auf eine 2% NaCl-Lösung (in eine Schale, die mit Glasperlen gefüllt war) gebracht. Während nun am nächsten Morgen sich ein Teil der Fäden zu reifen Sporangienträgern mit Sporangien und oberen Erweiterungen entwickelt hatte, trug der andere dagegen keine oberen Erweiterungen und der dritte schließlich gar keine Sporangien.

Die Plasmolyse der Sporangienträger begann bei einem Gehalt von 28–29% Rohrzucker in der plasmolierenden Lösung (= 3,5% NaCl); die Konzentration des Zellsafts wurde also während der Nacht um $2\frac{1}{2}$ mal erhöht.

Nach dem Übertragen der Räschen von der Salzlösung auf Wasser konnte man zweierlei Erscheinungen beobachten. Die Fäden, welche noch keine Sporangien trugen und Wasser an den Spitzen ausschieden, resp. die Sporangienträger mit den entwickelten Sporangien, die noch nicht ganz reif waren und ihre Sporen erst in 6–8 Stunden hätten fortschleudern können, begannen sofort nach dem Übertragen auf Wasser eine verstärkte Sekretion. So wurden nach einer Stunde von 10 Sporangienträgern 12 Pipettenteilungen Wasser (siehe oben) gesammelt, während die normal (also auf Wasser) gewachsenen Sporangienträger derselben Art durchschnittlich 4 Teilungen pro Stunde ausschieden.

Anders verhielten sich die reifen Sporangienträger kurz vor dem Sporenschleudern, als die Wasserausscheidung, wie schon früher erwähnt, stark herabgesetzt wurde und sogar ganz aufhörte. An solchen Sporangienträgern wird nach dem Übertragen des Pilzes auf Wasser die Sekretion nicht verstärkt. Nach Verlauf von 1–5 Minuten platzen dagegen die Sporangienträger, indem Ritzen an den oberen Erweiterungen oder an der Kolumella entstehen und der Zellinhalt mit einem Knall herausgeschleudert wird. Infolge der Unmöglichkeit des Wasserauspressens oder der Zellhautausdehnung erreicht also der innere Druck in der Zelle seine Grenzhöhe, und es erfolgt das Platzen der Zellwand.

Das Resultat des letzteren Versuches zeigt uns also, daß die Ursache des kurz vor dem Sporenschleudern erfolgenden Auf-

hörens der Sekretion nicht von der Verminderung des inneren Drucks herrührt.

b) Einfluß der Temperatur. Die Versuche van Rysselberghe's¹⁾ zeigten bekanntlich, daß die Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe, sowie auch für Wasser mit der Temperatur zunimmt, und zwar für verschiedene Stoffe und verschiedene Plasmahäute in annähernd gleicher Weise. Demnach wachsen in der Formel IX (Seite 428) die Größen a , b , μ_1 und μ_2 mit der Temperatur annähernd gleich. Wenn diese Größen sich bei einer Temperaturerhöhung um n mal vergrößert haben, so wird also die Wasserausscheidungsenergie folgendermaßen ausgedrückt:

$$n^2 \frac{ab}{a+b} \text{CTR}(\mu_1 - \mu_2).$$

Die Sekretionsgeschwindigkeit wächst also viel schneller als die absolute Temperatur T und schneller als die Permeabilität der Plasmahaut. Wie wir wissen, ist das auch in der Tat der Fall. Eine quantitative Übereinstimmung würde man aber von vornherein nicht erwarten können, weil die Formel IX nur einen annähernden Wert liefert, indem hier beispielsweise Dissoziations- resp. Kapazitätskonstanten u. a. ausgelassen sind.

Die erwartete Abhängigkeit der Wasserausscheidungsenergie von der Temperatur wird durch die Kurve (Fig. 1), welche auf Grund der Tabelle I des Beleges gezeichnet ist, dargestellt.²⁾

Die schon früher (Seite 418) betonte Tatsache, daß im Gegensatz zur Einwirkung der Salzlösungen die Temperaturerhöhung eine gleichzeitige Herabsetzung des Zellurgors und Verstärkung der Sekretion bewirkt, wird durch den Ausdruck des inneren Zelldrucks erklärt. In der Tat vermindert sich dieser Druck P_x , wie aus den Formeln II, VII und VIII zu ersehen ist, auch mit der Temperaturerhöhung nicht unbeträchtlich, wenn die Permeabilitäten der Plasmahaut μ_1 und μ_2 groß genug sind. Daß aber die Permeabilität der wasserausscheidenden Teile der Plasmahaut sehr groß ist, zeigt schon die Konzentration der sich ausscheidenden Flüssigkeit, welche, wie früher (Seite 421 und die Anmerkung auf dieser Seite) erwähnt, nur 4mal verdünnter als der Zellsaft ist. Andererseits kann die Erwärmung die Permeabilitäten der ausscheidenden und aufsaugenden Teile der Plasmahaut für Wasser in ungleichem Maße beeinflussen. Wenn z. B. a schneller als b wächst, so wird bei einer gewissen Temperatur die Ge-

1) Rysselberghe, van. Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme etc. Bruxelles 1901. (Bulletins d. l'Acad. r. de Belgique No. 31901.)

2) Eine zu rasche Erhöhung der Wasserausscheidungskurve bei höheren Temperaturen wird man wahrscheinlich auf die ungleiche Veränderung der Permeabilitäten der wasserausscheidenden und -aufsaugenden Teile der Plasmahaut zurückführen müssen. Übrigens hat schon van Rysselberghe gezeigt, daß bei größerer Permeabilität eines Stoffes die Veränderung mit der Temperatur ansehnlicher ist (l. c. p.).

schwindigkeit der Wasserausscheidung größer als die der Wasseraufsaugung (siehe Formeln I und Ia auf Seite 426) sein, welcher Umstand auch eine Volumen- resp. Turgorverminderung bedingen wird.

e) Einfluß des Zellenalters. Daß das Aufhören der Sekretion kurz vor dem Sporenschleudern nicht durch die Ver-

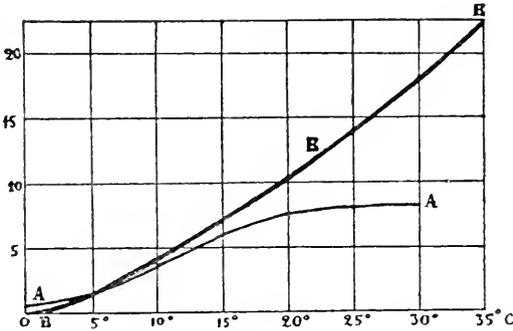


Fig. 1.

A A — Kurve, die für die Permeabilität der Plasmahaut bei verschiedenen Temperaturen von v. Rysselberghe gefunden war (l. c. p. 190, 20).

B B — Kurve der Wasserausscheidungsenergie von *Pilobolus* bei verschiedenen Temperaturen. Die Wasserausscheidungsenergie bei 3,5° C. wurde als Einheit angenommen.

minderung des inneren Drucks in den Sporangienträgern verursacht wird, wurde schon bei a) erwähnt.

Am einfachsten erklärt sich diese Tatsache meiner Meinung nach dadurch, daß kurz vor dem Sporenschleudern die Permeabilität der Plasmahaut so weit herabgesetzt wird, daß der vorhandene Zeldruck nicht mehr ausreicht, um ein bemerkbares Wasserauspressen zu bewirken. Da die Wasseraufsaugung aber noch weiter vor sich geht, erreicht der Druck seine Grenzhöhe, indem die Kolumella denselben nicht mehr aushält und das Sporenschleudern stattfindet.¹⁾ Diese Voraussetzung steht gewiß auch mit der Formel IX im Einklange, weil die Größe $(\mu_1 - \mu_2)$ mit der gleichzeitigen und relativ gleichen Verkleinerung von μ_1 und μ_2 auch vermindert wird.

d) Einfluß von anästhesierenden und giftigen Stoffen. Die Verminderung und das Aufhören der Sekretion bei *Pilobolus* während der Chloroform- und Äthernarkose können am einfachsten auch die auf eben beschriebene Weise erklärt werden. Bei

¹⁾ Die Sporangien sitzen bekanntlich vor dem Sporenschleudern nur sehr schwach auf der Kolumella (infolge der Verschleimung des unteren Ringes) und können sogar sehr leicht entfernt werden, ohne das Platzen derselben hervorzurufen.

der gleichzeitigen und relativ gleichen Verminderung von μ_1 , μ_2 , a und b wird auch die Wasserausscheidungsenergie v (Formel IX) herabgesetzt.

Da die Verkleinerung der Permeabilität der Plasmahaut bei der Sporenreife das Fortschleudern der Sporangien bewirkt, müssen wir auch eine Beschleunigung des Sporenschleuderns durch die Narkose erwarten. In der Tat ist dieses von mir durch mehrfache Versuche bestätigt, von welchen folgender angeführt sei:

Pilobolus Kleinii. Um 9 Uhr morgens, d. h. 5—7 Stunden vor dem Sporenschleudern (der Versuch wurde im Februar ausgeführt), wurden gleichzeitig einige Pilzräschen unter kleine mit feuchtem Fliesspapier beschickte Glasglocken eingeführt. Unter einige der Glocken wurde auch Chloroform resp. Äther allmählich (siehe S. 416) zugesetzt. Insgesamt wurden von 165 Sporangienträgern 70 narkotisiert. Im nachstehenden bedeutet „+“ die narkotisierten, „—“ die nichtnarkotisierten Sporangienträger.

Zeit	Zahl der Sporangienträger, welche ihre Sporen fortgeschleudert hatten.
9 U.	Anfang des Versuches.
9 U. 30 M. +	20
—	0
10 U. +	65
—	0
10 U. 30 M. +	alle
—	0
11 U. —	0

Die Narkose bewirkt also ein vorzeitiges Sporenschleudern. Die Voraussetzung, daß die Ursachen des Aufhörens der Sekretion sowohl bei der Sporenreife als auch infolge der Narkose gleich sind, wurde also bestätigt. Daß aber diese Ursachen in einer Verminderung der Permeabilität der Plasmahaut liegen, kann man nach der Methode der Bestimmung der Plasmolysegeschwindigkeit beweisen, welche uns eine Abschätzung der Permeabilität für Wasser gestattet. Leider kann aber hier nicht die Permeabilität für gelöste Stoffe geprüft werden, weil das Eindringen des Stoffes in die plasmolysierte Zelle zu viel Zeit verlangt, während welcher die Veränderung der Permeabilität der Plasmahaut von den unreifen Sporangienträgern (die der gemachten Voraussetzung nach kurz vor dem Sporenschleudern stets normal stattfindet) auch bei der Plasmolyse nicht ausgeschlossen ist.

Der folgende Versuch zeigt, daß während der Narkose eine Verminderung der Permeabilität der Plasmahaut für Wasser wirklich vorkommt:

Pilobolus Kleinii, die Plasmolyse wurde mit 20,4 % Rohrzuckerlösung ausgeführt. Temp. 18° C. 8—9 Uhr morgens.

1. Die Endfigur der Plasmolyse wurde bei 12 Sporangienträgern, die nicht narkotisiert waren, durchschnittlich während 21 Minuten erreicht.

2. Die Endfigur bei 12 Sporangienträgern, die vorher 15 Minuten lang mit Chloroformdämpfen narkotisiert waren, wurde durchschnittlich im Verlauf von 52 Minuten erreicht.

3. Die Endfigur bei 12 Sporangienträgern, die vorher 20 Minuten lang mit Ätherdämpfen narkotisiert waren, wurde durchschnittlich in 45 Minuten erreicht.

Zur Erklärung des Herabsetzens der Wasserausscheidungsenergie reichte es schon aus, die Verminderung der Permeabilität für Wasser, d. h. die Verkleinerung der Größen *a* und *b* zu konstatieren. Den Angaben van Rysselberghe's nach (l. c.) verändert sich aber die Permeabilitäten der Plasmahaut für gelöste Stoffe und Wasser unter der Einwirkung der Temperatur in analoger Weise; demnach ist auch eine Ähnlichkeit in der Einwirkung der Narkose auf die beiden Permeabilitäten sehr wahrscheinlich, welche Voraussetzung übrigens schon durch die Beobachtung Pfeffer's, daß der Turgor der Zellen in der Narkose etwas zunimmt¹⁾, bestätigt wird (der osmotische Druck in der Zelle vergrößert sich mit der Herabsetzung der Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe. — Formeln VII und VIII).

Wenden wir uns nun der Erklärung der Sekretionsverstärkung unter dem Einfluß größerer und plötzlich wirkender Mengen von Chloroform und Äther, so wie auch anderer Gifte zu.

Bekanntlich ist die Wasserausscheidung aus den Zellen unter der Einwirkung verschiedener Reize die Hauptursache der Bewegung der Blattgelenke von *Mimosa pudica* und der Staubgefäße der *Cynarae*. Pfeffer, der diese Tatsache bewiesen hat²⁾, hält die Verminderung des osmotischen Druckes infolge der Ausfällung der osmotischen Stoffe aus der Lösung für die einzig mögliche Ursache des Wasseraustretens aus den Zellen der Gelenke³⁾ und verläßt somit seine frühere Hypothese „der Verbreiterung der Intramolekularräume des Primordialschlauchs“.

Betrachten wir die Sporangienträger von *Pilobolus* während der durch die Einwirkung von Giften verstärkten Wasserausscheidung unter dem Mikroskope, so konstatieren wir auch in diesem Falle eine Verminderung des osmotischen Druckes in der Zelle: Das Volumen der Sporangienträger verkleinert sich gewöhnlich um 20—50 %. Die Plasmolyse zeigt dagegen, daß die Konzentration des Zellsaftes unverändert bleibt. Die Verminde-

¹⁾ Physiologische Untersuchungen. 1873.

²⁾ l. c.

³⁾ Osmotische Untersuchungen. 1875. S. 188 und folg.

zung des osmotischen Druckes muß also von der Vergrößerung der Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe herrühren.

Da es infolge der durch die Einwirkung der Gifte verstärkten Sekretion möglich ist, eine genügende Menge der ausgeschiedenen Flüssigkeit zu sammeln, kann man sich leicht davon überzeugen, daß die Exomose viel schneller von statten geht. In der Tat zeigt die Analyse, daß die Flüssigkeit, welche beispielsweise nach der Alkoholeinwirkung ausgeschieden ist, bis zu 1,9% an gelösten Stoffen enthält, während die Konzentration der sich normal ausscheidenden Flüssigkeit, wie früher erwähnt, 0,6% beträgt.

Durch die Beobachtung der Plasmolysegeschwindigkeit kann man weiter auch eine gleichzeitige Vergrößerung der Permeabilität der Plasmahaut für Wasser konstatieren. So wurde, z. B. die Endfigur bei der Plasmolyse der nach der Alkoholeinwirkung verstärkt sezernierten Sporangienträger in 4—5 Minuten erreicht, während die intakt gebliebenen Sporangienträger diese Figur erst in 18—25 Minuten aufwiesen.

Die Ursache der unter der Gifteinwirkung verstärkten Sekretion liegt also in der Vergrößerung der Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe sowie auch für Wasser¹⁾. Die Verstärkung der Wasserausscheidung muß hier aber Hand in Hand mit der Turgorabnahme gehen, wie es die Formeln II, VII und VIII erläutern.

e) Einfluß der Belenchtung. Wie schon früher gezeigt, ist der Einfluß des direkten Sonnenlichtes auf die Sekretion bei *Pilobolus* demselben der Chloroform und Äthernarkose gleich. Daß die Ursache des Aufhörens der Sekretion auch für diesen Fall in der Permeabilitätsverminderung der Plasmahaut liegt, erhellt aus der bekannten Tatsache des Auftretens eines verstärkten Sporenschleuderns, wenn der Pilz dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt wird.

Schluß.

Auf Grund der mitgeteilten Tatsachen kommen wir zum Schlusse, daß die Wassersekretion bei *Pilobolus* infolge der verschiedenen Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe an den oberen und unteren Teilen der Sporangienträger stattfindet. Keine der gemachten Beobachtungen steht mit den Forderungen der aufgestellten Formel, welche die Abhängigkeit der Wasserausscheidungsenergie von der Konzentration, Temperatur und Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe sowie auch für Wasser ausdrückt, im Widerspruch.

¹⁾ Eine merkwürdige Tatsache ist hier zu erwähnen. Bekanntlich ruft die Narkose eine Bewegungsunfähigkeit von *Mimosa pudica* hervor. Eine Analogie wurde von mir auch bei der Narkose der Sporangienträger beobachtet. Die narkotisierten Sporangienträger verstärken ihre Sekretion unter der Einwirkung solcher Giftmengen, die eine Sekretionsverstärkung der normalen Sporangienträger hervorrufen, nicht mehr. Nur eine starke und andauernde Giftwirkung, die stets zum Tode führt, kann eine solche Verstärkung verursachen.

Die Ursache der Erscheinungen, welche bei Einwirkung anästhesierender und giftiger Stoffe sowie auch der Temperatur und starker Beleuchtung auf die Sekretion beobachtet werden, ist in der großen Veränderlichkeit der Permeabilität der Plasmahaut¹⁾ zu suchen. Ob aber diese Veränderlichkeit allen semipermeablen Membranen zukommt oder eine spezifische Eigenschaft der Plasmahaut darstellt, ist bis jetzt noch nicht entschieden, jedoch werden gegenwärtig von mir einige Versuche zu diesem Zwecke angestellt.

6. Die Wasserausscheidung durch andere nichtseptierte Pflanzen.

Die Wassersekretion wurde von mir auch an einigen anderen nichtseptierten Pflanzen, an deren in die Luft ragenden Teilen Wassertropfen aufzutreten pflegen, wie *Phycomyces nitens*, *Mucor mucedo* und *Vaucheria*, untersucht. Das Waschen der Stellen, an welchen die Tropfen auftreten, mittelst eines Pinsels und Wasser zeigte, daß auch hier, wie bei *Pilobolus*, die Ursache der Sekretion nicht im Ansammeln der osmotischen Stoffe an der Zelloberfläche liegt. Der großen Sprödigkeit wegen konnten hier die sezernierenden Zellen allerdings nicht auf dieselbe wie bei *Pilobolus* befolgte Art und Weise behandelt werden, da aber die Erscheinungen, welche bei der Einwirkung äußerer Einflüsse beobachtet wurden mit den bei *Pilobolus* beobachteten zusammenfielen, würde man annehmen können, daß auch bei diesen drei Genera die Sekretionsursache dieselbe ist.

Die Konzentration der ausgeschiedenen Flüssigkeit, welche hauptsächlich anorganische Verbindungen in Lösung enthält²⁾, beträgt gewöhnlich 0,3—0,5 %.

Es sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß nach der Gifteinwirkung (z. B. Alkohol) die Zahl der Stellen, an welchen Wasser austritt, bei *Vaucheria* außerordentlich zunimmt³⁾ (50 bis 80 mal), und daß die Temperaturkurve bei dieser Pflanze viel konvexer zur Abszissenachse liegt, als dies bei *Pilobolus* der Fall ist.

II. Die aktive Wasserausscheidung durch epidermale Organe der Phanerogamen und Farne.

Bald, nachdem Treub seine Voraussetzung inbezug auf die wahrscheinliche Beteiligung besonderer schuppenförmiger Haare an der Ausscheidung von Flüssigkeit, welche sich im Kelche von *Spathodea campanulata* ansammelt, ausgesprochen hatte⁴⁾,

¹⁾ Daß die Plasmahaut ihre Permeabilität ändern kann, wurde neulich auch von Nathanson (Jahrbüch. f. wiss. Bot. Bd. 40 1904.) zur Erklärung seiner Beobachtungen angenommen.

²⁾ Von organischen Verbindungen wurden bei *Phycomyces* und *Mucor* nur organische Säuren (Oxalsäure) und bei *Vaucheria* nur Traubenzucker gefunden.

³⁾ Bei *Pilobolus* ist das nicht so auffallend.

⁴⁾ Treub: Ann. d. Jard. bot. d. Euitenzorg. Bd. 2. p. 32.

beschrieb Haberland¹⁾ eine ganze Reihe von ein- und mehrzelligen epidermalen Bildungen, welche der Meinung des genannten Forschers nach, Wasser zwar aktiv, aber nur bei einer gewissen Höhe des hier als ein Reiz wirkenden Blutungsdruckes, ausscheiden können. Da aber das Aufhören der Wasserausscheidung in feuchtem Raume nach dem Bepinseln der Blattoberfläche mit Sublimatlösung als einziger Beweis dafür angeführt wurde, daß gerade diese Bildungen Wasser, und dabei aktiv ausscheiden, führte die Entdeckung Haberland's zum Wortwechsel zwischen diesem einerseits und Nestler²⁾, Spanjer³⁾ und Meyer⁴⁾ anderseits, welche letztere besonders konstruierte Spaltöffnungen für die Wasseraustrittsstellen hielten. Der Streit wurde schließlich von Nestler im Sinne Haberland's entschieden, indem er das Tropfenaustrreten aus den Kopflaaren der Blätter von *Phaseolus multiflorus* direkt unter dem Mikroskope beobachten konnte und seinen früheren Fehler dadurch erklärte, daß die Wassertropfen an den Spaltöffnungen infolge der Hygroskopizität von kohlensaurem Kali, das im Sekret enthalten ist und sich von früheren Sekretionen her über die ganze Blattoberfläche verbreitet hat, auftreten. Ob aber die Meinung Haberland's die sekretorische Tätigkeit der Haare von anderen Pflanzen, z. B. *Anamirta*, *Gonocarium*, *Piper*, *Artocarpus* u. dergl. betreffend, richtig ist, bleibt bis jetzt unentschieden. Wie meine Versuche zeigen, handelt es sich hier um eine Sekretion, die nichts Gemeinsames mit der Wasserausscheidung bei *Phaseolus* hat und vielmehr nur eine Schleimsekretion darstellt, worauf schon Spanjer⁵⁾ hingewiesen hat. Im Gegensatz hierzu ist von mir die eigentliche Wasserausscheidung durch epidermale Bildungen bei *Malvaceae*⁶⁾, *Nicotiana*⁷⁾, *Polypodium*⁸⁾, *Lathyrus odoratus*, *Sparmania*, *Camelia*⁹⁾ und dergl. vielfach beobachtet und untersucht worden.

Daß die Wasserausscheidung durch die Kopflaare an den Blättern von *Phaseolus* ohne eine Beteiligung des Blutungsdruckes vor sich geht, wurde schon von Nestler gezeigt¹⁰⁾. Weiter wurde von mir¹¹⁾ darauf hingewiesen, daß bei den übrigen genannten Pflanzen die Wassersekretion auch aus den separierten sezernierenden epidermalen Bildungen stattfinden kann. Man würde also berechtigt sein, anzunehmen, daß wir es

1) Haberland: l. c.

2) l. c.

3) Spanjer, O.: Bot. Zeitg. 1898. p. 35.

4) Meyer, A.: Bot. Zeitg. 1898. Nr. 16. p. 241.

5) l. c.

6) Nestler: Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. Berlin. 1899. p. 333.

7) Max v. Minden: Bibliotheca botanica. 1899. H. 46. p. 58.

8) Rosanoff: Botan. Zeitg. 1869. p. 883. Haberlandt l. c.

9) Die Wassersekretion bei diesen drei letzteren Pflanzen wurde von mir entdeckt und beschrieben. S. Mémoires de l'Acad. imper. d. sc. d. St. Petersburg. Sér. VIII. 1904. Cl. Phys.-math. Vol. XV. Nr. 6. p. 49 (russisch) und Mémoires de la société nat. d. St. Petersburg 1899 (deutsch).

10) l. c.

11) l. c.

in allen diesen Fällen mit einer aktiven, durch oberflächlich gelagerte Zellen verursachte Wasserausscheidung zu tun haben.

Im nachstehenden soll nun die Ursache dieser Aktivität, und zwar hauptsächlich bei *Phaseolus multiflorus*, bei welchem die Wasserausscheidungsenergie am größten ist, untersucht werden:

1. Prüfung der vorhandenen Hypothesen inbezug auf die Erklärung der Wasserausscheidung bei mehrzelligen Pflanzen.

Von Anfang an sehen wir uns genötigt, auf die Erklärung der Wasserausscheidung durch die epidermalen Bildungen der Phanerogamen mit Hilfe der Hypothese Godlewski's zu verzichten. Ein periodisches Zusammenziehen des Plasmeschlauchs der sezernierenden Zellen wurde von mir nie beobachtet. Andererseits findet die Tropfenausscheidung auch bei diesen, wie bei *Pilobolus*, ganz ununterbrochen und regelmäßig statt.

Betrachtet man z. B. die Wasserausscheidung aus den Kopfharen von *Phaseolus multiflorus* unter dem Mikroskope in einer Feuchtkammer, deren Deckgläschen mit verdünntem Glycerin bestrichen ist, so sieht man, daß die bis zu einer bestimmten Größe angewachsenen Tropfen, welche nur an einer Stelle der einen oder beider obersten Zellen des Haares auftreten, rasch hinunterfließen und während einiger Sekunden¹⁾ durch neue Tropfen von gleicher Größe ersetzt werden. Die Zeit des Heranwachsens der Tropfen ändert sich während eines stundenlang dauernden Versuches kaum merklich.

Schon das rasche Heranwachsen der gleich großen Tropfen in gleicher Zeitdauer läßt vermuten, daß das ausgeschiedene Wasser nicht durch auf der Zelloberfläche gelagerte osmotische Stoffe angezogen wird. Vollständig überzeugen kann man sich davon aber sehr leicht durch Waschen der Blätter mit Wasser; die Wasserausscheidungsenergie ändert sich gar nicht, wenn die Blattstücke alle Stunden in Wasser eingetaucht werden. Mit Hilfe des Mikroskopes ist es aber auch leicht, zu konstatieren, daß sich dieselbe auch dann nicht ändert, wenn die Kopfhare alle 5 Minuten mit Wasser gewaschen werden.

Daß auch nicht die stete Neubildung der osmotischen Stoffe in einem Plasmateile die Ursache der Wasserausscheidung aus den sezernierenden Zellen der Haare sein kann, beweist eine allmähliche Verminderung der Saftkonzentration der letzteren während der Sekretion. So wurden die Haarzellen der jungen Blätter von *Phaseolus multiflorus* nach

¹⁾ Oft gelingt es, an jungen Blättern von *Phaseolus* und *Abutilon* so energisch sezernierende Haare aufzufinden, daß sie nach einigen (10—15) Minuten der Sekretion ganz im Tropfen der von ihnen ausgeschiedenen Flüssigkeit eingetaucht erscheinen. Während 24 Stunden schieden in einem Versuche zwei Haare 0,008 c. mm Wasser aus, während das Volumen eines Haares kaum 0,0002 c. mm erreicht.

der 15 Tage dauernden Wasserausscheidung mit 3,7 — 4,3 % Kalisalpeterylösung plasmolysiert, während sich dieselben vor dem Versuche nur mit 6,7 — 7,1 % Lösung plasmolysieren ließen.

Andererseits bestehen die osmotischen Stoffe, welche unter Ausscheidung von Wasser aus den sekretorischen Zellen exosmieren, aus anorganischen Verbindungen¹⁾, deren stete Neubildung aus dem Protoplasma unmöglich ist.

Das zweite und dritte Schema Pfeffer's können also nicht alle Tatsachen, welche bei der Untersuchung der Wasserausscheidung durch epidermale Bildungen der Phanerogamen gefunden werden, erklären. Wenden wir uns also der Prüfung des ersten Pfeffer'schen Schemas, das die ungleiche Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe verlangt, zu.

Vor allem soll hier auf eine Bedingung hingewiesen werden, welche im Falle, daß die Wasserausscheidung durch die epidermalen Bildungen einen osmotischen Vorgang darstellt, erfüllt werden muß.

2. Die Bedingung der Konzentrationsabnahme.

Wenn die Wasserausscheidung resp. -Aufsaugung bei *Pilobolus* durch dieselbe Zelle ausgeführt wird, muß sie bei der Sekretion durch mehrzellige Pflanzen auf einige oder sogar viele Zellen verteilt werden. Einige derselben saugen Wasser auf; das sind entweder die Zellen der Gefäßbündelscheiden oder der Epidermis, wenn Blattstücke auf der Flüssigkeitsoberfläche frei schwimmen bezw. auf nasses Fließpapier gelegt sind. Andere leiten das aufgesogene Wasser der Ausscheidungsstelle zu; das sind die Blattparenchymzellen. Wieder andere scheiden schließlich das Wasser aus; das sind also die Zellen der sezernierenden epidermalen Bildungen.

Wenn die aktive Wassersekretion durch die oberflächlich gelagerten Zellen sowie auch die Wasseraufsaugung resp. -Leitung durch die übrigen Blattzellen osmotische Vorgänge darstellt, so muß die Saftkonzentration der Zellen von der

¹⁾ Die sich ausscheidende Flüssigkeit enthält bei *Phaseolus* 0,4 %, bei *Abutilon* 0,5 %, bei *Nicotiana* 0,1 %, bei *Polypodium* 0,2 %, bei *Camelia* 0,5 % und bei *Lathyrus* 0,5 % Salze in Lösung. Was nun die qualitative Zusammensetzung der Flüssigkeit anbelangt, so wurden von mir organische Verbindungen nur bei *Lathyrus odoratus* (oxalsaurer Alkalien), bei *Vicia sativa* (etwas Glykose) und *Polypodium aureum* (Glykose) konstatiert. Die Reaktion, die durch kohlen-saures Kali bedingt wird, ist überall (außer *Lathyrus*) alkalisch. CaHCO_3 (nach Verdampfung der Flüssigkeit — CaCO_3) wurde in besonders großer Menge bei *Nicotiana*, *Abutilon* und *Vicia sativa*, in kleineren Mengen bei *Phaseolus multiflorus*, *Camelia japonica*, *Escallonia* gefunden, fehlte dagegen bei *Polypodium* gänzlich, welcher Umstand auf die falsche Benennung „Kalkgrübchen der Farne“ hinweist. S_2O_5 wurde bei *Abutilon*, *Camelia* und besonders viel bei *Lathyrus* gefunden. Cl — bei *Nicotiana* (hauptsächlich in Form von CaCl_2 , was die Klebrigkeit der Tabakblätter bedingt), *Abutilon*, *Phaseolus*, *Camelia*, *Lathyrus* (sehr viel), *Vicia* (wenig) und *Polypodium* (wenig). SO_3 — bei *Abutilon* (viel), *Nicotiana*, *Phaseolus multiflorus* (viel) und in geringer Menge bei den übrigen. Alkalien sind überall in großer Menge vorhanden.

Aufsaugungs- nach der Ausscheidungsstelle hin allmählich zu nehmen, weil der osmotische Wasserstrom nur in der Richtung der größeren Konzentration vor sich gehen kann.

Da sich zwischen den Plasmaschläuchen der benachbarten Zellen die mit einer Lösung imbibierten Zellwände befinden, muß die Konzentration dieser Lösung auch nach der Ausscheidungsstelle hin zunehmen, und zwar so, daß sie immer einen mittleren Wert zwischen der Konzentration des Saftes der Nachbarzellen beträgt.

Die Konzentration der Lösung in Gefäßen, resp. der die Epidermiszellen berührenden Flüssigkeit, wenn die Aufsaugung durch diese stattfindet, muß immer kleiner als diejenige der wasseraufsaugenden Zellen sein.

Wenden wir uns der Prüfung der angeführten Auftretungsmöglichkeit des osmotischen Wasserstroms an den wasserausscheidenden Blättern zu.

Die Plasmolyse zeigt, daß die Bedingung der Konzentrationsabnahme nach der Aufsaugungsstelle hin wirklich immer erfüllt ist.

Von allen Blattzellen zeigen die wasserausscheidenden Zellen der epidermalen Bildungen immer die größte Saftkonzentration, während die letztere in den Zellen der Leitbündelscheiden resp. Epidermiszellen, wo die Aufsaugung allerdings auch durch diese stattfinden kann, immer die geringste ist. Im nachstehenden sollen nun die Konzentrationen der Kalisalpetertlösungen, welche die Plasmolyse der Zellen von jungen Blättern hervorrufen, angeführt werden:

Phaseolus multiflorus (siehe Figur).

Die Zellen der wasserausscheidenden Kopfhaare:

wasserausscheidende c_1, c_1 (s. Fig.)	7,1 %
wasserleitende c_2	6,9 %
" c_3	6,7 %
" c_4	4,2 %
Die Zellen des Blattparenchyms .	3,8 %
" " der Gefäßbündelscheiden	3,1 %
" " der Epidermis	3,3 %
Flüssigkeit in den Gefäßen.....	0,02 %.

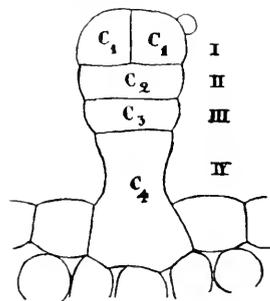


Fig. 2. Schematische Zeichnung eines wasserausscheidenden Kopfhaares von *Phaseolus multiflorus*.

Nicotiana grandifolia.

Die Zellen der wasserausscheidenden Haare:

wasserausscheidende: obere Schicht	7,3 %,
wasserleitende: übrige Schichten	7—6,9 %.

Die Zellen des Blatt-

parenchyms

Die Zellen der Gefäßbündelscheiden ..

" " " Epidermis.....

Abutilon hybrida.

Die Zellen der wasserausscheidenden Kopfhaare	6,4—5,8 %.
.. .. des Blattparenchyms.....	3,2 %.
.. .. der Epidermis.....	2,8 %.

Polypodium aureum.

Die Epidermiszellen der wasserscheidenden Grübchen	7,2 %.
.. in der Umgebung der letzteren liegenden Epidermiszellen	5,3 %.
.. Blattparenchymzellen.....	4,7 %.

Die angeführten Beispiele zeigen also, daß der osmotische Wasserstrom nach der Richtung der sezernierenden Zellen der Kopfhaare oder Grübchen (*Polypodium*) hin vor sich gehen kann und sogar muß. Andererseits muß derselbe aufhören, sobald die Bedingung der Konzentrationsabnahme in irgend einer Weise verletzt wird. Dies wird z. B. dann erfüllt, wenn die Blätter einer der Pflanzen, bei welchen die Aufsaugung auch durch die Epidermis leicht stattfinden kann, nicht auf Wasser, sondern auf Salzlösungen, deren Konzentration größer als diejenige des Zellsaftes der Epidermis, versetzt werden.

Wenn aber die Wasserausscheidung durch epidermale Bildungen einen osmotischen Vorgang darstellt, muß mit dem Aufhören des Wasserstroms auch die Sekretion aufhören.

Versuch: Gut gewachsene Blattstücke von *Phaseolus multiflorus* wurden mit ihrer morphologisch oberen Seite, welche wasserausscheidender Haare entbehrt, auf Wasser und Kochsalzlösung von gewünschter Konzentration frei schwimmen gelassen.

Die nach 24 Stunden im feuchten Raume (Glasglocke, deren Wände mit nassem Fließpapier belegt waren) ausgeschiedene Flüssigkeit wurde mittels einer und derselben graduierten Kapillarpipette gesammelt und gemessen.

In der Kolumne I der nachstehenden Übersicht sind die Konzentrationen der Kochsalzlösungen, in der Kolumne II die Mengen der von 1 qcm Blattoberfläche ausgeschiedenen Flüssigkeiten in Teilungen der Kapillarpipette ausgedrückt (100 Teilungen

0,003 c. cm) darstellt. Gewöhnlich wurden die Blättchen an der Hauptrippe in zwei Hälften, von welchen die eine auf Salzlösung, die andere auf Wasser (Konzentration 0) gelegt wurde, geteilt.

		I	II			I	II
		%	%			%	%
I. Blatt.	I. Hälfte	2	0	V. Blatt,	I. Hälfte	1,5	71
	II. ..	0	357		II. ..	0	290
II. ..	I. ..	2	0	VI. ..	I. ..	0,8	236
	II. ..	0	480		II. ..	0	360
III. ..	I. ..	2	0	VII. ..	I. ..	0,8	292
	II. ..	0	635		II. ..	0	455
IV. ..	I. ..	1,5	113	VIII. ..	I. ..	0,8	160
	II. ..	0	565		II. ..	0	300

In Anwendung auf den angeführten Versuch bedeuten in der Formel Ia (Seite 426), welche die Geschwindigkeit der osmotischen Aufsaugung in die Zelle darstellt, P_R = osmotischer Druck in den Epidermiszellen und P_e = osmotischer Druck der Außenlösung. Die Saftkonzentration der Epidermiszellen bei *Phaseolus* ist einer 1,95 % Kochsalzlösung (= 3,3 % Kalisaltpeterlösung) isosmotisch. Demnach werden die Geschwindigkeiten der osmotischen Aufsaugung durch die Epidermiszellen aus Wasser w_0 und aus Salzlösung w_e folgendermaßen ausgedrückt: $w_0 = b.1,95 TR$ und $w_e = b. TR(1,95 - c)$, wo T = die absolute Temperatur, R = eine konstante und c = die Konzentration der Außenlösung bedeuten. Das Verhältnis der beiden Geschwindigkeiten $w_e/w_0 = 1 - \frac{c}{1,95}$ (A).

In folgendem werden die nach (A) berechneten Verhältniszahlen und die Verhältniszahlen zwischen den im Versuche gefundenen Geschwindigkeiten der Wasserausscheidung zusammengestellt:

c	Nach A berechn. Verhältn.	Aus d. Vers. gefund. Verhältn.	
w_0	w_0	w_0	
2	0,02	0	I. u. II. Blätter.
1,5	0,24	0,20	IV. Blatt.
..	..	0,25	V. ..
0,8	0,59	0,64	VI. ..
..	..	0,64	VII. ..
..	..	0,54	VIII. ..

Die berechneten und gefundenen Zahlen stimmen also vorzüglich überein. Die ausgeschiedenen und osmotisch aufgesogenen Wassermengen sind demnach einander proportional oder gleich. Der Versuch zeigt also, daß die Wasserausscheidung aus den sekretorischen Haarzellen vollständig von der osmotischen Wasseraufsaugung durch die letztere abhängt. Da aber eine jede osmotische Wasseraufsaugung beim Anschluß der Verdampfung von der Zelloberfläche zu einer Erhöhung des inneren Zellendruckes führt, zeigt auch der beschriebene Versuch, daß die Wasserausscheidung im engsten Zusammenhange mit dem inneren Druck in sekretorischen Zellen steht und vielleicht sogar durch denselben bedingt wird.

Da das Tropfenaustreten immer von derselben Stelle der wasser ausscheidenden Haarzellen erfolgt (dies wurde von mir an *Phaseolus*, *Abutilon*, *Camellia* viehmals beobachtet), so liegt die Voraussetzung nahe, daß gerade diese Stelle der Filtration einen kleineren Widerstand entgegengesetzt und daher eine größere Permeabilität der Plasmahaut besitzt. Die Wasserausscheidung durch epidermale Bildungen würde also am leichtesten durch die Ungleichheit der Permeabilität des aufsaugenden und ausscheidenden Teiles der Plasmahaut der sezer-

nierenden Zellen für gelöste Stoffe und der von ihnen hervorgerufenen osmotischen Drucke erklärt werden können.

Wir haben allerdings kein Mittel zur direkten Abschätzung der durch den aufsaugenden und ausscheidenden Teil der Plasmahaut entwickelten Druckhöhen, wie es bei *Pilobolus* geschah, doch könnte die Hypothese ohne weiteres angenommen werden, im Falle, daß sich keine ihr widersprechende Beobachtung auffinden ließe.

Wenn in dem zu betrachtenden Falle auch das erste Schema Pfeffer's zur Erklärung des Mechanismus der Wasserausscheidung seine Verwendung finden soll, so würden auch alle Forderungen der Formel IX (Seite 428) in bezug auf die Abhängigkeit der Wasserausscheidungsenergie von der Saftkonzentration der sezernierenden Zellen, der Temperatur u. a. erfüllt werden müssen. In Anwendung auf die Sekretion durch mehrzellige Pflanzen muß aber die Formel IX ergänzt werden, weil hier die Wasseraufsaugung durch die sezernierenden Zellen von der die Zellwände imbibierenden Lösung erfolgt.

3. Die Wasserausscheidungsenergie nach dem ersten Schema Pfeffer's in Anwendung auf die mehrzellige Pflanze.

Bezeichnen wir mit c_1 und c_2 die Konzentration der wasserausscheidenden — ersten — und der ihr benachbarten wasserzuleitenden — zweiten — Zelle und nehmen wir an, daß sie während der Versuchszeit unverändert bleibt. Weiter bezeichnen wir die Permeabilität des ausscheidenden und aufsaugenden Teils der Plasmahaut der ersten Zelle für Stoffe mit μ_A und μ_B , für Wasser mit a und b und die gleichmäßige Permeabilität der Plasmahaut der zweiten Zelle mit μ_2 .

Bei gleichbleibender Konzentration c_1 und c_2 muß auch die Konzentration der Lösung, welche die Zellwand zwischen der ersten und zweiten Zelle imbibiert, und von welcher die Wasseraufsaugung durch die erste sezernierende Zelle erfolgt, konstant sein. Diese Konzentration, die wir mit c_0 bezeichnen, ist aber nur dann konstant, wenn die Mengen der aus der Wand und in die Wand in der Zeiteinheit diffundierenden Stoffe gleich sind.

In der Anmerkung zur Seite 427 wurde schon erwähnt, daß das Verhältnis der durch die Flächeneinheit der Membrane in der Zeiteinheit diffundierenden Stoffmenge zu der Konzentration der Lösung, von welcher aus die Diffusion stattfindet, der Permeabilität μ proportional ist. Demnach ist die in der Zeiteinheit durch die Plasmahaut der zweiten Zelle aus der Zellwand zwischen der ersten und zweiten Zelle diffundierende Stoffmenge $k \mu_2 c_0$, während dieselbe durch den aufsaugenden Teil der Plasmahaut der ersten Zelle $k \mu_B c_0$ gleich ist (k — eine Konstante). Andererseits diffundiert in die Zwischenwand aus der zweiten Zelle $k \mu_2 c_2$ und aus der ersten Zelle $k \mu_B c_1$ Stoffe. Wir haben also folgende Gleichung:

$$k \mu_2 c_0 + k \mu_B c_0 = k \mu_2 c_2 + k \mu_B c_1$$

oder: $\frac{\mu_2}{\mu_B} = \frac{c_1 - c_0}{c_0 - c_2}$, woraus sich $c_0 = \frac{c_1 \mu_B + c_2 \mu_2}{\mu_B + \mu_2}$ ergibt . . . (XI).

Bei $\mu_2 = \mu_B$ ist $c_0 = \frac{c_1 + c_2}{2}$, bei $\mu_2 > \mu_B$ ist $c_0 < \frac{c_1 + c_2}{2}$ und

schließlich bei $\mu_2 < \mu_B$ ist $c_0 > \frac{c_1 + c_2}{2}$.

Aus dem Angeführten ersieht man, daß die Konzentration der Zwischenwand imbibierenden Lösung von dem Verhältnisse der Permeabilitäten μ_2 und μ_B durchaus abhängt. Da aber die Wasserausscheidungsenergie mit dieser Konzentration im Zusammenhange steht (siehe unten), so ist sie also auch von dem erwähnten Verhältnis abhängig.

Setzen wir der Einfachheit wegen voraus, daß die osmotischen Stoffe der ersten und zweiten Zelle gleich sind, so ist die Formel X (Seite 428), welche die Wasserausscheidungsenergie bei der Aufsaugung aus einer Lösung ausdrückt, in unserem Fall folgendermaßen zu schreiben:

$$v = \frac{ab}{a+b} \text{TR} [c_1(\mu_A - \mu_B) - c_0(1 - \mu_B)] \dots \text{XII.}$$

Aus diesem Ausdruck ersieht man, daß die Wasserausscheidungsenergie mit der Vergrößerung von c_0 , also mit der Verminderung des Verhältnisses $\frac{\mu_2}{\mu_B}$, herabgesetzt wird. Bei $c_1(\mu_A - \mu_B) = c_0(1 - \mu_B)$ hört schließlich die Sekretion auf. In diesem Augenblicke ist $c_0 = c_1 \frac{\mu_A - \mu_B}{1 - \mu_B}$, welche Größe jedenfalls kleiner als c_1 ist.

Im Gegensatz zur einzelligen Pflanze steht also die Wasserausscheidungsenergie der mehrzelligen Pflanzen in engstem Zusammenhange mit der Saftkonzentration und Permeabilität der Plasmahaut nicht nur der sekretorischen Zellen selbst, sondern auch der ihnen anliegenden und überhaupt wasserleitenden Zellen.

Wenden wir uns jetzt zur Prüfung der Forderungen der schließlich erhaltenen Formel XII an der Wasserausscheidung bei *Phaseolus*:

4. Prüfung der Formel XII an der Sekretion der Kopphaare von *Phaseolus multiflorus*.

a) Konzentration des Saftes.

Da die Konzentration c_0 der die Wand zwischen der ersten und zweiten Zelle des Haares (siehe oben) imbibierenden Lösung langsamer als die Konzentration c_1 des Zellsaftes der ersten, also wasserausscheidenden Zelle wächst und fällt (siehe Formel XI), so wird die Wasserausscheidungsenergie durch die Haare schneller als c_1 gesteigert resp. herabgesetzt. Wenn sich die

Konzentration c_1 des Zellsaftes der wasserausscheidenden Zelle beispielsweise um n mal vergrößert hat, so wird die Konzentration der Lösung in der Wand $\frac{n c_1 \mu_B + c_2 \mu_2}{\mu_B + \mu_2} = n \frac{c_1 \mu_B + c_2 \mu_2}{\mu_B + \mu_2} = n c$ und ist die Formel XII folgendermaßen zu schreiben:

$$v = n \frac{ab}{a+b} TR [c_1(\mu_A - \mu_B) - c(1 - \mu_B)], \text{ wo } c < c_0 \text{ ist.}$$

Da sich die geklammerte Differenz mit der Vergrößerung der Saftkonzentration der wasserausscheidenden Zelle auch vergrößert hat ($c < c_0$), ist die Wasserausscheidungsenergie mehr als um n gestiegen.

Jedenfalls verlangt die Formel XII, daß die Sekretionsenergie mit einer Verminderung und Vergrößerung der Saftkonzentration der sezernierenden Zelle Hand in Hand gehen muß. Wenden wir uns einer Prüfung dieser Forderung zu.

Wie früher erwähnt, werden mit dem herausgepreßten Wasser ziemlich viele osmotische Stoffe entfernt und kann man demnach erwarten, daß die Saftkonzentration der wasserausscheidenden Zellen während der Sekretion nach und nach abnimmt. Mit dieser Abnahme wird allerdings auch die Exosmose und somit die Konzentration der sich ausscheidenden Flüssigkeit, sowie auch die Wasserausscheidungsenergie immer geringer werden. In der Tat wird diese Voraussetzung durch den folgenden Versuch bestätigt:

Eine junge *Phaseolus*-Pflanze mit 6 Blättern (jedes mit 3 Blättchen) wurde unter die Glasglocke, deren Wände mit nassem Fließpapier belegt waren, gestellt und die Temperatur immer bei 20° C. gehalten.

Zeitdauer der Sekretion in Tagen	Datum	Menge der ausgeschiedenen Flüssigkeit in Grammen pro Tag	Konzentrationen der ausgeschiedenen Flüssigkeit
5	4.—9. August	0,325	0,42 %
3	9.—12. „	0,278	0,38 %
4	12.—16. „	0,224	0,32 %
3	16.—19. „	0,182	0,28 %
2	19.—21. „	0,163	0,20 %
2	21.—23. „	0,097	0,18 %
8	23.—31. „	0,042	0,16 %
4	31. August bis 4. Sept.	0,005	—

Während des Versuches fiel die mittlere Konzentration des Zellsaftes der sezernierenden Zellen von 6,8 auf 3,6 % (Plasmolyse mit Kalisalpeter). Im Laufe der ersten 10—12 Tage der Sekretion blieben fast alle wasserausscheidenden Haare frisch und gesund, während nach einer 28tägigen Sekretion 90 % der Haare abgestorben waren, welcher Umstand sich offenbar in zu großer Abnahme der Wasserausscheidungsenergie, vom 21. August an gerechnet, äußert.

Zur Prüfung der Verstärkung der Wasserausscheidung bei einer Erhöhung der Saftkonzentration in den sezernierenden Zellen kann die für gelöste Stoffe große Permeabilität ihrer Plasmahaut (wahrscheinlich des wasserausscheidenden Teiles derselben), welche sich schon aus der ziemlich großen Konzentration der sich ausscheidenden Flüssigkeit ergibt, nutzbar gemacht werden. Es genügt z. B., die Haarzellen mit 4—8% Kochsalzlösung während 30—50 Minuten zu plasmolysieren, um eine ausreichende Konzentrationserhöhung ihres Saftes zu erreichen. Der Versuch wurde folgendermaßen angestellt:

3 Blättchen von einer schon 4 Wochen in feuchtem Raume verbliebenen *Phaseolus*-Pflanze, die noch schwach Wasser ausgeschieden, wurden an der Hauptrippe in zwei Hälften geteilt. Die letzteren, von welchen die einen vorher 35 Minuten lang mit ihrer morphologisch unteren, Haare tragenden Seite auf mit 4,3% Kochsalzlösung durchtränktem Fließpapier gehalten und alsdann mit Wasser gewaschen und wieder getrocknet waren, wurden mit der morphologisch oberen Seite auf Wasser frei schwimmen gelassen und in einen feuchten Raum versetzt. Die bei 18° C. während 40 Stunden ausgeschiedene Flüssigkeit wurde mittelst graduierter Kapillarpipette gesammelt und gemessen.

Im folgenden drücken die Zahlen die Volumina der Flüssigkeit in Pipettenteilungen aus:

Hälften, die der Plasmolyse mit Kochsalz unterworfen wurden:		Hälften, die der Plasmolyse mit Kochsalz nicht unterworfen wurden:	
Vor der Salzwirkung			
I. Blättchen	35		40
II. "	43		38
III. "	20		32
Nach der Salzwirkung			
I. Blättchen	79		33
II. "	87		30
III. "	60		25

Der angeführte Versuch zeigt also, daß die Wasserausscheidungsenergie mit der Saftkonzentration der sezernierenden Zellen in Wirklichkeit zunimmt.

Das erhellt auch aus dem folgenden in etwas modifizierter Weise angestellten Versuche:

Die Hauptmasse in der sich ausscheidenden Flüssigkeit und daher auch im Saft der sezernierenden Zellen gelösten osmotischen Stoffe besteht aus kohlen saurem Kali. Wenn das letztere mittels Salzsäure in Chlorkali verwandelt wird, erhöht sich die Saftkonzentration um 1 $\frac{1}{2}$ —2mal, weil 1% KCl-Lösung mit 2,3% -Lösung von K₂CO₃ und 1,6% KtHCO₃ isotonisch ist. Diese Verwandlung kann sehr leicht durch einfaches Eintauchen der Blätter in schwache Salzsäure (in meinem Versuche von 0,02%)

erzielt werden. Gewöhnlich wurden die Blatthälften auf eine halbe Stunde in Salzsäure eingetragen, alsdann mit Wasser gewaschen und wieder getrocknet. Im nachstehenden sind die Volumina der während 20 Stunden von einem gem ausgeschiedenen Flüssigkeit in Pipettenteilungen angeführt:

Der Einwirkung von Salzsäure ausgesetzten Hälften		Der Einwirkung von Salzsäure nicht ausgesetzten Hälften
I. Blättchen	240	180
II. ..	98	49
III. ..	120	85
VI. ..	60	40

b) Temperatur. Wenn die Permeabilität verschiedener Plasmahäute von der Temperatur in gleicher Weise beeinflusst werden würde, so müßte die Wasserausscheidungsenergie mit der Vergrößerung derselben gesteigert werden (siehe die Formel XII und auch S. 430). Im allgemeinen könnte man aber erwarten, daß die Permeabilität der Plasmahäute verschiedener Zellen ungleich von der Temperatur beeinflusst werden würde. So könnte sich mit dem Temperaturwechsel die Permeabilität der wasser-ausscheidenden Zelle μ_B stärker ändern als diejenige der wasserleitenden Zelle μ_2 . Das Verhältnis $\frac{\mu_2}{\mu_B}$ kann sich also im allgemeinen mit der Temperaturerhöhung vergrößern oder vermindern, sodaß auch eine Veränderung der Konzentration der die Zwischenwand imbibierenden Lösung C_0 eintreten wird. Die Veränderung von C_0 beeinflusst aber auch die Wasserausscheidungsenergie.

Im Falle, daß bei niederen Temperaturen eine Temperaturerhöhung die Permeabilitäten μ_2 und μ_B in gleicher Weise beeinflusst und bei höheren Temperaturen μ_B schneller als μ_2 vergrößert wird, müßte man erwarten, daß die Wasserausscheidungsenergie mit der Temperatur zuerst steigen, alsdann ein Maximum erreichen, darauf sich bald verkleinern und schließlich gleich 0 werden würde; letzteres findet dann statt, wenn die Konzentration C_0 so hoch gestiegen ist, daß $C_1(\mu_A - \mu_B) = C_0(1 - \mu_B)$ geworden ist.

Somit stellt also die Möglichkeit des Sekretionsoptimums einen Unterschied in der Einwirkung erhöhter Temperatur auf mehrzellige und einzellige Pflanzen dar.

Wenden wir uns nun zum Versuche:

Die Blättchen von *Phaseolus multiflorus* wurden in je 4 Teile geteilt, von welchen alsdann ein jeder im feuchten Raum bei bestimmter Temperatur gehalten wurde. Um einen Vergleich zu ermöglichen, wurden die Blattstücke in der Art verteilt, daß, während die Stücke des ersten Blattes bei 20°, 25°, 30° und 35° C. gehalten wurden, die Stücke des zweiten in den Thermostaten bei 6°, 15°, 20° und 25° C. usw. kamen. Die im nachstehenden angeführten Zahlen drücken die Volumina der während 16 Stun-

den von einem qcm der Blattoberfläche ausgeschiedenen Wassermenge in Teilungen der Kapillarpipette aus:

Nr. der Blättchen	Volumina des ausgeschiedenen Wassers bei:						
	0°	10°	15°	20°	25°	30°	35°
1	—	—	—	34	8	1	0
2	—	—	—	36	9	1,4	0
3	—	—	—	65	15	1,8	0
4	—	—	31	42	8	1	—
5	—	6	17	28	5	—	—
6	—	14	38	56	12	—	—
7	—	—	45	63	—	2	0
8	0,2	7	20	32	—	—	—
9	0	5	14	23	—	—	—
10	0	8	24	37	—	—	—

Indem wir als Volumeinheit das Volumen der bei 30° C. ausgeschiedenen Flüssigkeit annehmen, erhalten wir folgende mittlere Volumina ausgeschiedenen Wassers für die Blättchen Nr. 1—4; bei 35°—0, 30°—1, 25°—7,6, 20°—34,5. Wenn wir jetzt für die übrigen Blätter (Nr. 5—10) das bei 20° C. ausgeschiedene Wasservolumen gleich 34,5 annehmen, erhalten wir folgende, den übrigen Temperaturen entsprechende Volumina: 15°—23,3; 6°—7,6; 0°—0.

Indem wir die mittleren Volumina auf die Abszissenachse und die ihnen entsprechenden Temperaturen auf die Ordinatenachse projizieren, erhalten wir folgende Kurve:

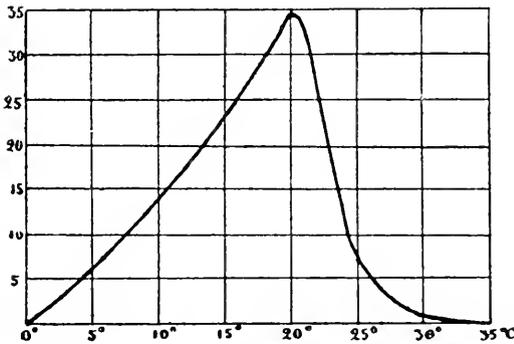


Fig. 3.

Der angeführte Versuch zeigt, daß die Wasserausscheidung bei 20° C. am größten ist und bei noch höherer Temperatur nach und nach aufhört. Die Existenz eines Maximums steht aber durchaus nicht mit dem ersten Schema Pfeffer's im Widerspruch: sie weist nur darauf hin, daß bei *Phaseolus* die Permeabilitäten der Plasmahaut der wasserausscheidenden und -leitenden Zelle durch die Temperatur, sobald dieselbe 20° C.

(Optimum der Sekretion) übersteigt, ungleich beeinflußt werden in dem Sinne, daß das Verhältnis $\frac{\mu_2^1}{\mu_3}$ immer kleiner und die Konzentration der die Wand zwischen ihnen imbibierenden Lösung immer größer wird.

Die Temperatureinwirkung auf die Wasserausscheidungsenergie wurde von mir auch an *Abutilon* untersucht, wobei es sich erwies, daß das Optimum der Sekretion in diesem Falle bei 26°, das Maximum aber bei 40° liegt.

e) Anästhesierende und giftige Stoffe.

Bei Erklärung der Narkose und Gifteinwirkung auf die Sekretion bei *Pilobolus* wurde schon auseinandergesetzt, daß kleine und langsam wirkende Mengen narkotisierender Stoffe eine Herabsetzung der Permeabilität der Plasmahaut hervorrufen, wodurch die Wasserausscheidung vermindert und sogar ganz aufgehoben wird. Im Gegensatz dazu bewirken große und rasch wirkende Mengen derselben, sowie auch verschiedene Gifte eine Erhöhung der Permeabilität, welche zu einer starken Vergrößerung der Sekretion führt. Da ein Unterschied in der Gifteinwirkung auf das Plasma der einzelligen und mehrzelligen Pflanze von vornherein nicht zu erwarten ist, könnte man voraussetzen, daß sich die Permeabilität der Plasmahaut der mehrzelligen Pflanze unter der Gifteinwirkung je nach der Menge und Schnelligkeit der Einwirkung vergrößern und verkleinern würde.

In der Voraussetzung, daß die Permeabilitäten der Plasmahäute der wasserausscheidenden und -leitenden Zelle relativ gleich von der Temperatur und den Giften verändert werden, könnte man von vornherein eine Analogie dieser Einwirkungen erwarten. Wenn die Versuche mit der Gifteinwirkung bei 18 bis 20° C. (also bei Zimmertemperatur) angestellt werden, könnte man voraussagen, daß kleine und langsam wirkende Chloroform- resp. Äthermengen, sowie auch große und rasch wirkende Mengen derselben Stoffe und anderer Gifte eine Verminderung und schließlich das Aufhören der Sekretion verursachen würden, weil, wie es die für die Temperaturwirkung aufgestellte Kurve (S. 447) zeigt, eine jede Vergrößerung resp. Verminderung der Permeabilität der Plasmahaut zur Herabsetzung der Wasserausscheidungsenergie führt.

Wenden wir uns zur Prüfung der ausgesprochenen Voraussetzung:

Blättchen von *Phaseolus* wurden in der Hauptrippe in zwei Hälften, von welchen die einen entweder einer vorhergehenden oder einer während der ganzen Versuchszeit dauernden Giftwirkung ausgesetzt wurden, die anderen dagegen intakt blieben, geteilt und in feuchten Raum versetzt.

Die im nachstehenden angeführten Zahlen drücken die Volumina der während 16 Stunden von einem Quadratcentimeter der Blattoberfläche ausgeschiedenen Flüssigkeit in Teilungen der Kapillarpipette aus.

1) Vgl. die Anmerkung zu S. 430.

I. Einwirkung kleinerer Mengen von narkotisierenden Stoffen.

a) Äther. Gehalt: ca. 0,5 g im Liter der umgebenden Luft. Einwirkung während der ganzen Versuchszeit:

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt wurden	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
1	87	114
2	10	24
3	72	98
4	26	65
5	2	10

b) Chloroform. Gehalt: ca. 0,2 g im Liter der umgebenden Luft. Einwirkung während der ganzen Versuchszeit:

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
6	38	50
7	17	26
8	42	65
9	25	38
10	35	57

II. Kurze, aber intensive Einwirkung narkotisierender und giftiger Stoffe.

a) Chloroformdämpfe. Gehalt: im Überfluß. Einwirkungsdauer: 4 Minuten:

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
11	5	40
12	12	85
13	4	38
14	2	25
15	4	48

b) Alkoholdämpfe. Einwirkungsdauer: 10 Minuten.

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
16	0,5	36
17	0	20
18	20	95
19	1,8	30
20	4	55
21	2	47

c) Coffein. Die Blatthälften wurden vorher auf $\frac{1}{2}$ Stunde in eine $\frac{1}{2}$ -%ige Lösung von Coffein eingebracht:

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
21	5	62
22	2	70
23	1	29
24	0	23
25	0	45
26	1	48

d) Ammoniakdämpfe. Einwirkungsdauer: 5 Minuten.

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
27	0	35
28	2	65
29	3	49
30	1	37
31	0	30

Die angeführten Versuche zeigen also, daß die gemachte Voraussetzung inbezug auf die Einwirkung der Narkose und Gifte richtig ist. Die Versuchsergebnisse stehen demnach in keinem Falle mit den Forderungen der Formel XII und somit auch mit dem ersten Schema Pfeffer's im Widerspruch.

d) Beleuchtung.

Bei der Beschreibung und Erklärung der Lichteinwirkung auf die Sekretion bei *Pilobolus* wurde darauf hingewiesen, daß das direkte Sonnenlicht eine Verminderung der Permeabilität und somit auch eine Herabsetzung der Wasserausscheidungsenergie bewirkt, während das zerstreute Tageslicht keinen bemerkbaren Einfluß auf die Sekretion ausübt. Wenn die Lichtwirkung auf das Plasma der septierten und nichtseptierten Pflanzen gleich ist, müssen wir voraussetzen, daß die Wasserausscheidung bei *Phaseolus* unter der Einwirkung des direkten Sonnenlichts, ähnlich wie bei der Einwirkung von kleinen Chloroformmengen, vermindert wird. Der Versuch bestätigte diese Voraussetzung: es erwies sich, daß nur die wenig brechbaren Strahlen die Sekretionsverminderung verursachen.

Der Versuch wurde in der bekannten Weise angestellt. Um die nötige Feuchtigkeit in den Petrischalen zu erhalten und dabei die Beleuchtungsintensität nicht zu schwächen, wurden die Deckel der Schalen anstatt mit nassem Fließpapier mit einer dünnen Schicht von $\frac{1}{2}$ % Agaragar von innen bedeckt.

Die im nachstehenden angeführten Zahlen drücken die Volumina der während 8 Stunden von einem Quadratcentimeter der

Blattoberfläche ausgeschiedenen Flüssigkeit in Teilungen der Kapillarpipette aus. Die sich in den Schalen befindlichen Blattstücke wurden dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt:

Nr. der Blättchen	Die Sonnenstrahlen gingen durch:		
	Ammoniakalische Kupferoxydlösung	Lösung von Kaliumbichromat	dicke Rußschicht
1	87	21	78
2	103	35	95
3	55	43	67
4	68	23	61
5	35	7	40
6	25	13	32

Da die Rußschicht den ganzen ultraroten Teil des Spektrums durchläßt, kann die Sekretionsverminderung in keinem Falle der Einwirkung der Wärmestralen zugeschrieben werden. Diese Verminderung wurde also durch die wenig lichtbrechenden Lichtstrahlen verursacht.

e) Sauerstoffatmung.

Wie früher gezeigt, erfolgt die Wasserausscheidung bei *Pilobolus* im sauerstoffleeren Raume mit gleicher Energie wie in der Luft. Da die Abwesenheit von Sauerstoff auch die Permeabilität der Plasmahaut der septierten Pflanzen kaum verändert, könnte man erwarten, daß auch die Sekretion der Kopphaare von *Phaseolus* im sauerstoffleeren Raume fortgesetzt werden würde. Der Versuch zeigte aber, daß bei einer vollständigen Abwesenheit von Sauerstoff (der Versuch wurde in der Weise, wie es bei *Pilobolus* geschah, angestellt) die Sekretion an den Blättern von *Phaseolus*, sowie auch *Abutilon*, *Polypodium*, *Camellia* und *Nicotiana* allmählich ausklang. Andererseits erwies es sich, daß ein Gehalt von 1% Sauerstoff in der umgebenden Atmosphäre ausreichte, um eine Sekretion von gleicher Energie zu bewirken.

Nach Verlauf von 18 Stunden nahm die sauerstoffleere Atmosphäre in Gefäße, in welchem sich mehrere Blätter von *Phaseolus*, die keine Sekretion aufwiesen, befanden, einen aldehydartigen Geruch an, der vollständig fehlte, wenn vor dem Versuche 1% Sauerstoff in das Gefäß eingeführt wurde. Nach langem Verweilen in sauerstofffreier Atmosphäre wurden die Blätter gewöhnlich etwas schlaff, welche Tatsache auch nach der Chloroformeinwirkung stets beobachtet wird. Alles wies also darauf hin, daß bei Abwesenheit von Sauerstoff in der Blätter umgebenden Atmosphäre ein giftiger Stoff gebildet wurde, der die Wasserausscheidung hemmte und schließlich gänzlich aufhob.¹⁾ In der Tat zeigte die Beobachtung der Geschwindigkeit der Plasmolyse und des Aufhörens derselben in der plasmolisierenden Flüssigkeit (Kalisalpetrolösung) unmittelbar,

¹⁾ Daß bei der intramolekularen Atmung der grünen Pflanzenteile ein aldehydartiger, leicht oxydierbarer Stoff angesammelt wird, zeigte schon Mazé (Annales de l'Institut Pasteur, T. 14, p. 350.)

daß die Permeabilität der Plasmahaut der Kopfhaarzellen von *Phaseolus* nach dem Verweilen der Blätter im sauerstofffreien Raume stark erhöht wurde.

Die Ursache des verschiedenen Verhaltens der Sekretion bei *Pilobolus* und bei den mehrzelligen Pflanzen zum Sauerstoff liegt also in der Ungleichheit der Stoffwechselprodukte, die in beiden Fällen bei der intramolekularen Atmung gebildet werden.

Das Aufhören der Sekretion bei *Phaseolus* u. a. bei Abwesenheit von Sauerstoff steht also mit den Forderungen des ersten Schemas Pfeffer's im Einklange.

Auf Grund der mitgeteilten Tatsache kommen wir zum Schlusse, daß die Erklärung des Mechanismus der Wasserausscheidung durch epidermale Organe der grünen Pflanzen mittels des ersten Schemas Pfeffer's, welches eine ungleiche Permeabilität der Plasmahaut verlangt, mit keiner während der eingehenden Untersuchung der Sekretion konstatierten Tatsache im Widerspruch steht. Wir können also diese Hypothese als die einzige, die Wasserausscheidung durch epidermale Bildungen mechanisch erklärende annehmen.¹⁾

Gesamte Ergebnisse.

1. Die Wasserausscheidung durch die einzelligen Pflanzen (*Pilobolus*, *Mucor*, *Phycomyces*, *Vaucheria*), sowie auch durch epidermale Bildungen der grünen Pflanzen (Trichome der Phanerogamen und Grübchen der Farnen) erfolgt nach dem ersten Schema Pfeffer's infolge der ungleichen Permeabilität für gelöste Stoffe der Plasmahaut in den ausscheidenden und aufsaugenden Teilen der sekretorischen Zellen (keine Tatsache widerspricht dem Schema).

2. Der Vorgang der Sekretion und der Einfluß verschiedener äußerer Einwirkungen auf dieselbe stehen mit den Forderungen der die Wasserausscheidungsenergie ausdrückenden mathematischen Formel, welche auf Grund der bekannten Ansicht über den osmotischen Druck aufgestellt wurde, in vollem Einklange.

3. Die Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe, sowie auch für Wasser ist unter der Einwirkung verschiedener äußerer und innerer Einflüsse leicht veränderlich. Ob aber diese Veränderlichkeit allen semipermeablen Membranen zukommt oder eine spezifische Eigenschaft der Plasmahaut darstellt, läßt sich vorläufig nicht mit Sicherheit sagen, weil die Versuche zur Entscheidung dieser Frage erst jetzt von mir angestellt werden. Man kann also zur Zeit noch nicht feststellen, ob die Wasserausscheidung einen physiologischen oder bloß einen physikalisch-chemischen Vorgang darstellt.

St. Petersburg, Februar 1905.

¹⁾ Von mir wurde auch die Wasserausscheidung bei einer *Penicillium*-Art untersucht, wobei es sich erwies, daß auch in diesem Falle die Sekretion nach dem ersten Schema Pfeffer's am besten erklärt werden kann. (Mémoires de l'acad. imp. sc. de St. Pétersbourg. Sér. VIII. Cl. phys.-math. V. XV. N. 6. p. 44).

Beiträge zur Anatomie der Acanthaceen-Samen.

Von

Ernst Schaffnit
aus ^{M.}Messel.

(Mit 18 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Die Struktur der *Acanthaceen*-Samen ist seit der vor mehr als einem halben Jahrhundert erschienenen Arbeit von Kippist (Transactions of the Linnean Society, Vol. XIX, 1845) nicht mehr der Gegenstand einer genaueren Untersuchung gewesen und daher noch sehr wenig gekannt. Kippist hat bereits für einige Gattungen eine charakteristische Beschaffenheit der Samenoberfläche, insbesondere das Auftreten von Schleimhaaren konstatiert. Außer Kippist haben auch K. v. Mohl (Bot. Zeitung Jahrg. 2, Mai 1844, pag. 323—324), W. Hoffmeister (Berichte über die Verhandlungen der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften, Math. phys. Cl. Band 8, 1856, pag. 27) und weiter in neuerer Zeit Lindau anlässlich der Bearbeitung der *Acanthaceen* für die natürlichen Pflanzenfamilien (Teil IV, Abt. 3b, 1895, pag. 284) in orientierender Weise auf die Schleimhaare und andere interessante Besonderheiten der Samenschale wieder aufmerksam gemacht. Im übrigen finden sich in den systematischen Werken nur die üblichen Angaben über die mit der Lupe wahrnehmbare Beschaffenheit der Samenoberfläche, das Vorkommen oder Fehlen von Nährgewebe und die Beschaffenheit des Embryos. Bei manchen Autoren, wie z. B. bei Clarke in der Flora of British India ist öfters auf das Auftreten der Schleimhaare, welche bei Benetzung des Samens mit Wasser dem freien Auge sichtbar werden, hingewiesen.

Eine erneute Untersuchung der *Acanthaceen*-Samen erscheint danach sowohl wünschenswert als aussichtsvoll. Zu der vorliegenden Arbeit benutzte ich in erster Linie das aus den verschiedenen botanischen Gärten erhaltliche lebende Samenmaterial; außerdem konnte ich auch einiges Herbarmaterial, zumeist aus

dem Herbarium Monacense, untersuchen. Die genaue Entwicklungsgeschichte des mit Schleimhaaren versehenen Samens verfolgte ich näher bei *Hygrophila salicifolia*, von der mir blühendes und fruktifizierendes Material (aus Samen, die durch die Güte des Herrn Apotheker Loher in Manila dem hiesigen botanischen Garten zukamen) zur Verfügung stand.

Zur Untersuchung gelangten 58 Arten aus 22 Gattungen, welchen allen fünf Triben des Systems von Bentham und Hooker Gen. Plant., dem ich folge, zugehören. Es ist selbstverständlich, daß bei der großen Zahl der Gattungen und Arten der in den Tropen weit verbreiteten *Acanthaceen*-Familie die vorliegenden Untersuchungen nur als orientierende betrachtet werden können. Sie zeigen aber genugsam, welche Fülle von charakteristischen Merkmalen die Samenstruktur abgibt, von Merkmalen, welche bisher für die Gattungs- und Artabgrenzung so gut wie nicht, oder doch nicht in genügendem Grade verwertet worden sind.

Diese Merkmale hängen vor allem mit dem Oberflächenrelief der Samenschale zusammen, welches durch die verschiedenartigste Struktur der Epidermiszellen bewirkt wird. Im allgemeinen Teile werde ich auf Grund dieser Verhältnisse die untersuchten Samen auf vier charakteristische Typen verteilen. Ein ganz besonderes Interesse hat in biologischer Hinsicht der erste Typus, dessen Samen mit charakteristischen Schleimhaaren versehen sind, deren Entwicklungsgeschichte und Struktur ich näher bei *Hygrophila salicifolia* verfolgt habe, und deren Schleim ein typischer Celluloseschleim ist. Bezüglich der übrigen Typen kann ich an dieser Stelle nur auf den allgemeinen Teil verweisen.

Des weiteren hat sich ergeben, daß die Angabe der Systematiker unrichtig ist, nach welcher nur bei den Gattungen der *Nelsonieae* Nährgewebe vorkommt. Ein reduziertes, Nährstoffe enthaltendes Nährgewebe kommt auch bei den übrigen von mir untersuchten Genera (außer *Acanthus*) vor; seine Nährstoffe werden allerdings bei der Keimung nicht aufgebraucht. Daß dieses reduzierte Nährgewebe wirklich Endosperm ist, wurde bei *Hygrophila salicifolia* auf entwicklungsgeschichtlichem Wege nachgewiesen.

Mannigfache Gestaltungsverhältnisse zeigt endlich auch der Embryo. Besonders hervorzuheben ist die eigentümliche Form der Kotyledonen bei *Thunbergia* und deren Gestaltungsveränderung während und nach der Keimung. Erwähnenswert ist weiter, daß von den geprüften Arten nur die *Acanthus*-Arten in den Kotyledonen das Kohlehydrat als Stärkemehl speichern, während sonst fettes Öl vorhanden ist.

Übersicht über die untersuchten Gattungen und Arten.Tribus I: *Thunbergiaceae*:

- Thunbergia alata* Boyer.
 „ *elegans* Borzi.
 „ *grandiflora* Roxb.
 „ *Hawtagneana* Wall.
 „ *reticulata* Hochst.

Tribus II: *Nelsoniaceae*:

- Elytraria virgata* Michx.

Tribus III: *Ruelliacae*:

- Cardanthera acana* Bth.
Hygrophila angustifolia R. Br.
 „ *caerulea* T. Anders.
 „ *conferta* Nees.
 „ *costata* Sinn.
 „ *longifolia* Nees.
 „ *plumoides* Nees.
 „ *polysperma* T. Anders.
 „ *quadriovalvis* Nees.
 „ *salicifolia* Nees.
 „ *Serpyllum* T. Anders.
 „ *spinosa* T. Anders.
 „ *Stuedneri* Schweinf.
Nomaphila corymbosa Bl. var.
Brillantaisia Owarimensis P. Beauv.
Calophanes linearis A. Gray.
Ruellia Blumei Steud.
 „ *ciliosa* Pursh.
 „ *formosa* Andr.
 „ *geminiflora* H. B. K.
 „ *lactea* Cav.
 „ *malacosperma* Greenm.
 „ *napifera* Zoll. et Mor.
 „ *ochroleuca* Nees.
 „ *rubicaulis* Cav.
 „ *solitaria* Vell.
 „ *squarrosa* Fenzl.
 „ *strepens* L.
 „ *tuberosa* L.
Blechnum Brownei Juss.
Hemigraphis Decaisneana T. Anders.
Strobilanthes Neesii Kurz.
 „ *Perrottetianus* Nees.

Tribus IV: *Acanthaceae*:

- Blepharis capensis* Pers.
Acanthus longifolius Poir.

Acanthus mollis L.
 „ *uiger* Mill.

Tribus V: *Justicieae*:

Barleria cristata L.
Chamaecranthemum Beyrichii Nees.
Aphelandra aurantiaca Lindl.
Schwabea ciliaris Nees.
Justicia debilis Lam.
 „ *diffusa* Willd.
 „ *furcata* Jacq.
 „ *neglecta* T. Anders.
 „ *simplex* Don.
 „ *ventricosa* Wall.
Adhatoda vasica Nees.
Dianthera nadosa Benth. et Hook.
Anisacanthus virgularis Nees.
 „ *vulgaris* Vahl.
Dicliptera resupinata Juss.

A. Allgemeiner Teil.

Die zumeist aus anatropen Samenanlagen hervorgegangenen *Acanthaceen*-Samen sind zum größten Teil flach oder nur etwas dicklich, im Umriß länglich bis eiförmig oder auch nahezu kreisrund bis bohnenförmig (*Acanthus*, *Schwabea*) und gewöhnlich in der Nabelgegend mehr oder weniger stark ausgebuchtet. Besonders bemerkenswert sind rücksichtlich der Gestalt die Samen von *Thunbergia*, welche die Form einer mehr oder weniger stark abgeflachten und dabei (in der Nabelgegend) schwach oder deutlich ausgehöhlten Halbkugel haben, sowie die sehr feinkörnigen Samen von *Elytraria*, bei welchen die drei Durchmesser gleichmäßig stärker entwickelt sind. Die Farbe der Samen schwankt von Hell- bis Dunkelbraun. Die Größenverhältnisse sind oft innerhalb der einzelnen Gattungen sehr verschieden. Die größten Samen begegneten mir bei *Acanthus* (Längsdurchmesser 10,0—12,0 mm, Breitendurchmesser 6,0 bis 8,0 mm), die kleinsten bei *Hygrophila* (Längsdurchmesser 0,5 bis 3,2 mm, Breitendurchmesser 0,4—2,2 mm). Die Samenoberfläche ist glatt oder durch strichartige, leisten-, schuppen- oder warzenförmige Unebenheiten ausgezeichnet, oder sie ist mit längeren oder kürzeren Haarkörpern versehen (siehe die nachfolgende Tabelle).

Nährgewebe ist fast bei allen von mir untersuchten Gattungen, wenn auch zumeist nur in sehr geringer Menge, vorhanden. Nur bei den *Nelsonieen* tritt es in erheblicherem Maße auf. Damit erklärt sich die Angabe der Systematiker (wie von Benth. u. Hooker in den *Genera plantar.* und von Lindau

in den natürl. Pflanzenfam.), daß nur bei den *Nelsoniaceen* Nährgewebe vorkommt. Daß es sich wirklich auch in dem rudimentären Nährgewebe um ein echtes, aus dem Embryosack hervorgegangenes Endosperm handelt, habe ich durch entwicklungsgeschichtliche, bei *Hygrophila salicifolia* vorgenommene Untersuchung festgestellt.

Der Embryo ist bei fast allen untersuchten Gattungen gerade oder schwach bis vollständig gekrümmt und in letzterem Fall pleurorhiz. Die Keimblätter sind gewöhnlich flach oder dicklich und häufig an der Basis (in der Nabelgegend) mehr oder weniger stark ausgebuchtet, dabei im Umriß eiförmig bis länglich bis nahezu kreisrund. Das Würzelchen ist meist stumpf kegelförmig. Seine Länge ist eine verschiedene. Ganz eigentümliche Verhältnisse bezüglich der Ausbildung des Embryos bietet entsprechend der Samenform die Gattung *Thunbergia*. Der Embryo ist hier vollständig gekrümmt und ganz besonders durch die eigenartige Gestalt und die gegenseitige Lagerung der beiden ungleich großen Kotyledonen (der größere hutförmig, der kleinere kappenförmig und über den größeren gestülpt) ausgezeichnet: bezüglich des Würzelchens siehe den spez. Teil. Weiter mag noch der Embryo von *Acanthus* Erwähnung finden, welcher gleich dem Samenkörper eine bohnenförmige Gestalt hat und dessen zwei dickliche, plankonvexe und quer zur Längsachse des Embryos gestreckte Kotyledonen das kurze Würzelchen einschließen.

Bezüglich der Keimung, welche bei einigen Arten (*Calophanes*, *Hygrophila*, *Ruellia*, *Thunbergia*) beobachtet wurde, ist nur bemerkenswert, daß bei derselben die in dem spärlichen Nährgewebe vorhandenen Nährstoffe nicht aufgebraucht wurden. Der Embryo scheint also selbst genug Baustoffe zu seiner Weiterentwicklung zu haben. Auf die Keimpflanzen, die im allgemeinen nichts besonderes bieten, gehe ich hier nicht näher ein und verweise nur kurz auf Lubbock's Werk *On Seedlings*. II. 1892, pag. 348, wo sich genaue Beschreibungen einer Anzahl von Keimpflanzen finden. Die eigentümliche Gestaltungsveränderung der Kotyledonen von *Thunbergia* während ihres Wachstums bei und nach der Keimung, von welcher im speziellen Teil bei Besprechung der Gattung *Thunbergia* ausführlich die Rede sein wird, scheint Lubbock ganz entgangen zu sein.

Ich komme nun auf die anatomischen Verhältnisse der Samen zu sprechen. Die Struktur des Embryos, auch die des Nährgewebes und des inneren Teiles der Samenschale zeigen im allgemeinen wenig Bemerkenswertes. Nur das eine möchte ich schon an dieser Stelle hervorheben, daß das Nährgewebe das Kohlehydrat nie als Stärke, sondern als fettes Öl gespeichert enthält, und weiter, daß auch das Reservekohlehydrat im Embryo in allen Fällen, außer bei *Acanthus*, wo Stärkemehl vorhanden ist, ebenfalls in Form von fettem Öl entgegentritt. Die interessanten Strukturverhältnisse des Samens, welche zu der

vorliegenden Arbeit Veranlassung gegeben haben, bietet die Samenenpidermis. Diese Strukturverhältnisse, welche durch eine verschiedene Ausbildung der Samenenpidermiszellen bewirkt werden, machen sich schon dem freien oder mit der Lupe bewaffneten Auge bemerkbar. Auf Grund derselben lassen sich die von mir untersuchten Gattungen und Arten, welche ich allein in der folgenden Übersicht berücksichtige, in vier Typen einordnen:

Typus I. Die Samenoberfläche wird vollständig oder teilweise von einzelligen Schleimhaaren, beziehungsweise Schleimzellen gebildet. Hierher gehören folgende Gattungen:

Cardanthera (mit Schleimhaaren),
Hygrophila " "
Nomaphila " "
Brillantaisia " "
Calophanes " "
Ruellia (mit Schleimhaaren oder Schleimzellen),
Blechnum (mit Schleimzellen) und
Hemigraphis (mit Schleimhaaren).

Typus II. Die Samenoberfläche wird vollständig oder teilweise von einzelligen, nicht Schleim enthaltenden Haaren gebildet. Hierher gehören *Barleria* und *Strobilanthes Neesii* Kurz. Auch bei *Thunbergia* kommt eine mehr oder weniger typische Haarepidermis (aus einzelligen Haaren, siehe Typus III) vor. Weiter mag hier auch *Schwabea* erwähnt sein, bei der einige Epidermiszellen an bestimmten Stellen (am Nabel und an der diesem gegenüber liegenden Stelle) der Samenschale aus (ein- bis mehrzelligen) gelenkartig abgegliederten Haaren (siehe Typus IV) bestehen.

Typus III. Die Samenoberfläche zeigt Unebenheiten, welche durch Gruppen stärker gestreckter Epidermiszellen bewirkt werden.

In einem ersten Fall treten diese Unebenheiten dem freien Auge als wirkliche Haarkörper, beziehungsweise als Zotten entgegen. Hierher gehören: *Blepharis* mit Haarkörpern, welche sich an der Spitze bei Benetzung mit Wasser und gleichzeitigem Druck oder Erwärmen in den Schleimhaaren (siehe Typus I) ähnliche Gebilde auflösen, und *Aphetandra* mit kurzen Zotten, welche keinen Schleim enthalten und nur spärlich auf der Samenoberfläche vorhanden sind.

In einem zweiten Fall treten diese Unebenheiten dem freien Auge als Warzen (*Strobilanthes Perrottetianus* und *Dicliptera*), als Schuppen oder Netzwerk (*Thunbergia*), oder schließlich als Strichelung (*Chamaeranthemum*, *Justicia*-Arten und *Anisacanthus*) entgegen.

Typus IV. Die Samenoberfläche wird von gleich hohen Epidermiszellen gebildet. Sie ist infolgedessen meist glatt (*Acanthus*, *Schwabea* und *Justicia*-Arten). In anderen Fällen ist sie in Falten emporgezogen (*Adhatoda*), oder zeigt schließlich

eine netzförmige Struktur, welche durch die eigentümliche Oberflächen-Beschaffenheit des Nährgewebes zustande kommt (*Elytraria*).

Ich gehe nun zur Besprechung der vier Typen über und beginne mit dem ersten Typus:

Typus I. Bei diesem wird die Samenenpidermis ganz oder nur teilweise von Schleimhaaren beziehungsweise Schleimzellen gebildet. Die Schleimhaare finden sich in einem ersten, bei den meisten Arten auftretenden Fall sowohl auf der Samenfläche als am Samenannde. In einem zweiten Fall ist die Schleimentwicklung auf den Samenrand beschränkt und findet hier entweder in gewöhnlichen Schleimhaaren (*Ruellia*-Arten) oder aber in nicht haarartig entwickelten, jedoch palissadenartig gestreckten und keulenförmig nach außen verbreiterten Epidermiszellen (ebenfalls *Ruellia*-Arten und *Blechnum*) statt.

Die Schleimhaare habe ich vor allem sowohl mit Rücksicht auf die Entwicklungsgeschichte, als auch auf ihre fertige Struktur bei *Hygrophila salicifolia* untersucht.

Von diesen Schleimhaaren soll daher zunächst ausführlich die Rede sein. Die erste Entwicklung der Schleimhaare ist an Samen von ca. 0,6 mm. aus Fruchtknoten von ca. 7,5 cm Länge zu beobachten. Dabei nimmt man wahr, daß in dem der Nabelgegend zugekehrten Teile der Samenfläche zuerst die Haarbildung anhebt und sich auch auf die übrigen Teile des Samens allmählich erstreckt. Die tafelförmigen Zellen der Samenenpidermis zeigen papillöse Ausstülpungen ihrer Außenwand, welche allmählich zu den ca. 300 μ langen schlauchförmig gestreckten und zugespitzten Haarkörpern heranwachsen. Die jüngeren Entwicklungsstadien der Haare enthalten noch keinen Schleim, sondern Protoplasma und besitzen eine dünne, mit einer feinen Cuticula bedeckte Cellulosewand. Hat der Haarkörper annähernd seine halbe Länge erreicht, so treten in gewissen Abständen im oberen Teil des Haarkörpers eigentümliche ringförmige Verdickungen auf (Fig. 2a und b). Die lokalen ringförmigen Verdickungen bilden sich allmählich auch im mittleren und unteren Teil des Haarkörpers aus und dann erscheint auch mit einemale der Celluloseschleim in Form einer dicken, gallertartigen Membran, der Cellulosewand angedrückt, nach außen von dem Protoplasma, welches schließlich auf einen fadenförmigen, zuweilen unterbrochenen Rest im innersten Teil des Haares zurückgedrängt ist. Am trockenem, ausgewachsenen Samen sind die Schleimhaare nur als feine Längsstreifen sichtbar. Bei der Untersuchung in Glycerin oder in Alkohol erscheint der Inhalt des Haares als glasige, faltig zusammengeschrumpfte Gallertmasse mit feiner Längs- und Querstreifung; sobald der Same in Wasser gelangt, spreizen sich die Haare (Fig. 1b), senkrecht vom Samenkörper abstehend, auseinander; schließlich reißt die Haarswand an ihrer Basis ab und wird von dem zu einem langen und breiten Schleimfaden aufquellenden Inhalt emporgetragen.

Der herausquellende und dabei sich wurmartig hin- und herkrümmende Schleimfaden (Fig. 2a) übertrifft die Haarlänge um das 6- bis 8fache, die Breite um das $1\frac{1}{2}$ - bis 2fache. Während dieses Vorganges tritt die Struktur des Schleimfadens, namentlich wenn man ihn mit einem Farbstoff wie Metylgrün oder Methylviolett, Kongorot oder Safranin tingiert hat, sehr deutlich bei 1000facher Vergrößerung hervor. Er zeigt eine zarte Längs- und Querstreifung und bei tieferer Einstellung an den beiden Seiten Längsreihen von Punkten (Fig. 2c, d, e, f). Beobachtet man weiter das Querschnittsbild des Fadens und die fortschreitende Quellung, so erkennt man, daß der Schleim aus mehreren ineinandergesteckten Membranzylindern besteht, wodurch die oben erwähnte Längsstreifung bewirkt wird; ferner, daß ein jeder dieser Schleimzylinder sich infolge seiner besonderen Struktur, die in der gleichfalls oben erwähnten Querstreifung zum Ausdruck gelangt, in eine „feine Schleimspirale“ ausziehen läßt. Daß außer Membranschleim auch eingelagerte Pektinverbindungen vorhanden sind, beweist der Umstand, daß er Farbstoffe in reichlichem Maße aufnimmt. Den Nachweis, daß der Schleim ein echter Celluloseschleim ist, lieferte die Behandlung mit Jod und verdünnter Schwefelsäure. Bei der Einwirkung dieser Reagentien tritt eine schöne Blaufärbung des Schleims, selbst der feinsten Fäden, in die sich der Schleim ausziehen läßt, ein.

Die Haarkörper der übrigen von mir untersuchten *Hygrophila*-Arten, wie der Gattungen des Typus I, zeigen sowohl rücksichtlich der Beschaffenheit des schleimigen Inhaltes als auch der Wandstruktur im allgemeinen dieselben Verhältnisse, wie sie bei *Hygrophila salicifolia* vorkommen. Zu bemerken ist nur, daß Haarwand und Verdickungsringe bei den meisten *Ruellia*-Arten sowie bei *Calophanes* eine derbere Beschaffenheit besitzen (Fig. 3), weiter, daß bei bestimmten *Ruellia*-Arten und bei *Calophanus* im unteren Teil des Haarkörpers eine spiralgige und im untersten Teil zuweilen sogar netzartige Wandverdickung an Stelle der Ringe beobachtet wurde und schließlich, daß die Verdickungsringe bei *Hygrophila polysperma* und *Hygrophila Serpyllum* vollständig fehlen und bei *Hygrophila Steudneri* und *Ruellia lactea* nur schwach angedeutet sind; auch die Haare von *Ruellia tuberosa*, welche eine zarte Außenwand und zarte Verdickungsringe aufweisen, mögen hier noch erwähnt sein (Fig. 4b).

Was die Schleimzellen anlangt, welche an Stelle der Schleimhaare bei *Ruellia squarrosa* und *formosa*, sowie bei *Blechnum Brownei* vorkommen, so sind dieselben palissadenartig bis keulenförmig gestaltet und auf den Samenrand, sowie die angrenzenden Partien der Samenfläche beschränkt (Fig. 6). Ihre Außenwand ist mehr oder weniger vorgewölbt; ihr Inhalt besteht, abgesehen von Protoplasmaresten, aus dem gleichen Celluloseschleim wie in den Haarkörpern. Bei Quellung des Schleimes wird hier die Außenwand gesprengt.

Ich habe nun noch die Beschaffenheit der Epidermiszellen der Samenfläche bei den wenigen Arten, welche nur am Samenrand Schleimhaare, beziehungsweise Schleimzellen entwickelt haben, in Kürze zu berühren. Bei *Ruellia squarrosa* und *Ruellia formosa* sowie bei *Blechnum Brownei* zeigen die tafelförmigen Epidermiszellen nichts Besonderes: höchstens ist anzuführen, daß bei *Blechnum Brownei* einzelne Epidermiszellen papillöse Ausbildung haben, welche aber keinen Schleim enthalten. Dagegen zeigen die gleichfalls tafelförmigen Epidermiszellen der nur am Samenrande mit Schleimhaaren versehenen *Ruellia*-Arten (*Ruellia ochroleuca*, *Ruellia rubicaulis*, *Ruellia solitaria*) eine bemerkenswerte Wandstruktur (Fig. 5). Es sind hier eigentümliche lokale, sekundäre Wandverdickungen vorhanden, welche insbesondere an den Innen- und Seitenwänden, mitunter auch an den Außenwänden zu finden sind, Wandverdickungen, welche gewöhnlich an den Zellflächen eine vollkommene oder höchst unvollkommene netzartige Struktur bewirken, wobei im zweiten Fall nur die an die Ecken der Maschen anstoßenden Teile des Netzes entwickelt sind, welche auch häufig noch zapfenartig in das Lumen der Zelle eindringen und netzförmig anastomosieren nach Art der sekundären Verdickungen der sogenannten *cellulae trabeculatae* und schließlich stellenweise auch eine spirallige Verdickung bewirken können.

Die Gattungen, beziehungsweise Arten, deren Samenepidermis nur aus Schleimhaaren besteht, weisen in der Nabelgegend eine kleine Zellgruppe auf, deren Zellen nicht triehomartig entwickelt, meist in der Richtung der Längsachse des Samens gestreckt und auch häufig getüpfelt und verholzt sind. Bei *Hemigraphis* ist diese Zellgruppe durch netzförmige oder spirallige Wandverdickung ihrer Zellen ausgezeichnet.

Die biologische Bedeutung der Schleimhaare, beziehungsweise der Schleimzellen ist dieselbe wie bei den Samen anderer Familien, deren Epidermis gleichfalls Schleim enthält. Der Schleim dient in erster Linie zur Befestigung der Samen an das Keimbett. Für jene Arten, welche an feuchten Standorten vorkommen, wie z. B. *Hygrophita*-Arten — wie der Gattungsname schon andeutet —, ist der die Samenkörper einhüllende Schleim vielleicht auch ein Schutzmittel gegen den Fraß der Wassertiere, gleich dem die Vegetationspunkte bestimmter Wasserpflanzen (*Nymphaeaceen*) umhüllenden und von Schleimhaaren abgesonderten Schleim.

Zum Schluß der Besprechung des Typus I sei noch bemerkt, daß Schleimhaare außer in den von mir untersuchten und in meiner Übersicht oben angeführten Arten von Kippist noch bei Arten von *Strobilanthes*, *Aechmanthera*, *Stenosiphonium* und *Phaylopsis* (*Aethelema reniforme*) sowie von Lindau noch bei *Asteracantha* und *Chartacanthus* konstatiert worden sind.

Typus II. Die zum zweiten Typus gehörenden Samen haben eine vollständige Haarepidermis: die Haare enthalten

aber, was wesentlich ist, keinen Schleim. Hierher gehören nach meinen Untersuchungen *Strobilanthes Neesii* Kurz und *Barleria cristata* L.

Die Samenenepidermis wird von langen, schmalen, sehr spitzen und stark lichtbrechenden, seideglänzenden Haaren gebildet, welche dem Samenkörper dicht angedrückt sind und sich im Gegensatz zu den Schleimhaaren der Samen des I. Typus leicht lösen und isolieren lassen. Die Haare von *Strobilanthes Neesii* sind gerade, die Haare von *Barleria cristata* wellig hin und hergebogen, wodurch die moiréartige Struktur der Samenoberfläche zustande kommt. An der Basis verbreitern sich die Trichome mehr oder weniger fußartig und sind zudem bei *Strobilanthes Neesii* an der Basis getüpfelt (Fig. 8). Die bei *Barleria cristata* ziemlich dünnen, bei *Strobilanthes Neesii* etwas verdickten Zellwände geben Cellulosereaktion, welche bei *Strobilanthes Neesii* nur undeutlich ist. Zu bemerken ist schließlich noch, daß die Haarkörper in der Umgebung des Nabels bei *Strobilanthes Neesii* viel kürzer sind und am Nabel selbst durch verholzte und getüpfelte Zellen ersetzt werden.

Im Anschluß an meine Untersuchungen mag noch erwähnt sein, daß auch Kippist für Arten von *Lepidagathis*, *Goldfussia* und *Nelsonia* einfache einzellige Haare auf der Samenschale angibt. Diese Trichome zeigen bei den zuerst genannten zwei Gattungen nichts besonderes, während bei *Nelsonia tomentosa* auch Trichome vorkommen, welche am Ende einfach haken- oder ankerartig ausgebildet sind. Ähnliche ankerartig ausgebildete einzellige Haare finden sich nach Lindau auch an den Samen von *Nelsonia brunelloides* O. Ktze. Schleim, welchen Lindau als Inhalt dieser Trichome angibt, ist aber nach meiner Nachprüfung weder bei der genannten Art (Zenker n. 1969, Bipinde H. M.), noch bei *Nelsonia canescens* N. ab Es. (H. M.), welche dieselben Haare besitzt, vorhanden.

Typus III. Die Samenoberfläche zeigt Unebenheiten, welche durch Gruppen von stärker entwickelten und gestreckten Epidermiszellen gebildet werden.

In einem ersten Fall treten diese Unebenheiten dem freien Auge als Haarkörper beziehungsweise als Zotten entgegen. Hierher gehören *Blepharis capensis* und *Aphelandra aurantiaca*. Die Samenoberfläche ist bei *Blepharis capensis* dicht von 2 bis 3 mm langen, dicken, etwas glänzenden und dem Samenkörper dicht angedrückten, bei *Aphelandra aurantiaca* mit kurzen (Länge 0,22 bis 0,26 mm) spärlich vorhandenen Zotten besetzt.

Die Zotten bestehen bei *Blepharis capensis* aus ca. 25 mit den Längswänden verwachsenen und zu einem Bündel vereinigten Epidermiszellen (Fig. 13—14). Die einzelnen Zottenzellen zeigen an den Zellwänden eigentümliche netzförmige Verdickungen (Fig. 15a—b) und außerdem netzartig anastomosierende, mit den Verdickungen der Zellwände in Zusammenhang stehende Zellstoffbalken. Bei den peripherisch gelagerten, etwa um $\frac{1}{5}$ kürzeren

Zellen der Zotte erstrecken sich die beschriebenen Verdickungen auf die ganze Haarlänge, dazu kommt, daß diese Zellen an der nach außen gelegenen Wand (Fig 15b) ein breites gallertartig aussehendes und stark lichtbrechendes Verdickungsband aufweisen, welches von der Basis bis zum spitzen Ende der Zelle reicht. Die inneren längeren Zellen der Zotte zeigen die oben besprochene netzförmige Verdickung der Zellwand und die Zellstoffbalken nur in ihrem unteren Teil. Die oberen Teile weisen eine spiralförmige Verdickung aus zwei oder mehreren Spiralbändern auf (Fig. 15c), welche zuerst noch durch Querbalken Übergänge zur netzartigen Verdickung zeigen und weiter oben rein spiralförmig werden, außerdem noch eine verschleimte Wandpartie ähnlich wie in den Schleimhaaren der *Ruellien*. Beim Benetzen mit Wasser und Drücken der Zotte oder beim Erwärmen des Präparates treten die obersten schleimhaltigen Teile der Zotte auseinander und erinnern, wie schon angedeutet, an die Schleimhaare der *Ruellien*.

Die Zotten von *Aphelandra aurantiaca* bestehen nur aus 3 bis 6 Zellen, deren Wände netzartig verdickt sind und deren Zelllumen von Zellstoffbalken durchsetzt sind, welche letztere mit den netzförmigen Verdickungen der Zellwand in Zusammenhang stehen. Die Struktur der Zotten-Zellen ist im allgemeinen dieselbe, wie die der unteren Teile der Zotten-Zellen von *Blepharis capensis*.

Die zwischen den Zotten liegenden tafelförmigen Epidermiszellen bei *Blepharis capensis* zeigen die gleiche Verdickungsweise wie die Zotten-Zellen. Dagegen haben die tafelförmigen Epidermiszellen bei *Aphelandra aurantiaca* eine verschiedene Struktur. Der größte Teil der Epidermis besteht aus sehr dünnwandigen Zellen, welche in der Flächenansicht verhältnismäßig klein erscheinen. Zwischen diese sind einzelne (gleich hohe) Epidermiszellen eingestreut, welche auf dem Flächenschnitt durch ihren viel größeren Umriß und durch die netzartige Verdickung ihrer Zellwand auffallen. Bei näherer Untersuchung stellt sich heraus, daß vor allem die Seitenwände der Zellen, dann sehr häufig auch die Außenwände, sehr selten dagegen die Innenwände netzartig anastomosierende Verdickungsleisten aufweisen, von welchen in manchen Zellen das Zelllumen durchsetzende Zellstoffbalken ausgehen.

Zottenförmige Haarkörper hat auch Kippist bei einigen *Acanthaceen*-Samen angetroffen und wenigstens oberflächlich beschrieben, zunächst bei *Ruellia dulcis* Cav. (= *Stenandrium dulce* Nees) und einer als „*Micraca*“ bezeichneten *Acanthacee*. Die Zotten bestehen bei diesen Arten aus einem längeren reichzelligen Zellbündel, dessen oberflächlich gelegene Zellen zum Teil, und zwar sowohl am Ende als auch stellenweise am ganzen Verlauf des Zottenkörpers in hakenförmig nach unten umgebogene Papillen ausgezogen sind. Zotten mit derselben Struktur, aber kürzer und breiter, besitzt weiter *Raphiodospora glebra* (= *Justicia*

glabra Koen.) nach Kippist. Die Figur von Kippist gibt den Habitus der Haare richtig an, wie ich nach Untersuchung eines Samens der genannten Art aus dem H. M. (Wallich n. 2456) angeben kann.

In einem zweiten Fall treten die Unebenheiten dem freien Auge als Warzen (*Strobilanthes Perrottetianus* und *Dicliptera resupinata*), als Schuppen oder Netzwerk (*Thunbergia*), oder schließlich als Strichelung (*Chamaecranthium Beyrichii*, *Justicia*-Arten und *Anisacanthus*-Arten) entgegen.

Was zunächst die Arten, deren Unebenheiten der Samenoberfläche dem freien Auge als Warzen entgegentreten, *Strobilanthes Perrottetianus* und *Dicliptera resupinata*, anlangt, so sei über die Struktur der Epidermiszellen, welche die warzenförmigen Erhebungen bedingen, folgendes gesagt (Fig. 10a—b): Sie bestehen aus gruppenweise vereinigten, mit den Längswänden verwachsenen, palisadenartig und senkrecht zur Samenoberfläche gestreckten Zellen, deren dicke Längswände eine verschiedenartige Tüpfelung aufweisen. Während die Innenwände nur wenig verdickt sind, zeigen die Außenwände eine gleich starke Verdickung wie die Längswände und sind nicht getüpfelt. Über die palisadenartig gestreckten und annähernd kegelförmig gestalteten Zellen von *Dicliptera resupinata* ist besonders bemerkenswert, daß sie am Ende in scharfe, gerade oder hakenförmig gebogene und dann von der Epidermiszellgruppe gewissermaßen abstehende Spitzen ausgezogen sind (Fig. 18). Die peripherischen kürzeren Zellen der Gruppe weisen zuweilen außerdem eine kurze, spitze Aussackung ihrer Längswände auf. Durch den Besitz der hakenartig gebogenen Spitzen der mittleren, sowie durch die Aussackung der Längswände der peripherischen Zellen zeigen die Warzen von *Dicliptera resupinata* Übergänge zu den früher besprochenen (siehe Typus III, Fall 1) Haarzotten von *Ruellia dulcis* und „*Micraea*“.

Über die äußere und innere Struktur der netzförmigen oder schuppenförmigen Unebenheiten der Samenschale von *Thunbergia* sei folgendes angeführt: Die netzförmige Struktur, welche durch leistenartige, annähernd radiär und konzentrisch verlaufende und an den Treffpunkten der Leisten als mehr oder weniger deutlich warzig erscheinende Erhebungen veranlaßt werden (Fig. 10), zeigen *Thunbergia alata*, *Thunbergia reticulata* und *Thunbergia Hawlaguana*. Bei der letztgenannten Art ist diese Oberflächenstruktur meist verwischt oder nur stellenweise vorhanden. Das schuppenförmige Samenoberflächenrelief findet sich bei den in ihrem Äußeren an die flache, deutlich schuppige Cupula gewisser Eicheln erinnernden Samen von *Thunbergia elegans* und *Thunbergia grandiflora* (Fig. 11). Die Leisten mit ihren warzenartigen Treffpunkten und die dachziegelartig und in Kreisen angeordneten Schuppen der Samenoberfläche werden von den haarartig langgestreckten Epidermiszellen (Leisten- oder Schuppenzellen) gebildet, die mit den Längswänden fest verwachsen sind

und höchstens nur kleine, freie, papillöse Endigungen aufweisen. Die Zellwände der Leisten- bez. Schuppenzellen sind in verschiedener Weise bei den einzelnen Arten verdickt. Bei *Thunbergia alata* weisen die Leistenzellen ein in der Längsrichtung der Zelle verlaufendes einseitiges Verdickungsband auf. Ähnlich verhält sich *Thunbergia reticulata*. Die Leistenzellen von *Thunbergia Hawtayneana* sind dagegen gleichmäßig verdickt und zeigen nur wenige kleine Tüpfel.

Die als strichartige oder linienförmige Unebenheiten auf der Samenoberfläche hervortretenden Erhebungen finden sich schließlich bei Samen von *Chamaeranthemum Beyrichii*, *Justicia diffusa*, *Justicia neglecta* und *Justicia simplex*, sowie bei *Anisacanthus virgularis*. Die Unebenheiten werden von palissadenartig und senkrecht zur Samenoberfläche gestreckten, mit den Längswänden verwachsenen Epidermiszellen (Palissadenzellen) gebildet. Die Verdickungsweise der Zellen ist eine verschiedene. Bei *Chamaeranthemum*, *Justicia diffusa*, *Justicia simplex* und *Anisacanthus* sind es die mittleren Partien der Seitenwände, welche eine starke Verdickung aufweisen, während die übrigen Teile der Seitenwände und die Außen- und Innenwand nur wenig verdickt sind. Bei *Justicia neglecta* haben dagegen die palissadenartig gestreckten Epidermiszellen außerordentlich stark verdickte Außenwände, in welche das Zellumen kegelförmig vordringt; die Wandverdickung erstreckt sich auch auf die Seitenwände, nimmt aber entsprechend der Verjüngung des Zellumens nach außen gegen die Innenwand der Zelle sukzessive ab. Bei *Anisacanthus* endlich sind die Epidermiszellen derart verdickt, daß sich das Zellumen annähernd flaschenförmig nach innen verschmälert und am innern Ende gewöhnlich noch etwas verbreitert. Die Außenwand ist dünn, die Innenwand ziemlich dick.

Ich komme nun noch auf die Struktur der Epidermiszellen zu sprechen, welche den zwischen den warzen-, netz-, schuppen- und strich- beziehungsweise linienartigen Unebenheiten liegenden glatten Teil der Samenschale bilden.

Die Epidermiszellen der glatten, zwischen den warzenförmigen Unebenheiten liegenden Samenflächen sind bei *Strobilanthes* dickwandig und im Gegensatz zu den Palissadenzellen nicht getüpfelt, in der Flächenansicht faserartig und dabei in der Richtung der Samenlängsachse gestreckt. Auf dem Querschnitt erscheint das Lumen der relativ hohen Zellen Iförmig. Die Innenwände sind nur wenig verdickt. Bei *Dicliptera* sind die Außenwände der tafelförmigen Epidermiszellen stärker verdickt. Die Verdickung greift auch noch etwas auf die angrenzenden Teile der Seitenwände über.

Ganz eigentümliche Verhältnisse finden sich, wie schon in der Übersicht der Typen angedeutet wurde, bei den Epidermiszellen der glatten, zwischen den netz- beziehungsweise schuppenförmigen Erhebungen liegenden Teile der Samenfläche von *Thunbergia*. Diese Epidermiszellen sind als Haare ausgebildet.

Bezüglich der näheren Struktur der stets einzelligen Haare bei den einzelnen Arten verweise ich auf den speziellen Teil. Nur die durch ihre besondere Struktur interessanten Trichome von *Thubergia Haectagucana* sollen auch an dieser Stelle ihre Besprechung finden. Die Haare der genannten Art bestehen aus stumpfen, kurz-zylindrischen und schief gegen die Samenfläche gerichteten Haarzellen. Die Wandung derselben ist dünn, bis auf ein breites, meist regelmäßig begrenztes Verdickungsband, welches sich namentlich auf der der Samenfläche zugekehrten Längswand befindet und mitunter von da auch auf die Basalwand übergreift und welches im Längsschnitt als eine Art flach cystolithenartige Protuberanz in das Zelllumen vorspringt und gewöhnlich auch einige größere Tüpfel aufweist.

Was die Struktur der Epidermiszellen der glatten, zwischen den strich- beziehungsweise linienartigen Unebenheiten der Samenoberfläche befindlichen Teile bei *Chamaecranthemum Beyrichii* und den oben genannten *Anisacanthus*- und *Justicia*-Arten anlangt, so ist diese von Art zu Art eine verschiedene. Die Epidermiszellen von *Chamaecranthemum Beyrichii* sind in der Flächenansicht kurzfasrig oder auch polygonal oder mit etwas gewellten Seitenrändern versehen. Die Verdickungsweise der Seitenwände ist die gleiche wie die der Palissadenzellen. Rückseitlich der tafelförmigen Epidermiszellen der übrigen hier zu besprechenden Arten ist nur anzuführen, daß die Epidermiszellen bei *Justicia diffusa* und *Justicia simplex* dünnwandig sind und bei *Justicia neglecta* sowie bei *Anisacanthus* in gleicher Weise, doch etwas stärker verdickt erscheinen als die Palissadenzellen.

Im Anschluß an meine Untersuchungen erwähne ich noch, daß die von mir beschriebenen Unebenheiten der Samenfläche von Kippist noch bei einigen anderen *Acanthaceen*-Gattungen berücksichtigt worden sind. So gibt derselbe eine schuppenförmige Beschaffenheit der Samenoberfläche ähnlich wie bei *Thubergia* bei *Crossandra infundibuliformis* an; weiter bei *Asystasia*-Arten eine gefurchte oder runzelige Samenoberfläche, bei *Hypoestes*-Arten knotige Unebenheiten, und zwar bei *Hypoestes Wallichii* solche, die an die mit hakenförmigen Anhängen versehenen Warzen von *Dicliptera resupinata* erinnern usw. Näher kann ich auf diese Verhältnisse nicht eingehen, da die denselben zugrunde liegenden anatomischen Untersuchungen, entsprechend der Zeit, in welcher Kippists Arbeit erschienen ist, in ganz ungenügender Weise beschrieben worden sind.

Zum Schlusse der Besprechung des Typus III will ich noch bemerken, daß bezüglich der Einzelheiten des Wandreliefs und der chemischen Beschaffenheit der Zellwände der Epidermiszellen die Angaben im speziellen Teil einzusehen sind.

Typus IV. Die Samenoberfläche wird von gleich hohen Epidermiszellen gebildet. Sie ist infolge dessen meist glatt (*Acanthus*, *Schwabea* und *Justicia*-Arten). In anderen Fällen ist sie in Falten emporgezogen (*Adhatoda*) oder zeigt schließlich

eine netzförmige Struktur, welche durch die eigentümliche Beschaffenheit des Nährgewebes zustande kommt (*Elytraria*).

In dem ersten Fall, bei den glatten Samen von *Acanthus*, *Schwabea* (*Schwabea ciliaris*) und *Justicia*-Arten (*Justicia furcata*, *Justicia ventricosa* und *Justicia debilis*) besteht die Samenenpidermis aus mehrseitig prismatischen und dabei senkrecht zur Samenoberfläche gestreckten Zellen. Ihre Seitenwände sind mit charakteristischen, zumeist tief in das Zelllumen einspringenden und gegen die Innenwand der Zelle zu sowohl an Dicke als an Breite abnehmenden Verdickungsleisten versehen. Die Verdickungsleisten verlaufen bei *Justicia debilis* gerade und parallel zur Höhenachse der Zelle; bei *Justicia furcata* und *Justicia ventricosa* sind sie schwach spiralig gedreht, ohne einen ganzen Umgang zu machen. Bei *Acanthus* sind die Verdickungsleisten im oberen Teil annähernd parallel zur Höhenachse der Zelle gerichtet; im unteren Teile gehen sie in ein mehr oder weniger deutliches Spiralband oder (bei *Acanthus mollis*) durch Anastomose in eine netzartige Verdickung über (Fig. 16). Bei *Schwabea ciliaris* gehen die Verdickungsleisten schon im oberen Teil der Zelle durch Anastomose in eine netzartige Verdickung über. Die Außenwände der Epidermiszellen der Samen mit glatter Oberfläche sind nur bei *Acanthus* ziemlich stark, die Innenwände überall nur wenig verdickt. Erwähnenswert ist schließlich noch für *Schwabea ciliaris*, daß einige wenige Epidermiszellen am Nabel und an der diesem gegenüberliegenden Stelle des Samens als ein- bis mehrzellige Haare entwickelt sind (über die genaue Struktur siehe im speziellen Teil unter *Schwabea*).

Über die bei *Adhatoda* (*Adhatoda vasica*) faltig emporgezogene Epidermis ist zu bemerken, daß die Seitenwände ihrer Zellen ziemlich stark verdickt und von zahlreichen größeren Tüpfeln durchsetzt sind, während die Außen- und Innenwände nur wenig verdickt sind und keine Tüpfel tragen.

Was schließlich die tafelförmigen Epidermiszellen von *Elytraria* (*Elytraria virgata*) anlangt, so sind diese mit leistenförmigen Verdickungen nach Art der Endotheciumzellen versehen. Die Innenwände der Epidermiszellen haben leistenförmige oder netzartig anastomosierende Verdickungsbänder, welche sich auf die Seitenwände fortsetzen und schließlich an den Außenwänden angelangt, noch auf den Rand dieser übergreifen.

Nachdem ich nun ausführlich die Struktur der Epidermis und die damit zusammenhängenden vier Typen der Samenstruktur behandelt habe, komme ich zum Schlusse des allgemeinen Teiles noch kurz auf die Anatomie des inneren Teils der Samenschale, des Nährgewebes und des Embryos zu sprechen.

Der innere Teil der Samenschale besteht meist aus einem wenigschichtigen, in der Nabelgegend stärker entwickelten, mehr oder weniger stark zusammengedrückten Gewebe. Die Zellen desselben enthalten Protoplasmareste, häufig reichlich Kalkoxalat in Form von meist nadelförmigen, prismatischen und

rhomboedrischen Einzelkristallen oder drusenartigen Gebilden und Gerbstoff. Erwähnenswert ist nur, daß bei *Acanthus* die innersten Zellschichten der Samenschale, welche sich als ein hautartiges Gebilde von dem übrigen Teil der Samenschale ablösen lassen, eigentümliche warzen- bis knopfartige, stark lichtbrechende Verdickungen zeigen, welche sich an allen Zellwänden befinden, mit den gleichen Verdickungen der benachbarten Zellen korrespondieren und Cellulosereaktion geben. Typische Cystolithen, welche bei bestimmten *Acanthus*-Arten in den Blättern vorkommen, fehlen durchweg in der Samenschale, wie überhaupt im Samen, auch bei den Cystolithen im Mesophyll enthaltenden Arten.

Das Nährgewebe ist, wie schon am Eingange des allgemeinen Teils erwähnt wurde, nur bei den *Nelsoniæen*-Gattungen in reichlicher Menge vorhanden. Dasselbe ist hingegen bei den von mir untersuchten Gattungen außer *Acanthus*, wo es fehlt, im allgemeinen (nämlich abgesehen vom Samenrand, beziehungsweise von der Nabelgegend, wo es etwas reichlicher entwickelt ist) auf einige wenige Zellschichten reduziert. Besonders bemerkenswert ist die warzig-höckerige Oberflächenbeschaffenheit des Nährgewebes bei dem *Nelsoniæengenus* *Elytraria*, womit auch ein entsprechendes, oben schon berücksichtigtes Oberflächenrelief der Samenschale verbunden ist: die Unebenheiten des Nährgewebes sind durch das Vorspringen von Endospermzellgruppen bewirkt. Das Nährgewebe ist stets durch eine deutliche Cuticula von der Samenschale geschieden. Die Zellen des Nährgewebes sind meist dickwandig. Ihr Inhalt besteht aus feinkörnigen oder strukturlosen Protoplasmamassen, fettem Öl mit Kalkoxalat in verschiedenen, ähnlich wie in der Samenschale ausgeschiedenen Formen. Von besonderen Strukturverhältnissen der Zellen des Nährgewebes ist noch folgendes anzuführen: Bei *Barleria cristata* und *Thunbergia* sind die Zellwände des Nährgewebes knotig verdickt und getüpfelt. Bei *Schwabea ciliaris* und *Justicia* ist die Epidermis des Nährgewebes mehr oder weniger deutlich papillös ausgebildet.

Über die anatomische Struktur des Kotyledonargewebes des Embryos ist zunächst anzuführen, daß dasselbe zumeist in Palissaden- und Schwammgewebe differenziert ist. Die Zellen sind gewöhnlich dünnwandig, selten, wie bei *Schwabea ciliaris* und *Thunbergia*, dickwandig. Zudem sind die Zellen bei *Schwabea ciliaris* kollenchymatisch verdickt und mit großen Tüpfeln versehen, bei *Thunbergia* mit Tüpfelfeldern ausgestattet. Die Zellwände des Nährgewebes bestehen meist aus Cellulose, nur bei *Schwabea* und *Thunbergia* aus Amyloid. Der Inhalt der Zellen wird in den meisten Fällen von kleinen Aleuronkörnern und fettem Öl gebildet und schließt auch Kalkoxalat in verschiedenen Form ein. Nur bei *Acanthus* traf ich Stärkemehl in verschieden großen Körnern und daneben feinkörnige Eiweißsubstanz als Inhalt an.

Abkürzungen.

Ep. = Epidermis,
 Fl. = Fläche.
 Fl. A. = Flächenansicht,
 H. M. = Herbarmaterial,
 Inh. = Inhalt,
 N. Gew. = Nährgewebe,
 polyg. = polygonal.

Sa. = Samen.
 Sa. Sch. = Samenschale.
 Sa. Fl. = Samentfläche.
 Sch. Haare = Schleimhaare.
 Sch. Z. = Schleimzellen,
 Z. = Zelle,
 Z. Sch. = Zellschichte.

B. Spezieller Teil.

Hygrophila.

Sämtliche Samen zeigen im wesentlichen die gleiche exomorphe und endomorphe Struktur. Bezüglich der letzteren differieren die Samen der einzelnen Arten im wesentlichen nur mit Rücksicht auf die sehr verschiedene Größe. Damit hängt auch zusammen, daß bei den kleinsamigen Arten die charakteristischen Flächen des Samens dem freien Auge weniger deutlich hervortreten oder mitunter sogar verwischt sind.

Ich beginne zunächst mit der Besprechung der exomorphen Verhältnisse. Die Samen (Fig. 1a) sind flach und haben einen länglichen Umriß. Sie sind an dem einen Ende etwas zugespitzt, an dem andern Ende, an welchen Hilus und Mikropyle liegen, schwach ungleich zweilappig und zudem an den beiden Enden derart schief abgestutzt, daß diese schiefen Flächen einander parallel sind. Eine kielartig hervortretende Längslinie verläuft in der Mitte einer oder beider Samenflächen. Der Längsdurchmesser beträgt zwischen 0,5 bis 3,2 mm, der Breitendurchmesser zwischen 0,4 bis 2,2 mm. Die Farbe wechselt zwischen hell- und dunkelbraun. Besonders bemerkenswert ist, daß die Samen eigentlich behaart sind. Diese Haare, deren Struktur für einige *Hygrophila*-Arten durch Kippist l. c. beschrieben worden ist, liegen dem Samenkörper parallel zu dessen Längsachse dicht an. Sie treten an trockenen Samen nicht hervor und bedingen nur die feinen Längsfurchen und den schwachen Glanz der Samenoberfläche. Am befeuchteten Samen werden die Haare in Form eines dichten, den ganzen Samen einhüllenden Haarpelzes sichtbar (Fig. 1b), und zugleich macht sich beim Befühlen der Schleimgehalt der Haare bemerkbar. Von diesem Vorgang wird weiter unten noch ausführlich die Rede sein.

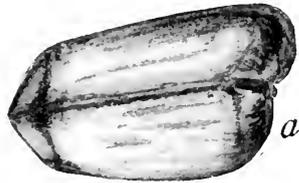


Fig. 1a.

Hygrophila spinosa, 10f. Vergr.
 a) trockener Same.

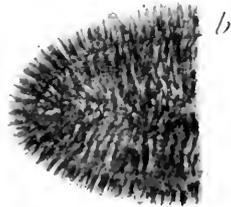


Fig. 1b.

b) befeuchteter Same.

Die Samenschale ist im allgemeinen dünn. Nährgewebe ist nur in sehr geringer Menge vorhanden und nur mit dem Mikroskop nachweisbar. Das Sameninnere ist fast erfüllt vom Embryo, der annähernd die Form des Samens hat. Er ist gerade, seine Kotyledonen sind an der Basis kurz zweilappig und bedecken mit ihren Lappen das kurze stumpfe, nur wenig hervortretende Würzelchen.

Ich gehe nun zur anatomischen Struktur des Samens über und bespreche der Reihe nach die Samenschale, das Nährgewebe und den Embryo.

Was zunächst die Samenschale anlangt, so sind fast alle Epidermiszellen als Trichome ausgebildet (vergl. Entwicklungsgesch. der Haare im allgem. Teil). Diese sind kegelförmig und haben eine Länge von 170—600 μ . Besonders charakteristisch ist die Struktur ihrer Wandung und die Beschaffenheit ihres Inhaltes.

Die Wandung der Haare ist gewöhnlich mit ringförmigen Verdickungen versehen (Fig. 2a und b), welche bald von zarter, bald von derber Beschaffenheit sind und in engeren oder weiteren Abständen auftreten und gleich der Außenwand der Haare mehr oder weniger stark kutinisiert sind. Im unteren Teil der Haare finden sich öfter an Stelle der Ringe spiralförmige Verdickungen von gleicher Beschaffenheit. Die Ringverdickungen beziehungsweise spiralförmigen Verdickungen fehlen nur bei zwei der von mir untersuchten Arten, bei *Hygrophila polysperma* und *Hygrophila Serpyllum*. Bei *Hygrophila Steudneri* ist nur eine Andeutung ringförmiger Verdickungen zu beobachten. Beigefügt sei in systematischer Hinsicht, daß die beiden zuerst genannten Arten im System von Hooker Fl. of Br. Ind. IV, pag. 406 neben einander stehen und *Hygrophila polysperma* von Nees in D. C. Prodr. früher als monotypische Gattung *Hemiadelphis* aufgefaßt wurde.

Der Inhalt der Trichome (Fig. 2a) besteht im wesentlichen aus Membranschleim. Durch die Mitte des Haarkörpers zieht sich ein unterbrochener Faden von kleinen braunen Körnchen aus Protoplasmaresten. In Alkohol erscheint der Inhalt als glasige Gallerte, mit zarten Längs- und Querlinien versehen und das ganze Haar faltig zusammengeschrumpft.

Sobald der Same in Wasser gelangt, dehnen sich die Haare straff aus und reißen schließlich infolge der starken Quellung des Inhaltes an der Basis ab. Der austretende breite Schleimfaden krümmt sich wurmartig hin und her und übertrifft oft die Haarlänge um das 6- bis 8fache. Er zeigt bei 800- bis 1000facher Vergrößerung eine zarte Längs- und Querstreifung und bei tieferer Einstellung an beiden Seiten Längsreihen von Punkten. Dieses Bild findet seine Erklärung, wenn man den Schleimfaden (Fig. 2c, d, e, f) während der fortschreitenden Quellung beobachtet, man erkennt dann, daß der Schleim aus mehreren ineinandergesteckten Membranzylindern hervorgegangen ist, wodurch die oben erwähnte Längsstreifung bewirkt ist, und

weiter, daß ein jeder dieser Membran- oder besser Schleimzylinder sich infolge seiner besonderen Struktur, die in der gleichfalls oben erwähnten Querstreifung zum Ausdruck kommt, in eine feine „Schleimspirale“ (ein feines, aus Schleim bestehendes Spiralband) auszieht.

Besonders deutlich treten auch diese Verhältnisse hervor, wenn man den Schleim, der Farbstoff in reichlichem Maße speichert, mit Methylviolett oder Methylgrün oder Safranin färbt. Nach dem Auswaschen mit Wasser ist jeder einzelne

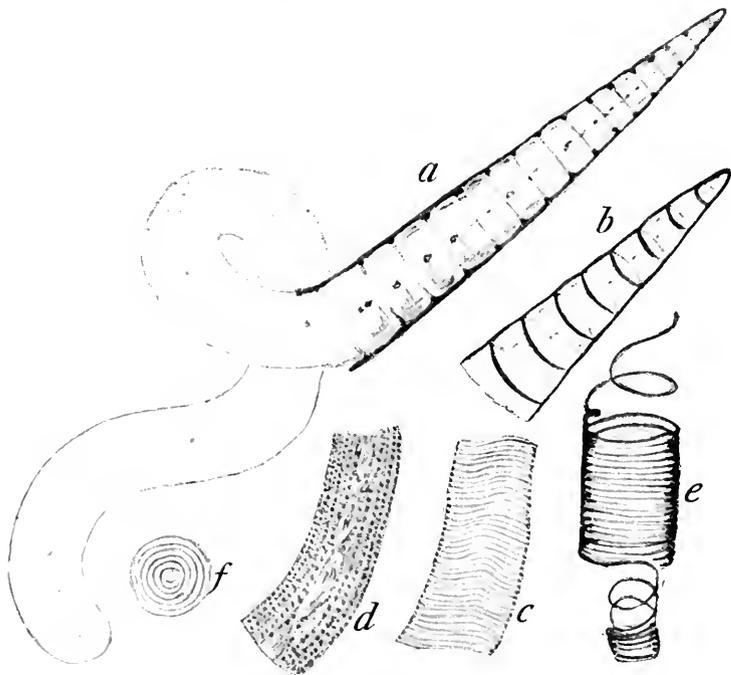


Fig. 2.

Hygrophila spinosa, ca. 800 fache Vergrößerung.

- a) Teil eines Haarkörpers der Sa. Ep. mit austretenden Schleimfedern,
 b) oberer Teil eines Haarkörpers der Sa. Ep. mit vollständig sichtbaren Ringverdickungen,
 c-d) Schleimfäden bei hoher und tiefer Einstellung,
 e) einzelne Schleimspirale.
 f) Querschnitt des Schleimfadens.

Fäden schön blau resp. grün oder rot gefärbt, sodaß man seinen Verlauf deutlich verfolgen kann. Durch die Farbstoffaufnahme gibt sich zudem die Anwesenheit von Pektinverbindungen zu erkennen. Nach Zusatz von Jod-Jodkaliumlösung und verdünnter Schwefelsäure tritt die charakteristische Cellulosereaktion, eine himmelblaue Färbung, ein. Auch die feinsten Fäden, die sich leicht in die Länge ziehen lassen, geben diese Reaktion.

Eine wesentlich andere Struktur zeigen die Epidermiszellen in der Umgebung des Nabels. Sie sind ziemlich dickwandig,

getüpfelt, in der Flächenansicht von polygonalem Umriss. Beim Behandeln mit Phloroglucin und Salzsäure ergibt sich keine Holzreaktion.

Das sich der Epidermis anschließende Gewebe der Samenschale, das ich als „inneren Teil der Samenschale“ bezeichnen will, besteht aus einigen zusammengedrückten Zellschichten, welche Gerbsäure, Protoplasmareste und fast durchweg die mannigfachen Kristalle aus Kalkoxalat enthalten.

Auf die Samenschale folgt nach innen die aus einer am Samenrand, namentlich gegen den Hilus zu, aus zwei oder mehreren Zelllagen bestehende Nährschicht, welche nach den im allgemeinen Teil dargelegten Beobachtungen ein echtes Endosperm ist. Diese Schicht ist gegen die Samenepidermis durch eine bei den verschiedenen Arten verschieden stark entwickelte Kutikula abgegrenzt. Sie besteht aus starkwandigen Zellen, welche in der Flächenansicht polygonal, im Samenquerschnitt annähernd rechteckig sind und einen Inhalt in Form feiner grieseliger Massen führen. Inhalt und Zellwand färben sich mit Jod-Jodkaliumlösung gelb. Außerdem kommen in der Nährschicht kleine Krystalle, prismatische Nadeln, Drusen und anders gestaltete Einzelkristalle aus oxalsaurem Kalk vor.

Bezüglich des Inhaltes der Zellen des Embryos ist zu bemerken, daß dieser aus Aleuron in Form polyedrischer Körner, fettem Öl, sowie kleineren oder größeren Drusen und Einzelkristallen aus oxalsaurerem Kalk besteht.

Hygrophila angustifolia R. Br.
H. M., F. v. Müller, Australien.

Same nicht vollständig entwickelt (Embryo und Nährgewebe nicht untersucht), 0,7–0,9 mm lang, 0,4–0,5 mm breit, im Umriss eiförmig, hellbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 170–200 μ lang, mit Ringverdickungen. Inh.: Wenig Protoplasmareste, viel Schleim.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, mäßig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2–3 stark zusammengedrückte Z. Sch. mit prismatischen Nadeln, wecken- bis wetzsteinförmigen, rundlichen und zum Teil korrodierten, mitunter relativ großen Einzelkristallen aus Kalkoxalat, Gerbsäure und Protoplasmaresten.

Hygrophila cacerulea T. Anders.
H. M., Kotschy n. 310, Nubia.

Same nicht vollständig entwickelt (Mehrgewebe und Embryo nicht untersucht), 0,6–0,8 mm lang, 0,4–0,5 mm breit, im Umriss eiförmig, hellbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 250–300 μ lang, mit sehr feinen Ringverdickungen. Inh.: Schleim und wenige Protoplasmareste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, wenig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch. 2—3 ziemlich stark zusammengedrückte Z. Sch. mit Kristallen, zumeist prismatischen Nadeln aus Kalkoxalat, Gerbsäure und Protoplasmaresten.

Hygrophila conferta Nees.

H. M. Eggers n. 14984, Ecuador.

Same 1,5—1,8 mm lang, 0,9—1,2 mm breit, im Umriß länglich, schwarzbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 400—500 μ lang, mit zarten Ringverdickungen. Inh.: viel Schleim und Protoplasmareste.

Ep. Z. am Hilus wenige, in der Fl. A. polyg., getüpfelt, mäßig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2—3 zusammengedrückte Z. Sch. ohne Kristalle, mit Gerbsäure und Protoplasmaresten.

N. Gew. 1—2, am Sa. Rand 3—4 Z. Sch.: Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh., feinen Kristallnadeln und kleinen Drusen aus Kalkoxalat.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, Kristallnadeln und Drusen aus Kalkoxalat.

Hygrophila costata Sinn.

H. M., Martius n. 459, Herb. Flor. brasil.

Same 1,2—1,4 mm lang, 0,8—1,0 mm breit, im Umriß eiförmig, dunkelbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 350—450 μ lang, mit feinen Ringverdickungen. Inh.: Ziemlich viel Schleim und Protoplasmareste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, wenig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch. 2—3 ziemlich stark zusammengedrückte Z. Sch. mit prismatischen Nadeln und großen Einzelkristallen aus Kalkoxalat und Gerbsäure.

N. Gew.: 1—2 am Sa. Rand 2—4 Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg. mit protoplasmatischem Inhalt ohne Kristalle.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, und relativ große Kristalldrusen aus Kalkoxalat.

Hygrophila longiflora Nees.

H. M., Martius, Brasilien.

Same nicht vollständig entwickelt (Embryo und Nährgewebe nicht untersucht), 1,2—1,5 mm lang, 0,8—1,0 mm breit.

Ep.: Schl. Haare 400—500 μ lang mit feinen Ringverdickungen. Inh.: ziemlich viel Schleim und Protoplasmareste.

Ep. Z. am Hilus im Umriß polyg., getüpfelt, wenig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2—3 ziemlich stark zusammengedrückte Z. Sch. mit Kristallen von den verschiedensten Formen aus Kalkoxalat, Gerbsäure und Protoplasmaresten.

Hygrophila phlomoides Nees.

Griffith n. 6000 2. East Bengal.

Same nicht vollständig entwickelt (Nährgewebe und Embryo nicht untersucht), 1,0–1,2 mm lang, 0,8–1,0 mm breit, im Umriß länglich, hellbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 300–360 μ lang, mit feinen Ringverdickungen. Inh.: Schleim und Protoplasmareste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., mäßig verdickt, getüpfelt.

Innerer Teil der Sa. Sch. 3–4 wenig zusammengedrückte Z. Sch. mit prismatischen Nadeln und zahlreichen wecken- bis wetzsteinförmigen, rundlichen, zum Teil relativ großen Einzelkristallen aus Kalkoxalat, Gerbsäure und wenig Protoplasmaresten.

Hygrophila polysperma T. Anders.

H. M., Wallich n. 3483g.

Same nicht vollständig entwickelt, 0,8–1,0 mm lang, 0,6–0,7 mm breit, im Umriß eiförmig, hellbraun gefärbt, flach.

Ep. Schl. Haare 170–200 μ lang, ohne Verdickungen. Inh.: Schleim und wenig Protoplasmareste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, wenig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 1–2 zusammengedrückte Z. Sch. mit Krystallen von verschiedenster Form aus Kalkoxalat und Gerbsäure.

N. Gew.: 1–2, am Sa. Rand 3–4 Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Noch wenig entwickelt: polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und kleine Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Hygrophila quadrivalvis Nees.

H. M., Wallich 2374D, Ind. or.

Same 1,3–1,6 mm lang, 0,8–1,0 mm breit, im Umriß länglich, hellbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 450–500 μ lang, mit feinen Ringverdickungen. Inh.: Relativ wenig Schleim.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, etwas verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2–3 wenig zusammengedrückte Z. Sch. mit zahlreichen Kristallen von verschiedenster Form aus Kalkoxalat, Gerbsäure, wenig Protoplasmaresten.

N. Gew.: 1–2, am Sa. Rand 3–4 Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg. mit protoplasmatischem Inh. und Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und relativ große Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Hygrophila salicifolia Nees.

Loher, Manila.

Same 0,9—1,2 mm lang, 0,8—1 mm breit, im Umriß eiförmig, kastanienbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 250—350 μ lang, mit Ringverdickungen. Inh.: Reichliche Mengen von Schleim und wenig Protoplasma-reste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, mäßig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2—3 stark zusammengedrückte Z. Sch., mit Gerbsäure, Protoplasma-resten und vereinzelt Kristallnadeln aus Kalkoxalat.

N. Gew.: 1—2, am Sa. Rand 3—4 Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inhalt.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und kleine Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Hygrophila Serpyllum T. Anders.

H. M., Law, Malabar.

Same nicht vollständig entwickelt (Embryo und Nährgewebe nicht untersucht), 0,4—0,5 mm lang, 0,35—0,4 mm breit, im Umriß eiförmig, hellbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 500—600 μ lang, ohne Verdickungen. Inh.: Schleim und wenig Protoplasma-reste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, mäßig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2—3 stark zusammengedrückte Z. Sch., mit vereinzelt Kristallnadeln aus Kalkoxalat und Gerbsäure.

Hygrophila spinosa T. Anders.

Hort. Kopenhagen,

Hort. Madrid,

Paul de Würtemberg, Nubia.

Hohenacker n. 338, Canaren.

Same 3,2—3,6 mm lang, 1,8—2,2 mm breit, im Umriß länglich, graubraun gefärbt.

Ep.: Schl. Haare 550—650 μ lang, mit Ringverdickungen. Inh.: Viel Schleim und einige Protoplasma-reste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, mäßig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 1—2 zusammengedrückte Z. Sch. mit Kristallen des quadratischen Systems aus Kalkoxalat, Gerbsäure und Protoplasma-resten.

N. Gew.: 1—2, am Sa. Rand 3—4 Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und kleine Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Hygrophila Steudneri Schweinf.

H. M., Schweinfurth n. 719, Eritrea.

Same 0,5—0,6 mm lang, 0,3—0,4 mm breit, im Umriß eiförmig, hellbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 250—325 μ lang, mit zarten Ringverdickungen. Inh.: Schleim und wenig Protoplasmaeeste.

Ep.Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, wenig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2—3 zusammengedrückte Z. Sch., mit nadelförmigen Kalkoxalatkristallen, Gerbsäure und Protoplasmaeesten.

N. Gew.: 1—2, am Sa. Rand 3—4 Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg. mit protoplasmatischem Inh. und feinen nadelförmigen Kalkoxalatkristallen.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, nadelförmige Einzelkristalle und Drusen aus Kalkoxalat.

Im Anschluß an *Hygrophila* behandle ich die übrigen *Ruellien*-Gattungen, und zwar zunächst die drei *Hygrophila* nächst verwandten Gattungen, nämlich: *Cardanthera*, *Nomaphila* und *Brillantaisia*, deren Samen annähernd die gleiche exomorphe und endomorphe Struktur haben, wie die Samen von *Hygrophila*.

Cardanthera.*Cardanthera arana* Bth.

H. M., Scott, Pegu.

Besonders bemerkenswert ist, daß die Samen sehr klein sind. Ihre Schleimhaare besitzen weder ringförmige, noch spiralförmige Verdickungen, wie sie bei den Schleimhaaren anderer *Ruellien* vorkommen.

Same (nicht vollständig entwickelt, Nährgewebe und Embryo nicht untersucht), $\frac{4}{10}$ mm lang, $\frac{2}{10}$ mm breit, im Umriß länglich bis eiförmig, braun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 60—79 μ lang ohne Verdickungen. Inh.: Schleim und Protoplasmaeeste.

Ep.Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, mäßig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2—3 wenig stark zusammengedrückte Z. Sch., mit nadelförmigen und anders gestalteten Einzelkristallen aus Kalkoxalat, Gerbsäure und Protoplasmaeesten.

Nomaphila.*Nomaphila corymbosa* Bl.

H. M., König, Ind. or.

Same 0,6—0,8 mm lang, 0,4—0,6 mm breit, im Umriß eiförmig, braun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 200—250 μ lang, mit Ringverdickungen. Inh.: Schleim und Protoplasmaeeste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, mäßig verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2—3 nicht stark zusammengedrückte Z. Sch. mit nadelförmigen Kalkoxalatkristallen. Protoplasmaresten und Gerbsäure.

N. Gew.: 1—2. am Sa. Rand 3—4 Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg. mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und nadelartige Einzelkristalle und Drusen aus Kalkoxalat.

Brillantaisia.

Brillantaisia Ovariensis P. Beauv.

H. M., F. Braun. Kamerun.

Same 1,3—1,5 mm lang, 1,0—1,2 mm breit, im Umriss länglich bis eiförmig, schwarzbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 500—600 μ lang, mit Ring- und Spiralverdickungen. Inh.: Schleim und Protoplasmareste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2—3 zusammengedrückte Z. Sch. mit zahlreichen Kalkoxalatkristallen von den verschiedensten Formen und Gerbsäure.

N. Gew.: 1—2 am Sa. Rand, mehrere Z. Sch., Z. in der Fl. A. polyg. mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und Kristalldrusen von Kalkoxalat.

Calophanes.

Calophanes linearis A. Gray.

Hort. Nantes, Hort. Madrid.

Die dunkelbraun gefärbten Samen sind nahezu kreisrund, im Umriss flach und haben einen Längsdurchmesser von 3,0 bis 3,5 mm und einen Breitendurchmesser von 2,8 bis 3,3 mm. Eine Stelle des Samenrandes ist etwas heller gefärbt und leicht ausgebuchtet; in dieser Ausbuchtung liegt der Nabel und daneben die Mikropyle, letztere auf der Spitze eines Höckers, welcher durch das äußerlich hervortretende Würzelchenende des Keimlings bewirkt wird. Die Samenoberfläche ist matt und läßt bei Lupenvergrößerung nur undeutliche Unebenheiten erkennen, welche durch die der Samenoberfläche angedrückten Haare der Samenepidermis gebildet werden. Deutlich sichtbar werden die Haare erst nach dem Befeuchten mit Wasser, sie spreizen sich alsdann auseinander und hüllen den Samen pelzartig ein. Bei diesem Vorgang fühlt sich der Same schleimig an.

Das Nährgewebe ist nur in geringer Menge vorhanden und erst unter dem Mikroskop sichtbar.

Der Embryo hat annähernd die Form und Größe des eigentlichen Samenkörpers. Die Keimblätter sind flach, im Umriss breiteiförmig und an der Basis tief herzförmig; sie umhüllen das kurze stumpfe, kegelförmige Würzelchen mit ihren untern Lappen derart, daß nur dessen Spitze wenig hervorragt.

Über den anatomischen Bau der Samenschale ist folgendes zu sagen. Die Epidermis besteht, abgesehen von einer kleinen Zellgruppe am Nabel aus 360—400 μ langen kegelförmigen Trichomen. Diese sind mit ringförmigen und im unteren Teil spiraligen Verdickungsleisten von ziemlich derber Beschaffenheit versehen. Ihr Inhalt besteht aus reichlichen Mengen von typischem Celluloseschleim (näheres über diesen siehe allg. Teil), welcher bei Einwirkung von Wasser als breiter Faden dem Haarkörper entquillt, wobei die Haarwand an ihrer Basis abgerissen wird¹⁾. Die Epidermiszellen in der Umgebung des Nabels sind in der Richtung der Samenlängsachse gestreckt, ziemlich dickwandig und verholzt, besonders stark ihre Primärlamelle.

Auf die Samenepidermis folgt der innere Teil der Samenschale. Dieser besteht aus 2—3 ziemlich stark zusammengedrückten Zellschichten, welche vereinzelte Protoplasmae und Gerbsäure enthalten.

Nach einer zarten Kutikula schließt sich sodann das Nährgewebe mit 2—3, am Samenrand mit mehreren Zellschichten an. Seine Zellen sind in der Flächenansicht polygonal, im Samenquerschnitt annähernd vierseitig und ziemlich dickwandig. Sie führen als Inhaltsstoffe feinkörnige Protoplasnamassen.

Über den Embryo ist nur zu bemerken, daß seine Zellen polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl sowie kleine vereinzelte, nadelförmige Kristalle und Drusen aus Kalkoxalat als Inhaltsstoffe enthalten.

Ruellia.

Die Samen fast aller untersuchten Arten (mit Ausnahme von *Ruellia Blumei* und *Ruellia napifera*) zeigen rücksichtlich ihrer äußeren morphologischen Beschaffenheit große Übereinstimmung. Dagegen finden sich in der Struktur der Samenepidermis sehr wesentliche Verschiedenheiten, nach welchen sich die von mir geprüften Arten in vier Gruppen einteilen lassen, auf die ich noch unten näher zurückkommen werde.

Ich bespreche zunächst die äußere Struktur. Die Samen sind bei der Mehrzahl der Arten flach und haben einen annähernd eiförmigen bis kreisrunden Umriß. Die etwas dickeren Samen von *Ruellia Blumei* und *Ruellia napifera* zeigen hingegen einen länglichen Umriß und auf der Mitte der Samenflächen eine kielartig hervortretende Längsleiste, ferner sind sie an den beiden Enden derart schief abgestutzt, daß die beiden Flächen parallel sind. Rücksichtlich der Samenform ist noch zu bemerken, daß der Umriß sämtlicher Samen an einer Stelle (bei *Ruellia Blumei* und *Ruellia napifera* an dem einen Ende) eine

¹⁾ Ähnliche Schleimhaare hat auch schon Kippist bei zwei zu *Calosphaeus* gezogenen Arten, *Dychoriste cernua* und *Dychoriste litoralis*, beschrieben.

geringe Ausbuchtung zeigt; an dieser Stelle liegen Hilus und Mikropyle.

Die Größe schwankt bei allen Samen nicht erheblich. Der Längsdurchmesser beträgt zwischen 2,0—3,5 mm, der Breiten-durchmesser zwischen 1,2—3,2 mm. Die nicht sehr dicke Samenschale ist verschieden braun oder grauschwarz gefärbt und matt oder wenig glänzend. *Ruellia formosa* und *Ruellia squarrosa* sind durch den Besitz eines hellen, glasartig durchscheinenden Samenrandes ausgezeichnet. Dieser wird durch Schleim führende Epidermiszellen gebildet, von denen später noch ausführlich die Rede sein wird. Beigefügt sei noch, daß die Samen bei einem Teil der Arten von dicht anliegenden, dem unbewaffneten Auge wenig sichtbaren, oder (wie bei *Ruellia malacosperma* und *Ruellia*

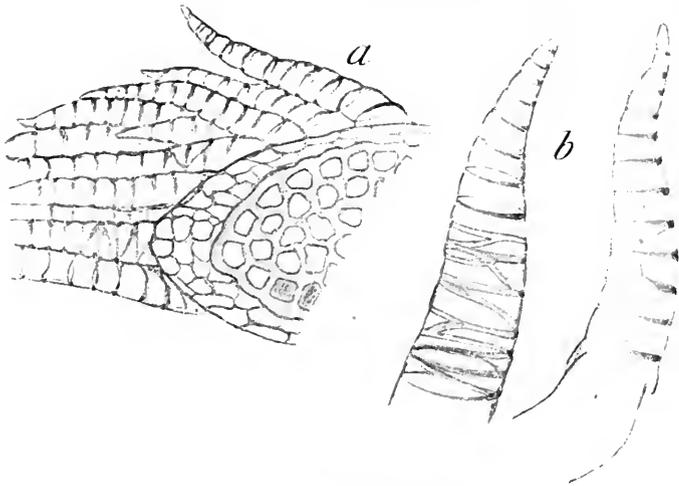


Fig. 3. *Ruellia strepens*.

- a) Querschnitt des Samenrandes mit Haarkörpern der Sa. Ep.
ca. 100 f. Vergr.
b) Teile von Haarkörpern der Sa. Ep. stärker vergrößert.

tuberosa) als silberweißer Pelz hervortretenden Haaren bekleidet sind. Bei anderen Arten fehlen diese Samenhaare (wie bei *Ruellia formosa* und *Ruellia squarrosa*) vollständig. Deutlich sichtbar werden diese Trichome erst am befeuchteten Samen, denn bei der Benetzung mit Wasser spreizen sie sich auseinander und stehen senkrecht vom Samen ab. Zugleich macht sich eine starke Schleimabsonderung bemerkbar. Diese findet übrigens bei den Samen aller Arten statt: sie wird weiter unten näher besprochen¹⁾.

Nährgewebe ist nur in sehr geringer Menge vorhanden und nur bei der mikroskopischen Untersuchung zu beobachten.

¹⁾ Bezüglich der Samenoberflächenbeschaffenheit von *Ruellia strepens* und *Ruellia formosa* sowie einiger jetzt zu *Ruellia* gezogenen *Dipteracanthus*-Arten siehe Kippist, l. c.

Der gerade Embryo schließt sich im wesentlichen der Form des Samens an; seine Kotyledonen sind an der Basis schwach und etwas ungleich zweilappig und umhüllen mit ihren Lappen das kurze stumpfe, kegelförmige und wenig über die Kotyledonen hervortretende Würzelchen.

Ich gehe nun zur Besprechung der anatomischen Verhältnisse der Samenschale über und behandle zunächst die Struktur der Samenschale. Die Epidermiszellen der Samenschale sind bei den untersuchten Arten verschieden ausgebildet, während der innere Teil der Samenschale überall die gleiche Beschaffenheit aufweist. Die Verschiedenheiten beziehen sich in erster Linie auf das Vorkommen von Schleimhaaren oder von nicht haarartig hervortretenden Schleimzellen und deren Verbreitung auf der Samenfläche.

Nach diesen Gesichtspunkten lassen sich die zur Untersuchung herangezogenen Arten in drei Gruppen zusammenstellen: Die erste Gruppe umfaßt *Ruellia Blumei*, *Ruellia ciliosa*, *Ruellia geminiflora*, *Ruellia lactea*, *Ruellia malacosperma*, *Ruellia napifera*, *Ruellia strepens* und *Ruellia tuberosa*. Bei diesen sind sämtliche Epidermiszellen, bis auf eine kleine, am Nabel befindliche Zellgruppe aus Trichomen gebildet. Die letzteren sind kegelförmig gestaltet. Ihre Länge schwankt von Art zu Art von 250 bis 800 μ und außerdem auch bei derselben Art (wie besonders bei *Ruellia Blumei* und *Ruellia napifera*) innerhalb bestimmter Grenzen. An denselben Samen erreichen die Trichome die größte Länge am Samenrand und nehmen auf der Samenfläche in der Richtung gegen den Hilus an Länge ab.

Die Haare sind mit Verdickungen versehen, die im oberen Teil des Haarkörpers ring- oder hufeisenförmig, im unteren Teil spiralig sind. Außenwand und Verdickungen (Fig. 3) sind meist von ziemlich derber, bei *Ruellia tuberosa* von zarter Beschaffenheit (Fig. 4b). Die erwähnten hufeisenförmigen Verdickungen entsprechen unvollständigen, indem bei ihnen nur ein Teil des Ringes als hufeisenförmige Leiste in das Haarhumen vorspringt. Dabei beobachtet man, daß die Verdickungsleisten gegen die beiden Enden des Hufeisens zu an Dicke abnehmen. Eine noch stärkere Rückbildung erfahren die Verdickungsleisten im unteren Teil der Haare von *Ruellia lactea*, indem hier die hufeisenförmigen Verdickungen nur ganz schwach angedeutet sind, während sich im oberen Teil der Haare ringförmige Verdickungen vorfinden.

Der Inhalt der Trichome ist der charakteristische der Schleimhaare (siehe allg. Teil). Kurz zu besprechen sind schließlich noch die Epidermiszellen in der Umgebung des Nabels. Sie sind in der Flächenansicht polygonal, zum Teil in der Richtung der Längsachse des Samens gestreckt, mehr oder minder stark sklerosiert und getüpfelt. Bei *Ruellia formosa* und *Ruellia squarrosa* sind die Tüpfel groß, elliptisch und derart gelagert, daß die verdickten Wandteile zwischen ihnen ein leitersprossenartiges Aussehen haben. Die Zellwände, insbesondere die Primärlamellen

sind stark verholzt und färben sich mit Phloroglucin und Salzsäure rosen- bis kirschrot. Die zweite Gruppe bilden *Ruellia ochroleuca*, *Ruellia rubricaulis* und *Ruellia solitaria*. Bei diesen Arten sind die charakteristischen Schleimhaare nur am Samenrand vorhanden. Die Epidermiszellen der Samenfläche dagegen sind tafelförmig, in der Flächenansicht polygonal und dabei in der Richtung der Längsachse des Samens mäßig gestreckt. Über ihre nähere Struktur mag noch folgendes bemerkt sein: Die Kutikula zeigt in der Flächenansicht eine mehr oder weniger deutliche, feine Strichelung. Die Außenwände der Zellen sind ziemlich stark. Besonders bemerkenswert sind eigentümliche sekundäre, lokale Wandverdickungen, welche insbesondere an den Innen- und Seitenwänden, mitunter auch an den Außen-

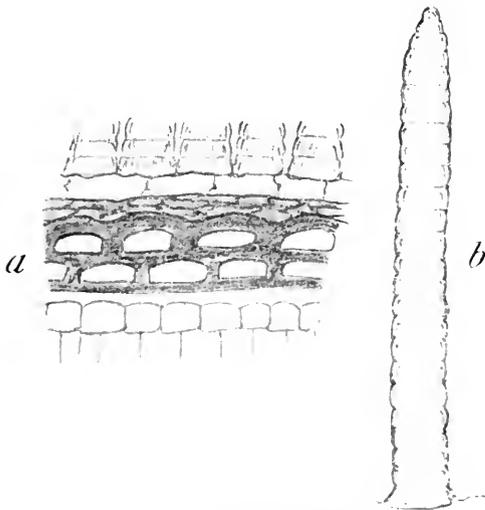


Fig. 4. *Ruellia tuberosa*.

a) Querschnitt des Samens } ca. 300f. Vergr.
 b) Haarkörper

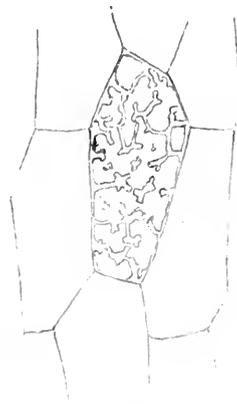


Fig. 5. *Ruellia ochroleuca*.

Fl. h. der Ep. Z. der Sa.
 ca. 400f. Vergr.

wänden zu finden sind. Sie sind bei den einzelnen Arten verschieden ausgebildet und innerhalb gewisser Grenzen auch bei den Zellen derselben Samenfläche. Es handelt sich um Wandverdickungen, welche gewöhnlich an den Zellflächen eine vollkommene oder meist höchst unvollkommene, netzartige Struktur veranlassen, wobei im zweiten Fall nur die an die Ecken der Maschen anstoßenden Teile des Netzes entwickelt sind, welche weiter häufig auch zapfenartig in das Lumen der Zelle eindringen und netzartig anastomosieren nach Art der sekundären Verdickungen der sogenannten cellulae trabeculatae, und welche schließlich stellenweise auch eine spiralförmige Verdickung der Zellen bewirken können. Die sekundären Verdickungen geben eine undeutliche Cellulosereaktion. Inwieweit die bei den einzelnen Arten konstatierten Verschiedenheiten für dieselben charakte-

ristisch sind, steht dahin. Die in Rede stehenden Zellen enthalten Gerbsäure; bei *Ruellia ochroleuca* finden sich außerdem relativ große Einzelkristalle, bei *Ruellia rubricaulis* kleine nadelförmige und anders gestaltete Einzelkristalle und kleine Drusen. Die Epidermiszellen in der Umgebung des Nabels sind von der gleichen Beschaffenheit, wie die an gleicher Stelle befindlichen voriger Gruppe. Die dritte Gruppe besteht aus *Ruellia formosa* und *squarrosa*. Bei diesen Arten fehlen die charakteristischen Schleimhaare vollständig. Dafür enthält die Epidermis am Samenrand keulenförmige, nur an der Spitze etwas vorgewölbte Schleimzellen, welche auch auf den Rand der Samenfläche etwas übergreifen und hier an Höhe sukzessive abnehmen. Die Höhe dieser Schleimzellen an der Samenkante beträgt 130—140 μ .

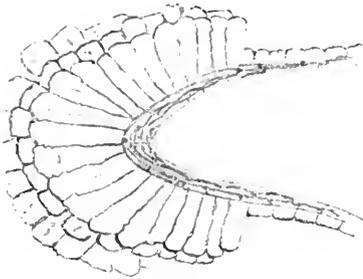


Fig. 6. *Ruellia squarrosa*.
Schleimzellen am Sa. Rand.
ca. 100f. Vergr.

Ihre Wand besteht, abgesehen von der Kutikula, aus Cellulose. In Alkohol untersucht, zeigt der schleimige Inhalt eine feine Längs- und Querstreifung, je nach der hohen oder tiefen Einstellung. Bei Zufluß von Wasser quillt der Inhalt so stark auf, daß die von der Kutikula bedeckte Außenwand gesprengt wird und der Schleim als breiter Faden austritt. Die Struktur dieses Membranschleimes ist dieselbe wie bei den Schleimhaaren.

Die Epidermiszellen der Samenfläche sind mäßig in der Richtung der Längsachse des Samens gestreckt, tafelförmig gestaltet und im Umriß polygonal. Sie enthalten Gerbsäure und Protoplasmareste. Die Epidermiszellen in der Nähe des Nabels sind bei dieser dritten Artengruppe nicht getüpfelt und nicht verholzt.

Nach der ausführlichen Besprechung der verschiedenartig ausgebildeten Epidermis komme ich auf die Struktur des inneren Teiles der Samenschale zu sprechen, welche bei allen Arten große Übereinstimmung zeigt. Sie besteht aus 3—4 Zellschichten, deren äußere wenig, die inneren meist ziemlich stark zusammengedrückt sind. Die Zellen sind in der Flächenansicht polygonal, mäßig in der Richtung der Längsachse des Samens gestreckt und enthalten vereinzelte, kleine Kalkoxalatkristalle, Gerbstoff und Protoplasmareste.

Das Nährgewebe zeigt in Berührung mit dem inneren Teil der Samenschale eine ziemlich feine Kutikula, und wird am Samenrand von 4—6, in der Samenfläche von 2—3 Zellschichten gebildet. Seine Zellen sind in der Flächenansicht polygonal, im Samenquerschnitt annähernd rechteckig und ziemlich dickwandig. Sie enthalten grieselige Protoplasmamassen und mitunter nadelförmige und anders gestaltete kleine Kristalle und Drusen aus Kalkoxalat.

Über den Embryo ist anzuführen, daß sein Gewebe polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und nadelförmige Prismen, sowie anders gestaltete Einzelkristalle und Drusen aus Kalkoxalat enthält.

Ruellia Blumei Steud.

Hort. Lugduno-batavus.

Same 2,0—2,5 mm lang, 1,0—1,5 mm breit, im Umriß länglich, hellbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 270—360 μ lang, mit Ringverdickungen. Inh.: Schleim und wenig Protoplasmareste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, sehr dickwandig, stark verholzt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure- und Protoplasmaresten.

N. Gew.: 2. am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, wenige Kristalldrusen aus Kalkoxalat.

Ruellia ciliosa Pursh.

Hort. Madrid.

Same 3,2—3,5 mm lang, 3,0—3,2 mm breit, im Umriß nahezu kreisrund, dunkelbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 500—700 μ lang, mit Ring-, Hufeisen- und Spiralverdickungen. Inh.: Schleim und viel Protoplasmareste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, verholzt.

Innerer Teil der Sa. Schale: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure.

N. Gew.: 2. am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, prismatische Kristallnadeln aus Kalkoxalat.

Ruellia formosa Andr.

Hort. Lugduno-batavus.

Same: 2,0—2,5 mm lang, 1,9—2,3 mm breit, im Umriß länglich, kastanienbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare nicht vorhanden, am Sa. Rand Schl. Z. 130—140 μ lang. Inh.: Schleim und Protoplasmareste.

Ep. Z. der Sa. Fl. im Umriß polyg., tafelförmig.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure und Protoplasmaresten.

N. Gew.: 2, am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, Kristallnadeln aus Kalkoxalat.

Ruellia geminiflora H. B. K.

Hort. Palermo.

Same 2,8—3,2 mm lang, 2,7—3,2 mm breit, im Umriß nahezu kreisförmig, hellbraun bis graubraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 500—700 μ lang, mit Ring- und Hufeisen-Verdickungen. Inh.: Schleim und Protoplasmareste.

Ep.Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., etwas gestreckt, getüpfelt, verholzt, ziemlich stark sklerosiert.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure und Protoplasmaresten.

N. Gew.: 2. am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh. und kleinen Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner und fettes Öl, kleine Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Ruellia lactea Cav.

Hort. Palermo, Hort. Madrid.

Same 2,5—2,8 mm lang, 2,3—2,6 mm breit, im Umriß nahezu kreisrund, braun bis graubraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 630—800 μ lang, mit Ring-, und Hufeisen-Verdickungen im oberen Teil, im unteren Teil starke Reduktion derselben. Inh.: Schleim und Protoplasmareste.

Ep.Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., mäßig gestreckt, getüpfelt, verholzt, stark verdickt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure und Protoplasmaresten.

N. Gew.: 2. am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und kleine Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Ruellia malacosperma Greenm.

H. M., Pringle, 6806, Mexiko.

Same 2,8—3,3 mm lang, 2,0—2,4 mm breit, im Umriß eiförmig, mit silberweißem Haarpelz besetzt, flach.

Ep.: Schl. Haare 550—600 μ lang, mit Ringverdickungen. Inh.: Schleim und Protoplasmareste.

Ep.Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., getüpfelt, mäßig gestreckt, verdickt und verholzt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure und Protoplasmaresten.

N. Gew.: 2. am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg. mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, kleine Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Ruellia napifera Zoll. et Mor.

Hort. Petersburg.

Same 2.0—2.2 mm lang, 1.2—1.5 mm breit, im Umriß länglich, braun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 280—360 μ lang, mit Ringverdickungen. Inh.: Relativ wenig Schleim und Protoplasmareste.

Ep.Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., zum Teil gestreckt, stark sklerosiert, getüpfelt und verholzt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure.

N. Gew.: 2, am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, nadel-förmige und anders gestaltete Einzelkristalle sowie kleine Drusen aus Kalkoxalat.

Ruellia ochroleuca Nees.

H. M. Martius. Brasilien.

Same 2.0—2.2 mm lang, 1.3—1.5 mm breit, im Umriß eiförmig, braunschwarz gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare nur am Sa. Rand, 750—850 μ lang, mit Ringverdickungen. Inh.: Schleim und Protoplasmareste.

Ep.Z. der Sa. Fl. tafelförmig in der Fl. A. polyg., mit Netzverdickungen. Inh.: Gerbsäure und Protoplasmareste.

Ep.Z. am Hilus getüpfelt, in der Fl. A. polyg., verholzt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure.

N. Gew.: 2, am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh. und Kristallnadeln aus Kalkoxalat.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, Kristallnadeln und kleine Drusen aus Kalkoxalat.

Ruellia rubricaulis Cav.

Hort. Königsberg.

Same 2.3—2.6 mm lang, 1.7—2.2 mm breit, im Umriß nahezu kreisrund, tiefbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare nur am Sa. Rand, 180—250 μ lang, mit Ringverdickungen. Inh.: Schleim und Protoplasmareste.

Ep.Z. der Sa. Fl. in der Fl. A. polyg., tafelförmig mit Netzverdickungen. Inh.: Gerbsäure und nadel-förmige, sowie anders gestaltete Einzelkristalle aus Kalkoxalat.

Ep.Z. am Hilus getüpfelt, in der Fl. A. polyg., verholzt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure.

N. Gew.: 2, am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und nadel-förmige Kristalle aus Kalkoxalat.

Ruellia soldataria Vell.

Hort. Königsberg, Hort. Palermo.

Same 3,8—4,2 mm lang, 3,2—3,8 mm breit, im Umriß nahezu kreisrund bis eiförmig, dunkelbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare nur am Sa. Rand, 420—450 μ lang, mit Ring- und Spiralverdickungen. Inh.: Schleim und Protoplasma-
reste.

Ep. Z. der Sa. Fl. in der Fl. A. polyg. tafelförmig, mit Netz-
verdickungen. Inh.: Gerbsäure und Protoplasma-
reste.

Ep. Z. am Hilus getüpfelt, in der Fl. A. polyg., verholzt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch.
mit Gerbsäure und Protoplasma-
resten.

N. Gew.: 2. am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A.
polyg. mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, kleine
Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Ruellia squarrosa Fenzl.

Hort. Amsterdam, Hort. Kiel,

Hort. Königsberg, Hort. Palermo.

Same 2,0—2,5 mm lang, 1,9—2,3 mm breit, im Umriß
nahezu kreisrund bis eiförmig, kastanienbraun gefärbt, mit weiß-
lichem Sa. Rand.

Ep.: Schl. Haare nicht vorhanden, am Sa. Rand; Sch. Z.
130—140 μ lang. Inh.: Schleim und Protoplasma-
reste.

Ep. Z. der Sa. Fl.: Im Umriß polyg. tafelförmig.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch.
mit Gerbsäure und Protoplasma-
resten.

N. Gew.: 2. am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A.
polyg., mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und nadel-
förmige Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Ruellia strepens L.

Hort. Amsterdam, Hort. Braunschweig, Hort. Budapest,

Hort. Freiburg, Hort. Liège, Hort. Madrid, Hort. Nancy,

Hort. Würzburg.

Same 3,0—3,5 mm lang, 2,9—3,25 mm breit, im Umriß
nahezu kreisrund, graubraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 360—400 μ lang, mit Ringverdickungen.
Inh.: Schleim und Protoplasma-
reste.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., mäßig gestreckt, verholzt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch.,
mit Gerbsäure, vereinzelt Protoplasma-
resten und wenigen nadel-
förmigen Kristallen aus Kalkoxalat.

N. Gew.: 2. am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A.
polyg. mit protoplasmatischem Inh.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und Kristall-
drüsen aus Kalkoxalat.

Ruellia tuberosa L.

Hort. Madrid, Hort. Petersburg.

Same 2,5—3,0 mm lang, 1,8—2,2 mm breit, im Umriß nahezu kreisrund bis eiförmig, hellbraun gefärbt, flach.

Ep.: Schl. Haare 360—450 μ lang, mit zarten Ringverdickungen. Inh.: Relativ wenig Schleim und Protoplastarenste.

Ep.Z. am Hilus getüpfelt, in der Fl. A. polyg., verholzt.

Innerer Teil des Sa. Sch.: 3—4 zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure und Protoplastarensten.

N. Gew.: 2, am Sa. Rand mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., mit protoplasmatischem Inh. und kleinen Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und kleine Kristalldrüsen aus Kalkoxalat.

Blechnum.*Blechnum Brownei* Juss.¹⁾

H. M., Pringle n. 6807. Mexico.

Die Samen sind nahezu kreisrund bis schwach eiförmig im Umriß, grünlichbraun gefärbt und flach. Ihr Längsdurchmesser beträgt 1,2—1,5 mm, ihr Breitendurchmesser 1,0—1,3 mm. Der Samenrand ist etwas heller, fast gelblichweiß und wenig durchscheinend. An einer Stelle des Samenrandes findet sich eine ganz seichte Einbuchtung, welche die Nabelgegend bezeichnet. Dicht neben dieser liegt die kaum hervortretende Mikropyle.

Das Nährgewebe ist, wie bei allen untersuchten *Ruellieen*, nur in geringer Menge vorhanden und umschließt den Embryo.

Dieser hat annähernd die Form des Samens. Seine Kötyledonen sind flach, im Umriß nahezu kreisrund und an der Basis herzförmig, beziehungsweise zweilappig. Das Würzelchen ragt wenig über die Kötyledonen hervor und ist stumpf kegelförmig.

Über die Struktur der nicht sehr dicken Samenschale ist folgendes zu bemerken: Was zunächst die Epidermis betrifft, so ist diese an verschiedenen Stellen des Samens verschieden ausgebildet. Der Samenrand besteht, ähnlich wie bei gewissen *Ruellieen*, aus schlauchförmig gestreckten, an der Spitze mehr oder weniger papillös vorgewölbten, keulenförmig gestalteten, typischen Schleinzellen. Diese erreichen eine Länge von ca. 100—125 μ , greifen an der Samenkaute etwas auf die Samenfläche über und nehmen hier sukzessive an Länge ab. Der Inhalt dieser Zellen besteht, abgesehen von wenigen Protoplastarensten, aus Celluloseschleim (siehe allgem. Teil), welcher, mit Wasser aufquellend, die Außenwände sprengt. Die Epidermiszellen der Samenfläche sind in der Flächenansicht polygonal und mäßig in der Richtung der Längsachse des Samens gestreckt. Ihre Kutikula zeigt bei starker Vergrößerung eine sehr feine Streifung. Einzelne Epidermiszellen sind mit ziemlich langen, zylindrischen Papillen versehen; diese Zellen enthalten

¹⁾ Diese Art ist auch schon bei Kippist berücksichtigt worden.

keinen Schleim. Der Inhalt der Epidermiszellen der Samenfläche ist Gerbsäure; daneben finden sich in den nicht papillös ausgebildeten Zellen auch kleine nadelförmige und rhomboedrische Einzelkristalle, sowie kleine Drüsen aus Kalkoxalat.

Der innere Teil der Samenschale besteht aus 2–3 zusammengedrückten Zellschichten, welche Protoplasmaresite und Gerbsäure enthalten.

Die Zellen des Nährgewebes, das in der Samenfläche aus 2, am Samenrand aus 3–5 Zellschichten besteht, sind in der Flächenansicht polygonal, im Samenquerschnitt annähernd vierseitig und ziemlich dickwandig. Von dem inneren Teil der Samenschale sind sie durch eine deutliche Kutikula getrennt. Ihr Inhalt besteht aus feinkörnigen Protoplasamassen.

Über die anatomische Beschaffenheit des Embryos ist nichts besonders Bemerkenswertes anzuführen. Er enthält als Inhaltsstoffe polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und kleine vereinzelte, nadelförmige Kristalle, sowie ziemlich viele, kleine Drüsen aus Kalkoxalat.

Hemigraphis.

Hemigraphis Decaisniana T. Anders.

Hort. Würzburg.

Die hellbraun gefärbten, etwas dicklichen Samen der untersuchten Art haben einen länglichen Umriß und sind an den beiden Enden derart schief abgestutzt, daß diese beiden Flächen parallel sind. Auf der Mitte einer oder auch beider Samenflächen verläuft eine kielartig hervortretende Längsleiste. An dem einen Ende ist der Same etwas ausgerandet; an dieser Stelle liegt der schwach warzenförmige und an der Spitze etwas vertiefte Nabel und in dessen nächster Nähe die Mikropyle. Bezüglich der Größenverhältnisse sei noch beigefügt, daß der Längsdurchmesser 2,2–2,5 mm, der Breitendurchmesser 1,5 bis 1,8 mm beträgt. Die Samenoberfläche ist glänzend und zeigt feine Längsfurchen, die durch die anliegenden, am trockenen Samen wenig sichtbaren Trichome der Samenepidermis bedingt werden. Befeuchtet man den Samen mit Wasser, so werden diese Haare deutlich als ein den ganzen Samen einkleidender Haarpelz sichtbar; zugleich macht sich eine Schleimabsonderung bemerkbar.

Der Embryo ist von wenig Nährgewebe umschlossen und erfüllt den größten Teil des Sameninnern. Er hat einen länglichen Umriß; sein kurzes, kegelförmiges Würzelehen, ist schief gegen die Längsachse der Keimblätter abgesetzt und verursacht eine schwache Asymetrie derselben.

Was die innere Struktur der Samenschale anlangt, so ist darüber folgendes zu sagen: Die Epidermis wird, wie schon erwähnt, bis auf eine kleine Zellgruppe am Nabel aus Trichomen gebildet. Diese sind kegelförmig gestaltet und ca. 280–325 μ lang; ihre Zellwand ist durch eigentümliche, ringförmige Verdickungen ausgezeichnet. Ihr Inhalt besteht aus dem typischen

Celluloseschleim der Schleimhaare (siehe allg. Teil) und einigen Protoplasmaresten. Die schon erwähnte Zellgruppe des Nabels besteht aus palissadenartig gestreckten und dabei ziemlich dickwandigen, parallel zur Längsachse des Samens gestreckten Zellen, welche, am Nabel senkrecht zur Samenkante gestellt, in der Flächenansicht polygonal und in der Entfernung vom Nabel allmählich schief und schließlich parallel zur Samenfläche gerichtet, in der Flächenansicht gestreckt erscheinen. Die Wände dieser Zellen weisen in der nächsten Umgebung des Nabels reichliche kleine Tüpfel, mit der Entfernung davon größere elliptische, oft leiterförmig angeordnete Tüpfel und schließlich in der Nachbarschaft der Haarzellen spiralförmige Verdickungen auf.

Der innere Teil der Samenschale wird von 3—4, ziemlich stark zusammengedrückten Zellschichten gebildet. Diese enthalten Gerbsäure und Protoplasmareste.

Das Nährgewebe besteht aus zwei, am Samenrand aus vier bis sechs Zellschichten: seine Zellen sind dickwandig, in der Flächenansicht polygonal, im Samenquerschnitt vierseitig und enthalten feinkörnige Proteinsubstanz.

Die Inhaltsstoffe des Embryos sind polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und Kalkoxalatdrusen.

Strobilanthes.

Clarke erwähnt bereits in seiner Beobachtung der indischen *Acanthaceen* (in Hooker Fl. of Brit. India IV., pag. 429), daß die Samen der artenreichen Gattung *Strobilanthes* flach und dabei glatt oder behaart sind. Das Vorkommen oder Fehlen der Haare („hairs elastic wher wetted“, also wohl meist Schleimhaare) benutzt er mit Vorteil bei der systematischen Gruppierung der Arten. Ebenso beschreibt auch Kippist die Samenoberflächenbeschaffenheit der Samen einiger *Strobilanthes*-Arten. Seinen Ausführungen ist zu entnehmen, daß die Schleimhaare nicht bei allen Arten vorkommen.

Meine Untersuchungen erstrecken sich nur auf zwei Arten, *Strobilanthes Neesii*, mit behaarten und *Strobilanthes Perrottetianus*, mit glatten Samen. Ich bespreche aus Zweckmäßigkeitsgründen die so verschiedenen Samen der beiden Arten getrennt.

Strobilanthes Neesii Kurz.

H. M. Kurz, Birma.

Die Samen sind im Umriss länglich, flach, braun gefärbt und haben einen Längsdurchmesser von 5,0—6,0 mm, einen Breiten-durchmesser von 3,8—4,2 mm. An der Basis sind die Samen (Fig. 7) ungleich ausgerandet; hier liegen Nabel und Mikropyle. An dem gegenüberliegenden Ende sind die Samen mehr oder weniger spitz. Was die Samenoberfläche betrifft, so ist diese von ziemlich langen, seidenglänzenden Haaren bedeckt, welche dem Samenkörper dicht anliegen und, im Gegensatz zu den

Haaren anderer *Ruellien*, sich leicht lösen und isolieren lassen und keinen Schleim enthalten.

Das Nährgewebe ist nur bei mikroskopischer Beobachtung zu erkennen und besteht aus einer einzigen Zellschicht.

Der Embryo wiederholt die Form des Samens. Seine flachen, im Umriß länglichen Keimblätter sind an ihrer Basis mit zwei ungleich großen Lappen versehen. Das fadenförmige, feine, kurze Würzelchen liegt dem größeren Lappen schief an; der Embryo erscheint somit mit Rücksicht auf das Würzelchen gekrümmt.

Ich gehe nun zur Besprechung der anatomischen Struktur der Samenschale über und behandle zunächst die Epidermis, welche im allgemeinen aus Trichomen besteht (Fig. 8). Diese sind sehr schmal, lang (Länge: 150—600 μ), spitz und dickwandig, die Haarbasis verbreitert sich etwas und ist getüpfelt. Die Haarkörper sind in der Nähe des Nabels viel kürzer und sind am Nabel selbst

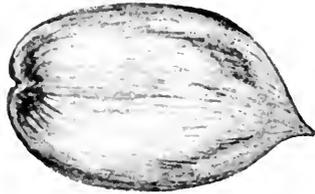


Fig. 7.
Strobilanthes Neesii Kurz.
Same. ca. 3f. Vergr.

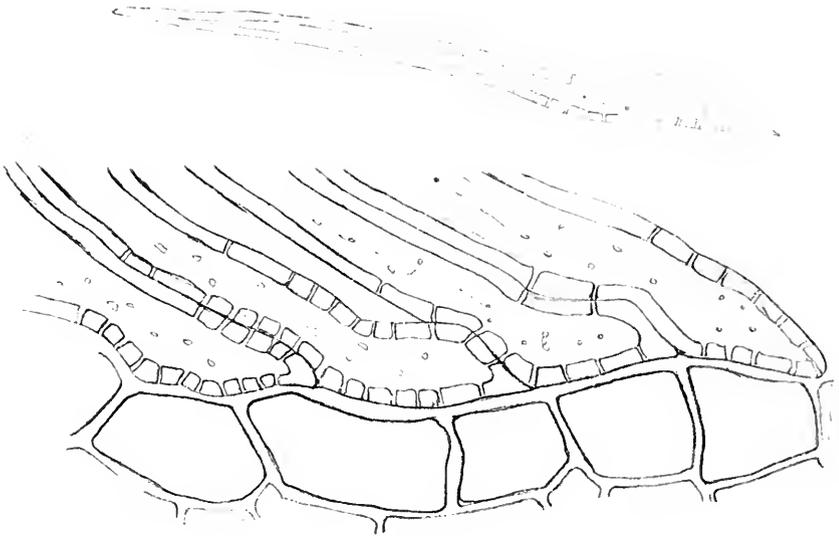


Fig. 8.
Strobilanthes Neesii Kurz.
a) Teile von Haarkörpern der Sa. Ep. ca. 400f. Vergr.
b) Haarkörper der Sa. Ep. ca. 100f. Vergr.

durch verdickte, verholzte und getüpfelte, in der Flächenansicht polygonale Zellen ersetzt. Über die chemische Beschaffenheit der starkverdickten und stark lichtbrechenden Haarwände ist noch beizufügen, daß sie eine unvollkommene Cellulosereaktion geben. Sie färben sich schmutzig grün und teilweise rein blau.

Unter der Samenepidermis liegen nach innen 3—4 Zellschichten, welche an der Bildung der Samenschale beteiligt sind. Die äußeren Zellen sind in der Flächenansicht polygonal und ziemlich dickwandig. Die inneren Zellschichten sind stark zusammengedrückt. Die Zellen enthalten nadelförmige, rhomboedrische und anders gestaltete, relativ große Kalkoxalatkristalle.

Das nur aus einer Zelllage bestehende Nährgewebe ist durch eine Kutikula von der Samenschale getrennt. Seine Zellen sind in der Flächenansicht polygonal und ziemlich dünnwandig. Sie führen als Inhaltsstoffe feinkörnige Protoplasmanmassen.

Das Gewebe des Embryos enthält polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und braunen Farbstoff.

Strobilanthes Perrottetianus Nees.

H. M. Wight n. 2190. Ind. or.

Die Samen dieser Art zeigen nahezu die gleichen Verhältnisse in bezug auf Form und Größe, wie die Samen der vorher beschriebenen Art. Da das mir zur Untersuchung vorliegende Material noch nicht reif war, konnte nur die Samenschale untersucht werden. Besonders bemerkenswert für dieselbe sind die schon bei Betrachtung mit der Lupe hervortretenden warzigen Unebenheiten, welche auf beiden Samenflächen eine mediane Längslinie bilden, den Nabel ringförmig umschließen und sich auch am Samenrand finden, dagegen fehlen die Samenhaare der vorigen Art.

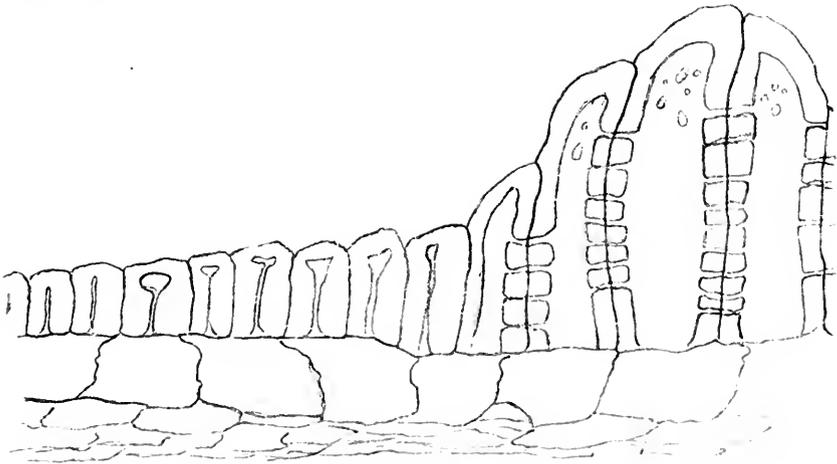


Fig. 9.

Strobilanthes Perrottetianus.

Ep. Z. des Sa. 100f. Vergr.

Die anatomische Struktur ist folgende: Die Epidermiszellen (Fig. 9) sind, wie schon aus der Beschaffenheit der Samenoberfläche hervorgeht, verschieden gestaltet. An den glatten Stellen

der Samenoberfläche finden sich dickwandige, nicht getüpfelte Epidermiszellen, welche in der Flächenansicht faserartig und dabei in der Richtung der Samenlängsachse gestreckt sind und auf dem Samenquerschnitt palissadenartig und mit engem, 1-förmigem Lumen versehen entgegengetreten. Dagegen setzen sich die warzenförmigen Unebenheiten der Samenschale aus bündelweise vereinigten, senkrecht zur Samenfläche langgestreckten (ca. 100–120 μ langen) Epidermiszellen zusammen, deren dicke Längswände zahlreiche Tüpfel aufweisen. Den beiden Zellarten ist gemeinsam, daß die Innenwände der Zellen an der Verdickung der Zellwand nicht teilnehmen. Die verdickten Wände geben eine schwache Holzreaktion.

Der innere Teil der Samenschale besteht aus 3–4 Schichten ziemlich dickwandiger, wenig zusammengedrückter Zellen, welche in der Flächenansicht polygonal sind und zahlreiche nadelförmige, rhomboedrische und anders gestaltete Kalkoxalatkristalle sowie Protoplasmaresste enthalten.

Thunbergia.

Die graubraun gefärbten Samen der untersuchten Arten haben annähernd die Form einer mehr oder weniger stark abgeflachten und dabei schwach oder deutlich ausgehöhlten Halb-

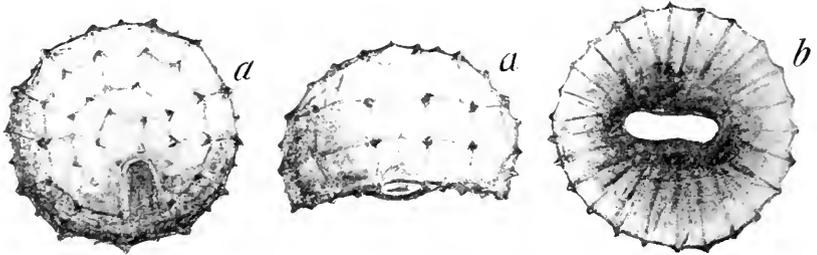


Fig. 10. *Thunbergia alata*.

Same. a) convexe Sa. Fl. } ca. 10f. Vergr.
 „ b) ausgehöhlte Sa. Fl. }

kugel (Fig. 10). Die ausgehöhlte Stelle bezeichnet die Nabelgegend des Samens. Im übrigen finden sich bezüglich der Größe und äußeren Beschaffenheit der Samen bei den einzelnen Arten einige Verschiedenheiten.

Die kleinen, deutlich ausgehöhlten Samen von: *Thunbergia alata*, *Thunbergia Hautaguana* und *Thunbergia reticulata* haben einen Breitendurchmesser von 0.3–0.45 cm und einen Höhendurchmesser von 0.25–0.3 cm. Ihre Oberfläche zeigt eine bemerkenswerte Struktur, die bei *Thunbergia Hautaguana* meist verwischt ist oder nur stellenweise hervortritt. Auf der konvexen Fläche finden sich nämlich leistenförmige Erhebungen, welche annähernd konzentrisch (Fig. 10a) und radiär verlaufen und eine netzförmige Struktur auf der Samenoberfläche veranlassen. An

Treffpunkten der Leisten treten mehr oder weniger deutlich warzige Erhebungen hervor. Auf der ebenen, in der Mitte ausgehöhlten Samenfläche sind nur schwache (Fig. 10b), radiäre Leisten vorhanden, welche sich in der Richtung gegen die Höhlung verlieren. Wie die anatomische Untersuchung zeigt, werden die Leisten durch besonders stark gestreckte, an ihrer Spitze schwach papillöse Epidermiszellen gebildet.

Die größeren Samen, nämlich die von *Thunbergia elegans* (Fig. 11) und *Thunbergia grandiflora*, haben einen Höhendurchmesser von 0,18–0,25 cm, einen Breitendurchmesser von 0,7–0,9 cm. In ihrem Aussehen zeigen sie auffallende Ähnlichkeit mit der flachen und deutlich schuppigen Kupula gewisser Eiehn. Der nur schwach halbkugelige Same ist auf seiner konvexen Fläche mit schuppenartigen Erhebungen bedeckt, welche in Kreisen angeordnet und dachziegelartig übereinander gelagert sind. Auch an diesen Schuppen finden sich die gestreckten und schwach papillösen Epidermiszellen. Im übrigen ist an diesen schuppenförmigen Erhebungen auch der Embryo mit warzenartigen, besonders stark bei *Thunbergia grandiflora* entwickelten Unebenheiten des Kotyledonargewebes beteiligt. Die schwach ausgehöhlte Samenfläche ist heller gefärbt und zeigt in ihrer Mitte den Nabel als warzenförmiges Gebilde.

Das Nährgewebe ist an der konvexen Samenfläche verschwindend wenig, in der Nabelgegend etwas mehr vorhanden.

Der Embryo wiederholt die Form des Samens, ist gekrümmt und ganz besonders durch die eigenartige Gestalt und die gegenseitige Lagerung seiner beiden ungleich großen Kotyledonen ausgezeichnet. Der große Kotyledon, welcher der ausgehöhlten Samenfläche anliegt, hat annähernd die Form eines niedrigen, mit breiter und nach oben geschlagener Krempe versehenen Hutes, über welchen der kleinere, kappenförmige Kotyledon derart gestülpt ist, daß ihn der krempenartige Rand des größeren Kotyledons dicht umschließt. Das Würzelehn entspringt etwas über dem Rand der ausgehöhlten Samenseite und verläuft in einer tiefen, auch äußerlich am Samen erkennbaren Furche gegen das stumpfe Ende des Samens zu (Fig. 10a). Bezüglich des Embryos von *Thunbergia grandiflora* ist zu bemerken, daß die Kotyledonen mit der schuppigen Samenschale und dem derselben anliegenden Nährgewebe warzenförmige Unebenheiten aufweisen.

Die eigenartige Form der Kotyledonen veranlaßte mich, die Samen keimen zu lassen, um die Gestaltungsveränderungen der Kotyledonen festzustellen. Nach dem Hervorbrechen aus dem Boden erscheint der ursprünglich kappenförmige, kleine Kotyledon infolge ungleichen Wachstums seiner beiden Seiten flach



Fig. 11.
Thunbergia elegans.
Same, convexe Sa. Fl.
ca. 5f. Vergr.

ausgebreitet und grün gefärbt. An dem großen Kotyledon breitet sich infolge gleichen Wachstums auf Ober- und Unterseite zuerst der Krepfenrand des Kotyledons aus und ergrünt, während die mittlere Partie dem Kotyledon lange Zeit als farblos (Fig. 12, I—VIII), dicklicher Gewebehöcker erhalten bleibt. Beim weiteren Wachstum ist es vornehmlich der grüne Rand, welcher am Flächenwachstum teilnimmt, und erst allmählich verschwindet der mittlere Höcker unter Aufbrauch seiner Nährstoffe und schließlichem Ergrünen. Es ist dies ungefähr zu der Zeit, in welcher an der Keimpflanze das dritte Laubblattpaar gebildet ist. Bei dieser Gelegenheit richtete ich auch mein Augen-

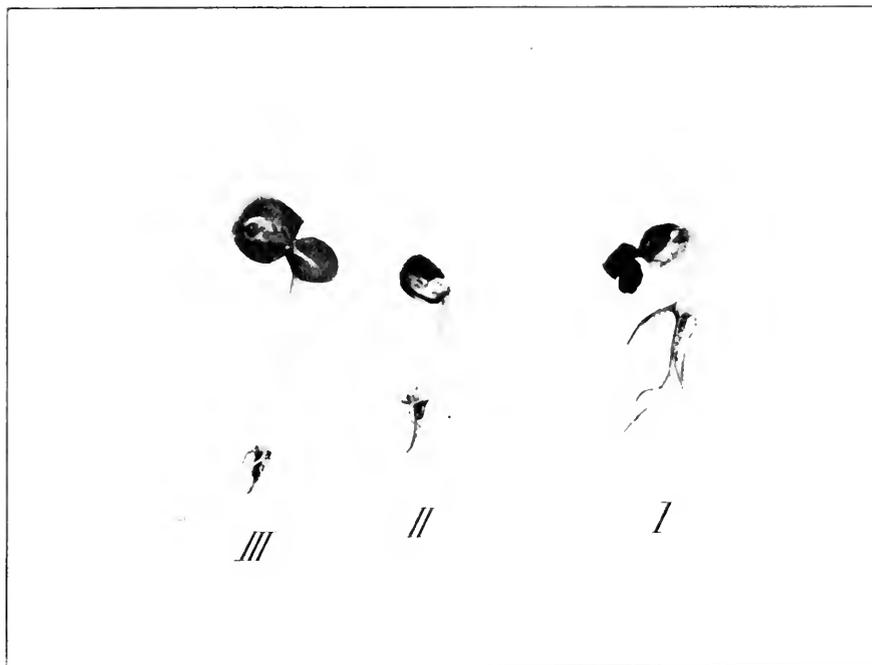


Fig. 12, I—III.

Keimpflanzen von „*Thunbergia alata*“ (natürl. Größe) in 8 Entwicklungsstadien bis zur Anlage des dritten Laubblattpaares (nat. Größe).

merk auf das Nährgewebe und seine Nährstoffe. Es zeigte sich da, daß die Nährstoffe des Nährgewebes bei der Keimung nicht aufgebraucht werden. Sie waren nämlich nach der Keimung in dem mit der Samenschale abgestoßenen Nährgewebe noch vorhanden.

Über die innere Struktur der Samenschale ist folgendes anzuführen: Wie schon aus der äußeren morphologischen Beschreibung hervorgeht, zeigen die Epidermiszellen desselben Samens eine verschiedene Ausbildung. Das allgemein charakteristische in der Samenepidermis ist ihre mehr oder weniger

typische Ausbildung als Haarepidermis. Nur an den Unebenheiten der Samenfläche, an den Leisten mit ihren warzenförmigen Treffpunkten und an den Schuppen ist der Haarcharakter der Epidermiszellen mehr oder weniger verloren gegangen. Während die Epidermiszellen sonst in deutliche Papillen oder kurze oder längere Haare ausgewachsen sind, begegnet man an diesen Stellen haarartig langgestreckten Epidermiszellen, welche mit ihren Längswänden fest untereinander verwachsen sind und höchstens nur kleine freie, papillöse Endigungen aufweisen. Bemerkenswert ist noch, daß die Epidermiszellen in nächster Nachbarschaft der Unebenheiten in die längsten freien Haarkörper ausgezogen sind



Fig. 12, IV—VI.

und daß mit der Entfernung von den Unebenheiten die Haarlänge sukzessive abnimmt. Die Wandbeschaffenheit der in Rede stehenden Epidermiszellen, welche ich im folgenden der Kürze wegen als Haar- oder Papillenzellen oder als Leisten- oder Schuppenzellen unterscheide, ist eine verschiedenartige, sowohl bei den einzelnen Arten als auch bei derselben Art. Bei *Thunbergia alata* besitzen die mehr oder weniger kegelförmig gestalteten Haarzellen keine besonderen Wandverdickungen; die Leistenzellen weisen hingegen ein in der Längsrichtung verlaufendes, einseitiges, streifenförmiges Verdickungsband auf. Ähnlich verhält sich *Thunbergia reticulata*. Ein ganz eigentümliches

Bild zeigen die stumpfen, kurz-zylindrischen und schief gegen die Samenfläche gerichteten Haarzellen von *Thunbergia Hawthorneana*. Die Wandung derselben ist dünn, bis auf ein breites, meist regelmäßig begrenztes Verdickungsband, welches sich namentlich auf der der Samenfläche zugekehrten Längswand befindet und mitunter von da auch auf die Basalwand übergreift, welches weiter im Längsschnitt als eine Art flach zyto-

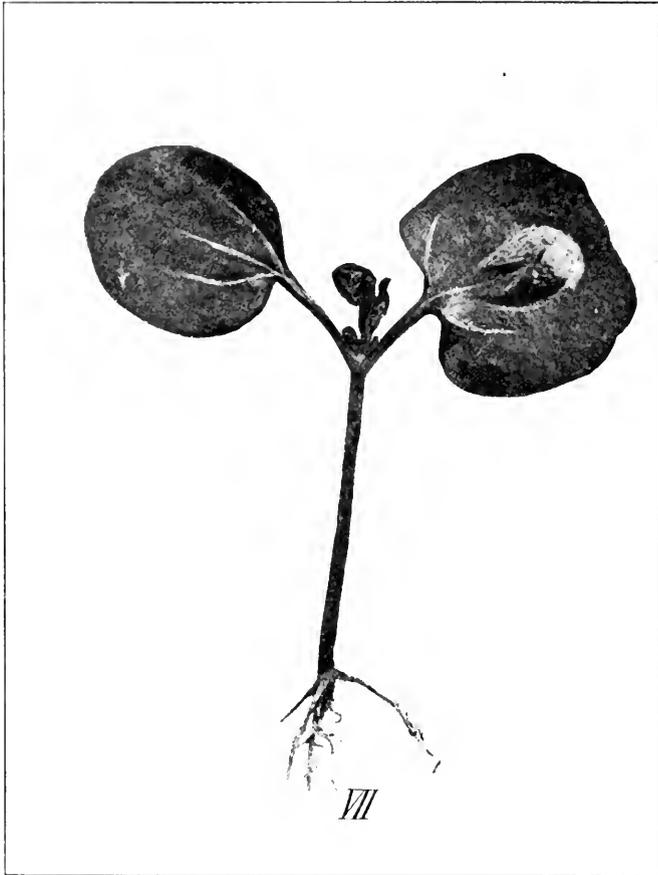


Fig. 12. VII.

lithenartige Protuberanz in das Zelllumen vorspringt und gewöhnlich auch einige größere Tüpfel aufweist. Die Leistenzellen sind bei *Thunbergia Hawthorneana* dagegen gleichmäßig verdickt und zeigen nur wenige kleine Tüpfel. Bezüglich *Thunbergia elegans* und *Thunbergia grandiflora* ist anzuführen, daß die stumpfen Haarzellen im allgemeinen fast gleichmäßig verdickt, die Schuppenzellen dagegen ungleichmäßig verdickt sind, wobei sich in diesem Falle die starke Verdickung auf

einen unregelmäßig gelagerten, nur durch kleinere Tüpfel unterbrochenen Teil der Zellwand erstreckt, während der übrige Teil derselben große Tüpfel aufweist. Beizufügen ist noch, daß die den Schuppenzellen zunächst gelagerten Haarzellen sich ähnlich verhalten. Was schließlich die chemische Beschaffenheit der Haare, Leisten- und Schuppenzellen anlangt, so sind die Basalteile und die sekundären Verdickungsschichten der Haarzellen

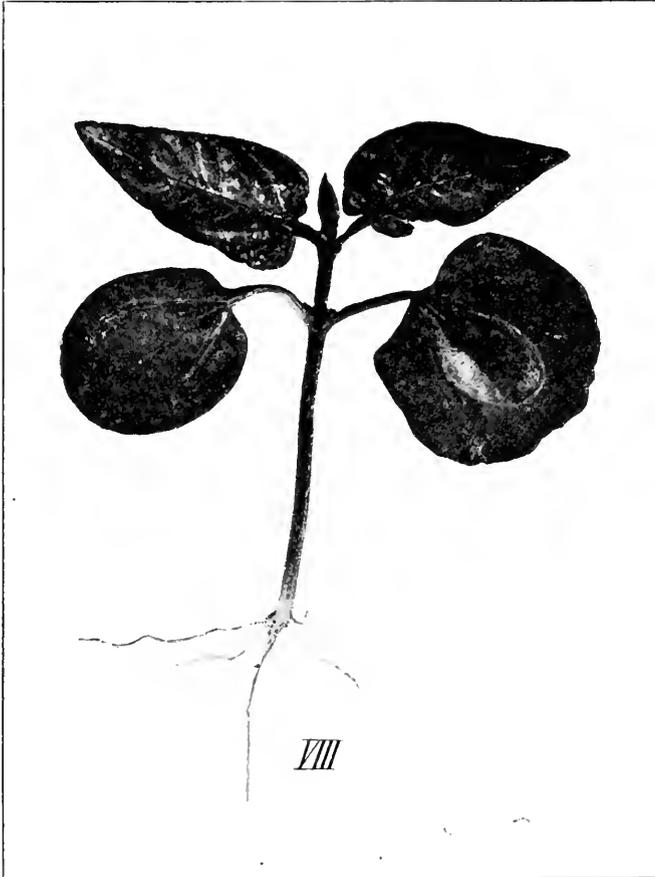


Fig. 12, VIII.

sowie der größte Teil der Wand der Leisten- und Schuppenzellen im unteren Teil verholzt.

Zum Schluß der Besprechung der Samenepidermis muß noch beigefügt werden, daß die Epidermiszellen in der Gegend des Nabels gewöhnlich nicht haarartige oder papillöse Ausbildung haben, sondern stark verdickt, getüpfelt und verholzt sind.

Der innere Teil der Samenschale besteht aus 6—7 Zellschichten; am Hilus verbreitet sich das Zellgewebe bedeutend,

ebenso entsprechend unter den Schuppen- oder Leistenzellen der Samenoberfläche. Die Zellen sind in der Flächenansicht polygonal, zum Teil etwas gestreckt und dünnwandig. Etwas dickwandiger und mit feinen Tüpfelfeldern versehen sind die Zellen in der Nähe des Nabels: Hier begegnet man auch stärker verdickten, verholzten und spiralig bis netzförmig verdickten Zellen, welche als Speichertracheiden anzusprechen sind. Der Inhalt des inneren Teiles des Samenschale besteht aus Gerbsäure und zahlreichen nadelförmigen und relativ großen, rhomboedrischen Einzelkristallen.

Das Nährgewebe besteht auf der konvexen Fläche nur aus einer Zellschicht, am Nabel verbreitert es sich ebenso wie der innere Teil der Samenschale ganz bedeutend. Seine Zellen erscheinen in der Flächenansicht und auf dem Samenquerschnitt viereckig, auch etwas gestreckt, am Nabel in der Flächenansicht polygonal. Die Seitenwände dieser Zellen weisen seichte Tüpfel auf und zeigen dementsprechend in der Flächenansicht knotige Verdickungen. Der Inhalt besteht aus protoplasmatischen Stoffen und fettem Öl.

Über die Zellen des Embryos ist zu bemerken, daß ihre Wände dick, getüpfelt und meist mit Tüpfelfeldern versehen sind und Amyloidreaktion ergeben. Sie führen als Inhaltsstoffe Aleuron und fettes Öl.

Thunbergia alata Boyer.

Hort. Budapest, Hort. Freiburg, Hort. Heidelberg,
Hort. Madrid, Hort. Würzburg.

Same 0,25—0,28 cm hoch, 0,3—0,35 cm breit, halbkugelig, wenig abgeflacht, tief ausgehöhlt, mit Leisten und Warzen auf der Sa. Fl., dunkelbraun gefärbt.

Ep. Z.: Haar- u. Papillen-Z. ohne besondere Wandverdickungen. Leisten-Z. mit einseitigen Verdickungsbändern, größeren und kleineren Tüpfeln.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., verdickt, getüpfelt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 6—10, am Hilus mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., zum Teil gestreckt, am Hilus getüpfelt. Inh.: Gerbsäure, zahlreiche nadelförmige und rhomboedrische Kristalle aus Kalkoxalat.

N. Gew.: 1, am Hilus mehr Z. Sch. Z. mit knotigen Verdickungen und polyg. in der Fl. A. Inh.: Protoplasmatische Stoffe und fettes Öl.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, und fettes Öl.

Thunbergia elegans Borzi.

Hort. Palermo.

Same 0,2—0,25 cm hoch, 0,7—0,85 cm breit, halbkugelig, sehr stark abgeflacht, Eichelkupulaähnlich, seicht ausgehöhlt mit Schuppen auf der konvexen Sa. Fl., graubraun gefärbt.

Ep.: Haar- und Papillen-Z. im allgemeinen gleichmäßig verdickt. Schuppen-Z. ungleichmäßig verdickt mit größeren und kleineren Tüpfeln.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., verdickt, getüpfelt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 6—10, am Hilus mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., zum Teil gestreckt, am Hilus getüpfelt. Inh.: Nadelförmige und anders gestaltete Kristalle aus Kalkoxalat und Gerbsäure.

N.-Gew.: 1, am Hilus mehr Z. Sch. Z. mit knotigen Verdickungen und polyg. in der Fl. A. Inh.: Protoplasmatische Stoffe und fettes Öl.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner und fettes Öl.

Thunbergia grandiflora Roxb.

Hort. Palermo.

Same 0.18—0.23 cm hoch. 0.7—0.9 cm breit, halbkugelig, sehr stark abgeflacht, eichelkupulaähnlich, seicht ausgehöhlt, mit Schuppen auf der konvexen Sa. Fläche, dunkelbraun gefärbt.

Ep.: Haar- und Papillen-Z. im allgemeinen gleichmäßig verdickt, Schuppen-Z. ungleichmäßig verdickt, mit größeren und kleineren Tüpfeln.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., verdickt und getüpfelt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 6—10, am Hilus mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., zum Teil gestreckt, am Hilus getüpfelt. Inh.: Nadelförmige und rhomboedrische Kristalle aus Kalkoxalat sowie Gerbsäure.

N.-Gew.: 1, am Hilus mehr Z.-Sch. Z. mit knotigen Verdickungen und polyg. in der Fl. A. Inh.: Protoplasmatische Stoffe und fettes Öl.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner und fettes Öl.

Thunbergia Hawtagneana Wall. ex Syn.

(*Thunbergia erecta* Wall. var. *albiflora*. Hort. Palermo).

Same 0.45—0.55 cm hoch, 0.6—0.7 cm breit, halbkugelig, wenig abgeflacht, tief ausgehöhlt. Leisten und Warzen auf der konvexen Sa. Fl. nur angedeutet oder verwischt, graubraun gefärbt.

Ep.: Haar- und Papillen-Z. mit einseitigem, breitem, meist regelmäßig begrenztem Verdickungsband auf der der Sa. Fl. zugekehrten Längswand der Z. mit einigen größeren Tüpfeln versehen. Übriger Teil der Zelle unverdickt. Leisten-Z. gleichmäßig verdickt mit kleinen wenigen Tüpfeln.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., verdickt, getüpfelt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 6—10, am Hilus mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., zum Teil gestreckt, am Hilus getüpfelt. Inh.: Gerbsäure und zahlreiche nadelförmige und rhomboedrische Kristalle.

N.-Gew.: 1, am Hilus mehr Z. Sch. Z. mit knotigen Verdickungen und polyg. in der Fl. A. Inh.: Protoplasmatische Stoffe und fettes Öl.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner und fettes Öl.

Thunbergia reticulata Hochst.

Hort. Budapest, Hort. Kiel, Hort. Königsberg,
Hort. Madrid.

Same: 0,25—0,29 cm hoch, 0,3—0,36 cm breit, halbkugelig, wenig abgeflacht, tief ausgehöhlt, mit ziemlich stark hervortretenden Leisten und Warzen auf der Sa. Fl., dunkel- bis graubraun gefärbt.

Ep. Z. Haar- und Papillen-Z. ohne besondere Wandverdickungen. Leisten-Z. mit einseitigen Verdickungsbändern, größeren und kleineren Tüpfeln.

Ep. Z. am Hilus in der Fl. A. polyg., verdickt, getüpfelt.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 6—10, am Hilus mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., zum Teil gestreckt und am Hilus getüpfelt. Inh.: Zahlreiche nadelförmige, rhomboedrische und anders gestaltete Kristalle aus Kalkoxalat sowie Gerbsäure.

N.-Gew.: 1, am Hilus mehr Z. Sch. Z. mit knotigen Verdickungen und polyg. in der Fl. A. Inh.: Protoplasmatische Stoffe und fettes Öl.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner und fettes Öl.

Elytraria.

Elytraria virgata Michx.
Hort. Königsberg.

Die sehr feinkörnigen (Durchmesser c. 1.0 mm), kastanienbraunen, matten Samen lassen erst bei etwa 30facher Vergrößerung ihre genaue Form und ihr Oberflächenrelief erkennen. Sie zeigen annähernd die Gestalt einer ungleich dreiseitigen Pyramide, deren Basis konvex gewölbt ist. An der Spitze der Pyramide befindet sich der etwas dunkler gefärbte Nabel. Die Mikropyle tritt äußerlich kaum hervor; sie liegt an einem Winkelscheitel der konvexen Grundfläche. Die Samenoberfläche zeigt netzförmige Leisten mit entsprechenden grubigen Vertiefungen dazwischen. Diese Struktur hängt mit der merkwürdigen Oberflächenbeschaffenheit des bei dieser Gattung (anderen *Acanthaceen*-Gattungen gegenüber) stark entwickelten Nährgewebes zusammen.

Das Nährgewebe, welches nach außen von einer ziemlich dünnen Samenschale umschlossen wird, zeigt nämlich auf seiner Oberfläche Unebenheiten, leistenartige Erhebungen und dazwischen grubige Vertiefungen, welche ganz den Reliefverhältnissen der Samenoberfläche entsprechen.

Der im Nährgewebe eingebettete Embryo ist länglich und mit breiteiförmigen Kotyledonen und einem deutlich abgesetzten, stumpfen, dicken Würzelchen versehen.

Über die Anatomie der Samenschale ist folgendes hervorzuheben: Besonders charakteristisch sind die Epidermiszellen ausgebildet. Dieselben sind flach, tafelförmig, in der Flächenansicht polygonal und mit leistenförmigen Verdickungen, nach Art der vorkommenden Zellwandverdickungen bei Endotheciumzellen versehen. Die Innenwände der Epidermiszellen haben leistenförmige oder netzartig anastomosierende Verdickungsbänder, welche sich auf die Seitenwände fortsetzen, und schließlich an den Außenwänden angelangt, noch auf den Rand dieser übergreifen. Die Verdickungsbänder geben Cellulosereaktion.

Auf die Epidermis folgen noch 1 bis 2 zusammengedrückte Zellschichten, welche relativ große nadelförmige und anders gestaltete Einzelkristalle aus Kalkoxalat enthalten.

Das Nährgewebe besteht aus 6 bis 8 Zellschichten und ist durch eine feine Kutikula und eine außerordentlich stark verdickte Außenwand seiner äußersten Zellschicht gegen die Samenschale abgegrenzt. Der Inhalt der ziemlich dickwandigen, in der Flächenansicht polygonalen Zellen besteht aus feinkörniger Proteinsubstanz und fettem Öl.

Der Embryo enthält als Inhaltsstoffe polyedrische Aleuronkörner und fettes Öl.

Blepharis.

Blepharis capensis Pers.

H. M. Zwackh, Cap. b. sp.

Die Samen der untersuchten Art haben annähernd die Form, Größe und Farbe einer Mandel (Fig. 13). Sie haben, genau genommen, einen spitz-eiförmigen Umriss, einen Längsdurchmesser von 5.0—6.0 mm, einen Breitendurchmesser von 3.5—4 mm und sind ziemlich flach und braun gefärbt. An der etwas ungleichseitigen Basis des Samens liegt etwas vertieft der Nabel und seitlich von diesem die kaum hervortretende Mikropyle. Die Samenoberfläche ist von sehr langen, gewellten, schwach glänzenden, anliegenden Haarkörpern bedeckt, welche sich bei der Benetzung mit Wasser auseinanderspreitzen.

Nährgewebe und Embryo sind nicht vorhanden, da die Samen nicht völlig ausgereift waren, und konnten daher nicht untersucht werden.

Bentham-Hooker (Gen. plant. II, pag. 1089) beschrieben die Samen der in Rede stehenden Gattung folgendermaßen: „Semina . . . suborbiculata, plano-compressa, echinata vel ciliata, humectata saepe mucilagino-“



Fig. 13.

Blepharis capensis.
Same. 8f. Vergr.

Hinsichtlich der anatomischen Strukturverhältnisse der Samenschale ist folgendes zu sagen: Die Haarkörper der Samenober-

fläche werden nicht von einzelnen Epidermiszellen, sondern von einer großen Anzahl derselben gebildet. Die zwischen den

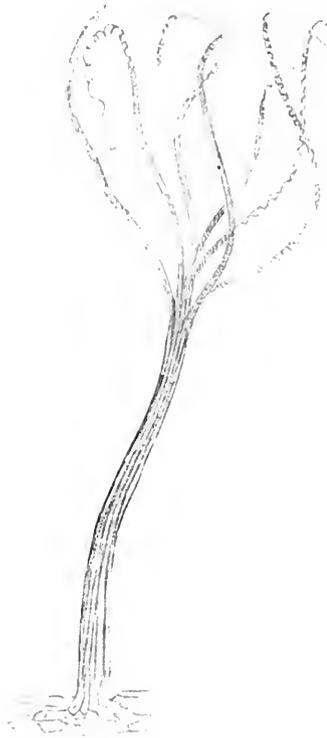


Fig. 14.
Blepharis Capensis.
Haarkörper der Sa. Ep.
ca. 45 f. Vergr.

Zotten liegenden Zellen, welche zuerst besprochen werden sollen, sind in der Flächenansicht polygonal, etwas gestreckt und durch besondere Verdickungen ausgezeichnet. Die letzteren erstrecken sich in Form eines Netzes nicht allein auf die sämtlichen Zellwände, sondern durchsetzen auch, netzförmig unter einander anastomosierend, das ganze Zelllumen. Bezüglich ihres chemischen Verhaltens mag noch beigefügt sein, daß sie undeutliche Cellulosereaktion geben; sie färben sich nämlich mit Jodlösung und verdünnter Schwefelsäure grünlich. Der Zellinhalt gibt Gerbsäurereaktion. Die 2—3 mm langen Haartzotten bestehen aus einem Bündel von etwa 20—25 haarartig gestreckten und mit den Längswänden fest vereinigten Epidermiszellen. (Fig. 14.) Die meisten der letzten, bis auf einige (ca. 10) neben einander liegende, peripherisch gelagerte und der Samenfläche

abgekehrte, reichen bis zur Spitze der Zotte; die anderen sind um etwa ein Fünftel kürzer. Allen Zellen des Haarkörpers ist gemeinsam, daß sie netzartige Verdickungen der Zellwände (Fig. 15a—b) und außerdem netzartig anastomosierende, mit den Verdickungen der Zellwand im Zusammenhang stehende Zellstoffbalken im Zelllumen aufweisen. Diese Verdickungen erstrecken sich bei den vorhin erwähnten, peripherisch gelagerten kürzeren Zellen des Haarkörpers auf die ganze Länge derselben; dazu kommt, daß diese Zellen an der nach außen gelegenen Wand ein breites, gallertartig aussehendes und stark lichtbrechendes Verdickungsband aufweisen (Fig. 15b), welches von der Basis bis zum spitzen Ende der Zelle reicht. Anders verhalten sich die übrigen, den Haarkörper zusammensetzenden Zellen. Das Verdickungsband fehlt bei diesen. Ihr unterer Teil (etwa vier Fünftel der Zotte) zeigt nur die netzförmige Verdickung der Zellwand und der Zellstoffbalken im Lumen. Die oberen

Teile weisen eine spiralgige Verdickung (Fig. 15c) aus zwei oder mehreren Spiralbändern auf, welche zuerst noch durch Querbalken Übergänge zur netzartigen Verdickung zeigen und weiter oben rein spiralgig werden, außerdem nach außen von den Spiralen eine verschleimte Wandpartie, ähnlich wie in den Schleimhaaren der *Ruellien*. Bezüglich der physikalischen und chemischen Beschaffenheit des Verdickungsbandes der peripherischen Zellen und der verschleimten Wandteile der übrigen ist zu bemerken, daß sie in beiden ungefähr dieselben sind. Beide quellen in Wasser mehr oder weniger stark auf, erscheinen dann

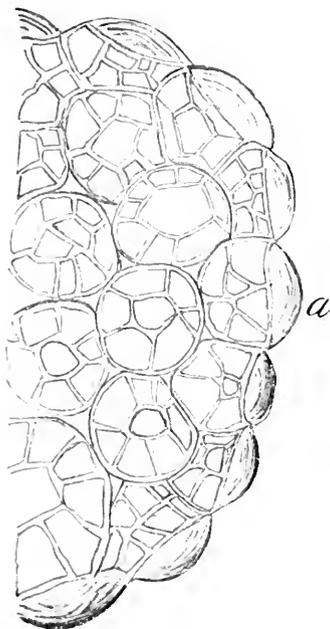


Fig. 15a.

Blepharis capensis. ca. 400f. Vergr.

- a) Querschnitt eines Haarkörpers der Sa. Ep.
b) Längsschnitt derselben von 2 Zellen.

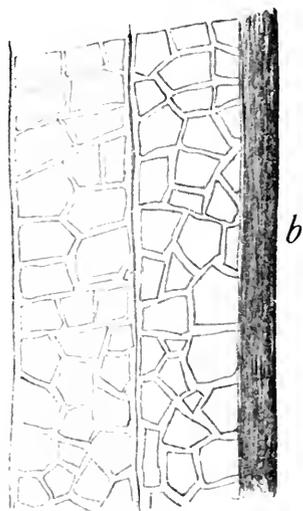


Fig. 15b.

stark lichtbrechend und färben sich mit Jod und verdünnter Schwefelsäure blau. Außerdem zeigt das Verdickungsband der peripherischen Zellen beim Aufquellen mit Wasser deutliche Schichtung, während die Substanz der verschleimten Wandteile der übrigen sich nach Verletzung der Wand in Schleimfäden ansziehen läßt. Die gleiche Struktur, wie die zwischen den trichomartigen Zotten befindlichen Epidermiszellen, haben diejenigen in der Umgebung des Nabels, nur sind deren Zellwände etwas stärker verdickt.

Auf die Epidermis folgen nach innen noch 3—4 Zellschichten der Samenschale. Die Zellen sind in der Flächenansicht polygonal, ziemlich dünnwandig und enthalten neben

Gerbsäure und Protoplasma-resten ziemlich kurze, nadelförmige Kristalle, sowie auch kleine Drüsen aus Kalkoxalat.

Zum Schluß sei noch bemerkt, daß ähnlich oder gleich beschaffene Haarkörper bereits Kippist bei einigen *Blepharis*-Arten (*Acanthodium spicatum*, *Blepharis boerhaaviaefolia*, *Blepharis molluginifolia*, *Blepharis rubrifolia* (*sphalm.* v. *rubiaefolia*) konstatiert hat.

Acanthus.

Die Samen der drei untersuchten Arten haben fast die gleiche Form, Farbe, Beschaffenheit der Samenoberfläche und Größe (Längsdurchmesser 10,0—12,0 mm; Breitendurchmesser 6,0—8,0 mm; Dicke 2,5—3,5 mm). Sie sind nahezu bohnenförmig gestaltet. In der Mitte der einen schmalen Längsseite des Samens liegt der Nabel und an der gegenüberliegenden Stelle des Samenrandes die Mikropyle. Die Samenoberfläche ist glatt,¹⁾ kastanienbraun gefärbt und glänzend.

Das Nährgewebe fehlt. Das ganze Sameninnere wird vom Embryo erfüllt, der die Form des Samens wiederholt. Seine Kotyledonen sind sehr groß, plankonvex und quer zur Längsachse des Embryos gestreckt. Sie schließen das kurze, kegelförmige Würzelchen vollständig ein.

Über die anatomische Struktur der Samenschale ist folgendes zu erwähnen: Die Samenepidermis besteht aus einer Schicht mehrseitig-prismatischer Zellen. Ihr Längsdurchmesser beträgt gewöhnlich 400—600 μ ; ihr Breitendurchmesser 180—220 μ ; am Nabel der Längsdurchmesser 500—700 μ ; der Breitendurchmesser 150—170 μ (Fig. 16). Ihre Seitenwände sind mit charakteristischen verholzten und tief in das Zelllumen einspringenden Verdickungsbändern versehen, welche im oberen Teil der Zelle annähernd parallel zur Längsachse der Zelle und senkrecht zur Samenoberfläche verlaufen, im unteren Teil in ein mehr oder weniger deutliches Spiralband (mit kaum einem oder

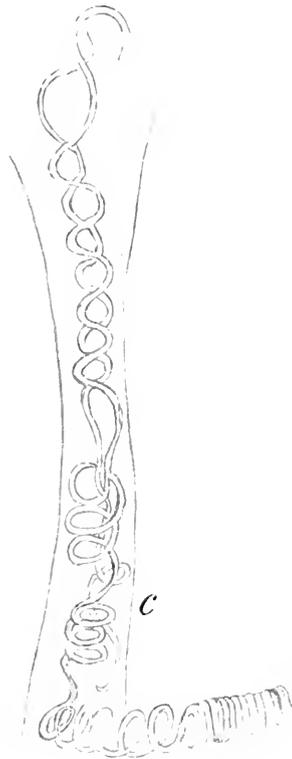


Fig. 15c.

Blepharis capensis.

- c) Endigung des oberen Teiles einer Zelle des Haarkörpers.

mehreren Umgängen), oder bei *Acanthus mollis* durch Anastomose in eine netzartige Verdickung übergehen. Dazu kommt, daß die

¹⁾ Anmerk. Bei anderen *Acanthus*-Arten ist die Samenoberfläche nach Angabe der Syst. papillös („semina . . . laevia v. breviter papilloso-muricata“). (Bentham-Hooker, Gen. Plant. II, pag. 1000).

Verdickungsbänder, im oberen Teil der Zelle relativ breit und tief in das Zelllumen eindringend, gegen den unteren Teil zu sukzessive schmaler und dünner werden. Die Außenwände der Epidermiszellen sind ziemlich stark, die Innenwände wenig verdickt.

Der übrige Teil der Samenschale wird von zwei Gewebepartien gebildet, von welchen die äußere der Samenepidermis fest anhaftet, die innere sich als ein den Embryo teilweise umschließendes, ziemlich dünnes, weißes Häutchen ablösen läßt. Die äußere Gewebepartie besteht aus 3—4, am Nabel aus mehr Zellschichten. Die inneren davon sind zusammengedrückt. Die Zellen der äußeren sind in der Flächenansicht polygonal: bei *Acanthus longifolius* und bei *Acanthus niger* weisen sie zum Teil feine Tüpfelfelder auf; bei *Acanthus mollis* sind sie kollenchym-



Fig. 16.

Acanthus longifolius, ca. 400f. Vergr.

a) Querschnitt der Sa. Sch.

b) Fl. A. der Ep. Z. der Sa. Sch.

zellenähnlich ausgebildet und nehmen kleine Interzellularräume zwischen sich. Der Inhalt der Zellen besteht aus zahlreichen nadelförmigen und rhomboedrischen Kalkoxalatkrystallen, sowie aus Gerbsäure und Protoplasma-resten. Die innere, hautartige Gewebepartie wird von 3—4, am Nabel von mehr Zellschichten gebildet. Die in der Flächenansicht polygonalen Zellen sind mit eigentümlichen, warzen- bis knopfförmigen, stark lichtbrechenden Verdickungen versehen, welche sich an allen Zellwänden befinden, mit den gleichen Verdickungen der benachbarten Zellen korrespondieren und Cellulosereaktion geben. Ihr Durchmesser beträgt zwischen 4,35—6,49 μ . Die Zellen führen keine Inhaltstoffe.

Das Kotyledonargewebe des Embryos besteht aus ziemlich dickwandigen Zellen, welche mit feinen Tüpfelfeldern versehen sind und Stärkekörner sowie feinkörnige Eiweißsubstanz als Inhalt führen. Die Stärkekörner sind verschieden groß (Durch-

messer 18–38 μ und konzentrisch geschichtet, einfach oder zusammengesetzt und mit einer sternförmigen Kernhöhle versehen.

Acanthus longifolius Poir.

Hort. Erlangen, Hort. Lugduno-batavus, Hort. Rom,
Hort. Würzburg.

Same 10–12 mm lang, 6–8 mm breit, 2,0–3,5 mm dick, bohnenförmig, kastanienbraun gefärbt und glänzend.

Ep.: Mehrseitig prismatische, gestreckte Z. mit verholzten, spiraligen Verdickungsbändern an Seitenwänden. Inh.: Gerbsäure. Längsdurchmesser der Z.: 400–600 μ . Breitendurchmesser: 160–230 μ .

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3–4, am Hilus mehr Z. Sch. Äußere Z. in der Fl. A. polyg., zum Teil mit feinen Tüpfelfedern, nicht sehr dickwandig. Inh.: Nadelförmige und andere gestaltete Einzelkristalle aus Kalkoxalat, Gerbsäure und Protoplasma-reste.

Folgende Z. Sch.: 3–4, am Hilus mehr, in der Fl. A. polyg., Z. mit warzenförmigen Verdickungen an allen Z. Wänden, inhaltsleer.

Embryo: Stärkekörner und Eiweißsubstanz.

Acanthus mollis L.

Hort. Coimbra, Hort. Lugduno-batavus, Hort. Palermo.

Same: 10–14 mm lang, 6–8 mm breit, 2,5–2,9 mm dick, bohnenförmig, kastanienbraun gefärbt und glänzend.

Ep.: Mehrseitig prismatische, gestreckte Z. mit verholzten, spiraligen, beziehungsweise netzförmig anastomosierenden Verdickungsbändern an Seitenwänden. Inh.: Gerbsäure. Längsdurchmesser der Z.: 420–600 μ , Breitendurchmesser: 165–220 μ .

Innerer Teil der Sa. Sch.: 3–4, am Hilus mehr Z. Sch. Äußere Z. in der Fl. A. polyg., sehr dickwandig, kollenchymzellenartig verdickt. Inh.: Nadelförmige und anders gestaltete Einzelkristalle aus Kalkoxalat, Gerbsäure sowie Protoplasma-reste.

Folgende Z. Sch.: 3–4, am Hilus mehr. Z. in der Fl. A. polyg., mit warzenförmigen Verdickungen an allen Zellwänden, inhaltsleer.

Embryo: Stärkekörner und Eiweißsubstanz.

Acanthus niger Mill.

Hort. Coimbra, Hort. Graz, Hort. Triest.

Same 10–13 mm lang, 6–8 mm breit, 2,5–3,0 mm dick, bohnenförmig, kastanienbraun gefärbt und glänzend.

Ep.: Mehrseitig prismatische, gestreckte Z. mit verholzten spiraligen Verdickungsbänderu an den Seitenwänden. Inh.:

Gerbsäure. Längsdurchmesser der Z.: 400—600 μ ; Breitendurchmesser 160—230 μ .

Innerer Teil der Sa.Sch.: 3—4, am Hilus mehr Z.Sch. Äußere Z. in der Fl. A. polyg., zum Teil mit feinen Tüpfelfeldern, nicht sehr dickwandig. Inh.: Nadelförmige sowie anders gestaltete Einzelkristalle aus Kalkoxalat, Gerbsäure und Protolamarose.

Folgende Z.Sch.: 3—4, am Hilus mehr Z. in der Fl. A. polyg. mit warzenförmigen Verdickungen, inhaltsleer.

Embryo: Stärkekörner und Eiweißsubstanz.

Barleria.

Barleria cristata L.

Hort. Heidelberg.

Die Samen sind im Umriß nahezu kreisrund bis breit-eiförmig, flach und mitunter auf der einen Samenfläche gegen die Basis etwas schief abgestutzt (Längsdurchmesser 4,5—5 mm, Breitendurchmesser 3,9—4,4 mm). An dem abgestumpften Ende des Samens liegt der Nabel und seitlich von ihm die Mikropyle. Die Samenschale ist graubraun gefärbt und von ziemlich langen, seidenglänzenden, der Samenoberfläche angedrückten und nur bei genauer Beobachtung erkennbaren Haaren bedeckt, welche durch ihre eigentümliche Orientierung eine Moiréstruktur der Samenoberfläche veranlassen.

Das Nährgewebe ist gegen die ziemlich dünne Samenschale durch eine Kutikula abgegrenzt und besteht nur aus einigen Zellschichten.

Der schwach gekrümmte Embryo gibt die Form des Samens wieder. Seine flachen Kotyledonen sind schwach eiförmig bis nahezu kreisrund im Umriß und etwas asymmetrisch. Das Würzelchen ist ziemlich dünn, kegelförmig und schief gegen die Kotyledonen abgesetzt.

Die Samenepidermis wird von sehr langen (Länge 2,0 bis 2,5 mm), bandförmig zusammengedrückten, am Ende sehr stark zugespitzten, an der Basis fußartig verbreiterten, wellig gebogenen Trichomen gebildet, welche stark lichtbrechend sind und im unteren, fußartig erweiterten Teil zahlreiche nadelförmige, gruppenweise vereinigte Kalkoxalatkristalle enthalten. Die Zellwände geben Cellulosereaktion.

Auf die Samenepidermis folgt nach innen eine einzige Schicht vollständig zusammengedrückten Gewebes, welche braune Inhaltsstoffe führt.

Das Nährgewebe besteht aus 2, am Samenrand aus mehreren Zellschichten. Die Zellen sind in der Flächenansicht polygonal, knotig und stark verdickt und dazwischen getüpfelt. Die Tüpfel der Seitenwände sind in einer Reihe angeordnet, elliptisch und dabei mit der Längsachse der Ellipse senkrecht zur Samenoberfläche gerichtet, sodaß die stark ver-

dickten Teile der Seitenwände zwischen ihnen leistenartig hervortreten. Der Zellinhalt besteht aus protoplasmatischer Substanz, fettem Öl und außerdem nadelförmigen Kristallen sowie kleinen Drüsen aus Kalkoxalat.

Das Kotyledonargewebe des Embryos enthält polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und dieselben Kristalle, wie das Nährgewebe.

Chamaeranthemum.

Chamaeranthemum Beyrichii Nees.

Hort, Paris.

Die Samen der untersuchten Art haben einen länglichen bis eiförmigen Umriß, sind flach, mattbraun gefärbt, ca. 2,8 bis 2,2 mm lang und 1,9 bis 2,3 mm breit. An dem einen Ende der Samen befindet sich ein haken- bis schnabelartiger Fortsatz, der äußerlich die Lage und Form des Würzelchens und somit auch die Lage der Mikropyle erkennen läßt. In der Nähe liegt der als kleiner, an der Spitze etwas vertiefter Höcker hervortretende Nabel. Die Samenoberfläche ist durch verschieden orientierte, an der Peripherie des Samens meist parallel gerichtete, länger oder kürzer gestrichelte Unebenheiten ausgezeichnet. Die Samenschale ist im allgemeinen nicht sehr dick.

Nährgewebe ist nur sehr wenig vorhanden und nur mit dem Mikroskop nachweisbar.

Der Embryo gibt die Form des Samens wieder: Er ist schwach gekrümmt. Seine etwas asymmetrisch ausgebildeten flachen Kotyledonen haben einen annähernd umgekehrt eiförmigen Umriß und sind an einem Längsrand schwach ausgebuchtet. Das Würzelchen ist kegelförmig, sehr kurz und tritt nur wenig aus dem Gewebe der Keimblätter hervor.

Die innere Struktur der Samenschale ist die folgende. Die Epidermiszellen der Samenschale sind zum Teil flach und in der Fl. A. kurzfaserartig oder annähernd polygonal, oder mit etwas gewellten Seitenrändern versehen, zum Teil, nämlich an den Erhebungen der Samenfläche, senkrecht zu dieser palissadenartig gestreckt. Sie zeichnen sich insgesamt durch ein Verdickungsband aus, welches sich auf die mittleren Teile der Seitenwände erstreckt, nur die obersten und untersten Teile der Seitenwände freiläßt und stellenweise von Tüpfeln durchsetzt ist. Dieses Verdickungsband erscheint in den flachen Zellen auf dem Samenquerschnitt entsprechend schmal, der niedere, in den palissadenartig gestreckten entsprechend breit oder hoch; in den letzteren kommt noch dazu, daß die Dicke des Verdickungsbandes von außen nach innen sukzessive abnimmt, sodaß die mit den korrespondierenden Verdickungsbandern versehenen und durchschnittenen Wände der Palissadenzellen eine keulenartige Verdickung zeigen.

Die sich nach innen anschließenden Gewebeschichten, welche sich auch an der Bildung der Unebenheiten der Samenoberfläche

beteiligen, sind vollständig zusammengedrückt und enthalten nadelförmige Kalkoxalatkristalle, Gerbsäure und Protoplasma-reste.

Das Nährgewebe besteht aus zwei, am Samenrand aus mehreren Zellschichten. Die Zellen sind in der Flächenansicht polygonal und ziemlich dünnwandig. Sie führen protoplasmatische Inhaltsstoffe.

Die Zellen der Kotyledonen enthalten relativ große, polyedrische Aleuronkörner und viel fettes Öl, außerdem nadelförmige Kalkoxalatkristalle.

Aphelandra.

Aphelandra aurantiaca Lindl.

Hort. Gießen, Hort. Paris.

Die untersuchten Samen von *Aphelandra aurantiaca* sind flach, im Umriß breit eiförmig, zum Teil an dem einen Ende etwas zugespitzt, an dem anderen Ende häufig schief abgestutzt und stark verbreitert (Längsdurchmesser 3,8—4,2 mm; Breitendurchmesser 2,8—3,2 mm). An dem spitzen Ende liegt die kaum hervorstehende Mikropyle und in deren Nähe der etwas dunkler gefärbte Nabel. Die Samenoberfläche ist erdbraun gefärbt, matt und spärlich mit helleren kurzen Haaren besetzt. Die Samenschale birgt nur wenig Nährgewebe, welches den, fast das ganze Sameninnere ausfüllenden Embryo umschließt. Dieser ist kaum gekrümmt; seine Kotyledonen sind umgekehrt eiförmig und durch eine schwache Ausbuchtung an dem einen Längsrand etwas asymmetrisch. Das sehr kurze, stumpfe, kegelförmige Würzelchen ragt nur wenig aus dem Gewebe der Kotyledonen hervor.

Über die innere Struktur der Samenschale ist folgendes zu sagen: Die Epidermiszellen sind verschieden ausgebildet. Der größte Teil der Epidermis besteht aus sehr dünnwandigen Zellen, welche in der Flächenansicht verhältnismäßig klein (Durchmesser 8—10 μ) und polygonal erscheinen. Zwischen diese sind einzelne (gleich hohe) Epidermiszellen in großer Zahl eingestreut, welche auf dem Flächenschnitt durch ihren viel größeren Umriß (Durchmesser 20—30 μ) und durch die netzartige Verdickung ihrer Zellwand auffallen. Bei näherer Untersuchung stellt sich heraus, daß vor allem die Seitenwände der Zellen, dann sehr häufig auch die Außenwände, sehr selten dagegen die Innenwände netzartig anastomosierende Verdickungsleisten aufweisen, von welchen in manchen Zellen das Zelllumen durchsetzende Zellstoffbalken ausgehen. Die kurzen Haare, welche bei Betrachtung der Samenoberfläche schwer mit freiem Auge sichtbar sind, stellen sich unter dem Mikroskop als 220—260 μ lange, an der Spitze abgerundete Zotten heraus, welche von 3—6 gleichlangen, mit ihren Längswänden verwachsenen Epidermiszellen gebildet werden. Bei oberflächlicher Betrachtung scheinen die Zottenzellen netzartig verdickt zu sein; bei genauer Prüfung

ergibt sich, daß die Längswände, auch die nach außen gerichteten, unregelmäßig orientierte Verdickungsleisten haben, an welche sich zahlreiche, das Zelllumen durchquerende Zellstoffbalken ansetzen. Die Zellen der Zotten zeigen somit immerhin eine gewisse Beziehung zu den vorhin besprochenen, isoliert zwischen den dünnwandigen Epidermiszellen verteilten und netzartig verdickten, Verdickungsleisten und Zellstoffbalken geben hier wie dort Cellulosereaktion.

Auf die Epidermis folgen nach innen 1—2 ziemlich stark zusammengedrückte dünnwandige Zellschichten, welche zahlreiche, relativ große, nadelförmige und styloidenartige Kalkoxalatkristalle und außerdem Gerbsäure sowie Protoplasmarreste enthalten.

Das durch eine Kutikula von der Samenschale getrennte Nährgewebe besteht aus 2—3 dünnwandigen Zellschichten, welche in der Flächenansicht polygonal sind und protoplasmatische Stoffe sowie fettes Öl enthalten.

Das Kotyledonargewebe des Embryos enthält relativ große polyedrische Aleuronkörner und fettes Öl. Kalkoxalatkristalle sind nicht vorhanden.

Schwabea.

Schwabea ciliaris Nees.

Hort. Kopenhagen.

Die glänzenden, dunkelbraun gefärbten Samen sind annähernd bohnenförmig und haben einen Längsdurchmesser von 4,5—5,3 mm, einen Breitendurchmesser von 2,8—3,2 mm. In der Mitte der eingebogenen, schmalen Längsseite des Samens (am Samenrand) liegt der etwas dunkler gefärbte Nabel und in dessen Nähe die Mikropyle. An dem Nabel, sowie demselben gegenüber an der Samenkante befindet sich ein Büschel ziemlich langer, gelblich weißer Haare. Vom Nabel verläuft quer über die eine breite Samenfläche eine kielartig hervortretende Leiste, welche durch eine entsprechende Vorwölbung des einen Keimblattes bedingt ist. Die Samenschale ist ziemlich dünn.

Nährgewebe ist nur wenig vorhanden und nur bei mikroskopischer Beobachtung zu erkennen.

Der Keimling ist gekrümmt und pleurorhiz. Seine Keimblätter haben den Umriß, wie der ganze Same und eine sehr harte Konsistenz. Das kegelförmige, die halbe Länge der Kotyledonen erreichende Würzelchen liegt den Keimblättern an und ist nur an seiner Spitze frei.

Die anatomische Struktur der Samenschale ist die folgende: Die Epidermiszellen haben die Form mehrseitiger Prismen, sind senkrecht zur Samenoberfläche gestreckt und ca. 55—65 μ hoch. Ihre Seitenwände sind netzartig verdickt; das besondere Aussehen der netzartigen Verdickung kommt dadurch zustande, daß die unverdickten Membranteile spaltenförmige, annähernd parallel zur Längsachse der Zelle gerichtete Tüpfel sind, welche in den unteren Teilen der Seitenwände viel zahlreicher sind als in den

oberen. Die verdickten Wandteile sind stark lichtbrechend und geben Holzreaktion. Die Außen- und Innenwände der Epidermiszellen sind nur wenig verdickt und nicht getüpfelt. Der Zellinhalt gibt Gerbsäurereaktion. Die bereits erwähnten, am Nabel und an der diesem gegenüberliegenden Stelle gelegenen kürzeren und längeren Haare (70–900 μ) bestehen aus Haarkörpern, welche mit kurzen, dünnwandigen und an der Spitze kopfförmig verbreiterten Gelenkzellen den dünnwandigen Epidermiszellen aufsitzen. Die kürzeren Haare sind 1–4zellig und am Ende allmählich scharf zugespitzt. Die längeren sind stets mehrzellig, am Ende abgerundet und mit einer abgesetzten, massiven Stachelspitze versehen. Gemeinsam ist den Haargebilden, daß die Kutikula gestreift ist und die Querwände bis auf einen schmalen

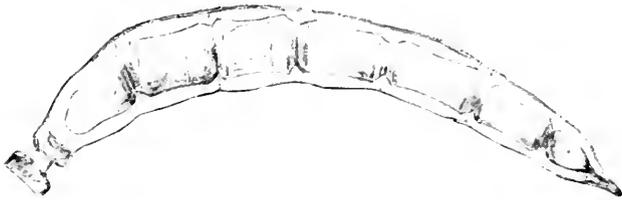


Fig. 17. *Schwabea ciliaris*,
mehrzelliger Haarkörper der Sa. Ep. ca. 120f. Vergr.

stark verdickten Rand dünn sind und so gewissermaßen einen großen Tüpfel aufweisen, welcher den größten Teil der Querwand einnimmt. Die Zellwände geben Cellulosereaktion. Als Inhalt der Haarzellen finden sich in den längeren Haaren kleine Gruppen nadelförmiger Oxalatkristalle.

Das sich der Epidermis anschließende Gewebe der Samenschale besteht aus 1–2 mehr oder weniger stark zusammengedrückten Zellschichten, welche Gerbsäurereaktion geben; auf diese folgt noch eine Membran aus mehreren Lagen zusammengedrückter Zellen.

Das Nährgewebe wird von einer Epidermis gebildet, deren Zellen mit stumpfen Papillen versehen sind und protoplasmatischen Inhalt führen, sowie nach innen von einer hautartigen Membran aus zusammengedrückten Zellen.

Das Kotyledonargewebe des Embryos zeigt eine deutliche Differenzierung in ein unregelmäßig mehrschichtiges Palissadengewebe und in ein dickes, von polyedrischen Zellen gebildetes Schwammgewebe. Beide sind kollenchymatisch ausgebildet. Die Palissadenzellen haben dünne Innenwände und kollenchymatisch verdickte, von wenigen runden Tüpfeln durchsetzte Längswände. Die polyedrischen Zellen des Schwammgewebes weisen auf jeder Fläche einen die Mitte und den größten Teil der Fläche einnehmenden rundlichen Tüpfel auf; die übrigen Teile der Wand sind stark verdickt. Die Verdickungen der Zellwände des genannten Kotyledonargewebes sind stark lichtbrechend und geben Amyloidreaktion. Als Inhaltsstoffen begegnet man relativ großen

polyedrischen Aleuronkörnern, fettem Öl und nadelförmigen Einzelkristallen sowie kleinen Drüsen aus Kalkoxalat.

Justicia.

Aus dieser Gattung wurden sechs Arten untersucht. Die Samen derselben sind zum Teil rücksichtlich ihres Aussehens sehr verschieden. Es lassen sich in dieser Hinsicht drei Samentypen unterscheiden. Dem ersten gehören *Justicia diffusa*, *Justicia neglecta* und *Justicia simplex* an, dem zweiten *Justicia furcata* und *Justicia ventricosa*, dem dritten *Justicia debilis*.

Typus I: Die ziemlich feinkörnigen Samen von *Justicia simplex* (Längsdurchmesser 0,8—1 mm; Breitendurchmesser 0,7 bis 0,9 mm) und *Justicia diffusa* (Längsdurchmesser 1,4—1,6 mm; Breitendurchmesser 1,0—1,2 mm) sowie die etwas größeren Samen von *Justicia neglecta* (Längsdurchmesser 1,6—1,8 mm; Breitendurchmesser 1,5—1,7 mm) haben einen länglichen bis eiförmigen Umriss, sind mattbraun, abgeflacht und dabei an einem Ende ungleichseitig und hier auch ziemlich stark ausgerandet. An dieser Stelle liegen Nabel und Mikropyle. Von ihr aus verläuft bei *Justicia diffusa* und *Justicia neglecta* auf der einen Breitseite eine kielartig hervortretende Linie in der Richtung der Längsachse des Samens nach dem gegenüberliegenden Ende. Das Samenoberflächenrelief, das auch schon in der Arbeit von Kippist für einige Arten von *Justicia* beschrieben ist (auf die anatomischen Verhältnisse ist Kippist nicht eingegangen), läßt sich erst bei ca. 20facher Vergrößerung erkennen und ist durch verschieden orientierte, teilweise mit dem Samenrand parallel verlaufende, längere oder kürzere, strichartige Unebenheiten ausgezeichnet. An der Bildung der Unebenheiten sind vor allem die Samenepidermis und das übrige Gewebe der Samenschale, bei *Justicia neglecta* auch das Nährgewebe beteiligt.

Typus II: Die Samen von *Justicia furcata* und *Justicia ventricosa* sind viel größer als die Samen des I. Typus: sie besitzen eine vollkommen glatte Oberfläche. Der Längsdurchmesser der Samen beträgt bei beiden Arten 3,4—3,6 mm; der Breitendurchmesser beträgt 3,0—3,4 mm. Die Samen sind rundlich und auf zwei Seiten etwas abgeflacht. An einer seicht ausgerandeten Stelle des Samenrandes, der Basis des Samens, befindet sich der Nabel und neben diesem auf einem kleinen spitzen Höcker die Mikropyle. Die Samenoberfläche ist dunkelbraun gefärbt und glänzend; auf einer der beiden abgeflachten Seiten verläuft eine kielartig hervortretende Linie vom Nabel nach dem gegenüberliegenden Ende des Samens.

Typus III: Die mittelgroßen (Durchmesser 2,6—2,8 mm) Samen von *Justicia debilis* sind linsenförmig (einer bikonvexen Linse ähnlich geformt), im Umriss annähernd kreisrund und an einer kleinen Stelle schmal ausgeschnitten und haben eine glatte

glänzende, braun gefärbte und dabei gelblich marmorierte Oberfläche.

Die Samenschale ist bei den Samen aller drei Typen ziemlich dünn. In gleicher Weise ist Nährgewebe überall nur wenig vorhanden und erst bei mikroskopischer Beobachtung sichtbar.

Der Embryo ist gekrümmt und pleurorhiz. Sein Würzelchen ist relativ lang, seine Länge beträgt zwei Drittel der Kötyledonenlänge, erreicht die letztere oder übertrifft sie sogar noch. Verschiedenheiten zeigen die Embryonen des Typus I rücksichtlich ihrer Größe und Dicke ihrer Kötyledonen, welche mit der verschiedenen Form der Samen im Einklang stehen. Bemerkenswert ist schließlich noch für die Kötyledonen von *Justicia debilis* und *Justicia simplex*, daß sie in der Nabelgegend seicht ausgerandet sind, wodurch eine Asymetrie derselben zu Stande kommt.

Ich gehe nun zur Besprechung der endomorphen Struktur der Samenschale über, und fasse dabei so weit als möglich die Arten mit dem Samentypus I und weiter die Arten mit dem Samentypus II und III zusammen.

Die Arten mit dem Typus I weisen an den als strichartige Erhebungen hervortretenden Teilen der Samenschale höhere, annähernd palissadenartig und senkrecht zur Samenfläche gestreckte Epidermiszellen auf, die ich der Kürze des Ausdrucks wegen (auch da, wo sie nicht so lang gestreckt sind) als Palissadenzellen bezeichnen will, während an den glatten Stellen der Samenschale die Epidermiszellen relativ nieder sind. Die Zellwände der Palissadenzellen zeigen bei den drei Arten eine verschiedene Struktur. Bei *Justicia diffusa* sind die Seitenwände (Seitenlängswände) der Zellen (Höhe ca. 35 μ) in unregelmäßiger Weise verdickt; die Verdickung erstreckt sich auf den größten, im übrigen nicht regelmäßig abgegrenzten Teil der Seitenwände und läßt namentlich nur die obersten und untersten Teile derselben frei und besitzt außerdem nicht überall dieselbe Dicke, was deutlich an den durchschnittenen verdickten Teilen der Seitenwände hervortritt. Die Außenwände sind bei dieser Art nicht erheblich verdickt. Die Palissadenzellen von *Justicia simplex* (Höhe 80–100 μ) haben dieselbe Verdickungsart der Seitenwände, nur ist die Verdickung eine stärkere. Dazu kommt, daß hier auch die Außenwände der Palissadenzellen eine ziemlich starke Verdickung aufweisen. Bei *Justicia neglecta* endlich haben die Palissadenzellen (Höhe ca. 60 μ) außerordentlich stark verdickte Außenwände, in welche das Zelllumen kegelförmig vordringt; die Wandverdickung erstreckt sich auch auf die Seitenwände, nimmt aber, entsprechend der Verjüngung des Zelllumens nach außen gegen die Innenwände der Zelle sukzessive ab. Die niederen Epidermiszellen sind bei *Justicia diffusa* und *Justicia simplex* dünnwandig; bei *Justicia neglecta* sind sie in gleicher Weise verdickt wie die Palissadenzellen.

Sowohl die niederen Epidermiszellen als auch die Palissadenepidermiszellen enthalten nadelförmige und anders gestaltete

Einzelkristalle sowie kleine Drusen aus Kalkoxalat, Gerbsäure und Protoplasmareste.

Die Arten mit dem Typus II und III, welche eine glatte Samenoberfläche besitzen, stimmen rücksichtlich der anatomischen Verhältnisse darin überein, daß ihre Samenepidermis durchweg aus einer Schicht palissadenartig gestreckter, untereinander gleich hoher, prismatischer Zellen (Höhe 40–60 μ , Breite 15–16 μ) besteht; dazu kommt, daß die Längswände dieser Zellen mit mehreren (5–8), in der Höhenrichtung der Zellen verlaufenden, in das Zelllumen tief einspringenden und gegen die Innenwand der Zelle zu sowohl an Dicke als auch an Breite abnehmenden Verdickungsleisten versehen sind. Bei *Justicia debilis* laufen die Verdickungsleisten gerade, parallel zur Höhenachse der Zelle herab, bei *Justicia furcata* und *Justicia ventricosa* sind sie schwach spiralförmig gedreht, ohne einen ganzen Spirallumgang zu machen. In der Flächenansicht zeigen die Zellen aller drei Arten einen polygonalen Umriß und ein enges Lumen. Die in der Verdickung zurückgebliebenen Teile der Längswände erscheinen als Tüpfelkanäle, welche von dem Zelllumen ausgehen. Die Außenwände sind wenig, die Innenwände nur sehr schwach verdickt. Auch hier geben die Epidermiszellen schwache Gerbsäurereaktion; die Marmorierung der Samenschale von *Justicia debilis* hängt damit zusammen, daß ein Teil der Zellen größere Menge braunen Inhaltes führt.

Zum Schluß der Besprechung der Epidermiszellen bei den drei Samentypen sei noch erwähnt, daß die mit stärkeren Verdickungen versehenen Teile der Zellwände Holzreaktion geben.

Der innere Teil der Samenschale besteht bei allen Arten aus 2–3, am Nabel und bei den Arten mit dem Samentypus I an den Erhebungen auf der Samenoberfläche aus mehr Zellschichten, die zumeist zusammengedrückt, bei *Justicia furcata* und *Justicia ventricosa* nicht zusammengedrückt sind und aus dünnwandigen Zellen bestehen. Die Zellen geben Gerbsäurereaktion und enthalten Protoplasmareste, außerdem bei *Justicia debilis* zahlreiche nadelförmige und kürzere styloidenartige Einzelkristalle aus Kalkoxalat.

Das Nährgewebe ist durch eine Kutikula vom inneren Teil der Samenschale abgegrenzt und besteht aus 2–3, am Nabel aus mehr Zellschichten. Die Zellen sind in der Flächenansicht polygonal und im allgemeinen dünnwandig. Bei *Justicia diffusa* und *Justicia neglecta* sind die Zellen der äußersten Zellschicht mit etwas unregelmäßigen Papillen versehen; bei *Justicia debilis* sind die dicken Zellwände des Gewebes mit deutlichen Tüpfelfeldern ausgestattet. Der Inhalt besteht aus protoplasmatischen Stoffen, fettem Öl und bei *Justicia neglecta* und *Justicia diffusa* auch aus rhomboedrischen Einzelkristallen, sowie kleinen Drusen aus Kalkoxalat.

Das Kotyledonargewebe des Embryos enthält fettes Öl, Aleuron und Kalkoxalat in Form von Nadeln und anders gestalteten Einzelkristallen, sowie kleinen Drusen.

Justicia debilis Lam.

Hort. Madrid, Hort. Palermo.

Same Durchmesser 2,6—2,8 mm, flach, linsenförmig, gelb und braun marmoriert, glatt.

Ep.: Z. in der Fl. A. polygonal, mit parallel zur Höhenachse der Z. verlaufenden Verdickungsleisten an den Seitenwänden.

Innerer Teil der Sa. Sch.: Stark zusammengedrückt mit zahlreichen nadelförmigen und styloidenartigen Einzelkristallen aus Kalkoxalat und Gerbsäure.

N. Gew. 2, am Hilus mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., dickwandig und mit Tüpfelfeldern versehen. Inh.: Protoplasmatische Stoffe und fettes Öl.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und zahlreiche Einzelkristalle sowie Drusen aus Kalkoxalat.

Justicia diffusa Willd.

Hort. Madrid.

Same 1,4—1,6 mm lang, 1,0—1,2 mm breit, im Umriß länglich, mattbraun, flach, mit Unebenheiten.

Ep.: Niedere Z. in der Fl. A. polyg., dünnwandig; Palissaden Z. 35 μ hoch, mit verdickten Seitenwänden, in der Fl. A. polyg. Inh.: Kalkoxalatkristalle.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2—3 ziemlich stark zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure und Protoplasmaresten.

N. Gew.: 2—3 am Hilus mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., papillös, dünnwandig. Inh.: Protoplasmatische Stoffe, rhomboedrische Kristalle und kleine Drusen aus Kalkoxalat sowie fettes Öl.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und Kristalldrusen aus Kalkoxalat.

Justicia neglecta T. Anders.

Hort. Freiburg, Hort. Madrid.

Same 1,6—1,8 mm lang, 1,5—1,7 mm breit, im Umriß länglich mattbraun, flach, mit Unebenheiten.

Ep.: Niedere Z. in der Fl. A. polyg., Palissaden-Z. 6,0 μ hoch, in der Fl. A. polyg., beiderlei Ep. Z. mit verdickten Außenwänden.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2—3 ziemlich stark zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure und Protoplasmaresten.

N. Gew.: 2—3, am Hilus mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., papillös, dünnwandig. Inh.: Protoplasmatische Stoffe, rhomboedrische Einzelkristalle sowie kleine Drusen aus Kalkoxalat und fettes Öl.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl und kleine Drusen aus Kalkoxalat.

Justicia simplex Don.

Hort. Petersburg, Hort. Kopenhagen.

Same 0,8–1,0 mm lang, 0,7–0,9 mm breit, kleinkörnig, mit Unebenheiten, mattbraun gefärbt.

Ep. Z.: Niedere Ep. Z. in der Fl. A. polyg., dünnwandig; Palissaden-Z. 80–100 μ hoch, mit stark verdickten Seitenwänden, in der Fl. A. polyg. Inh.: Kalkoxalatkristalle.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2–3 ziemlich stark zusammengedrückte Z. Sch. mit Gerbsäure und Protoplasmaesten.

N. Gew.: 2–3, am Hilus mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., Inh.: Protoplasmatische Stoffe und fettes Öl.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, nadelförmige Kristalle und kleine Drusen aus Kalkoxalat.

Justicia ventricosa Wall.

Hort. Paris.

Justicia furcata Jacq.

Hort. Madrid.

Same: 3,4–3,6 mm lang, 3,0–3,4 mm breit, rundlich dunkelbraun gefärbt, glatt.

Ep. Z.: In der Fl. A. polyg., mit spiraligen Verdickungsleisten an den Seitenwänden.

Innerer Teil der Sa. Sch.: 2–3 dünnwandige Z. Sch. Inh.: Gerbsäure und Protoplasmaeste.

N. Gew. 2–3, am Hilus mehr Z. Sch. Z. in der Fl. A. polyg., ziemlich dünnwandig Inh.: Protoplasmatische Stoffe und fettes Öl.

Embryo: Polyedrische Aleuronkörner und kleine Kristalldrusen aus Kalkoxalat.

Adhatoda.

Adhatoda Vasica Nees.

Hort. Palermo.

Die Samen dieser Art haben einen nahezu kreisrunden bis schwach eiförmigen Umriß (Durchmesser 4,8–5,4 mm) und sind flach. An einer Stelle des Samenrandes (an der Basis des Samens) befindet sich eine ziemlich tiefe Ausbuchtung, an welcher der Nabel und seitlich von diesem auf einem schnabelartig hervorstehenden Höcker, der äußerlich die Lage des Würzelchens erkennen läßt, die Mikropyle gelegen sind. Die Samenoberfläche ist zur Hälfte von der Mitte gegen den Nabel zu dunkelbraun, der übrige Teil etwas heller gefärbt und durch strichartige, am Samenrand parallel mit diesem verlaufende Erhebungen, welche in der Mitte der Samenfläche kürzer sind, ausgezeichnet. An den Erhebungen beteiligen sich die an diesen

Stellen in Falten emporgezogene Epidermis und das darunter liegende Gewebe der Samenschale. Die Samenschale ist im allgemeinen ziemlich dünn.

Nährgewebe ist nur wenig vorhanden und läßt sich erst mit dem Mikroskop erkennen.

Der Embryo wiederholt die Form des Samens. Seine Kotyledonen sind flach, nahezu kreisrund, an dem einen Längsrand, entsprechend der Samenform, ausgebuchtet und dadurch unsymmetrisch. Das relativ kurze, kegelförmige Würzelchen ist schief gegen die Kotyledonen abgesetzt.

Die Epidermiszellen der Samenschale sind in der Flächenansicht polygonal, im Samenquerschnitt quadratisch und insgesamt von gleicher Höhe; ihre Seitenwände sind ziemlich dick und von zahlreichen größeren Tüpfeln durchsetzt, während die Außen- und Innenwände wenig verdickt sind und keine Tüpfel tragen. Die sämtlichen Zellwände geben Cellulosereaktion. Der Zellinhalt reagiert auf Gerbsäure.

Das sich der Epidermis anschließende Gewebe der Samenschale ist dünnwandig und besteht aus mehreren Zellschichten, deren Zellen meist zusammengedrückt sind. Nur an den Stellen, welche den Erhebungen der Samenoberfläche entsprechen, sind die äußeren Zellschichten deutlich zu erkennen. Die Zellen dieses Gewebes enthalten nadelförmige Kristalle, sowie kleine Drüsen aus Kalkoxalat, außerdem gibt der Zellinhalt Gerbsäurereaktion.

Das Nährgewebe besteht aus zwei, am Samenrand aus mehreren Zellschichten. Die äußerste Zellschicht ist durch eine Kutikula gegen die Samenschale abgegrenzt. Die Zellen sind in der Flächenansicht polygonal, ziemlich dünnwandig und enthalten feinkörnige Proteinsubstanz und fettes Öl.

Die Zellen des Kotyledonargewebes des Embryos enthalten relativ große polyedrische Aleuronkörner sowie fettes Öl und braunen Farbstoff.

Dianthera.

Dianthera nodosa Benth. et. Hook.
Hort. Palermo.

Die Samen haben einen nahezu kreisrunden bis schwach eiförmigen Umriß (Längsdurchmesser 3,2–3,5 mm, Breitenmesser 3,0–3,5 mm) und sind flach. An einer Stelle des Samenrandes sind die Samen etwas ausgebuchtet; hier liegen Nabel und Mikropyle. Von der Nabelgegend aus verläuft auf der einen Samenfläche eine schwach entwickelte, nach dem gegenüberliegenden Ende zu sich verlierende Leiste. Die Samenschale ist sehr glatt, hellbraun und gelblich gefleckt und nicht sehr dick.

Nährgewebe ist nicht in größerer Menge vorhanden und erscheint dem freien Auge als dünnes Häutchen.

Der Embryo ist pleurorhiz und wiederholt die Form des Samens. Seine Kotyledonen sind flach, nahezu kreisrund im Umriß, am Nabel ausgerandet und infolge davon asymmetrisch. Das

Würzelchen liegt den Keimblättern dicht an und ist nur an der Spitze frei.

Die anatomische Struktur der Samenschale ist die folgende: Die Epidermiszellen erscheinen in der Flächenansicht stark wellig gebogen und mit kleinem, gebogen-spaltenförmigem, mitunter etwas verästeltm Lumen versehen und am Samenrand senkrecht zur Samenoberfläche gestreckt. Die Verdickungsweise der Zellen ist eine eigentümliche und erstreckt sich auf die Seitenwände. Letztere sind mit einem fast die ganze Fläche einnehmenden und nur eine sehr schmale obere und untere Partie frei lassenden Verdickungsband versehen. Auf dem Samenquerschnitt erscheinen an den durchschnittenen Seitenwänden die verdickten Teile keilförmig verjüngt und die dünnwandigen obersten und untersten Teile der Seitenwände von dem sich keilförmig verschmälernden Teil des Verdickungsbandes nach Hoftüpfelart überwölbt. Die zuletzt beschriebene Struktur tritt namentlich an den niederen Zellen deutlich hervor.

Die auf die Samenepidermis nach innen folgenden Zellschichten sind sehr stark zusammengedrückt und enthalten zahlreiche Einzelkristalle und kleine Drusen aus Kalkoxalat.

Das Nährgewebe ist durch eine feine Kutikula von den zusammengedrückten Zellschichten und der Epidermis getrennt und besteht aus 2—3, am Samenrand aus mehr Zellschichten. Die Zellen sind in der Flächenansicht polygonal, außerdem ziemlich dünnwandig und enthalten protoplasmatische Stoffe sowie fettes Öl, mitunter kommen auch nadelartige und anders gestaltete kleine Einzelkristalle oder kleine Drusen aus Kalkoxalat vor.

Das Kotyledonargewebe des Embryos enthält polyedrische Aleuronkörner, fettes Öl, braunen Farbstoff und wenige nadelartige sowie anders gestaltete kleine Einzelkristalle und kleine Drusen aus Kalkoxalat.

Anisacanthus.

Anisacanthus virgularis Nees.

Hort. Palermo.

Anisacanthus vulgaris Vahl.

Hort. Madrid.

Die Samen der beiden untersuchten Arten stimmen in ihrer äußeren Beschaffenheit vollkommen überein. Sie haben einen breit eiförmigen bis nahezu kreisrunden Umriss, sind flach und an der Basis ziemlich stark ausgerandet. An der Ausbuchtung liegt der etwas vertiefte Nabel und seitlich, auf einem die Lage des Würzelchens bezeichnenden, schnabelartig hervorstehenden Höcker, die Mikropyle. Von der Nabelgegend aus zieht sich auf beiden Samenflächen eine nur schwach angedeutete linienartige Erhebung nach dem gegenüberliegenden Ende; desgleichen finden sich solche in der Querrichtung des Samens verlaufende,

längere oder kürzere unregelmäßige Erhebungen. Sie werden durch die verschiedene Höhe der Epidermiszellen sowie durch die Beteiligung des inneren Teiles der Samenschale hervorgerufen. Die Samenschale ist ziemlich dick, matt und schwarzbraun gefärbt.

Nährgewebe ist nur in geringer Menge vorhanden und erst mit dem Mikroskop nachweisbar.

Der Embryo schließt sich im wesentlichen der Form des Samens an und ist pleurorhiz. Seine Kotyledonen sind nahezu kreisrund, flach und an der Nabelgegend ausgerandet, wodurch eine Asymmetrie derselben hervorgerufen wird. Neben dieser Ausbuchtung tritt das nur an der Spitze frei hervorstehende in seinem oberen Teil den Keimblättern dicht angedrückte kegelförmige Würzelchen hervor.

Über die anatomische Struktur der Samenschale beider Arten ist folgendes zu sagen: Die Epidermiszellen sind in der Flächenansicht regelmäßig polygonal. Ihre Höhe ist, wie schon oben angedeutet wurde, eine verschiedene (an den glatten Teilen der Samenoberfläche 40–60 μ ; an den äußerlich als Erhebungen hervortretenden Stellen der Samenoberfläche 100–120 μ ; an den linienartigen Erhebungen der Samenfläche sind die Epidermiszellen stärker palissadenartig gestreckt. Die Seiten- und Innenwände der Epidermiszellen sind derart verdickt, daß das Zelllumen sich annähernd flaschenförmig nach innen verschmälert und am inneren Ende sich gewöhnlich noch etwas verbreitert. Die oberen Teile der Seitenwände tragen zahlreiche Tüpfel, ebenso die verdickte Innenwand. An der Außenwand beobachtet man zuweilen am Zellenrande kurze zackenartige Verdickungen oder auf der Fläche feine netzartige. Bezüglich der palissadenartig gestreckten Zellen ist noch zu bemerken, daß ihre Verdickungen etwas schwächer sind als bei den Epidermiszellen der glatten Teile der Samenoberfläche. In chemischer und physikalischer Hinsicht ist zu erwähnen, daß die Verdickungen der Zellwände Holzreaktion geben und das polarisierte Licht doppelt brechen.

Der innere Teil der Samenschale ist ziemlich stark entwickelt und besteht aus drei bis vier Zellschichten. Die äußeren Zellen derselben sind zum Teil, insbesondere an den linienartigen Erhebungen auf der Samenoberfläche ziemlich dünnwandig und weitlumig im Gegensatz zu den inneren Zellschichten, welche ziemlich stark zusammengedrückt sind. Sie enthalten Protoplastenreste und große Mengen brauner Stoffe (Gerbsäure).

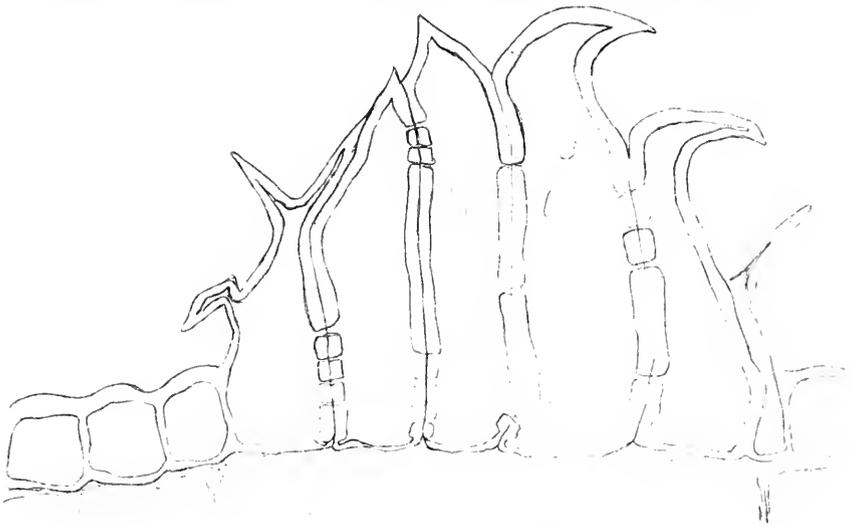
Nach innen folgt das durch eine Kutikula abgegrenzte, zweischichtige, am Samenrand mehrschichtige Nährgewebe. Es besteht aus dünnwandigen, in der Flächenansicht polygonalen Zellen, welche protoplasmatische Inhaltsstoffe sowie fettes Öl führen; außerdem kommen vereinzelte kleine Kalkoxalatkristalle vor.

Das Kotyledonargewebe des Embryos enthält Aleuron, fettes Öl, bei *Anisacanthus virgularis* außerdem wenige kleine nadelartige Kalkoxalatkristalle.

Dictiptera.*Dictiptera resupinata* Juss.

Hort. Madrid.

Die Samen haben einen nahezu nierenförmigen Umriß, einen Längsdurchmesser von 1,8–2,2 mm, einen Breitendurchmesser von 1,0–1,4 mm und sind flach. An der schwachen Ausrandung liegt der als weißer Punkt hervortretende Nabel und seitlich in dessen Nähe die Mikropyle. Die Samenoberfläche ist dunkelbraun gefärbt, matt und mit zahlreichen kegelförmigen bis warzenartigen Erhebungen besetzt. Diese werden durch besonders ausgebildete, palissadenartig gestreckte Epidermiszellgruppen veranlaßt. Die Samenschale ist im allgemeinen dünn.

Fig. 18. *Dictiptera resupinata*.

Ep. Z. der Sa. Sch., welche die warzenartigen Erhebungen auf der Sa. Oberfläche bedingen. 400f. Vergr.

Nährgewebe ist nur wenig vorhanden und erscheint dem freien Auge als dünnes weißes Häutchen.

Der Embryo erfüllt das ganze Sameninnere, schließt sich der Form des Samens an und ist pleurorhiz. Das kegelförmige Würzelchen liegt den infolge der Ausrandung in der Nabelgegend etwas asymmetrischen Keimblättern dicht an und ist nur an der Spitze frei.

Die Epidermiszellen der Samenschale sind, wie schon aus der Beschreibung der Samenoberfläche hervorgeht, verschieden gestaltet. Die Epidermiszellgruppen welche die kegelförmigen oder warzenförmigen Erhebungen¹⁾ auf der Samenoberfläche bedingen,

¹⁾ Ähnliche Zellgruppen, die aber anscheinend mehr haarartig dem Auge entgegnetreten und mit zwei bis sechs Haken versehen sind, hat schon Kippist l. c. für zwei *Dictiptera*-Arten, darunter *Dictiptera Roxburghiana* angeführt.

bestehen aus palissadenartig gestreckten (Höhe 100—125 μ), annähernd kegelförmigen Zellen, welche am Ende durch scharfe, gerade oder hakenförmig gebogene und dann von der Epidermiszellgruppe gewissermaßen abstehende Spitzen ausgezogen sind. Die peripherischen kürzeren Zellen der Gruppe weisen zuweilen außerdem eine kurze spitze Aussackung ihrer Längswand auf. Die Seiten- und Außenwände sind stark verdickt und verholzt, während die Innenwände nur wenig verdickt sind. Außerdem finden sich an den Seitenwänden im oberen Teil der inneren Zellen der Gruppe kleine, im unteren Teil oft mehrere größere Tüpfel. Die Epidermiszellen des glatten Teiles der Samenoberfläche sind tafelförmig, in der Flächenansicht polygonal und durch stärker verdickte Außenwände ausgezeichnet. Diese Verdickung greift auch noch auf die angrenzenden Teile der Seitenwände über. Der Inhalt der tafelförmigen Zellen besteht aus körnig-grieseligen Protoplasmamassen, rhomboedrischen Kristallen in Form von Prismen und Gerbstoffen.

Nach innen folgt auf die Samenschale eine vollständig zusammengedrückte Zellschicht und, durch eine Kutikula getrennt, auf diese das Nährgewebe, welches aus zwei bis drei Zelllagen besteht. Die Zellen sind in der Flächenansicht polygonal, ziemlich dünnwandig und enthalten protoplasmatische Inhaltsstoffe und fettes Öl. Der innere Teil des Nährgewebes tritt als eine gallertartige, homogene und strukturlose, aus Cellulose bestehende Membran entgegen.

Das Kötyledonargewebe des Embryos führt polyedrische kleine Aleuronkörner und fettes Öl als Inhaltsstoffe.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Göbel und Dr. R. Hertwig,
Professoren in München.

Herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal,
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Abonnementspreis 20 Mk. pro Jahrgang von 24 Heften.
Probenummern gratis und franco.

Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems.

Von

Albrecht Bethe,

Dr. phil. et med., Privatdozent der Physiologie an der Universität
Straßburg i. E.

Mit 95 Abbildungen im Text und 2 Tafeln.

Mk. 13.50, geb. Mk. 14.50.

Die Darwinsche Theorie.

Gemeinverständliche Vorlesungen über die Naturphilosophie
der Gegenwart,

gehalten vor Studierenden aller Fakultäten

von

Prof. Dr. A. Fleischmann
(Erlangen).

Mit 26 Textabbildungen. Mk. 7.50, geb. Mk. 8.50.

Die Deszendenztheorie.

Gemeinverständliche Vorlesungen über den Auf- und Niedergang
einer naturwissenschaftlichen Hypothese

gehalten an Studierende von

Prof. Dr. A. Fleischmann
(Erlangen).

Mit 124 Abbildungen. Mk. 6.—, geb. Mk. 7.—.

Untersuchungen über Gastrulation und Embryobildung

bei den Chordaten.

Von

Priv.-Doz. Dr. Fr. Kopsch,
Assist. am anatom. Institut in Berlin.

I. Die morphologische Bedeutung des Keimhautrandes und die Embryo-
bildung bei der Forelle.

Mit 10 lithographischen Tafeln und 18 Textabbildungen.

Preis Mk. 8.—.

Verlagsbuchhandlung Fr. Rivaie in Prag.

Vergleichende Morphologie der Pflanzen.

Von

Dr. Jos. Velenovský,

Professor an der botanischen Universität in Prag.

I. Teil.

Mit 200 Abbildungen im Text und 2 lithographischen Doppeltafeln.
Gr. 8°. 277 Seiten. Preis Mk. 9,—.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Formative Reize in der tierischen Ontogenese.

Ein Beitrag zum Verständnis der tierischen
Embryonalentwicklung.

Von

Dr. Curt Herbst,

Privatdozent in Heidelberg.

— Brosch. Mk. 5,—. —

Kompendium der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Mit Berücksichtigung der Wirbeltiere.

Von

Dr. L. Michaelis.

Zweite Auflage.

Mit 50 Abbildungen und 2 Tafeln.

Geb. Mk. 4,—.

Lehrbuch der Anatomie des Menschen.

Von

Prof. Dr. A. Rauber (Dorpat).

Sechste Auflage.

I. Band: Allgemeiner Teil, Lehre von den Knochen, Bändern, Muskeln
und Eingeweiden. Mit 1143 zum Teil farbigen Textabbildungen.
Mk. 17,—, geb. Mk. 19,—.

II. Band: Gefäße, Nerven, Sinnesorgane und Leitungsbahnen. Mit 900
zum Teil farbigen Textabbildungen.
Mk. 18,—, geb. Mk. 20,—.

Lehrbuch der allgemeinen Physiologie.

Eine Einführung in das Studium der Naturwissenschaft und der
Medizin von

Prof. Dr. J. Rosenthal (Erlangen).

Mit 137 Abbildungen.

Mk. 14,50, geb. Mk. 16,50.



New York Botanical Garden Library



3 5185 00258 9032

