Zur Theorie der Bewegungs- und Wachstumserscheinungen bei Pflanzen

Von H. Ziegenspeck, Königsberg (Pr.)

Mit 27 Abbildungen auf Tafel I—III

Rasche Bewegungen sind uns bei Pflanzen eine so ungewohnte Erscheinung, daß es uns nicht wundern kann, wie sehr sich die Botaniker mit ihnen beschäftigt haben. Eine beträchtliche Menge von Fällen ist bekannt geworden. Aus der Fülle seien zunächst einige Staubfäden herausgegriffen.

Für jeden, der die Bewegungserscheinungen behandeln will, gilt es, sich mit der klassischen Zeit der Physiologie auseinander zu setzen. Stehen doch an der Spitze dieses Kapitels Namen wie Ferd. Cohn, Pfeffer und Hofmeister.

Die Staubfäden der Flockenblumen und ihrer Verwandten sind besonders eingehend durch Pfeffer in seinen physiologischen Untersuchungen (1) vorgenommen worden (1873).

Die ganze historische Betrachtung aller Ansichten über diese Dinge hier zu bringen, muß ich mir versagen, doch ist die Behandlung der Pfefferschen Arbeit unbedingt notwendig.

Die äußere Erscheinung der *Centaurea*-Filamente kann ich als bekannt voraussetzen. Die fünf Staubfäden, deren Antheren nach Art der Korbblütler seitlich verwachsen sind, sind in Ruhe nach außen gebogen. Eine Berührung erzielt eine Verkürzung und Streckung. Wie groß der Ausschlag ist, hängt sowohl vom Individuum wie von dessen Alter ab. Das Öffnen der Einzelblüte und die beginnende Reizbarkeit fallen zusammen. Die Ausschläge nehmen zu, bis mit dem Aufgehen der Staubbeutel der Höhepunkt erreicht ist. Mit dem Heraustreten des Griffels beginnt die Verkürzung dauernd zu werden. Zuletzt ist die Lage der nicht mehr beweglichen Fäden die der gereizten.

Der Querschnitt der Filamente ist nierenförmig. Ihre Oberfläche bedecken die noch zu besprechenden Doppelhaare. Eine kräftige Kutikula überzieht die Oberhaut des ganzen Fadens mit seinen Haaren. Besonders stark in den Haaren aber auch im ganzen Parenchymgewebe rotiert das reichliche Protoplasma. Inwieweit der Ausschlag dieses Kreisens mit dem Reize oder Wundreize

zusammenhängt, ist nicht untersucht[1]). Auch sei schon hier die Größe der Zellkerne hervorgehoben, die uns ja auch im Tierreiche häufig das Zeichen von Sinneszellen und Stätten vermehrter fermentativer Tätigkeit und somit des Wachstums ist. Modern würde man von einer großen Kern-Plasmarelation reden.

Außer dem schmächtigen Bündelchen erfüllt das „Bewegungs-Parenchym" den Faden. Seine Zellen sind in der Länge des Filamentes gestreckt. Da sie besonders mit den im Sinne des Querschnittes gerichteten Querwänden zusammenhängen, so erscheinen sie am deutlichsten in Quetschpräparaten als Längsreihen. Während die Querwände dünn sind, bieten sich die Längswände wie angeschwollen dar (siehe unten). Deutlich zur Längsachse senkrecht gestellte Spaltentüpfel verleihen dem Längsschnitte der Wände ein rosenkranzartiges Aussehen.

Wir haben uns nun mit den Veränderungen infolge des Zusammenziehens zu befassen. Ohne daß sich das Gesamtvolumen nennenswert verkleinert, findet die Kontraktion statt, nur von einer Zunahme geringen Ausmaßes in der Dicke, d. h. radial zur Kronröhre, begleitet. Kaum läßt sich eine solche in tangentialer Richtung (also in der Breite) feststellen.

Es findet eine Abgabe von Flüssigkeit in die reichlichen Interzellularen des Parenchyms statt, welche ihren gasförmigen Inhalt in die mit ihnen zusammenhängenden Luftgänge der Kronröhre abgeben. Mitunter kann man den Austritt auch unmittelbar sehen. meistens muß man mit der Luftpumpe einen Teil der Luftgänge durch Wasser füllen, um das gut sehen zu können. Nur solange die Fäden nicht völlig mit Wasser gefüllt sind, ist ein Reiz möglich (siehe unten).

Hierbei schwellen die Längswände vornehmlich an den „Perlen" des Rosenkranzes an. Der gesamte Turgor wird aber nicht aufgegeben; denn erst beim Absterben oder völliger Plasmolyse legt sich die Membran in Falten. Im Wasser verlängern sich die Zellen wieder. Am besten läßt sich das an isolierten Zellen verfolgen. Man sieht nur eine geringe Vorwölbung der langen Flächen, auch keine Zunahme der kurzen Seite des Rechteckes, sondern fast nur eine Längsstreckung. Das läßt sich nur im Sinne einer gerichteten Anordnung der Micellen verstehen, die eine Einlagerung und Quellung besonders in der Richtung der Spaltentüpfel

[1]) Seit den Untersuchungen von FITTING (2) und BEIKIRCH (2a) über die Protoplasmabewegung von *Elodea* wäre hieran zu denken.

zulassen und sich daher am leichtesten in der Längsachse ausdehnen lassen, während das nur in sehr beschränkter Weise im Sinne des Umfanges der kleinsten Fläche des Querschnittes der Fall ist. Versuche, dies durch das Verhalten im polarisierten Lichte zu erhärten, sind nur durch Ambronn gemacht worden und im gleichen Sinne ausgefallen.

Hervorheben möchte ich das Einkrümmen oder Einfalten der Längswände bei starker künstlicher Dehnung. Dabei liegt die Epidermis wie ein Schlauch um den ganzen Staubfaden.

Wichtig ist nun der Nachweis der Gleichheit der Elastizität vor und nach der Reizung. Von den beiden Enden einer isolierten und vom Griffel befreiten Kronröhre wird das eine mit einem gewichsten und zuvor gleich gedehnten Seidenfaden festgemacht, das andere mit einem kleinen Wagschälchen verbunden. Nun überläßt man den Faden der Ruhe, bis er sich völlig ausgedehnt hat. Mit einem Horizontalmikroskop wird eine Marke festgelegt. Die Verkürzung auf Reiz gleicht man dann mit einem Gewichte gerade aus. Damit der Faden nun nicht weiter durch das Gewicht beeinflußt werde, wird die Wagschale durch eine Spitze sanft arretiert. Nach einiger Zeit ist der Faden wieder in den Zustand der Reizbarkeit zurückgekehrt. Auf Reiz „erfolgt ein momentanes Zucken", dann bleibt alles beim alten. Es ist nach Pfeffer die Elastizität somit vor und nach Reiz gleich.

Unmittelbar nach dem Reize scheint das meiner Ansicht nach nicht so völlig der Fall zu sein. Das kurze Zucken ist ein Zeichen dafür, daß die Dehnbarkeit für einen kurzen Zeitpunkt nicht ganz gleich ist. Der Zeitpunkt ist erst erreicht, wenn das Wasser völlig in die Membran eingequollen ist. Es kann dies nicht in dem Maße vorher erfolgen, weil der radiale Druck des Protoplasten daran hindert. Eine gequollene Membran pflegt eine andere Dehnbarkeit zu besitzen als eine weniger mit Wasser imbibierte. Dieser Umstand hat aber meiner Ansicht nach mit der Bewegung sehr wenig zu tun. Daß aber die Längsmembranen quellbar sind, das zeigt die Schrumpfung derselben gleich um 1—2 % bei osmotischem Wasserentzug durch Zuckerlösung im lebenden oder toten Zustande des Protoplasten.

Wie stellt sich nun Pfeffer den Austritt von Wasser vor? Der Protoplast steht unter dem Drucke der gedehnten Membran. Mit dem Reize ändert sich die Durchlässigkeit für Wasser. An einen Austritt von Zellsaft will Pfeffer nicht glauben, weil immer

wieder der gleiche Dehnungszustand erreicht wird. Daran, daß durch eine Umwandlung von bisher nicht osmotischem Material in osmotisch wirkendes der Druck auf gleiche Höhe gebracht werden könnte, oder daß auch der Zellsaft wieder restlos resorbiert sein dürfte, denkt er nicht.

Durch schwache Chloroformierung gelingt es, die Reizbarkeit zu beseitigen, ohne die Aufrichtung des Staubfadens zu unterbinden. Ebenso ist eine andauernde Reizung von Wirkung, das Filament richtet sich auf, als ob es unberührt gelassen würde.

Dies zu erklären, sind zwei Wege nach Pfeffer beschreitbar. Der Zustand, in dem sich die wieder in die labile Lage zurückgekehrten Organe befinden, ist durch einen anderen Molekularzustand des Protoplasten bedingt, als bei Reizbarkeit. Oder dieser Molekularzustand ist zwar gleich; um jedoch die Erhöhung der Permeabilität zu erzielen, muß eine größere Menge eines Stoffes auf einmal zerfallen. Wenn der Stoff in dem Maße seiner Bildung zerfällt, so ist die Menge nie groß genug, um den Ausschlag zu geben. Das Chloroform verhindert dann vielleicht die Zersetzung dieses Reizstoffes, oder es verhindert die Umänderung der Durchlässigkeit schlechthin. Pfeffer ist sich des Hypothetischen seiner Gedanken wohl bewußt, was zu sagen bei einem so kritischen Kopfe eigentlich überflüssig ist.

Pfeffer bestimmt nun die Durchbiegungsfestigkeit bei gleichem Belasten des umgelegten Fadens und zeigt durch das Sinken dieser Größe die infolge des Reizes sinkende Turgorspannung der Wände.

Es folgen nun eine Reihe von Untersuchungen über die Spannung der einzelnen Zonen des Staubfadens.

Führt man einen Längsschnitt durch das Filament und läßt dabei das Gefäßbündel daran, so rollt sich das Gewebe, durch die gemeinsame Spannung von äußerem und innerem Parenchymgewebe veranlaßt, nach innen, auf den Schnitt zu die konkave Seite zeigend. Unmittelbar nach dem Einlegen in Wasser sättigen die Teile in der Nähe des Schnittes ihre Saugkraft zuerst und dehnen sich stark aus. Die Schnittfläche wölbt sich konvex. Erst längeres Aufsaugen von Wasser sättigt die schwerer zugänglichen, der abschließenden Kutikula näheren Schichten. Als Folge davon wendet sich die Biegung wieder nach der Inneneite.

Wenn man auch das Bündel beim Abtrennen beseitigt und die Innenschichten mehr oder minder verletzt, so rollt sich der Schnitt

sofort zur Spirale. Die kleinere Kurve liegt auf Seiten der eingerollten Epidermis.

Pfeffer meint, die Gefäßbündel böten einen stärkeren Widerstand als die Oberhaut. Da das Bündel aber nur sehr geringfügig ist und wirklich nicht sehr widerstandsfähig erscheint, so liegt der Gedanke näher, eine größere Saugkraft und Ausdehnungsfähigkeit auf der Außenseite der Filamente anzunehmen[1]). Dafür spricht ja auch das Geradestrecken beim Reize.

Jost-Benecke (3)

Jost-Benecke (Physiologie, Band II, 1923, p. 399) kommen nur in diesem Punkte von Pfeffer abweichend zum gleichen Schlusse:

„Diese Filamente sind gewiß nicht radiär gebaut, das zeigt sich schon an der regelmäßigen Außenkrümmung, die sie erfahren, wenn die Korolle entfernt wird, oder wenn nach erfolgter Reizung wieder eine Verlängerung eintritt. Man wird daraus schließen, daß die Außenseite ein stärkeres Expansionsbestreben hat und deshalb wohl auch bei der Reizung eine größere Turgorsenkung erfährt als die Innenseite."

Haberlandt

Eingehender beschäftigt sich Haberlandt (4) (Phys. Anatomie 1909, p. 510) mit den Bewegungsmechanismen.

Vor allen Dingen sei die Meinung hervorgehoben, daß Zellsaft bei der Protoplasten-Kontraktion austritt.

„Ob die Turgorsenkung auf einer durch den Reiz veranlaßten Senkung der osmotischen Leistungsfähigkeit des Zellinhaltes beruht, oder ob infolge des Reizes die Durchlässigkeit der Hautschicht des Protoplasten für den Zellsaft und die in ihm osmotisch wirksamen Stoffe zunimmt, ist noch nicht festgestellt."

„Der Bau der Bewegungsgewebe der Filamente ist bei *Centaurea Cyanus* im turgorlosen Zustande der folgende: Zwischen der mit dicken vorgewölbten Außenwänden versehenen Epidermis und dem zarten, zentralen Gefäßbündel sieht man auf dem Querschnitte ein ziemlich dickwandiges Parenchymgewebe, das zahlreiche enge und weite Intercellularen aufweist. Auf dem Längsschnitte zeigt sich, daß bloß die Längswände der gestreckten Bewegungszellen verdickt und mit zahlreichen querspaltenförmigen Tüpfeln versehen sind." Der Dehnungswiderstand ist daher senkrecht zu den Tüpfeln am geringsten. „An den Tüpfelschließhäuten haftet der dicke

[1]) Die Kutikula kann nicht hindern, sie ist verschiebbar, siehe unten!

Plasmabelag besonders fest, was auf das Vorhandensein von Plasmaverbindungen hinweist. Auch an den an die Intercellularen grenzenden Wandteilen treten einzelne seichte Tüpfel mit stark abgeflachten Rändern auf; ob sie bei der Abstoßung von Zellsaft in die Intercellularen eine Rolle spielen, ist fraglich. Die zarten Querwände sind glatt und ungetüpfelt. Der Plasmaschlauch löst sich von ihnen mit Leichtigkeit los. Längs- und Querwände zeigen die bekannten Zellulosereaktionen. Die Protoplasten sind mächtig entwickelt, die Zellkerne relativ groß und mit auffallend großen Kernkörperchen versehen." (Wir möchten das im Hinblick auf die Fermentproduktion hervorheben!)

„Die ziemlich starke Verdickung der Längswände des Bewegungsgewebes erfordert behufs ihrer elastischen Dehnung natürlich einen hohen osmotischen Kraftaufwand, einen stärkeren Turgor, als wenn die zu dehnenden Wandungen zart wären. Dafür erfolgt aber dementsprechend die Kontraktion nach erfolgter Reizung resp. Turgorsenkung mit größerer Energie, so daß Widerstände beim Herabziehen der Antheren leichter überwunden werden."

Nicht von *Centaurea*, aber vom Bewegungsgewebe der Ranken von *Urvillea* schreibt Haberlandt weiter unten:

Der Bau dieses Bewegungsgewebes ist also ein ähnlicher wie der mancher Staubblätter. „Es besteht aus langgestreckten, farblosen Zellen mit eigentümlich verdickten Wandungen. An die Mittellamellen, die anscheinend stark quellungsfähig und namentlich an den Zellecken stark entwickelt sind, grenzen die scharf differenzierten, stark lichtbrechenden sekundären Membranlamellen, die sich mit Chlorzinkjod blau färben, während die Mittellamellen farblos bleiben."

„Das Bewegungsgewebe der oberen Gelenkhälfte von *Mimosa pudica* und *Biophytum* weist ziemlich stark verdickte Zellwände auf, während jenes der unteren Hälfte zartwandig ist. Welche Bedeutung jenen Membranverdickungen zukommt, ist einstweilen noch unaufgeklärt."

„Man sieht daraus, daß diese Zellwandverdickungen eine besondere Eigentümlichkeit der auf Stoßreize mit raschen Bewegungen reagierenden Gelenkpolster sind."

Goebel (5)

Eine wesentlich andere, aber nicht durch Experimente erhärtete Ansicht äußert Goebel (Entfaltungsbewegungen, 1920, p. 352): „Die

Filamente sind ursprünglich gerade. Ihre Verlängerung beruht — wenigstens zum Teil — auf Turgordehnung. Sie können sich aber, da die Antherenröhre durch den Griffel sozusagen festgehalten wird, zunächst nicht in gerader Linie verlängern und biegen deswegen nach außen. Wenn der Griffel wächst, können sie sich strecken." (Diese Angabe stimmt nicht. Auch isolierte Staubfäden krümmen sich. Des weiteren sei auf den Versuch von PFEFFER und die Erklärung von JOST-BENECKE verwiesen.)

Wie nutzlos die ganze Einrichtung im Sinne GOEBELS ist, das möge nachstehender Satz illustrieren: „Die Reizbarkeit der Staubblätter ist auch hier eine sekundäre Erscheinung, die mit Entfaltungsbewegungen zusammenhängt und weder auf Insektenbesuch berechnet, noch durch diesen allmählich herangezüchtet ist". Damit ist die Blütenbiologie am Ende angelangt.

Haberlandt: Sinnesorgane

Da zum weiteren Verständnis die genaue Kenntnis der Sinnesorgane der Reizempfindung, wie sie HABERLANDT nannte, nötig ist, so müssen wir auch deren Zwecklosigkeit von GOEBEL betonen lassen (l. c. p. 352). „Wenn wir diese auch nicht als ‚Sinnesorgane' betrachten können, da die Reizempfindlichkeit an der glatten Stelle nicht geringer ist als an den Haaren, so vergrößern sie doch die Oberfläche der Filamente und damit die Wahrscheinlichkeit der Reizung erheblich."

Betrachten wir die Doppelhaare einmal genauer. KABSCH (6) hielt es (Bot. Zeit. 1861, p. 33) für wahrscheinlich, daß die beiden Zellarme, welche die Haare bilden, innerhalb der gemeinschaftlichen Kutikula unverbunden nebeneinander liegen. Sie sollten durch ihre Volumenänderung die Kutikula spannen und lockern und dadurch die Bewegung verursachen.

Klar dagegen hat die Reizbarkeit der Haare erkannt HERMANN MÜLLER (7, Alpenblumen, Leipzig 1881).

Wohl am eingehendsten ist HABERLANDT (Sinnesorgane der Pflanzen, 1901, Leipzig) ihnen nahegetreten.

Er experimentierte zunächst mit *Centaurea Cyanus*. Bei der Kornblume sind sie ausnahmsweise in einen Kragen zusammengedrängt. Ein leichter Druck auf die glatten Stellen der freigelegten Staubfäden löst nicht aus. Starker Druck dagegen reizt. Die unvermeidliche Biegung beim starken Berühren der Außenseite hat eine Krümmung nach außen, eine solche auf den haarlosen Stellen

der Innenseite oberhalb des Kragens eine Wendung nach innen zur Folge.

Diese Wendung auf die berührte Seite kannte schon FERD. COHN (8). Dann erfolgt die Krümmung nach innen.

Schließlich greift eine wellenförmige Bewegung Platz. Dies kann besonders schön bei *Centaurea montana* gesehen werden (HABERLANDT, 9).

Zugspannungen verursachen die Bewegung. Durch Biegen völlig isolierter Fäden hat dies HABERLANDT beweisen können. Das Überspringen auf die andere Seite wird durch Reizleitung erzielt.

Deswegen sind die Haare noch nicht als Sinnesorgane ausgeschlossen, denn auch leises Berühren des Kragens löst die Bewegung aus. Es könnte noch ein Stimulator vorliegen. Die Haare „verwandeln das Gleiten eines entlang geführten Barthaares in eine Reihe von Stößen". Die Alternative der Reizauslösung durch diese Stöße oder durch die Verbiegung der Haare also Stimulator oder Perceptionsorgan zu lösen, verbietet die Zärte und Kleinheit der Filamente der Kornblume. Auch mit der gewöhnlichen Flockenblume *(C. Jacea)* kann man wegen der leichten Biegbarkeit nicht arbeiten. An den derberen Fäden von *C. montana* und *C. orientalis* lassen sich die Haare durch Vorbeistreichen reizen ohne Verbiegen des Organs. Das erzielt eine gute Biegung, womit die Doppelhaare als Perceptionsorgan gekennzeichnet sind.

Es seien nun in aller Kürze die Doppelhaare und Papillen beschrieben. Zwei Auswüchse von etwas breiteren Epidermiszellen legen sich aneinander, so daß sie beiderseits von der Berührungsfläche wie gerillt erscheinen. Das ist beim Betrachten von oben deutlich. Zumal wenn über der Insertionsstelle eine Anschwellung liegt, dann scheint das Haar wie unten zusammengedrückt. Die Haarwände und ihre Kutikula sind dünner als bei der Epidermis. Die Fältelung der Innenwand der Epidermiszellen ist eine Absterbeerscheinung, zeigt aber immerhin eine leichtere Verschiebbarkeit auf dieser Seite, möchten wir hinzusetzen. Das Innenhäutchen besitzt offenbar eine geringere Elastizität als die übrigen Membranschichten, so daß es Falten wirft, oder es ist schwer deformierbar.

Durch Übergänge verbunden sind die sehr ähnlichen Papillen. Beim Abgang eines Zellarmes erscheint die Membran nach einer Verdickung rasch verjüngt. Ich möchte hinzusetzen: diese Verdickungen betreffen nicht die Innenlamelle.

Die „Vorteile" des Doppelhaares liegen darin, „daß gleich zwei Zellen gereizt werden".

Von diesem Bau der gewöhnlichen Flockenblume *(C. Jacea)* weichen die anderen etwas ab. *Centaurea montana* und *C. orientalis* haben oben in den Haaren dickere Wände und eine Verjüngung an der Basis, eine Art die Biegung erleichterndes Gelenk. Der Kragen der Kornblume löst sich fransenartig am Rande in Doppelhaare auf, welche dünnere Wände haben. Auf der inneren, unteren Hälfte finden sich daneben noch Fühlhaare und Papillen.

Die Deformierung des Plasmas, welche den Reiz auslöst, muß plötzlich sein. Nur das relativ starre, der Zellwand anliegende Hyaloplasma ist der Einwirkung zugänglich. Auch hat Noll die Außenschicht des Protoplasten für den Schwere- und Lichtreiz verantwortlich gemacht. Die Gestaltveränderungen durch die Zug- und Druckspannungen bei der Berührung sind die Reizursache. „Man muß annehmen, daß das Hyaloplasma fest mit der Zellhaut in Verbindung steht. Sollten dabei nicht mehr nachweisbare feinste Plasmafäden, die von der Plasmahaut in die Zellwand hineinragen, eine Rolle spielen, so könnte auch die Schubspannung, der diese Fäden bei einer Biegung ausgesetzt waren, als Reizursache in Betracht kommen."

Das Bauprinzip der Perzeptionsorgane ist eine Erleichterung der Deformierung des empfindlichen Protoplasmas sowie deren Verstärkung. Ganz dünne Wände setzen die Kraftaufwendung herab. Die Gelenke beschränken die Wirkung auf eine kleine Stelle ebenso wie eine starre Wölbung in Lage auf einem dünnen Ring (vgl. unten, *Berberis*).

Einteilung der Membranen nach der Jodreaktion

Soweit die Gedankengänge der anderen! Ich setzte von anderer Seite ein, indem ich dem Zustand der Wände mehr Gewicht beimaß.

Durch meine nun durch Jahre fortgesetzten Membranstudien war es mir mehr und mehr klar geworden, daß man an der Jodfärbung häufig den physikalisch-chemischen Zustand einer Membran erkennen kann. Die Stufen treten bei normaler Membranbildung in folgender Reihenfolge auf: Zuerst reagiert die junge Membran auf Jodzusatz tief goldgelb bis braun. Es sind diese „Pectinlamellen" Stoffe, die chemisch nur bedingt mit den späteren verglichen werden können. Ohne irgendwelche Individuen oder eine

bestimmte chemische Zusammensetzung kennzeichnen zu wollen, möchte ich diese ungemein leicht deformierbaren und lösbaren Membranen kurz als „Anfangsmembran" bezeichnen. Diese sind aber durchaus nicht nur auf jugendliche Organe beschränkt, sie können auch an ganz vergänglichen Organen erscheinen. Doch wird man sie schwer von Gallerten und Callose unterscheiden können. Es sind das ja alles im Grunde genommen mehr oder minder Namen für bestimmte Zustände von Membranen, die gewisse Farben intensiv speichern können.

So beschaffen sind zum Beispiel die nur kurze Zeit aus den Spelzen vieler Gräser hervorragenden Narben. Den Pollenschläuchen ist hierdurch das Eindringen ungemein erleichtert. Da die Narben nur sehr kurze Zeit mit der Außenwelt in Berührung sind, weil sie bald verdorren und in die Spelzen eingeschlossen werden, ist das ohne Schaden.

Nach diesen ungemein leicht deformierbaren und lösbaren Gallerten treten bald Stoffe auf, die diese Eigenschaften in bedeutend geringerem Grade besitzen. Sie zeichnen sich durch Jodbläuung aus. Ich habe diesen Zustand als „Amyloid" bezeichnet. Die Membranen sind noch verhältnismäßig leicht deformierbar und dehnungsfähig, obwohl sie bereits eine festere Zellform ermöglichen. Daß sie leicht lösbar sind, das zeigen besonders hübsch die Amyloidfenster von *Alopecurus*-Arten (Abb. 1). Die Narben ragen hier aus der Spitze der Spelzen heraus und sind nicht so vergänglich. Wenn die Pflanze erblüht, dann sind die Narbenpapillen mit eng umschriebenen Strichen von Amyloid versehen. Durch diese Fenster gehen die Pollenschläuche in das Innere der Zellen. Sobald eine Bestäubung erfolgt ist, werden auch an den anderen Stellen die Amyloidfenster geschlossen. Das Material liefern hierzu Körner von Sparstärke, welche zur Ernährung des Pollens oder zum Verschluß der Fenster gebraucht wird, sonst aber in den vertrockneten Narben unberührt liegen bleibt.

Der nächste Zustand, den die Membranen durchlaufen, ist derjenige der Collose: die Jodbläuung erfolgt erst bei Zugabe von Salzsäure. Die Zellen sind noch leidlich dehnungsfähig, dagegen bedeutend weniger deformierbar. Damit nimmt auch die Farbstoffspeicherung mehr und mehr ab.

Endlich wird der Zustand der Cellulose erreicht. Diese ist weit geringer dehnbar, kaum mehr deformierbar und chemisch schon sehr widerstandsfähig. Eine Jodfärbung ist erst nach Überführung in

Amyloid durch Chlorzink oder Schwefelsäure und dergleichen kräftig angreifende Stoffe zu erzielen.

Das Ende der Starrheit wird durch die Verholzung erreicht, die Dehnbarkeit nimmt nun noch merklich ab.

Ebenso wie die späteren Cellulose-Membranen diese Zustände durchmachen, ist das auch bei anderen Körpern der Fall. Die Schleime, die Gallerten und die Pectinstoffe haben oft auch einen Zustand, in dem sie durch Jod unmittelbar gebläut werden. Ich konnte auch hier die Beobachtung machen, daß dieser Anfangszustand bedeutend weniger widerstandsfähig war als der spätere. Er war viel leichter deformierbar, leichter löslich, quellbar und so weiter.

Wenn man mitten in einem Gewebe solchen Schichten begegnet, so kann man sich Rückschlüsse auf die mechanischen Eigenschaften ebenso erlauben wie auf die kolloidalen Zustände.

Dagegen kann man die Pectinlamellen nicht mit den Cellulosewänden vergleichen, weil das Amyloid der ersteren viel dehnbarer ist als das der letzteren oder weil ein Cellulose-Amyloid immer noch fester ist als Pectin.

Chemismus der Sinneshaarwände und Mechanismus derselben

Nachdem wir diese Dinge, die an vielen Stellen von mir schon publiziert sind (10), berichtet haben, wollen wir in diesem Lichte zunächst die Doppelhaare betrachten.

Legen wir diese in Jodkali, so scheint zunächst jeder Haarteil gesondert in der braunen Kutikula zu liegen. Drückt man während der Beobachtung auf das Deckglas, so lassen sich die Zellarme innerhalb der Gallerte verschieben. Diese ist auf der Außenseite bedeutend dicker als innen. Auf der Innenseite sieht man zunächst Tüpfel. Auch amyloidische Teile sind ungemein deutlich zu erkennen, jedoch nur in der Pectinlamelle der Berührungsfläche der beiden Arme, und zwar in unregelmäßig begrenzten Linsen sind sie zu finden. Sie nehmen die Mitte dieser Scheidewand ein oder liegen etwas auf der Seite. Besonders häufig ist eine solche Linse an der Spitze des Überganges der Scheidewand in die Außenwand zu sehen. Auf Abb. 2 ist dies dargestellt. Im Kragen von der Kornblume sind sie besonders an der Ansatzstelle der Doppelhaarfransen am Kragen sowie in der freien Haarzone zu sehen. Gleichfalls ist es vornehmlich der Übergang der Scheidewand in die Spitze, die hier häufig nur von einem Haar gebildet wird.

Eine Ausnahme macht die *Centaurea dealbata*. Hier ist die Scheidewand sehr dünn, obwohl sie durch Vereinigung zweier Lamellen gebildet ist. Auf der Scheidewand sind sehr reichlich senkrecht zur Längsausdehnung gestellte Querspaltentüpfel vorhanden, ein Zeichen dafür, daß diese Membran besonders in der Längsrichtung dehnbar ist. Die Membran nimmt auch in der Scheidewand mit Jod Blauschimmer an.

Die ganze Einrichtung zielt also darauf hinaus, daß diese Membran oder diese Membranen der Berührungsfläche der Doppelhaare sich besonders leicht nach Ausschalten des Turgors zusammenziehen, sei es infolge ihrer Eigenschaften selbst, sei es durch den geringeren Widerstand der Pectinlamelle an dieser Stelle. Hierdurch werden die da vorhandenen Plasmodesmen in den Tüpfeln gespannt und an den Membranen der Unterseite der Epidermiszellen, welche leichter sich verkürzen als auf der Oberseite, gezogen. Das hat zur Folge, daß wieder die Plasmodesmen der reichlich vorhandenen Tüpfelfelder gedehnt werden.

Merkwürdig ist das Verhalten der Haare wie der Bewegungsparenchymzellen beim Einlegen in Salzsäure, weniger in Chlorzinkjod. Die Pectinlamellen quellen ganz stark und pressen die Zellumina zusammen. Im Parenchym bleiben die starren Querwände stehen. Hier sind die Wände fest mit einer gar nicht schwachen Cellulosewand verknüpft. Die dehnbaren Längswände sind vielfach aus Collose gebildet und somit auch in kolloider Hinsicht (nicht nur durch die Micellaranordnung) als dehnungsfähiger gekennzeichnet. An Chlorzinkjodfärbungen kann man übrigens sehr leicht durch die Lage der dichroidischen Extreme weiß und dunkelviolett den Micellaraufbau verfolgen. Dieser liegt so, wie aus der Dehnung der Tüpfelform und Lage zu schließen war.

Die leichte Verschiebbarkeit der Membranen gegeneinander kann man übrigens sehr leicht beim Beobachten während des Quetschens sehen. Die Kutikula scheint im Sinne von Cohn wirklich elastisch gespannt zu sein und damit an der Kontraktion mitzuwirken.

Verschiebbarkeit der Membranen und Reizaufnahme

Wenn wir die Verschiebbarkeit der Membranen berücksichtigen, so werden uns auch die Einwirkungen beim Reizen (ich bitte die Abb. 2 zu vergleichen) verständlich. Das Einkneifen der Plasmodesmen überträgt sich von den 2 Epidermiszellen des Haargrundes auf

die beiden benachbarten Parenchymzellen. Besonders bei *C. montana* ist die Pectinschicht wie in tangentialen Bändern angeordnet, so daß ein gutes Gleiten möglich ist. Jede Dehnung durch Zusammenziehen muß sich auf die benachbarte Zelle übertragen. Nach der Seite geschieht es durch das Aneinandervorbeigleiten, nach oben durch den festen Zusammenhang mit der Nachbarzelle. Das wellenförmige Reagieren ist das Produkt dieser langsamen Fortpflanzung. Das leichte Loslösen des Protoplasten an der Spitze der Bewegungszellen erleichtert die Kontraktion.

Daneben aber wird es uns verständlich, warum jedes Verbiegen ganz genau so wirken muß wie ein Reiz, der von den Sinneshaaren ausgeht; denn auch dieses ruft ein Einkneifen hervor. Durch Plasmolyse sind die Haare schwer reizbar, da die Kutikula schwer passierbar ist. Doch kann man auch dabei das rasche Zusammenziehen beobachten.

Beobachtungen mit dem Oberflächenmikroskop

Es seien nun noch eine Reihe von Beobachtungen mit dem Metallmikroskop und Oberflächenbetrachtung angeführt, da hierbei das Bild noch vollkommener wird. Die Haare sehen nämlich etwas anders aus. Durch die Beobachtung im durchfallenden Lichte und die Anwendung von Objektiven mit Deckglasbenutzung sind wir gezwungen, die Organe in Wasser einzulegen, evtl. zu schneiden und mit einem Deckglas zu beschweren. Dadurch verändern wir solch empfindliche Organe. Nimmt man dagegen Objektive ohne Deckglasbenutzung (wie sie das Metallmikroskop uns liefert) im durch- oder auffallenden Lichte, so können wir die Organe im unverletzten, noch reizempfindlichen Zustande selbst bei sehr starken Vergrößerungen betrachten, weil der Vertikalilluminator Verhältnisse schafft, die etwas an die Ultramikroskopie erinnern.

An den Haaren sieht man deutlich, daß sie um die Mittelachse umeinander etwas verdreht sind. Zumal bei senkrechtem Draufblicken ist das gut kenntlich. Übrigens ist die Genauigkeit der Kny-schen Tafel wieder bewunderungswert, denn man kann auf ihr die Drehung ganz gut erkennen (11).

Reizt man nun nur ein einziges Haar, worüber noch zu berichten sein wird, so bleibt nämlich die Bewegung aus und wir können die Bewegung des Haares gut sehen, die Verdrehung wird stärker. Es verwundert uns dies nicht, nachdem uns das Studium des Baues die Vermutung hierzu bereits nahegelegt hat.

Es wurde des weiteren versucht, in das ungereizte und gereizte Filament hineinzusehen. Das gelang leider erst gut nach Injektion mit Wasser. Mitunter hatte ich den Eindruck, als ob doch unmittelbar nach dem Reize ein Sichinfaltenlegen der Innenlamelle stattfände, wie das ja auch Cohn gesehen haben wollte. Doch sind die Bilder nicht so klar, daß man darauf schwören könnte. Nach kurzer Zeit glich sich aber die Faltung aus. Ich wollte nun versuchen, nur ein einziges Haar zu reizen. Dazu verfuhr ich folgendermaßen:

Reizung eines einzigen Haares

Die Filamentröhre steckte ich mit ganz kleinen Nädelchen auf eine dicke Holzplatte in deren breitem Ausschnitte fest. Das muß oben geschehen. Die zuvor gewässerte Holzplatte legte ich in eine Petrischale, welche mit Ausnahme des Beobachtungskreises seitlich und oben mit feuchtem Torfmoose bedeckt war. Die Schale wurde dann völlig fest mit dazu geeigneten Klammern auf dem Objekttisch angeheftet. Der Tisch war möglichst nach unten gebracht. Die Metallmikroskope haben bekanntlich einen verstellbaren Mikroskoptisch, was sich als sehr zweckdienlich erwies. Nun befestigt man eine weiche Nadel, die S-förmig gebogen war, mit Halter und Stativ so, daß ihre Spitze genau mit der Mitte eines aufgesetzten Fadenkreuzokulars zusammenfällt. Man merkt sich genau die Stellung der Mikrometerschraube an deren Gradeinteilung. Der Tubus wird nun weitgehend gesenkt. Die richtige Lage der gekrümmten Nadel wird man nach einigen Versuchen erreichen. Man stellt nun das Filament mit Drehtisch und Zentrierschraube so ein, daß es nicht beim Heben mit der Nadel in Berührung kommt. Stellt man sich nun wieder die Nadelspitze durch die Mikrometerschraube genau ein und bringt den Tisch ebenfalls in solche Lage, daß das Filament scharf gesehen wird, so ist man mit den Zentrierschrauben sehr leicht imstande, ein bestimmtes Haar zu reizen. Sehr zweckdienlich (wenn auch nicht unbedingt nötig) ist der Leitzsche Aufsatz für binokulares Sehen.

Ich konnte nun die Tatsache feststellen, daß die sanfte Berührung eines Haares wohl dieses zur Kontraktion brachte, aber das genügte nicht, um das Parenchym nennenswert mitzureißen. Erst bei mehreren Haaren ist das möglich. Es spielt das Alter des Filamentes, die Temperatur und dergleichen eine gewisse Rolle. Auf ungefähr zehn Haare erfolgte eine Reaktion des ganzen Fadens. Es ist uns diese Illustration der Reizschwelle nicht ganz

unverständlich, wenn wir die Art der geschilderten Reaktion durch „Mitreißen" kennen.

Im Anschluß an diese Versuche sei an eine Arbeit von K. und L. Linsbauer (16) erinnert. Die Verfasser hatten auch gefunden, daß das Reizen einzelner Haare ohne Einfluß sei. Haberlandt hatte dagegen (ebenso wie das bei uns, ohne die Arbeit zu kennen, der Fall war) geltend gemacht, daß möglicherweise die Deformation mehrerer Haare nötig sei, um einen Reiz auszulösen. Die Verfasser behaupten, daß nur dann beim Reizen mehrerer Haare eine Reaktion eintrete, wenn gleichzeitig das Filament gebogen oder gezerrt werde. Infolge Verbiegung ziehen sich die Staubfäden auch ohne Berührung der Haare zusammen. Wir können dem entgegenhalten, daß bei unseren Versuchen das Filament nicht im geringsten gebogen wurde und trotzdem ein Kontrahieren erfolgte.

Eine Summierung intermittierender Reize konnten die beiden Verfasser nicht finden.

Nach dieser Abschweifung in die Literatur kehren wir wieder zu unseren eigenen Versuchen zurück.

Versagen der elektrischen Reize

Ich wollte nun auch andere Reize versuchen und wählte dazu die in der tierischen Physiologie so beliebten elektrischen Reize.

Die Einrichtung eines elektrischen Objekttisches setze ich als bekannt voraus, ebenso den Gebrauch der verstellbaren Induktionsspulen. Um die Reizung möglichst schwach zu gestalten, schaltete ich noch in den Primärkreis Messer und einen selbst gemachten Schleifrheostaten ein. Der Sekundärkreis konnte mit einem Schalter ausgeschaltet werden. Ich hatte es so in der Hand, sehr wohl dosierte Induktionsschläge meßbare Zeiten einwirken zu lassen und eventuell sogar den Erfolg mikroskopisch zu verfolgen.

Ich war nicht wenig überrascht, als ich (solange nicht eine Schädigung bemerkbar wurde) weder direkt noch mit dem Mikroskop eine Reaktion sehen konnte, obwohl die Induktionsschläge mich selbst ziemlich berührten. Als Objekte benutzte ich noch injizierte und wieder stark reizbar gewordene Filamente, worauf unten zurückzukommen sein wird.

Ohne mich auf theoretische Behandlungen über die Verschiedenartigkeit von Reizen einlassen zu wollen, möchte ich nur die Tatsache hervorheben, daß es sich um besondere Reize handelt, welche die Permeabilität des Protoplasten ändern und nur durch Berührungs-

oder plasmolytische Reize ausgelöst werden können. Thermische und Lichtreize habe ich allerdings nicht untersucht. Darauf wird unten bei *Berberis* noch zurückzukommen sein.

Zum Schlusse möchte ich noch auf einige andere Momente kurz eingehen.

Plasmolytische Versuche

Im Gegensatz zu den Angaben von Pfeffer reagieren auch vollständig mit Wasser injizierte Filamente auf Reiz. Doch muß man ziemlich lange warten, bis sich die in einer Petrischale liegenden Objekte erholt haben. Damit dürfte wohl endgültig der Beweis erbracht sein, daß ein verschiedener Quellungszustand der Membranen nichts mit der Bewegung zu tun hat. Haben sich die Stücke einmal an das andere Medium gewöhnt, so erlangen sie ihre Reizbarkeit nach Berühren rasch wieder. Das beweist, daß die Füllung der Interzellularen mit Gewebesaft oder der Quellungszustand der Pectinlamelle nicht am Ausbleiben der Reaktion schuld sein kann. Zum mindesten kann an diese Zustände eine Gewöhnung eintreten. Man könnte für das Ausbleiben eines Reizes nach völliger Injektion die durch oftmaliges Ansaugen und Zurücktretenlassen von Außenluft zu der Flasche, in der die Filamente liegen, einsetzende Beseitigung von Atemluft geltend machen.

Für die Deutung des Einkneifens der Plasmodesmen sind die Versuche über die Erlangung der Reizbarkeit nach Glyzerin-Plasmolyse nicht wertlos (Abb. 3).

Hat man nur sehr gering plasmolysiert, so erlangen die Zellen ihre Turgeszenz nicht nur, sondern die Verlängerung und auch Krümmung wird stärker, ein Zeichen für die starke Permeabilität der gereizten Protoplasten. Wir dürfen doch die Ausstoßung von Zellsaft annehmen. Die Fäden erhalten ihre Reizbarkeit wieder. Wenn die Plasmolyse nicht sehr weit geht, so reißen bekanntlich die Plasmodesmen nicht durch.

Plasmolysiert man länger in konzentriertem Glyzerin, so erfolgt ebenfalls wieder das Überschreiten der alten Krümmung, aber die Reizbarkeit kommt nicht mehr zurück. Ich möchte annehmen, daß nunmehr die Plasmodesmen durchgerissen sind und damit die Reizmöglichkeit erloschen ist.

Läßt man sehr lange liegen, so dehnen sich die Stamina ebenfalls wieder aus, sie biegen sich zwar im Bogen, ohne jedoch die alte Länge zu erreichen. Diese Ausdehnung findet auch nach Abtöten in Chloroformwasser (Abb. 4) statt. Bei solch extremer Ent-

wässerung in Glycerin erkennt man deutlich das Dünnwerden der Filamente. Behandelt man einen Schnitt durch das Bewegungsgewebe mit Glycerin, so sieht man sehr deutlich (besonders bei der Bergflockenblume), daß das Pectin an Durchmesser verliert. Da es vornehmlich in tangentialen Binden angeordnet ist, so ist dieses Schrumpfen erklärlich. Es hat aber nichts mit den Bewegungen der lebenden Organe zu tun.

Wir sehen also, daß zwei Dinge vorhanden sind:

Erstens die Regulation der Permeabilität; dieses ist an das Leben des Protoplasten geknüpft. Die Plasmodesmen spielen keine Rolle.

Zweitens die Reizempfindung scheint an die Plasmodesmen genau so geknüpft zu sein wie die Reizleitung. Sobald die Plasmodesmen zerrissen sind, ist keine Reizung des noch die Permeabilität regelnden Protoplasten möglich.

Schwache Chloroformierung

Einige Gedanken möchte ich hier noch an die partielle Aufhebung der Funktionen der Filamente durch Chloroform knüpfen, welche vielleicht in die ganze Angelegenheit Licht bringen können. Arbeiten aus dem Halleschen Institute (12) über die Plasmolyse der Endodermis und der Drüsenhaare nach Behandlung mit Chloroformwasser, ohne die Objekte zu töten, hatten die merkwürdige Tatsache ergeben, daß sich der Protoplast von den „elegierenden Schichten", also dem Casparyschen Streifen oder dem entsprechenden Ringe des Haares, nunmehr ablösen. Es wird dies auf Änderung der Oberflächenspannung zurückgeführt. Die Plasmolyse dieser Zellen hat eine ungeheure Ähnlichkeit mit der unserer Bewegungszellen. Auch hier haben wir ein regelmäßiges Ablösen von Stellen, an denen der Protoplast nicht festhaftet. Das ist nun bei dem Bewegungsparenchym der Fall sicher nicht wegen der Oberflächenspannung, sondern genau so wie beim Caspary-Streifen wegen der Plasmabrücken. Wenn aber die Oberflächenspannung durch Chloroform gelockert wird, so können die Plasmodesmen reißen. Sollte da nicht die Chloroformwirkung und die Wirkung starker Plasmolyse identisch sein dadurch, daß beide die Plasmodesmen stark schädigen?

Endlich sind Quellungserscheinungen wohl vorhanden, aber diese könnten vielleicht nur eine untergeordnete Rolle beim Aufquellen im Zellsaft und Festhalten auf der Außenseite der jeweils

kontrahierten Zelle spielen, vielleicht aber haben sie nicht einmal diese Bedeutung, sondern sind nur eine funktionslose Begleiterscheinung.

Auch der ganze Mechanismus der Bewegung (Abb. 5) erhält damit ein anderes Bild insofern, als zwar festere Schichten vorhanden sind, welche an den Längsenden aneinanderhaften. Eine Formänderung ist dadurch erleichtert, daß die seitliche Verschiebung der Elemente durch die dazwischen gelagerten leicht deformierbaren Teile erleichtert ist.

Vergleiche mit den traumatischen Reaktionen

Da die Eigenart der Bewegung der Cynareen-Filamente große Ähnlichkeit mit den Wundreizen hat, ist es unbedingt nötig, auf dieses Kapitel einzugehen. Besonders klar und folgerichtig sind die dabei auftretenden zellulären Vorgänge durch Bünning (88) herausgeschält worden. Die folgenden Kapitel seien daher einer kurzen Besprechung gewidmet.

In allen seinen Teilen gleiche Empfindlichkeit gegen mechanische Einwirkungen zeigt das Cytoplasma. Geradeso wie bei Hitzeeinwirkung lassen sich mehrere Stadien unterscheiden. Zunächst steigt die Viskosität, dann trübt sich das Plasma und Mikronen werden sichtbar. Endlich koaguliert alles.

Je geringer und kürzer und in je weiterer Entfernung die Reizung erfolgt, desto geringer ist der Grad der Einwirkung. Das Fortschreiten erfolgt im Plasma rascher als durch die Wände.

Ähnlichen Veränderungen erliegen die Kerne. Diese erfolgen auf geringere Reize und sind leichter reparabel.

Die isotonischen Koeffizienten nehmen nach der Verwundung ab. Fraglich ist Bünning die Ursache dieser Erscheinung. Zwischen Reizstärke und Wundentfernung einer Zelle besteht umgekehrte Proportionalität. Eine leichtere Plasmolysierbarkeit tritt auf stärkeren Reiz ein. Gleiche Zellen leiten den Reiz gleich rasch.

In unmittelbarer Nähe der Wunde ist die Durchlässigkeit des Protoplasten für Salpeterlösungen erhöht. Ja, es können sich die Seiten einer Zelle verschieden verhalten. Kenntlich war das an dem oft leichten Rückgang der Plasmolyse. Dies geht oft bis zur fünften Zelle.

Hand in Hand mit solchen Veränderungen im kolloiden Gefüge geht auch das Sinken der Oberflächenspannung.

Die Wände und wohl auch das ihnen anliegende Plasma leisten einen größeren Widerstand als der andere Teil des Protoplasten.

Der zugeleitete Reiz einer Zelle kann durch einen anderen ebenfalls unterschwelligen so verstärkt werden, daß Summation erfolgt. Merkwürdigerweise aber ist dann der Ausschlag von kurzer Dauer. Die Summation kann auch bei thermischen und vielleicht Lichtreizen auf mechanische Reize eintreten.

Wasser und Lösungen bremsen die Leitung und verkürzen die Dauer des Erfolges. Ein Eindämmen faßt den Reiz förmlich zusammen und trägt ihn auf weitere Strecken. Eine Lücke im Zusammenhang des Organs verzögert die Ausbreitung. Ein Wandern um die Ecke gibt es.

Jede Reaktion ist die Folge einer bestimmten Reizstärke, welche in der Entfernung abebbt. Daher kann sie oft unterschwellig weitergehen.

Nur scheinbar nimmt die Geschwindigkeit der Leitung langsam ab, in Wirklichkeit täuscht das Fortschreiten der Reaktion dasjenige der Leitung vor.

Verantwortlich für die Reizleitung sind die „Reizstoffe". Durch die Verletzung entsteht eine gewisse Menge davon. Ihr Diffundieren in die Umgebung erzeugt dort den Ausschlag, je nach der Menge des Reizstoffes. Hierdurch treten neue Mengen von Reizstoffen auf. Die an einer Stelle gebildeten Stoffe führen zur Reizung und Neuerzeugung derselben Körper auch an anderen Stellen des Protoplasten. Die Wände bieten, insofern als in ihnen die Neuerzeugung nicht erfolgt, ein Hemmnis. Nach allen Seiten breiten die Reizstoffe sich so aus und wirken da, wo noch keine Reaktion erfolgt ist. Die Zellen können nun die Stoffe unschädlich machen. Daher wird dort das Maximum liegen, wo der Hauptteil unschädlich gemacht ist und die zukommenden und an Ort und Stelle auftretenden paralysiert werden. Erst dann kann ein Abnehmen des Reizes auftreten. Während des Abklingens kommen immer noch Reizstoffe hinzu, bis auch die Nachbarn genau so weit zurückgegangen sind. Dieser gegenseitige Austausch verzögert das Abklingen. Wenn so die Menge der sich ausbreitenden Stoffe sinkt, wächst die Fähigkeit, sie unwirksam zu machen. Als Folge breitet sich die Erscheinung langsamer aus.

Da das Bestreben herrscht, die Reizkörper nirgends sich anhäufen zu lassen, so muß der Ausschlag infolge von Summation rascher verschwinden als sonst.

Bünning hebt ausdrücklich den hypothetischen Charakter seiner Gedankengänge hervor.

Während Stark die Reizstoffe in Abkömmlingen von Eiweißstoffen sucht, sollen nach Bünning die Reizstoffe anorganischer Natur sein, weil der Zerfall zu langsam ginge. Das ist etwas gewagt, es könnten sehr wohl Spaltlinge von Glycosiden sein. Diese Körper sind so allgemein verbreitet und so wirksam, daß gar keine Schwierigkeiten durch die rasche Spaltung auftreten kann. Meist sind sie noch dazu an Stellen besonderer Empfindlichkeit gelagert. Auch die Epidermis der Zwiebeln, mit denen Bünning arbeitete, enthält solche Lauchölglycoside. Von diesen ist die starke Reizwirkung wohl bekannt. Wir möchten in diesem Zusammenhange nicht unerwähnt lassen, daß gerade die einer Verletzung ungemein ausgesetzten Häute besonders reichlich mit Glycosiden versehen sind. Ob nicht solche Körper glycosidischer Natur bei der Wundreizempfindung als Quellen der Nekrohormone eine weitere Rolle spielen, als wir gegenwärtig denken, möge dahingestellt bleiben. Ihre biologische Schutzfunktion steht dazu nicht im Gegensatz. Beides kann ja gemeinsam wirken, weil die biologische Funktion unserer Ansicht nach nicht das Primäre, sondern das Sekundäre ist.

Bünning geht nun zur Besprechung der Reaktion am Ort der Reizwirkung. Das Sprengen einer Verbindung von Lipoid und Eiweiß verwandelt das hydrophile Kolloid in ein hydrophobes. Daß es nun gerade das Sprengen einer solchen Verbindung oder Adsorption sein muß, ist nicht ausgemacht. Die Koagulation ist nämlich das, was wir sehen, und wir folgern nun auf eine Zustandsänderung. Damit werden das Wasser und die Salzlösungen frei, häufen sich in schaumigen Vakuolen und vereinigen sich endlich mit dem Inhalt der Vakuolen. Das bewirkt natürlich eine Erhöhung der Permeabilität.

Diese austretenden Lösungen stellen die fortgeleiteten Reizstoffe dar. Wo diese nun an entferntere Stellen hinkommen, erzeugen sie in hinreichender Menge das Ansteigen der Viskosität, bis eine Koagulation erfolgt. Das führt zu einer Abnahme des osmotischen Druckes und Dispersitätsverminderung. Die Permeabilität nimmt zu. Daneben wirken in unbekannter Weise die Salze auf die Quellung.

Da die Kalksalze schwerer ins Plasma eindringen, so kann dieses dieselben zurückhalten. Es kann so Entmischen der „Reizstoffe“ und Permeabilitätssteigerung erfolgen.

Gegen diese Gedankengänge kann man natürlich mancherlei einwenden. Ich möchte da besonders die letzten Folgerungen herausgreifen. Eine Vakuole ist eigentlich bestrebt, wenn sie völlig semipermeabel ist, immer weiter Wasser in sich aufzusaugen. Daran hindert sie der Protoplast oder Tonoplast und das Hyaloplasma, dann aber auch die Zellwand.

Es bildet sich so ein Gleichgewicht heraus, indem die Vakuole die Wand soweit spannt als deren Kohäsion entspricht. Da die Membranen meist sehr widerstandsfähig sind, so sehen wir diese Plasmoptyse (das Überwinden der Kohäsionskraft durch die Wasseraufnahme) nur an nackten Protoplasten. Aber das Zerreißen des Protoplasten ist nur die eine Folge. Es kann auch der Filtrationswiderstand sinken und damit die Semipermeabilität aufgegeben werden. Wenn die Poren soweit erweitert werden, daß eine weitere Dehnung den Austritt von Wasser ermöglicht, so wird eben so viel Wasser austreten, bis der Innenüberdruck aufgehoben ist. Meistens wird aber nicht Wasser, sondern Lösung austreten.

Tritt nun eine Viskositätssteigerung ein, so wird die Kohäsion des Cytoplasmaschlauches erhöht, damit steigert sich der Widerstand gegen die Ausdehnung durch die Vakuole. Da die Poren aber damit auch erweitert werden, so wird Vakuoleninhalt austreten, bis sich ein neues Gleichgewicht gebildet hat. Das wird sich auch in einer leichteren Plasmolysierbarkeit äußern. Entzieht man einer Zelle von außen durch osmotischen Zug das Wasser (also durch Einlegen in eine hypertonische Lösung), so kann dann eine Plasmolyse erfolgen, wenn die Außenlösung einen osmotischen Zug hat, der größer ist als der Reibungswiderstand beim Austritt von Wasser im Protoplasten und der osmotische Zug der Innenlösung. Es kann nun sehr leicht sein, daß die Außenlösung zwar hypertonisch ist, aber sie vermag der Innenlösung das Wasser nicht zu entziehen, weil der Reibungswiderstand zu groß ist. Sobald aber durch Viskositätssteigerung die Porenweite steigt (der Widerstand sinkt) und die Spannung der Membran erhöht ist, so erfolgt Plasmolyse, das heißt ein Austreten von Wasser, bis sich das Gleichgewicht zwischen Außenzug einerseits und Innenzug plus Reibungswiderstand hergestellt hat durch Verminderung der Dehnung des Cytoplasten und Steigerung des osmotischen Zuges der Innenlösung durch Konzentration infolge Austritt von Wasser oder verdünnter Lösung.

Wenn wir diese Schilderung der Vorgänge bei Wundreizen lesen, so drängen sich die Parallelen zu den ersten Vorgängen in

den gereizten Haaren von *Centaurea* auf. Was aber diese Vorgänge von den gewöhnlichen Wundreizen unterscheidet, das ist weniger die größere Empfindlichkeit als die Ausnutzung der Wundreaktionen durch den komplizierten Bewegungsapparat. Diese Bewegung durch Aneinandervorbeigleiten von Zellen infolge einer leicht deformierbaren Gewebeschicht ist eine ungemein verbreitete Erscheinung und bei weitem nicht allein auf manche der auf Reiz erfolgenden Fälle beschränkt.

Urticaceen-Filamente

Die schnellenden Filamente von Urticaceen zum Beispiel haben diese Bauart. Im Innern befinden sich ebenfalls stark durch Turgor gespannte Zellen. Diese werden durch Hindernisse in der ihnen aufgelegten Form gehalten. Die eine Zellseite ist in Zug-, die andere in Druckspannung. Die sehr starre Kutikula umfaßt das ganze Filament. Die Einzelzellen hängen mit den Enden durch feste Verbindungen zusammen genau so wie das Bewegungsparenchym von *Centaurea*. Seitlich sind die Zellen von einer „Pectingallerte" umgeben. Durch Steigerung des osmotischen Druckes werden die Spannungskräfte so groß, daß sie die Widerstände überwinden, welche auch das Pectin einer Deformation entgegensetzt. Die Ursachen dieses Vorganges können ganz verschiedenartige sein. Es handelt sich wie bei den Asci der Pilze (13) um eine nur geringfügige Spannungsänderung, die den Widerstand unterbindet und dann durch Ausgleich infolge Deformation einer besonders leicht deformierbaren Lamelle oder Schicht ausgeglichen wird.

Als solche sind nach Goebel (14, Entfaltungsbewegungen, p. 332) zu nennen: 1. Antrocknen. 2. Temperaturänderungen, und zwar Steigen wie Fallen. 3. Einlegen in warmes oder langsamer in kaltes Wasser. 4. Nicht so regelmäßig durch Einlegen in 5%ige Salpeterlösung. 5. Transpirationssteigerung. 6. Aufträufeln von Alkohol.

Irgend eine Änderung der Spannung verwandelt das labile Gleichgewicht in ein stabiles. Es wirken Erschütterungen genau so wie andere Einflüsse. Mit Reizerscheinungen haben diese Spannungsrelais so wenig etwas zu tun wie das Ausschleudern der Samenarilli der Oxalideen und die Lodiculae der Gramineen, die alle prinzipiell gleichen Bau besitzen und durch mancherlei Prozesse ausgelöst werden können, die auf verschiedenen Wegen nur geringfügige Spannungsänderungen erzielen.

Diese Mechanismen können durch Auslöseerscheinungen so sehr gespannt werden, daß die Elastizitätsgrenze überschritten wird. Nebenbei möchte ich aus der Fülle meiner Beobachtungen nur noch anführen, daß sich sehr häufig Sparstärken an den Trennungsflächen vorfinden, welche beim Wundverschluß gelöst werden. Wenn die Zellen aber zerrissen werden, so kann die Stärke auch funktionslos in den verdorrten Zellen liegen bleiben. Diese oft nur auf ein paar Zellen beschränkten Stärkevorkommen erinnern sehr auch in der Form an die Statolithenstärke, haben mit ihnen auch die Eigenschaft von Organreserven gemein.

Diese Art von Bewegungserscheinungen leiten zu einer reizvollen Gruppe anderer über, bei denen der Kernpunkt in einer verschiedenen Resistenz verschiedener Gewebeteile liegt.

Ganz kurz sei von diesen herausgegriffen die Bewegung der

Staubfäden von Berberis

Literatur

Einer der ersten Bearbeiter derselben war ebenfalls Pfeffer (1). Da die Behandlung in dem Nachtrag l. c. Seite 157 nur sehr kurz ist, so sei sie fast wörtlich wiedergegeben:

„Die in der Ruhelage spreizenden Staubfäden von *Berberis vulgaris* führen auf eine Reizung bekanntlich eine solche Bewegung aus, daß die Antheren an den Narbenrand schlagen. Hierbei krümmt sich, wie es Unger und Kabsch angegeben, das ganze Filament konkav nach innen, ausgenommen die etwas angeschwollene Partie unmittelbar unter den Antheren, welche überhaupt nicht reizbar ist. Die Krümmung der 2—2,5 mm langen reizbaren Partie des Filamentes kann sich bis zu einem Radius von selbst 1,5 mm steigern und ist, wie sich durch Rechnung leicht zeigen läßt, vollkommen ausreichend, um das Anschlagen der Antheren an die Narbe zu vermitteln. Hofmeisters Angabe, daß die Einkrümmung fast nur in einer dicht über der Insertion der Filamente liegenden Zone stattfinde, kann ich nicht bestätigen, auch haben mir Messungen am ungereizten und gereizten Filamente eine solche Verkürzung ergeben, wie sie die Rechnung für die Sehne des gekrümmten Staubfadens verlangt. Sowie an den Gelenken von *Mimosa* kann man auch an den Filamenten von *Berberis* die nicht reizbare äußere Hälfte berühren, ohne eine Reizbewegung hervorzurufen. Dieses gelingt nicht selten auch bei Berührungen, welche unmittelbar über der Insertionsstelle auf der Innenseite der Staubfäden appliziert

werden, während außerdem, die schon erwähnte Partie unterhalb der Antheren ausgenommen, die Innenseite äußerst reizbar ist."

„Wie an den durchschnittenen Gelenken von *Mimosa pudica* läßt sich auch an den durchschnittenen Filamenten von *Berberis* das Hervorschießen von Flüssigkeit während der Reizkrümmung beobachten. Es gelingt dieses sowohl an Staubfäden, welche unterhalb der Antheren, als auch an solchen, welche dicht über der Einfügungsstelle durchschnitten sind, in welchem letzteren Falle die Antheren zwischen nassem Torf eingeklemmt werden müssen." „Die Konstatierung des rapiden Hervorschießens von Flüssigkeit ist deshalb von Interesse, weil in dem reizbaren Teile der Filamente von *Berberis* Intercellularräume fehlen. Zwischen den kleinen Zellen mit nur mäßig dünnen Membranen findet sich reichliche sogenannte Intercellularsubstanz, deren ansehnliche Quellungsfähigkeit wohl bedeutungsvoll für die schnelle Fortleitung der an gereizten Stellen austretenden Flüssigkeit sein wird."

„Die Wiederaufnahme von Flüssigkeit in die auf Reiz verkürzten Filamente von *Berberis* ist, wie auch bei *Mimosa*, von dem spezifisch reizbaren Zustande unabhängig. Es verhalten sich nämlich die gereizten Filamente bei in kurzen Intervallen erfolgender Berührung und gegen Chloroform ganz analog wie die Gelenke von *Mimosa pudica*."

Der nächste Bearbeiter war Haberlandt (9, Seite 25). „Die reizbaren Partien der Oberseite des Filamentes zeichnen sich nun durch den Besitz einer relativ großzelligen, auffallend papillösen Epidermis aus, die bereits von früheren Forschern beobachtet und in verschiedener Weise mit der Reizbarkeit und Reizbewegung des Filamentes in Beziehung gebracht worden ist."

Unger glaubte, daß Reiz und Bewegung durch Kontraktion des Protoplasten auf Berührung der Haare verursacht und aufgehoben würden. Desgleichen will Kabsch in dem Zusammenziehen der inneren Epidermis und Ausdehnen der äußeren die Veranlassung der Krümmung sehen.

Gegen die Pfeffersche Auffassung der Bedeutungslosigkeit des Epithels hat sich bereits Chauveaud gewandt. „Er glaubte beobachtet zu haben, daß sich infolge der Reizung das der Innenwand jeder Epidermiszelle anliegende dicke Plasmaband plötzlich ausdehnt und, während seine Ränder auf die Radialwände einen Zug ausüben, sich bogig vorwölbt. Es soll so mit seiner konvexen Seite auf die Außenwand drücken, so daß die Zelle höher und dabei

kürzer wird. Die Folgen dieser Verkürzung des Epithels in der Längsrichtung sei dann die Krümmung des Filaments."

Haberlandt beschreibt nun das Vorkommen des Sinnesepithels nur an den empfindlichen Teilen. Schon die geringe „Berührung dieses Gewebes mit einem menschlichen Kopfhaare genügt, um eine Krümmung auszulösen, während eine viel stärkere Berührung oder Reibung der Filamentunterseite mit einer Nadelspitze keine Bewegung zur Folge hat." Da eine noch so starke Berührung der Unterseite keine Bewegung auslöst, „folgt daraus, daß bei Berührung der papillösen Oberseite die unmittelbar berührten und dadurch etwas deformierten Epithelzellen und nur diese den Reiz perzipieren und daß der dadurch geschaffene Reizzustand erst die Aktion des Bewegungsgewebes auslöst." Ein Einwärtskrümmen bis auf ca. 1 mm Annäherung an den Fruchtknoten löst keine Reizbewegung aus. Nach unserer Ansicht wird das Gelenk des Staubfadens am Grunde gezogen, das Bewegungsgewebe selber nicht. „Bei sehr starker Krümmung tritt sie allerdings ein, dabei fragt es sich aber, ob die Reizbewegung durch den Longitudinaldruck ausgelöst wird, den das Bewegungsgewebe erfährt, oder durch jenen, dem gleichzeitig das Epithel der Filamentoberseite unterworfen ist." Wir möchten glauben, daß bei starker Dehnung des Ansatzgelenkes am Grunde des Fadens erst eine Dehnung auf weitere Strecken erzeugt wird.

„Wenn man ein Staubblatt mit einer Nadelspitze an der Anthere nach außen biegt, so daß das Bewegungsgewebe einem longitudinalen Zug ausgesetzt ist, so tritt Reizkrümmung schon bei geringerer Biegung ein, als wenn diese nach innen gegen den Fruchtknoten zu erfolgt. Auffallenderweise wird dabei niemals der volle Ausschlag bis zur Berührung der Anthere mit der Narbe erzielt, die Reizkrümmung erreicht ihr Ende, wenn die Anthere noch ca. 1 mm von der Narbe entfernt ist. Berührt man jetzt die empfindlichste Oberseite des Filamentes, so findet keine weitere Reizbewegung bis zur Narbe statt."

Die starken Deformationen müssen ein bestimmtes Maß erreichen, um wirken zu können. Zug wirkt stärker als Druck. „Die Perception anomaler Reize seitens der Bewegungsgewebe ist eine Erscheinung für sich, die über den Vorgang bei der normalen Reizung, wie sie in den biologischen Verhältnissen begründet ist, nichts aussagen kann." Wir möchten diesen letzten Satz nicht in dieser völligen Schärfe gelten lassen. Wenn er uns auch über das

Entstehen des Reizes nichts sagt, so kann er doch vielleicht uns über die Fortpflanzung im Bewegungsgewebe etwas aussagen.

Haberlandt geht nun zur Beschreibung der Gestalt der Sinnesepithelien über. „Die Sinneszellen liegen in Längsreihen und sind im unteren und mittleren Teile nur wenig länger als breit, oft nur ebenso lang oder etwas kürzer. Gegen das obere nicht sensible Ende des Fadens zu sind sie etwas gestreckt. Die Zellen benachbarter Reihen alternieren in der Regel miteinander, so daß ihr typischer Grundriß ein Sechseck ist. Doch kommen zuweilen auch Querreihen zustande. Auf Querschnitten sieht man, daß die Papille, welche durch Vorwölben der gesamten Außenwand der Papille gebildet wird, ungefähr ebenso hoch ist wie der untere Teil der Zelle, zuweilen noch etwas höher." „Die Papille ist breit kuppenförmig oben abgerundet. Der Protoplast ist mächtig entwickelt. Er bildet einen starken Wandbelag, der besonders an der Innenwand, wo in der Regel auch der größere scheibenförmige Zellkern liegt, besonders dick ist. Nicht selten durchziehen Plasmastränge den Saftraum. Dieser Plasmareichtum unterscheidet in auffallender Weise die Sinneszellen von den nicht sensiblen plasmaarmen Epidermiszellen der Filamentunterseite. — Auffallend sind ferner die Sinneszellen, die in der Regel in der basalen Plasmaanhäufung liegen. Es ist bemerkenswert, daß bloß das Sinnesepithel so stärkereich ist, während die nicht sensiblen Epidermiszellen des Filamentes und Konnektivs nur wenige oder gar keine Stärkekörner enthalten."

„Die Außenwand der Sinneszelle, durch deren Vorwölbung die Papille entsteht, besitzt eine ziemlich kräftige glatte Kutikula, unter welcher sofort die Celluloseschicht liegt." Diese „grenzt mit vollkommen glatter Fläche an den Protoplasmakörper, sowie auch dieser bei Plasmolyse sich stets glatt von der Papillenwand ablöst."

„Die äußerste Randpartie der Membran, die unmittelbar an die Radialwände grenzt, ist fast immer nach Art des Hautgelenkes des Spaltöffnungsapparates verdünnt." „An den Zellecken vertieft sich die schmale Rinne in der Membran häufig zu einem schräg aufwärts gerichteten Tüpfelkanal, der mit Plasma erfüllt ist."

Eine Quellung in verdünnter Schwefelsäure läßt alle diese Dickenunterschiede und auch die Plasmafortsätze besser hervortreten. „Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die gelenkartige Verdünnung der Außenwand der Sinneszelle eine erleichterte Reizperception zur Folge hat."

„Die Radialwände der Sinneszellen sind ziemlich zart. Während die radialen Längswände ziemlich tüpfelreich sind, erweisen sich die radialen Querwände als ungetüpfelt. Unter der Voraussetzung, daß die Schließhäute der Tüpfel an den Längswänden von plasmatischen Verbindungsfäden durchsetzt sind, würde sich ein lokaler Reiz im Sinnesepithel zwar in der Querrichtung des Filamentes, nicht aber in der Längsrichtung ausbreiten können."

„Eine solche Reizfortleitung im Epithel selbst dürfte aber aus dem Grunde überflüssig sein, weil an den stark verdickten Innenwänden, welche die Sinneszellen von dem angrenzenden Bewegungsgewebe trennen, ziemlich zahlreiche seichte Tüpfel auftreten, an deren dicken Schließwänden man in günstigsten Fällen schon ohne jede Färbung jene zarten Querstreifen beobachten kann, die das Vorhandensein von Plasmaverbindungen anzeigen. Da auch die tüpfelreichen Wände der Bewegungszellen von Plasmafasern durchsetzt sind, so kann jeder lokale von dem Sinnesepithel percipierte Reiz resp. der dadurch erwirkte Erregungszustand dem Bewegungsgewebe direkt übermittelt werden und sich in diesem nach allen Richtungen ausbreiten."

In seiner physiologischen Anatomie gibt Haberlandt (4, p. 512) dann hinsichtlich des Bewegungsgewebes noch einige kurze Angaben:

„Auch die reizbaren Staubfäden von *Berberis* besitzen ein mehr oder minder dickwandiges, an Collenchym erinnerndes Bewegungsgewebe mit engen Intercellularräumen." Er befindet sich dabei im Gegensatz zu Pfeffer (siehe oben). Auf Grund eigener Untersuchungen können wir Haberlandt beipflichten. Es wird uns damit das Ausstoßen von Wasser erst verständlich; denn ein Filtrationswiderstand ist zu groß, um durch das ganze Stamen hindurch im Sinne von Pfeffer einen Austritt von „Wasser" zu ermöglichen.

„Bei *Berberis*, deren Staubblätter sich bloß einseitig gegen die Narbe krümmen können, liegt das Bewegungsgewebe unter dem papillösen Sinnesepithel der Oberseite des Filamentes, d. i. der Konkavseite."

„Die Reizung des Bewegungsgewebes erfolgt entweder indirekt durch Vermittlung von Perzeptionsorganen wie bei *Berberis* oder direkt durch Zug oder Druck; namentlich ist es ein longitudinaler Zug, der häufig also auch dann als direkte Ursache wirkt und die Kontraktionsbewegung auslöst, wenn diese unter normalen Verhältnissen durch Reizung der Perzeptionsorgane veranlaßt wird."

Über einige weitere Angaben in der Literatur möchten wir uns etwas verbreiten. Juel (15) war uns nicht im Original zugänglich, wir referieren daher nach Just, Jahresbericht 1906, S. 501. „Verf. faßt sich in folgender Weise zusammen: Daß künstlich hervorgerufene Turgorveränderungen in den Staubfäden von *Berberis* gerade solche Formveränderungen bewirken, wie die mit den Reizbewegungen verknüpften, und daß Pfeffers Erklärungen der Bewegungen bei den Cynareen also auch für *Berberis* ihre Geltung haben dürfte. Das Collenchym ist das dabei hauptsächlich tätige Gewebe und seine engen Intercellularen scheinen also doch den an sie gestellten Anforderungen entsprechen zu können." Wir möchten daran erinnern, daß Pfeffer das Vorhandensein der Intercellularen leugnete. Die reizbare Epidermis ist daneben an der Ausführung der Bewegungen beteiligt, wenn auch in geringerem Grade. Sehr wertvoll ist unserer Ansicht nach ein Beitrag zu den Reizbewegungen dieser Arbeit. Als Juel dieselben Fäden von Cynareen öfters reizte, fand er ein Herabsetzen der Reaktionsfähigkeit, die in der Überdehnung ihre Erklärung finden kann. Daneben stehen Versuche, die zeigen, daß Staubfäden nach längerer Zeit sich stärker kontrahieren können. Leider fehlen die Angaben über das Alter der Blüten. Es ist sehr wohl denkbar, daß die Kontraktilität bis zu einem Maximum ansteigt, um dann abzufallen. Darauf hat übrigens bereits Pfeffer aufmerksam gemacht.

Es möge hier hervorgehoben werden, daß auch andere „Reizmittel" die Bewegung auslösen: hohe Temperaturen, Elektrizität, Chloroform, Essigsäure, Jodjodkalium. Wenn Goebel (5, S. 348) gerade diese von Juel gefundenen Stoffe als Paradigmata für die Zwecklosigkeit hervorhebt, so hat er nicht recht. Alle diese Körper töten das Plasma oder schädigen es zum mindesten. Da wir diese Bewegungen als eine Art Wundreiz auffassen, so kann uns ein solcher in diesem Falle nicht überraschen. Abgesehen davon wird bei einem Mechanismus, der darauf beruht, daß sich der Protoplast kontrahiert, jede Schädigung sich ganz genau so auswirken.

In seinen Entfaltungsbewegungen hat Goebel (S. 348 u. s. f.) auf diese Dinge hingewiesen, doch gehören die Disputationen nicht an diese Stelle, weil sie über zweckmäßige Einrichtungen handeln, die uns hier ferner liegen. Seinen Standpunkt faßt Goebel folgendermaßen zusammen: „Ebensowenig wie die Reizbarkeit eine Anpassung an die Einwirkung eines dieser Reizmittel ist" (gemeint sind die obigen Schädigungen des Protoplasten der Sinnesorgane), „braucht sie auch als Anpassung an die Fremdbestäubung entstanden

zu sein — wohl aber wird (wie in anderen Fällen) dabei der Entfaltungsmechanismus anderweitig ausgenutzt". Wir möchten das aber nicht für eine Ausnutzung des Entfaltungsmechanismus halten, sondern für eine solche des Wundreizes. Wir möchten dabei aber GOEBEL an sein Wort „Ausnutzung" erinnern. Da hat sich doch wieder einmal der verpönte Zweck hineingeschlichen. Man darf nie vergessen, daß in der Natur der Zweck nie in dem Sinne von uns vorhanden ist, sondern daß das nur eine Art von Betrachtung unsererseits ist. Die Entstehung hat nie mit der Funktion etwas zu tun, sie kommt aus anderen inneren meist physiologischen und phylogenetischen Ursachen. Die Selektion löst das Funktionsgemäße heraus. Wenn wir uns dabei des Wortes Zweck im übertragenen Sinne zur Erleichterung des Ausdruckes bedienen, so ist das gar nicht so sehr gefährlich.

In der Beobachtung von GOEBEL über das Ausbleiben einer Reizleitung beim vorsichtigen Reizen der Antheren mit dem Brennglase sehen wir eine Bestätigung unserer Versuche. Doch möchten wir auch hier darauf hinweisen, daß eine Schädigung und ein Reiz sich in diesen Fällen nur graduell unterscheiden lassen. Das eine Mal ist der Wundreiz von einer irreversiblen, das andere Mal von einer reversiblen Reaktion begleitet.

Die Behandlung der *Berberis*-Filamente bei JOST-BENECKE (3) bringt wenig Neues. Es möge vielleicht die Kennzeichnung als Nastie und die Übereinstimmung mit *Mimosa* hinsichtlich Reizbarkeit und Reizleitung hervorgehoben werden.

Wir möchten nun eine Reihe von eigenen Untersuchungen anführen.

Eigene Untersuchungen

Zunächst seien einige Beobachtungen an dem intakten Sinnesepithel bei Reizen mit dem oberflächlichen Beleuchten beim Mikroskopieren ausgeführt.

Es wurde ein Staubgefäß sehr vorsichtig aus einer Blüte herausgenommen. Man kann das nach einiger Übung so machen, daß es nicht einmal eine Reizbewegung ausführt. Man packt es zu diesem Zwecke mit einer sehr spitzen Pinzette an den Antheren. Die Verbindung mit dem Grunde des Griffes löst man mit einer haarscharf geschliffenen Lanzettnadel. Die Blüte wird vorher von ihrer Blütenhülle dadurch befreit, daß man sie in eine Klemmpinzette, die an einem Stativ befestigt ist, einfügt und nun ohne die

Oberseite der Antheren zu berühren und die Antheren zu biegen oder zu ziehen ein Blättchen nach dem anderen abnimmt.

Es ist sehr leicht, diese Anthere auf einem breiten Objektträger innerhalb eines feuchten Pappringes so zu legen, daß weder ein Zug noch ein Druck oder Stoß ausgeübt wird. Die nach oben gelegene Sinnesepithelseite kann man nunmehr von oben schwach beleuchtend einer Beobachtung unterziehen. Man sieht die Wölbung der Zellen und sieht ihren Protoplasten die ganze Zelle lückenlos ausfüllen. Mit Hilfe einer Art Mikromanipulator, wie er (17) beschrieben wurde, kann nun eine einzelne Papille gereizt werden. Deutlich ist auf die leichte Berührung mit einem Menschenhaar die Plasmakontraktion zu sehen. Die Papillen der unempfindlichen Stellen reagieren nicht auf so schwache Reize. Auf stärkeren Druck erfolgt auch hier wie überall Wundreiz.

Wendet man sehr vorsichtig angefertigte Längsschnitte durch einen Staubfaden an, so kann man das Verfahren auch mit durchfallendem Lichte ausführen. Das Anfertigen solcher Längsschnitte, die das Sinnesepithel nicht im geringsten berührt oder gar verletzt haben, ist schwierig. Bei oftmaligen Versuchen gelangte ich dadurch zum Ziele, daß ich das Messer, die Schneide nach oben, in ein Stativ einklemmte. Ein wie oben beschrieben herausgenommenes Filament wurde unten sehr vorsichtig mit einer Pinzette angefaßt, deren feine Spitze mit Gummi überzogen war. Ein Reiz auf das ganze Filament wird natürlich ausgelöst. Man schält nunmehr die Hinterfläche des Haares ab. Legt man das Präparat auf Wasser, so kann man alles im durchfallenden Lichte beobachten. Objektive mit Korrektion ohne Deckglas sind dabei unbedingt nötig.

Der Protoplast des Sinnesepithels erholt sich beim Liegen und füllt die Zelle wieder prall. Bei Reiz kontrahiert er sich und entläßt seinen Inhalt. Nach Ruhe füllt er sich wieder. Den Reiz konnte ich ein paarmal wiederholen. Man kann die Versuche auch unter Zuhilfenahme von Vitalfärbungen ausführen. Hierzu legt man die ebenso erhaltenen Hälften nicht auf Wasser, sondern auf ganz verdünnte Lösungen von Neutralrot in destilliertem Wasser. Der Lösung gibt man sehr vorsichtig einige Tropfen kalkhaltiges Wasser zu, bis sie gerade den Farbumschlag zeigt. Nach einiger Ruhe ist das Sinnesepithel sehr schön vital gefärbt. Die Farblösung wird ganz vorsichtig entfernt und durch Wasser ersetzt. Reizt man nun das Sinnesepithel, so sieht man in ihm und (falls man Glück hat) auch in dem Gewebe darunter die Lösung aus dem Vakuoleninhalt austreten.

Sehr wertvoll ist folgender Versuch: Die Sinnesepidermis läßt sich im Ruhezustand vital färben, doch nicht unmittelbar nach dem Reize und stattgehabter Kontraktion. Erst wenn der Ruhezustand wieder erreicht ist, gelingt eine Vitalfärbung. Es ist das ein Zeichen für die Permeabilitätsänderung während der Reaktion.

Der Schilderung des Sinnesepithels von HABERLANDT möchten wir noch folgendes zufügen: Unter ihrer Kutikula befindet sich keine Zellulose. Wir konnten weder eine Doppelbrechung noch eine Chlorzinkjodreaktion erhalten. Das ist vorzüglich geeignet, eine leichte Verbiegung beim Berühren und ein Verschieben der Kutikula hervorzurufen, was ein Anzwicken der Fühlgänge erleichtert.

Wollen wir uns hiernach ein Bild von der ersten Etappe des Reizes, der vom Epithel ausgeht, machen, so kommen wir unter Zuhilfenahme der Beobachtung der Literatur zu folgendem Bilde:

Der Protoplast der Sinneszellen ist durch Turgor gespannt. Der Turgor macht sich vor allem dadurch geltend, daß die Außenseite gespannt wird. Die Papillen sind höher und etwas breiter. Wenn eine Verletzung oder auch nur ein Anstreifen erfolgt, so wird der Protoplast besonders am Gelenk dieser Außenwand mit den Radialwänden der Zelle oder gar an den Fühltüpfeln gereizt. Der mächtige Protoplast unterliegt einem Wundreize. Wie wir das bei BÜNNING gesehen haben, wird das Plasma koaguliert. Hierdurch wird die ganze Zelle entspannt und muß sich besonders im Protoplasten zusammenziehen. Der Protoplast kann sich von der Außenwand der Zelle und radialen Querwand leicht loslösen. Nicht so ist das bei der radialen Längswand und Innenwand. Die Plasmodesmen verhindern das. An ihnen wird sich ein Zug geltend machen. Dieser pflanzt sich in die nächste Zelle des Epithels und des Bewegungsgewebes fort. Wenn man auf das Haar einen Zug ausübt, dann werden die Zellen des Bewegungsgewebes genau so gereizt wie durch das Kontrahieren des Protoplasten des Sinnesepithels.

Die Stärke des Sinnesepithels ist eine Sparstärke. Durch sie kann eine Verwundung ebenso gleich unschädlich gemacht, wie der Turgor auf einer gewissen Höhe gehalten werden. Wir dürfen nämlich nicht vergessen, daß sich die Wände allmählich überdehnen und dann muß eine Turgorsenkung eintreten. Die Erhöhung eines osmotischen Druckes muß den Turgor wiederherstellen. Wir gehen nun weiter zur

Anatomie des Bewegungsgewebes

Zu diesem Zwecke führten wir zunächst Querschnittreihen durch die Stamina aus. Da es von Anfang an auf die Art der Membranen abgesehen war, so hellten wir schonend in Eau de Javelle auf und untersuchten in Jodjodkali, Jodsalzsäure und Chlorzinkjod.

Beim Besichtigen der Schnitte durch den Grund des Staubfadens erkennt man die stark amyloidische Natur der gesamten Wände der isodiametrischen Zellen. Auf der Innenseite etwa mit Beginn des Sinnesepithels beginnen die Wände die Natur von Zellulose anzunehmen. Alle Zellen mit Ausnahme der Nachbarschaft des Gefäßbündels führen reichlich Stärke. Ihre Menge schwankt je nach dem Alter des Fadens. Je jünger er ist, desto mehr ist vorhanden.

Sehr bald verschwindet das Amyloid auf der Innenseite. Nur ein Keil, genau von außen gegen das Bündel vordringend, wird von der Jodbläuung erfaßt. Wir haben das Bild auf dem Querschnitte auf Abb. 6 festgehalten. Die Wandungen machen in der Vorderzone den Eindruck eines Collenchyms. Es sieht so aus, als ob Zellen mit Zellulosemembranen in eine Gallerte eingebettet wären. Das Bild erinnert stark an *Centaurea* oder *Mimosa*. Auf der Oberseite findet sich Stärke, da, wo der Amyloidzustand der Wände anfängt. Kommt man noch weiter hinauf, so erhält man das Bild von weiter unten. Ganz oben ist alles wieder amyloidisch.

Führt man Längsschnitte, so sind diese eigenlich noch instruktiver. Wir haben einen Medianschnitt wiedergegeben. Deutlich erkennt man die „Linse" von Bewegungsgewebe unterhalb des Sinnesepithels. Die Zellen sind völlig von dem Bau des homologen Gewebes von *Centaurea*. Die Wände, welche die Zellen an ihren kleinsten, in der Richtung des Querschnittes gelegenen Berührungsflächen besitzen, sind dünn, aber aus reiner Zellulose gebildet. Es findet ein lückenloser Zusammenhalt hier statt. Dagegen sind die Längswände nicht einheitlich. Auf eine Innenwand aus Zellulose folgt eine aus quellbarer Substanz. Die Interzellularen sind sehr schmal. Es gelingt sehr leicht, das Gewebe durch Druck in Längsreihen von Zellen zu zerlegen. Kennzeichnenderweise ist die Interferenzfarbe in den Zelluloseschichten mit dem Berek-Kompensator gemessen 24—36 Grade; in der Gallerteschicht gibt es keine Interferenzfarbe. Die Amyloidwände haben unter gleichen Bedingungen 25.5—34.3 Grade. Die Skala wird folgendermaßen er-

halten: Ein gleichmäßiger Schnitt wird zwischen gekreuzten Nicols unter Zuhilfenahme eines Gipsblättchens rotviolett I. Ordnung beobachtet, welches unter dem Objektivträger in richtiger Orientierung angebracht ist. In dem Spalt des Polarisationsmikroskops steckt der BEREK-Kompensator. Wenn dieser auf 30 Grad steht, hat er seine Ruhelage. Je größer die Abweichung nach beiden Seiten ist, d. h. um je mehr Grade man den Apparat verdrehen muß, desto größer ist die Doppelbrechung.

Auf dem Längsschnitte liegt die größte Dehnbarkeit und auch der geringste Widerstand gegen durchgehendes Licht und die Lage der Senkrechten auf den Tüpfeln in der Längsrichtung. Untersucht man einen Schnitt in Chlorzinkjodlösung über einem Nicol allein als Analysator, so ist beim Zusammenfallen von Polarisationsebene und Längsrichtung der Zelle die Violettfärbung verschwunden, am stärksten ist dieser Ton in der gekreuzten Stellung. Wir möchten bemerken, daß man homologe Dinge auch an Querschnitten sieht, aber nur in der Zellulosemembran des Bewegungsgewebes. Es kann somit gar kein Zweifel sein, daß diese Linse völlig nach dem Bauprinzip des Bewegungsgewebes von *Centaurea* gebildet ist. Sie ist aber nur auf der e i n e n Innenseite.

Am Übergang in das Amyloidgewebe innen und außen finden wir Stärke, wie diese auch das Sinnesepithel besonders auszeichnet.

Nebenbei bemerkt, ist das Ablösungsgewebe am Fuße des Haares durch das auch sonst häufige Zusammenfallen der Intercellularsubstanz in der Abtrennungsfläche ausgezeichnet. Man kann somit von einer Kittfläche oder Bruchfläche reden.

Am Gelenk unten sind die Zellen isodiametrisch, die anderen Amyloidzellen dagegen in der Längsrichtung gestreckt. — Wir wollen nun eine Reihe von

Versuchen mit den Staubgefäßen

ausführen. Zunächst arbeiteten wir immer nach Entfernung der Blütenhüllen. Wenn man wartet, kann man die Staubgefäße oftmals reizen und den Reiz wieder ausgleichen lassen. Das Entfernen der Hülle geht ohne Bewegung der Stamina. Wir konnten zunächst in vielen Versuchen konstatieren, daß keine Reizleitung von einem Stamen zum anderen sich vorfindet. Auf der Abb. 6 ist das Bild einer solchen hüllenlosen Blüte im gereizten und Ruhezustand wiedergegeben.

Benetzung

Wenn man eine solche Blüte mit Wasser benetzt, so schlägt sie nicht. Es gilt also auch hier die Regel von den Ranken, daß eine ***rauhe*** Fläche nötig ist. Nach einiger Zeit aber beginnt sich die Blüte langsam zu schließen. Das hat aber mit einer Reizbewegung nichts zu tun. Das Annähern ist niemals völlig, zudem wird die Bewegung nach langem Liegen in Wasser wieder rückgängig. Daß die Bewegung bei Wasseraufnahme nichts mit der Reizbewegung zu tun hat, ist dadurch am besten zu zeigen, daß auch nach diesem teilweisen Schlusse ein Berühren des Epithels momentan wirksam ist.

Es handelt sich um die Wasseraufnahme des Außengewebes, das eine hohe Saugkraft entfaltet, welche im Luftzustande nicht gesättigt ist. Beim Liegen in Wasser hat es die Gelegenheit, langsam sich mit Wasser zu sättigen. Die nun erfolgende Änderung der Gewebespannung hat die langsame Biegung zur Folge. Wenn man einen Längsschnitt durch das Filament in Wasser legt, so krümmt er sich ebenfalls sehr stark nach innen. Das Gewebe ist durch das Schneiden meist stark gereizt. Es sind das Vorgänge, welche nicht unmittelbar mit dem Berührungsreize etwas zu tun haben, wohl aber die Fähigkeiten des Gewebes anzeigen.

Ist die Lamelle dünn, so legt sich die Hinterseite beim Eintragen in Wasser in Wellen. Verletzt man nun die Papillenseite, so erfolgt ein starkes Einrollen. Sobald man in Glycerin überträgt, so biegt sich die Lamelle gerade.

Legt man eine unverletzte Lamelle auf den Objektträger und gibt ein Deckglas darauf, so biegt sie sich auf Wasserzugabe nach innen. Durch Glycerin erfolgt in diesem gereizten Zustande ein besonders kräftiger Wasserentzug auf der Unterseite des Filamentes.

Die Membranen der Hinterseite bieten dem Wasser aufnehmenden Protoplasten wenig Widerstand. Er kann auch bei gleichem osmotischen Drucke des Inhaltes noch eine Saugkraft entfalten, wo sie den von Zellulosemembranen umschlossenen vorderen Protoplasten keine solche Wirkung zu entfalten erlaubt. Solange das Gewebe im Verbande ist, halten sich die Zellen die Wage. Sobald Wasser im Überschuß vorhanden ist und sich die Zellen nicht gegenseitig auf osmotischem Wege das Wasser entziehen, kann sich die Differenz der Saugkraft auswirken.

Ganz anders ist das Bild, wenn das Plasmolysieren am intakten ungereizten Stamen erfolgt. Wir verweisen auf Abb. 7 oben. Das

gewässerte Staubgefäß hatte sich fast gerade gestreckt. Es war also die Hinterseite nicht stärker gespannt als die Vorderseite. Wir müssen bedenken, daß das Staubgefäß am Stengel vielleicht etwas nach innen gebogen gewesen sein kann. Das Staubgefäß wäre, wie eine Kontrolle gleicher Behandlung zeigte, reizbar gewesen. Überführt man nun in Glycerin, so biegt sich das Staubgefäß ein, wie die Abbildung zeigt. Der Versuch lehrt, daß auch das Innengewebe stark Wasser anzieht und im Gewebeverband einer Deformation durch die Hinterseite energischen Widerstand entgegensetzt. Wenn alle Zellen entspannt sind, dann ist die Hinterseite länger als die Vorderseite, dann herrscht Reizlage.

Läßt man ein Stück sehr lange in Wasser liegen, so biegen sich im Gegenteil die Filamente viel mehr nach außen als bei Ruhelage in Luft. Wir verweisen auf Abb. 8, Bild A. Wenn man vorsichtig die Zellen in heißem Wasser tötet, bekommt man zunächst die Ruhelage und hierauf stirbt der Faden ab, Abb. 8, Bild B. Man sieht wieder die größere Spannung der Membranen auf der Unterseite des Stamens. Der Mechanismus beruht also auf einer Spannung der Zellen auf der Innenseite. Sind die Zellen ungereizt, so sind die Zellulose-Membranen gespannt. Die weiche Intercellularsubstanz erleichtert das Aneinandervorbeigleiten. Durch die Spannung der Zellen wird die weichere Unterseite nach hinten gebogen. Die Saugkraft ist hinten größer, vorne der Turgor.

Werden die Zellen gereizt, so kontrahieren sie sich. Dadurch wird der Turgor vermindert und die Zellen hinten kommen in die ihnen zusagende Lage. Daneben zieht die Zellulosemembran sich zusammen und wirkt aktiv durch Auslösen der Spannungen ihrer eigenen Membran.

Wenn wir die Überdehnbarkeit der Membranen bedenken, so müssen wir

Ermüdungserscheinungen

beobachten können. Um dem Staubgefäß möglichst gleichartige Bedingungen zu geben und es isoliert möglichst lange am Leben zu erhalten, wählten wir eine Achse, welche nur mehr ein einziges Stamen führte und so unter Wasser befestigt war, daß dieses Staubgefäß völlige Bewegungsfreiheit besaß. Die Versuche sind auf Abb. 7 festgehalten. Das Wässern war ausgiebig lange fortgesetzt gewesen, um einen völligen Ausgleich der Gewebe zu erzielen. Der Anfang ist durch das Bild „in Wasser also nach 1. Reiz" (respektive der schwachen Anfangseinkrümmung) dargestellt. Auf den zweiten

Reiz, der somit untergetaucht stattfand, erfolgte eine prompte Reaktion. Allerdings legte sich das Stamen nicht an die Narbe. Die Bewegung glich sich unter Wasser völlig wieder aus, ebenso eine dritte Reizung. Bereits beim vierten Reize war die Krümmung nicht mehr so gut wie am Anfang. Die Zeichnung ist etwas schräg aufgenommen, so daß es etwas undeutlicher zur Geltung gelangt. Die Krümmung glich sich wie gewohnt wieder aus. Wenn nunmehr nochmals (also das fünfte Mal) gereizt wurde, verlief alles ergebnislos. Es mußte eine Überreizung eingetreten sein. Das Organ war unempfindlich geworden. Ob das nun eine Folge von Überdehnung oder geringerer Reizfähigkeit war, das müssen wir noch offen lassen. Um eine Überdehnung nachzuweisen, verfuhren wir anders. Die Darstellungen hierzu sind auf Abb. 8. Bild 1 stellt einen Fruchtknoten mit zwei Stamina unter Wasser dar, nachdem sich die erste Einkrümmung, der erste „Reiz" ausgeglichen hat. Wir plasmolysieren und erhalten die Ruhelage der Membranen. 2. Ein zu langes Liegen in Glycerin vermieden wir selbstverständlich, um ein Absterben der Protoplasten zu verhindern. Geben wir nun in Wasser zurück, so sehen wir eine viel stärkere Zurückkrümmung als vorher. Die Zellen auf der Oberseite sind infolge des Kontrahierens ihrer Protoplasten besonders durchlässig gewesen und haben reichlich Glycerin eingelassen. Wenn sie nun ins Wasser kommen, so ist ihr osmotischer Druck stärker als vordem. Sie nehmen daher das Wasser gieriger auf. Ihre Membranen werden stark überdehnt, das gilt für die Außen- und Innenseite. Ein längeres Liegen in Wasser hatte hier keinen Ausgleich zur Folge (3).

Daher kann beim Zurückbringen in Glycerin nicht mehr die Ruhelage erreicht werden. Das Bild 4 unterscheidet sich kaum von 1. Nehmen wir dies Stück wieder aus dem Glycerin und geben es in Wasser, so biegt sich das Stamen noch stärker (5). Ein sehr langes Liegen in Wasser hat hier einen gewissen Ausgleich zur Folge (6). Die Bilder in dem plasmolysierten Zustande (also 2 und 4) sind ein Beweis für die Überdehnbarkeit der Membranen.

Anläßlich seiner elektrophysiologischen Versuche hat Stern (16a) ebenfalls solche „Ermüdungserscheinungen" bei wiederholter Reizung beobachtet.

Die Arbeit enthält daneben weitere interessante Ergebnisse. Eine Reizleitung findet nicht statt, „die Reaktion ist abhängig von der Stärke der Erregung im reagierenden Gelenk selbst".

Die „welken Blüten reagieren viel schlechter als voll turgescente und erholen sich auch viel langsamer". „In älteren Blüten fehlt den Staubblättern ebenfalls die Fähigkeit, sich schnell und häufig zurückzukrümmen und auch ihre Reizbarkeit ist oft stark herabgesetzt."

Dagegen kann ich nicht die Richtigkeit folgenden Satzes für die Berührungsreize bestätigen: „Dies ist übrigens auch der Fall bei Blüten, deren Staubgefäße durch Amputation von Kelch- und Kronenblättern usw. die Reizbarkeit verloren haben". Auf meine Berührungsreize haben diese sehr gut reagiert. Es scheint also auch hier wie bei den Cynareen ein Unterschied zwischen Berührungsreiz und elektrischem Reiz da zu sein. Die gelähmten Staubgefäße sind in der Ruhelage verharrend, nicht in der Reizlage. Das gleicht wieder den plasmolysierten Cynareen, die ja auch turgescente Zellen besitzen, aber nicht mehr die Flüssigkeit aus diesen abgeben und die Reize leiten. Ob so starke Reize die Plasmodesmen vernichten oder besonders lähmen, das möge dahingestellt bleiben.

Sehr wertvoll und unsere Versuche bei den Cynareen bestätigend ist das Ausbleiben der „Alles- und Nichts-Reaktion". Auch das *Berberis*-Staubblatt erreicht bei schwacher Reizung oft nicht den Griffel, während dasselbe Staubblatt bei starker Reizung mit Wucht gegen den Griffel prallt.

Ob die Zuckungsbewegungen der Blumenblätter bei starker Reizung nicht durch eine Schädigung bedingt sind, sei dahingestellt.

Interessant ist die Möglichkeit, die *Berberis*-Staubblätter nur dann durch elektrische Ströme zu reizen, wenn die Korolle vorhanden ist.

„Es ist möglich, daß die Verletzung der Kutikula und des Gewebes die Ursache sein kann. Bei unverletzter Kutikula ist der Unterschied der Wirksamkeit größer als bei verletzter. Bei gleicher Stromstärke im primären Kreise sind Öffnungsschläge wirksamer als Schließungsschläge. Beim Öffnungsschlag geht eine größere Elektrizitätsmenge durch die Blüten als beim Schließungsschlag. Bei unverletzter Kutikula ist der Unterschied der durchgehenden Elektrizität größer als bei verletzter". Ob diese Erscheinung auf das Verhalten der ihrer Korollen beraubten Organe von Einfluß sind, möge dahingestellt bleiben.

Ich hatte bei den Cynareen auch mit frei präparierten Staubfadenröhren eine Unmöglichkeit der Reizung auf elektrischem Wege gefunden. Ob meinerseits dabei mit den mir zur Verfügung

stehenden einfachen Mitteln ein Fehler unterlaufen ist, kann ich nicht beurteilen. Doch scheinen die ähnlichen Befunde von Stern bei den *Berberis*-Blüten dafür zu sprechen, daß auch in diesem Falle die elektrischen Reize nicht völlig mit den Berührungsreizen gleichgestellt werden können.

Versuche mit Abtrennen des Bewegungsgewebes bis auf den Ansatz

Daß bei dem Zustandekommen der Bewegung das Innengewebe aber nicht nur als Schloß wirkt, sondern auch aktiv zusammenzieht, dafür dienen folgende Versuche. Schält man von oben herein mit einem sehr scharfen Messer (also ohne die Gewebe zu stark zu zerquetschen) eine Lamelle des Bewegungsgewebes innen ab, läßt aber den Zusammenhang noch bestehen, so sieht man das Filament sich mit seiner unteren Hälfte wohl nach innen krümmen, aber das erfolgt lange nicht in dem Maße wie beim Zusammenhange. Dagegen richtet sich die Lamelle steil nach oben und schlägt bis an den Fruchtknoten, was sie sonst nicht tut.

Überläßt man nun den Schnitt lange Zeit im Wasser sich selbst, so legt sich die Innenlamelle auf das Filament und es kehrt alles fast in die Ruhelage zurück.

Eine kurze Übertragung in Glycerin läßt von neuem ein Einkrümmen erfolgen. Entnimmt man nach kurzer Zeit wirkender Plasmolyse, so bleibt das Filament unten so, wie es war. Dagegen krümmt sich die Innenlamelle stark auf und schlägt durch Glycerin-Überdruck gespannt stark über die „Ruhelage" hinaus.

Fassen wir also unsere Ansicht von der Bewegung von *Berberis* zusammen, so können wir sagen:

Zusammenfassung

Wenn der Staubfaden in der reizbaren Lage ist, sind die Zellen des Bewegungsgewebes auf der Oberseite durch Turgescenz gespannt. Dadurch werden die Rückseiten des Fadens leicht zurückgehalten. Die Weichheit und Biegbarkeit ihrer Membranen erleichtern diesen Vorgang. Die Spannung dieser Rückengewebe geht nach innen, aber auch ihre Ausdehnung ist nur gering. Das Sinnesepithel ist ebenfalls in seinen Zellen voll turgescent.

Wird nun das Sinnesepithel durch Berührung gereizt, so kollabieren die Protoplasten. Es erfolgt hierbei ein Zug auf die Plasmodesmen des Bewegungsgewebes. Auch dessen Protoplasten kolla-

bieren. Die elastisch gespannten Membranen kontrahieren sich. Als Folge davon werden die Wände der nächsten Zellen nach oben und unten ebenfalls gezogen, da ja eine solide Verbindung auf diesen Querwänden besteht. Auf diesen Zug reagieren diese in gleichem Sinne, wie ja auch eine Reizung des Fadens unter Umgehung des Sinnesepithels durch Zug leicht erzielt werden kann. Die anderen in gleicher Höhe liegenden Zellen werden gleichfalls im Bewegungsgewebe durch den Zug am Protoplasten durch die Plasmodesmen gereizt. Hierdurch erschlafft und kontrahiert das ganze Bewegungsgewebe. Außer diesem aktiven Verkürzen der Innenseite macht sich auch noch die aktive Spannung der Rückenseite geltend, welche den Faden nach innen biegt.

Die Stärke im Sinnesepithel und am Bewegungsgewebe dürfte als Sparstärke aufzufassen sein, welche den osmotischen Druck auf einer bestimmten Höhe hält. Wir möchten nur daran erinnern, daß dieser von der Temperatur abhängig ist, und zwar in viel höherem Maße als die Dehnbarkeit der Membranen. Zudem muß der osmotische Druck zum Ausgleich für die Überdehnungserscheinungen reguliert werden. Das Material hierfür ist in der Sparstärke deponiert. Außerdem besitzen die Protoplasten solch reizbarer Gewebe eine starke Atmung.

Die bei der Kontraktion des Bewegungsgewebes ausgestoßene Zellflüssigkeit wird von den Interzellularen aufgenommen. Ob nicht daneben ein Einquellen stattfindet und Wasser durch Entquellen wieder in den Protoplasten gebracht wird, das könnte vielleicht diskutabel sein.

Dionaea

Entgegnung auf Guttenberg

Im Anschluß an diese lebendigen Bewegungsgewebe möchte ich kurz auf eine Erwiderung einer Kritik an der Guttenbergschen *Dionaea*-Arbeit (17) eingehen.

Ich war zu dem Schlusse gekommen: „Das durch das gespannte Schloß an seiner Ausdehnung verhinderte Schwellgewebe dehnt eine innere, nachgiebige Epidermis und biegt sich nach außen um. Die Emergenzen spreizen. Infolge des Reizes entspannt sich das Schloß über dem Mittelnerven; der Widerstand in dieser Richtung fällt aus und das Schwellgewebe stellt das Gleichgewicht in seinen *ungleichmäßig* gedehnten Wänden her. Da das Schwellgewebe keinen Widerstand in den amyloidischen Membranen findet, klappt das Blatt

zusammen. Daher wirkt eine Verletzung der Innenseite des Mittelnervs bei reizunempfindlichen, aber doch noch turgescenten Blättern als Erreger des Verschlusses."

Will ich meine Meinung etwas mehr präzisieren, so meinte ich, daß nicht der Widerstand allein in den beiderseitigen Epidermen das treibende Agens sei, sondern eine Gewebespannung im Bewegungsgewebe. Auf das Wort ungleichmäßig, das ich jetzt unterstrichen habe, ist Guttenberg gar nicht eingegangen. Ich möchte nur ganz kurz darauf hinweisen, daß der ganze Blattbau mit den Entfaltungsgelenken anderer Blätter manche Ähnlichkeit besitzt. Daß tatsächlich solche Spannungen im Blatt und Widerstände im Gelenk zu überwinden sind, das zeigt die Angabe von Munk, daß sich isolierte Spreitenhälften stärker krümmen als am ganzen Blatte. Besonders sei auf das Einrollen von Streifen im Wasser hingewiesen.

Wir wollen nun einmal die Einwände von Guttenberg vorbringen und unsere Entgegnung in Klammern dahintersetzen.

„Mit mir ist Ziegenspeck der Ansicht, daß die Bewegung nur durch Expansion gewisser Gewebe erzeugt werden kann. Ich habe als Schwellgewebe die schlauchförmigen Zellen betrachtet, die das Innere der ganzen Spreite durchziehen und habe nachzuweisen versucht, daß die Innenepidermis nur wenig dehnsam ist, während aus den Versuchen früherer Autoren klar hervorgeht, daß die äußere Epidermis plastisch oder elastisch dehnsam ist und nach der Dehnung die bald erreichte Länge beibehält; das ist bei plastischer Dehnung ohne weiteres, bei elastischer Dehnung durch nachträgliches Wachstum leicht verständlich. Diese verschiedene Dehnbarkeit der Epidermen muß bei einer Expansion des Schwellgewebes zum Verschluß des Blattes führen."

„Die Deutung Ziegenspecks hat zweifellos den Vorzug, daß die Annahme eines Turgescenzverlustes als Ursache einer raschen Bewegung plausibler ist als die einer Turgorerhöhung. Es liegen indessen zahlreiche Tatsachen vor, die mir seiner Deutung zu widersprechen scheinen; in der von ihm vorgebrachten Form scheint sie mir schon an sich nicht möglich zu sein."

(Obwohl meine Deutung ja das Schwellgewebe als den weniger wichtigen Teil betrachtet, beginnt Guttenberg gerade mit diesem.)

„Für die Beurteilung der Dehnbarkeit und Elastizität" (der beiden Epidermen) „sind besonders zwei Versuche wichtig. Erstens die Markierungsversuche, die die Veränderung des Querdurch-

messers der Blattspreite an der Unter- und Oberseite vor und nach der Reizung erkennen lassen. Für die Unterseite herrscht volle Übereinstimmung darin, daß sie nach der Reizung verlängert und daß diese Verlängerung der unteren Epidermis bald, aber nicht sofort irreversibel, also durch Wachstum fixiert wird." (Woher weiß GUTTENBERG, daß das ein Wachstum ist? Kann das nicht gerade so gut eine Überdehnung sein, die sich nach langer Dauer festlegt? Ich möchte gerade in diesem Umstande eine gewisse Elastizität der Wandung erblicken. Gegen die Verlängerung habe ich gar nichts einzuwenden. Ich suche ja den Grund dieser Bewegung in den ungleichmäßig gedehnten Wänden des Schwellgewebes. Wenn die Innenepidermis einen Widerstand gegen das Verändern bietet, dann kann sich die Spannung nicht auswirken. Sie will das Innengewebe zusammendrücken. Wenn innen der Widerstand fällt, dann kommt die an sich schon vorhandene Spannung zum Ausgleich, dann erst kann die äußere Epidermis gedehnt werden. Der Umstand, daß die äußere Epidermis weniger dehnbar ist, ist ja gar kein Grund für die ungleichmäßige Spannung im Gewebe. Ich muß gestehen, der Gedanke ist von mir leider etwas zu kurz ausgeführt worden.)

GUTTENBERG führt nun gegen mich die Zeichnung eines Ausnahmefalles durch KNY in seinen Tafeln an. (Es wäre einmal wertvoll, den Wechsel der Gestaltung beim Entfalten zu beobachten.)

Wir können hier GOEBEL, Entfaltungsbewegungen (p. 413) zitieren: „Auch hier zeigt sich deutlich, daß die seismonastische Reizung eine Ausnutzung der Entfaltungsbewegung darstellt. Die beiden Blatthälften liegen im Knospenstadium aufeinander, wie das ja auch sonst vorkommt." „Sie entfernen sich voneinander bei der Entfaltung, aber nicht durch stärkeres Wachstum der Oberseite, sondern durch stärkere Turgordehnung der letzteren. Deren Plasmolyse führt also eine Rückkehr zum Knospenstadium herbei. Ebenso wie in einer Blüte mit analogen Eigenschaften ist also die Entfaltung des *Dionaea*-Blattes eine labile oder reizbare . . ." GOEBEL kommt nun auf die Wirkung der Plasmolytica gegenüber dem turgescenten Parenchym der Blattoberseite zu sprechen. Mit mir ist er also einig, daß das Parenchym der Blattoberseite viel zu sagen hat. Es braucht bei dem Schloßgewebe gar kein höherer osmotischer Druck zu sein. Es kann meiner Meinung nach das leichte Nachgeben der Wände gegen den Druck des Protoplasten bei gleichem Druck des Inhaltes eine höhere Saugkraft entfalten. Wenn solche Zellen nur so eingeschlossen sind, daß sie nicht aus-

weichen können, dann kann der Widerstand gegen ein anderes Gewebe auch auf den Protoplasten selbst liegen. Die Wand spielt nur insofern eine Rolle, als die Protoplasten nicht ausweichen können.

„Es ist nicht zu verwundern, daß die *Dionaea*-Blätter auch sich schließen, wenn in trockener Luft die Glasglocken, mit denen sie bedeckt waren, entfernt werden. In feuchter Luft gehaltene Pflanzen werden mehr Wasserdampf verlieren beim Übergang in trockene Luft, als solche, die von vornherein in trockener Luft waren." Soll da auch eine plötzliche Wasseraufnahme die Ursache sein?

Leider finde ich keine Angaben über die Art der Krümmung während der Entfaltung. Es wäre sehr leicht möglich, daß die Blätter zunächst konvex und später plan oder konkav würden. Es ist das ein Zeichen, daß die Gewebespannung in der Spreite außer dem Medianus wenig Bedeutung hat. Der Grund zur Bewegung liegt vielmehr in der Zone um den Medianus im Schloßgewebe. Die Gestalt ist sowohl durch die Gewebespannung im Blatte, wie (wenn auch weniger) in dem Widerstande der Epidermen begründet.

Den Einwand gegen meine Deutung des Ansteigens eines Turgors während der Verdauung, daß er nicht bewiesen sei, muß ich gelten lassen. (Aber ich kann mir schwer vorstellen, wie man sich ein epinastisches Wachsen der Blattoberseite ohne Turgorsteigerung vorstellen kann. Mit dem Wachsen geht man oft sehr leichtsinnig um. Es ist das immer eine Vergrößerung einer Seite. Das kann aber geradeso durch bleibende Überdehnung entstanden sein. — Diese Einwände Guttenbergs können mich gar nicht treffen.)

Guttenberg geht nun weiter und greift meine Schlüsse aus dem Chemismus auf die physikalischen Eigenschaften des Amyloides an. Zunächst möchte ich Guttenberg einmal fragen, ob er denn ganz genau weiß, daß die Jodreaktion solcher Körper durch einen Chemismus bedingt ist. Ich möchte das nämlich gar nicht bejahen. Es handelt sich um einen physikalisch-chemischen Zustand, der das Jod in einer bestimmten Dispersion löst. Die Herabsetzung der Doppelbrechung spricht beim Amyloid auch für die weite Entfernung der Micellarverbände. Es ist noch gar nicht einmal ausgemacht, daß das Amyloid immer so grundverschieden von der Cellulose in chemischer Hinsicht (d. h. im Molekularaufbau) sein muß. Sicher aber ist es das in dem Micellaraufbau. Dieser ist aber meiner Ansicht nach wesentlich für die physikalischen Eigenschaften und für die Aufnahme von Farbstoffen und Körpern in bestimmten Dispersionsgraden.

(Hinsichtlich der Eigenschaften der Ascus-Ringe kann ich insofern dienen, als ich ziemlich viel beobachtet habe. Ich bitte einmal über die Beobachtungen in meiner Ascus-Arbeit [Mez, Archiv XIII, 1926] nachzulesen.) Zur Illustration seien aber folgende Sätze aus GUTTENBERG hierher gesetzt:

„Manches erscheint mir sehr gegen eine leichte plastische Dehnbarkeit des Amyloides zu sprechen. Ich führe als Beispiel nur die Asci an. Die ringförmige Zone unterhalb des Scheitels, in welcher nach vielen Forschern der Ascus aufreißt, ist amyloidisch (isolicheninhaltig)." Das sind chemisch ganz verschiedene Körper mit ähnlichem Micellaraufbau (oder sagen wir vielleicht besser ähnlichem Gel-Charakter). „Daß die Membran an dieser Stelle reißt, beweist uns ihre geringere elastische (von mir gesperrt) Dehnbarkeit gegenüber der seitlichen Ascusmembran und, daß der Festigungsmodul in der Ringzone niedriger ist. Wäre diese aber plastisch dehnsam, so würde sie dem Innendruck durch Überdehnung ausweichen, sie würde sich verlängern oder ausstülpen, was nie beobachtet wurde."

(Wir müssen uns einmal ein paar Begriffe klarmachen. Dehnbarkeit ist die Fähigkeit, sich auf eine gewisse Länge auszielen zu lassen. Je leichter ein Körper dehnbar ist, desto geringere Kraft benötigt man hierzu. Je geringer er dehnbar ist, desto größere Kraft ist nötig. Etwas anderes ist die Dehnungsfähigkeit oder Dehnsamkeit. Die Kohäsion des Körpers wird leicht überwunden, er hat einen niedrigen Festigungsmodul. Elastizität ist die Eigenschaft eines Körpers, nach Beendigung der Dehnung wieder auf die Ausgangsgröße zurückzuschnellen. Plastische Körper behalten die Dehnung bei, wir reden dann von einer Überdehnung. Elastizität und Plastizität sind reziproke Größen.)

Das Reißen der Membran beweist eine geringere Dehnungsfähigkeit, über die Elastizität sagt sie nichts aus. Ebenso würde eine Zone von elastischer Dehnungsfähigkeit genau so ausgedehnt werden, wenn sie nur eine leichtere Dehnbarkeit besitzt als die andere Wand. Man darf dabei die Spannung in der Wand nicht vergessen. Die Lötstelle muß an und für sich durchreißen.

Es wird sich zumeist folgende Reihenstufe bei Dehnung mit verschiedenen Kräften an gleichen Massen in gleicher Zeit zeigen: Zunächst kommt die elastische Dehnung. Nach dem Aufhören schnellt der Körper völlig, danach fast völlig auf seine Ausgangsgröße zurück. Die Plastizität tritt immer weiter hervor. Zuletzt

reißt der Körper an einer Stelle geringerer Dehnbarkeit durch. Wer Zerreißproben gemacht hat, weiß, daß es dabei immer zunächst eine Verdünnung gibt. Hört man auf, so bleibt diese irreversibel, also es hat plastische Dehnung stattgefunden.

Wie man aus der geringeren Dehnungsfähigkeit auf eine geringere Plastizität schließen kann, ist mir nicht ersichtlich. Ich glaube, daß dieser Schluß eher auf eine größere Plastizität hinzielen müßte.

Daß man nicht alle Amyloide miteinander gleichsetzen kann, das ist mir bis zu einem gewissen Grade klar. Ich möchte aber aus einer größeren Plastizität, also geringeren Elastizität ihrer reziproken Größe, auf eine geringere Zerreißfestigkeit schließen. Im Falle des Ascus wird sich (abgesehen von den Spannungsverhältnissen) die leichter deformierbare Stelle viel mehr verengen und die Verlängerung der Stelle unter bedeutender Verringerung der Wanddicke wird gerade das Reißen hervorrufen.

Es kommt nun der zweite Punkt, den Guttenberg gegen meine Erklärung anführt, „die Ziegenspeck veranlaßt, die obere Epidermis für dehnsamer als die untere zu halten." (Damit ist mein Standpunkt nicht fest präzisiert. Ich halte sie für leicht dauernd deformierbar. Sie ist leicht in eine andere Form zu überführen. Davon sind die Kutikularschichten natürlich ausgenommen.)

„Oberflächenschnitte, bestehend aus Schwellzellen und einer Epidermis, krümmen sich so, daß letztere auf die Konkavseite kommt. Bei nachfolgender Plasmolyse streckt sich die untere wieder gerade, die obere bleibt aber etwas gekrümmt. Ich habe daraus geschlossen, daß sie wenig dehnsam, vor allem nicht plastisch dehnsam ist, weil sie unter allen Umständen kürzer bleibt als das Schwellgewebe. Ziegenspeck nennt diesen Schluß falsch, die obere Epidermis sei überdehnt und behalte deshalb ihre Gestalt. Dazu sei bemerkt, daß eine solche Überdehnung nur oder vorwiegend für die Innenwände der Zellen in Frage käme; denn wären die äußeren gleich stark überdehnt, so würden die Zellen gerade und nicht gekrümmt sein." (Daraus kann man das Mißverständnis klar erkennen. Mit dem Wort „überdehnt" meinte ich plastisch deformiert. Ob diese Ansicht richtig ist, das könnte eine Abzeichnung nach Wiedereinsaugen und nochmaliger Plasmolyse ergeben. Ich bin überzeugt, daß nun infolge des höheren osmotischen Druckes wegen der Aufnahme von Glycerin in die plasmolysierten Zellen die plastische Deformation noch größer wird und damit bei

nochmaliger Plasmolyse auch weniger weit zurückgeht. Des weiteren bin ich davon überzeugt, daß die Dauer der gekrümmten Stellung von Einfluß ist. Bei sehr langer Dauer wird sich vermutlich auch die andere Epidermis überdehnen oder sagen wir vielleicht präziser durch Überschreiten der Elastizitätsgrenze dauernd deformieren lassen. Es sind diese Prozesse nicht nur durch die Innenlamelle der Zellen veranlaßt; die Intercellularsubstanz spielt dabei eine sehr wichtige Rolle. Ich habe neuestens durch GOEBELS Freundlichkeit eine lebende *Dionaea*-Pflanze erhalten und werde die Versuche, sobald ein Blatt genügend herangewachsen ist, machen.)

GUTTENBERG fährt fort: „Ihre Form läßt sich indessen auch unter der Annahme erklären, daß sich die Außenwände bei der Entspannung stärker elastisch kontrahieren als die Innenwände. Mir scheint die Überdehnung wenig wahrscheinlich. Warum soll sie nur auftreten, wenn man die Gewebestücke isoliert und nicht auch im intakten offenen Blatte, in welchem die Schwellzellen gleichfalls die obere Epidermis spannen und nach ZIEGENSPECK soweit dehnen, daß diese konvex wird, dann müßte die Epidermis aber konvex überdehnt werden." (Im intakten Zustande ist der Protoplast vollgesogen und leistet einen Widerstand. Zudem ist die Wirkung des Schwellgewebes anders. Es ist durch das Schloßgewebe unten und durch das Blattende oben ein Widerstand gegeben. Dieser fällt bei der Reizung weg. Die Schwellzellen sind langgestreckt, sie werden daher in der Längsrichtung am meisten streckbar sein. Solange das Schloßgewebe unten den Widerstand leistet, müssen die Zellen in einer Zwangslage verharren. Es werden die Querwände gedehnter, als der Zellgestalt entspricht. Wenn nun der Widerstand des Schloßgewebes wegfällt, dann können sich die Kräfte der inneren Zellen des Spanngewebes nach unten auswirken. Das äußere Spanngewebe mit seiner größeren Spannung kann die Blätter einrollen; denn der Widerstand fällt damit gegen die Auswirkung der Gewebespannung weg. Diese Spannung hatte mit der eigenen Spannung der oberen Spannzellen die Querwände mehr gedehnt.)

Dieses Weglassen des Mittelgewebes bei unseren Vorstellungen führt zu unrichtigen Vorstellungen. Wenn GUTTENBERG daher schreibt: „Sehen wir von der Mittelrippe ab, so ist nach den Vorstellungen, die ZIEGENSPECK entwickelt, gar nicht einzusehen, warum sich abgeschnittene Blattspreitenhälften einkrümmen." (Es wird uns dann sehr wohl verständlich, wenn ich schrieb: Wenn nun infolge eines Reizes das Schloßgewebe seine Turgescenz verliert, so

verliert diese Seite der Feder den Widerstand; sie klappt zusammen. Es ist meiner Ansicht nach das Schloßgewebe nicht nur in der Innenepidermis der Spreite, sondern der Widerstand liegt im Medianus.)

Ebenso wird der nach Guttenberg unverständliche Satz ganz gut verständlich: „Die Turgescenz der Oberseite ist auf den Blatthälften gleich geblieben (nach der Reizung nämlich), nur die Spannung der Wände hat sich geändert."

(Es ist doch ein Unterschied zwischen der Spannung der Membranen und dem Turgor. Wenn die Wände im Gewebe festgelegt sind, kann sich sehr wohl ein Unterschied zwischen der Spannung verschiedener Teile der Wand ergeben. Das Bestreben, aus einer Zwangslage in die richtige, d. h. die Wandung gleichmäßig beanspruchende Lage zu gelangen, ist ja dadurch bedingt. Guttenberg hält hier nicht zwischen dem auseinander, was für die Epidermis und dem, was für das innere Spanngewebe gilt. Gerade die von ihm nicht verstandenen Sätze würden den Schlüsselpunkt zu meiner Ansicht gegeben haben. Nach meiner Ansicht hat die Innenepidermis gar nicht die überragende Bedeutung. Soll ich meine Ansicht vielleicht noch etwas präzisieren, so würde sie lauten: Zwischen dem oberen und unteren Schwellgewebe besteht eine Differenz dadurch, daß das Innere durch das Anschwellen des Schloßgewebes bei der Entfaltung in eine Zwangslage versetzt wurde. Die Querwände sind dadurch anomal gedehnt. Sie werden mehr beansprucht als die Längswände. Wenn nun durch Erschlaffen des Schloßgewebes die Längswände mehr beansprucht werden können, so werden die Querwände entlastet. Dadurch gelangt das Blatt wieder in seine Lage vor der Entfaltung zurück. Es bedarf somit gar nicht einer Aufnahme von Wasser in das äußere Spanngewebe.)

Der Satz: „Der Irrtum Ziegenspecks geht am klarsten aus seiner Schlußbetrachtung hervor, wo es heißt: „Da das Schwellgewebe keinen Widerstand in den amyloidischen Membranen" (nämlich nach dem Turgorverlust in diesen Zellen) „findet, klappt das Blatt zusammen" bezeugt den Irrtum von Guttenberg. Er verwechselt immer die obere Epidermis und das Gewebe am Medianus. Es ist ganz richtig, wenn Guttenberg schreibt: „Das Schwellgewebe sucht sich ja auszudehnen, nicht aber sich zu kontrahieren". (Sofern er die Längswände des inneren Schwellgewebes meint. Die Querwände befinden sich in einer Zwangslage, diese suchen sich zu kontrahieren. Die Spanngewebe der Unterseite dagegen suchen

sich ebenfalls zu verlängern. Sie können das aber nur durch Umbiegen der Oberseite. Wenn nun dessen Zellen durch die Möglichkeit des Ausweichens einen geringeren Widerstand entgegensetzen, dann tritt das ein. Die Rückkehr zur Ausgangslage bei der Entfaltung kann sowohl durch Zerstören wie durch Turgescenzverlust des Entfaltungsgewebes erzielt werden.

Meine Gedankengänge enthielten nicht nur die Verschiedenheit der Membranen in chemischer Hinsicht und in der Widerstandsfähigkeit, sondern auch die Berücksichtigung der Zwangslage, wie sie ja von Overbeck und mir von Anfang an vertreten wurde. Es tut mir unendlich leid, daß die Mißverständnisse diese Kontroverse erzeugt haben. Sie lagen, wie ich zugebe, an meiner etwas zu kurzen Darstellung in dem fraglichen Referate.)

Anatomische Einzelheiten

Ich möchte noch ganz kurz einige anatomische Untersuchungen berühren, welche ich schon seinerzeit bzw. vor Abfassung des fraglichen Referates gemacht hatte. Erneute Nachprüfung ergab dieselben Ergebnisse.

Die Querschnitte durch das Blatt in der Lage des Medianus zeigten dasselbe Bild wie die damaligen Blätter. Ich war durch die Kritik von Guttenberg etwas unsicher geworden, da ich inzwischen die Entstehung der Entfaltungspolster von anderen Blättern untersucht hatte. Während aber dort das Amyloid verschwindet, bleibt es hier dauernd erhalten. Ebenso wird die dort gelöste Stärke hier beibehalten. Es ist also ganz richtig, wie Goebel sagt: Ein Stehenbleiben auf dem eben entfalteten Zustande. Hierdurch wird die Bewegung ermöglicht.

Es möge noch hervorgehoben werden, daß die Schloßgewebezellen reichlich Intercellularen zwischen sich lassen. Diese sind an den Ecken vorhanden. Wenn die Zellen turgescent sind, dann werden sie sich abrunden. Da das Gewebe wegen der Epidermis oben, des Spanngewebes und des Gefäßbündels nicht ausweichen kann, so muß sich auch bei plastischer Zellmembran der Protoplast in einem Ruck entfalten können.

Untersucht man die Zellen in einem Flächenschnitte mit dem Polarisationsmikroskop und bestimmt bei gleicher Dicke mit dem Gipsblättchen die Höhe der Doppelbrechung, so sieht man die Schloßzellen zwischen orangegelb und dunkelblau wechseln, wenn entsprechende andere Zellen hellgelb bis hellblau haben. Wir haben

damit in gewisser Hinsicht einen Maßstab für die Dichte der Micellenlagerung.

Daß hier kein primäres Amyloid vorliegt, zeigt auch die dichroidische Färbung mit Jod. Sie wechselt (mit dem Dichroskopokular untersucht) zwischen hellblau oder weiß und dunkelblau.

Es bedarf vielleicht noch einiger Hinweise auf den Bau der Gefäßbündel. Diese sind bei den Bewegungen der Blätter mannigfachen Spannungen ausgesetzt. Es ist nun sehr interessant, daß diese auch auf dem Jugendstadium der Entfaltung stehen bleiben. Die Siebteile nehmen mit Jod eine starke Bläuung an. Die Siebteile sind in große Zellen eingestreut und so das Phloem in einzelne Teile zerlegt. Das ist eine Erscheinung, welche wir sehr häufig bei Blättern mit C-förmigen Gefäßteilen sehen. Aber die Bündel dieser anderen entfalteten Blätter haben bereits Zellulosewände erhalten. Vor völliger Entfaltung dagegen haben sie die leichter deformierbaren Membranen, in denen sich die Spannungen nicht so halten können.

Wir wenden uns nun den Epidermen zu. Auf dem Querschnitte, der aus Alkoholmaterial stammt, ist die Einrollung beider Epidermen sehr interessant. Das Einrollen von Epidermen beim Isolieren ist eine sehr häufige Erscheinung. Diese deutet gar keine Spannung an. Die Zellulosemembranen nehmen mehr Wasser auf als die „Korkmembran" der Kutikula und dadurch dehnen sie sich mehr als diese, sie nehmen die Konvexseite ein. Wenn lebendiger Inhalt vorhanden ist, dehnen sich die Zellen ebenfalls, besonders sofern sie in Wasser gelegt werden. Wertvoll ist jedoch, daß sich die obere weniger einrollte als die untere. Das liegt vielleicht an ihrer weicheren Membran, welche sich nicht so leicht gegen die Kutikula auswirkt, da sie plastischer ist.

Die obere Epidermis habe ich weiter genau untersucht. In der Nähe des Medianus hat sie die Struktur eines Plattencollenchyms. Das heißt, auf beiden Seiten nach oben und nach unten sind die Wandungen verdickt. Weiter oben geht die Verstärkung der Innenwand häufig verloren. Die Spaltentüpfel liegen senkrecht zu der Längsausdehnung der Zellen an den dünnen Wänden. Es ist schwer einzusehen, daß gerade diese Zellen in der Richtung der größten Wände gedehnt sein sollen. Das wäre nur möglich, wenn die Verdickungen genau so wie in den Filamenten von Urticaceen, Cynareen usw. aus einer Art Gallerte beständen. Die Wände der Epidermiszellen gegeneinander sind dünn, und zwar sowohl die auf

den Längswänden wie auf den Querwänden. Diese pflegen von der Fläche gesehen etwas schief zu liegen. Sie führen ebenfalls Tüpfel. Löst man die unverkorkten Schichten in Schwefelsäure auf, so sieht man auf Flächenschnitten die Grenzen der einzelnen Zellen nicht scharf ausgeprägt; von einer leichten Beweglichkeit der Kutikula auf der Epidermis, wie wir sie von *Centaurea* kennen, kann keine Rede sein. Die erste Parenchymschicht unter der oberen Epidermis ist ebenfalls klein und nur wenig größer als die Epidermis selbst. Sie führt wie diese Stärke und hat ebenfalls Jod-bläuende Wände. Betrachtet man die Epidermis in Chlorzinkjod, so gibt sie völlig das Bild eines Collenchyms. Ihre dicken Intercellularschichten sind amyloidisch oder haben wenigstens solches beigemengt. Sie quellen sehr stark. Bei in der Nähe der Kutikula gelegenen Zonen und der Innenlamelle, welche zwei Zellen auf der Unterseite trennt, tritt keine Reaktion mit Chlorzinkjod auf, es handelt sich also um eine Art Pectin. Die anderen Schichten werden hellblau. Dagegen die innerste Lamelle, welche auf den Protoplasten stößt, ist mit Chlorzinkjod tief violett gefärbt. Es handelt sich um der Zellulose nahestehende Stoffe oder gar um solche. Die Wände zwischen den Epidermiszellen sind sicher Zellulose. Eine Intercellularsubstanz konnte nicht ohne weiteres nachgewiesen werden. Die Zellen sind also zu einer festen Schicht miteinander verkittet.

Mit dem Polarisationsmikroskop kommt man zu den gleichen Ergebnissen. Betrachtet man die Schnitte ohne Kompensator bei gekreuzten Nikols, so leuchtet die dem Protoplasten am nächsten gelegene Innenlamelle weiß auf, dagegen färben sich die verdickten Wände höchstens lavendelgrau. Mit dem Gipsblättchen erzielt man die gleichen Unterschiede. Die am stärksten brechende Schicht färbt sich an normalen Handquerschnitten hellgelb bis hellblau, die anderen Schichten dunkelblau bis orange. Es möge betont werden, daß die nächsten beiden Parenchymschichten der Oberseite sich wie die Innenlamelle verhalten.

Die untere Epidermis hat außer der ausbleibenden Jodbläuung ein analoges Verhalten. Jedoch quellen die Verdickungsschichten offenbar schwerer.

Die der unteren Epidermis benachbarten drei bis vier Reihen von Zellen sind klein und kommen daher wenig für eine aktive Dehnung in Betracht. Die Intercellularen sind groß und reichlich. Es wird durch sie und die Stomata der Unterseite die Atmung ver-

mittelt. Es folgt eine Übergangsschicht von geringerer Größe als die folgende, aber sonst gleicher Gestalt. Ihre Wände sind Zellulose.

Auf diese Schicht kommen unmittelbar die großen Spannzellen. Die quer zum Medianus gestreckten Zellen haben an ihren schmalen Enden keine Intercellularen. Die Längswände sind etwas ausgebaucht. An den schiefen Wänden verlaufen Intercellularen. Es ist sehr wohl verständlich, daß diese Wände bei einem Widerstand von der Seite des Schloßgewebes in eine anomale Spannung übergehen, die sich sofort umändert, sobald der Widerstand fehlt.

Die Wandungen dieser Zellen bestehen aus Zellulose. Das ist unbedingt nötig, damit eine geringe Plastizität vorhanden ist. In solchen Membranen können sich Spannungen einstellen. Im Polarisationsmikroskop nahmen sie auf gleich dicken Querschnitten grünlichblaue bis weiße Farben an. Das kann man als ein Zeichen höherer Dichte der Micellen deuten.

Nur weitere Versuche mit frischem Material können hier endgültige Klarheit bringen.

Wir wollen nun noch erwähnen, daß die Membranen der Fühlborsten ebenfalls amyloidische Wände haben. Dadurch werden sie sehr leicht deformiert und gebogen, so daß die Empfindlichkeit der Haare durch leichtes Umbiegen erhöht wird.

Fassen wir unsere Ansicht von dem Mechanismus des *Dionaea*-Blattes zusammen, so möchten wir sagen: Durch den Entfaltungsvorgang nehmen die oberen Schichten des Blattes und des Medianus eine größere Spannung an und biegen die Unterseite nach unten. Die Zelle des Schloßgewebes und auch der Innenseite des Blattes bleiben bei der Ausbildung der Wände auf dem Stadium des Amyloids stehen. Die Unterseite hatte sich voll zur Zellulose ausdifferenziert. Ihre Wandungen gelangen durch die Deformation in eine Zwangslage. Sie werden in der Längsrichtung weniger gespannt als in der Querrichtung. Wenn im Schloßgewebe auf den Reiz hin die Zellen Wasser- und Zellflüssigkeit ausstoßen, so gelangen die Zellen wieder in die Ausgleichlage der Spannung ihrer Wände. Das Blatt klappt in die Lage vor der Entfaltung zusammen. Die leicht biegsamen und deformierbaren Wandungen der Innenseite und zumal des Schloßgewebes leisten dieser Bewegung keinen Widerstand.

Im Anschluß an diese Kritik seien einige Worte gebracht über die

Trennungseinrichtungen einiger Antheren

Literatur

Da in der neuesten Zeit von Mühldorf (18) eine ausführliche Zusammenstellung über diesen Gegenstand gegeben ist, so ist es leicht, die nötige Literatur kurz zusammenzufassen.

Im Grunde genommen besteht die Wand (der Antheren) aus den folgenden zwei Gewebearten: 1. Einem System von Zellen, welches infolge seines besonderen Baues energische Bewegungen ausführen kann und dadurch die Dehiszenz bewirkt, und 2. einer Trennungseinrichtung als der Zone geringsten Widerstandes. „Die Wand der Antheren ist gewöhnlich aus zwei Schichten aufgebaut: 1. nach außen zu aus der Epidermis (Exothecium), und 2. nach innen zu aus der Faserschicht (Endothecium)."

„Das Exothecium ist das Schutzgewebe, das Endothecium das für die Dehiszenz erforderliche Bewegungssystem. Die Öffnung ist eine Folge einer kräftigen Zusammenziehung der Faserzellschichten, dadurch wird die zur Zerreißung der in der Trennungszone liegenden Trennungsgewebe notwendige Kraft erzeugt."

„Nabelek hat in einer Arbeit auch der Trennungszone (Aufrißlinie) die gebührende Aufmerksamkeit zugewendet und er betont, daß die Öffnung stets an präformierten Stellen, sei es in Form einer Linie oder Klappe, erfolgt *(Berberidaceae)*. Bezüglich der Entwicklung der Dehiszenzstellen will ich zufügen, daß sie bei den linear aufspringenden aus dem Konnektivgewebe ihren Ursprung nehmen. Sie gehören selbstverständlich zum Exothecium, aber standen zur Zeit, da die Valven sich vom Konnektiv noch nicht losgelöst haben, mit diesem in Verbindung. Erst wenn sich die Valven im Laufe ihrer Reife vom Konnektiv abheben, tritt die Dehiszenzlinie deutlich hervor."

In unseren Abbildungen haben wir die Bezeichnungen von Mühldorf übernommen, Kg ist die Verbindung und Trennungszone der Valven mit dem Konnektiv. Dg die Dehiszenzzone.

„Die Dehiszenzzone faßt in sich eine oder mehrere Längsreihen von Zellen, welche in ihrer Gesamtheit ein Dehiszenzgewebe ergeben; es ist ein Teil des Exotheciums. Bei den längs dehiszierenden Antheren ist es in der Längsrichtung angeordnet, sonst aber entsprechend dem Bedarf. Die Zellen in der Dehiszenzzone sind ihrem Zweck sowohl durch ihre Größe, ihren Inhalt, ihre Lagerung und wahrscheinlich durch eine besondere Struktur der Mittelwände an-

gepaßt. In den meisten Fällen ist das Exothecium in der Dehiszenzlinie unterbrochen."

„Gewöhnlich ist die Stelle des geringsten Widerstandes auch äußerlich als solche markiert. Nur das Endothecium sah ich nirgends die Aufrißzone bilden. Die Abb. 52 zeigt bei der von mir untersuchten Lilienart das Exothecium am Valvenrande eigenartig umgebildet." Unsere Abb. 9 gibt für *Tulipa* das entsprechende Bild. „Auf alle Fälle handelt es sich um einen Hilfsapparat, dessen Funktion ich nicht verfolgen konnte."

„Was nun den Mechanismus der Trennung anbelangt, so ist er hier passiv und beruht auf dem Verlust von Füllwasser in der Faserschicht. Ob zur Zeit der Trennungsprozesse die Gewebe in der Dehiszenzlinie lebend oder tot sind, kann man von vornherein nicht sagen; doch kann man vermuten, daß das erste zutrifft. Trotzdem ist in keinem Falle der Mechanismus aktiv; denn nie geht die Ursache der Trennung von ihnen aus, sondern ist durch das restliche Gewebe des Pollensackes gegeben. Die Angaben Nabelecks also, daß die Präformationsstelle an dem Dehiszenzmechanismus aktiv beteiligt sein soll, beruhen auf einer zu weiten Fassung dieser Stelle. Er zählt zu ihr auch die angrenzenden Teile der Valvenränder und sagt, daß das Gewebe in der Dehiszenzzone durch den Zug der Innenwände der Epidermis auseinandergebracht wird. Natürlich gehört aber diese Partie nicht mehr zum Trennungsgewebe, sondern zum Bewegungsmechanismus. Daß die Zellen der Präformationsstelle nach innen rollen, spricht nicht dafür, daß sie sich selbständig trennen, sondern nur, daß der Trennungsprozeß längere Zeit anhält und etwas komplizierter verläuft als sonst, wenn der dünne Streifen in der Dehiszenzzone ohne viel Prozeduren zerrissen wird. Der Vorgang ist hierbei tekolyt oder schizolyt."

„Die Trennung geht entweder in den Mittelwänden der Zellen vor sich, wobei diese gelöst oder gesprengt werden. Im ersten Fall ist der Trennungsprozeß tekolyt, im zweiten schizolyt."

Einige Einzelheiten bringt auch Goebel in seiner an Beobachtungen unerschöpflichen Organographie (19).

Er benennt die Dehiszenzlinie mit dem schöneren Namen Stomium. „Diese liegt über dem die beiden Sporangien trennenden Gewebe. Es unterbleibt hier die Ausbildung eines Exotheciums. Die das Stomium bildenden Epidermiszellen bleiben kleiner als die benachbarten. Zwischen den beiden mittleren (offenbar nach Auflösung der Mittellamelle wie bei den Farnsporangien) tritt eine

Trennung ein. Schon vorher sind die unter dem Stomium gelegenen Zellen der sterilen Platte in ihren oberen Teilen aufgelöst worden, so daß hier leicht eine Loslösung der Sporangienwand eintreten kann."

„Bei den meisten Antheren erfolgt die Öffnung der Mikrosporangien verhältnismäßig langsam. Der Pollen wird unter deutlich wahrnehmbarer Volumenverminderung der Verbreitung durch Wind, Tiere und Wasser zugänglich gemacht."

Über die Klappenantheren äußert Goebel sich weiter: „In den untersuchten Fällen *(Lauraceae, Berberidaceae)* fand ich stets, daß die Eigentümlichkeit des Öffnens vor allem darin besteht, daß die Klappen den klebrigen Anthereninhalt mitnehmen und nach oben schaffen, so daß er leicht durch Insekten abgestreift werden kann." „Die Ausbildung des Endotheciums ist in derartigen Antheren auf den als Klappe sich ablösenden Teil der Antherenwand beschränkt."

Für den Öffnungsmechanismus ist unserer Ansicht nach folgende Beobachtung nicht wertlos: „*Hyoscyamus* zeigt auch eine, bisher wie es scheint, unbeachtet gebliebene Eigentümlichkeit mancher Mikrosporangien: die, daß von einem bestimmten Entwicklungsstadium an die Wand (einschließlich der Tapetenzellen, die sie auskleiden) stärker wächst als der sporogene Zellkomplex, so daß dieser von (wahrscheinlich von Tapetenzellen ausgeschiedener) Flüssigkeit umhüllt im Sporangium liegt, eine Erscheinung, die auch im Pteridophytensporangium auftritt."

Wir wollen von der Kraft, die den Öffnungsmechanismus ergibt, absehen und die Trennungszonen der Valven vom Konnektivvorsprung und das Stomium betrachten.

Beiträge zur Anatomie der Antheren

Die klarsten Verhältnisse zeigen die Liliaceen und Iridaceen. Wir haben unsere Bilder auf Abb. 9 und 11 *Tulipa* und *Iris pumila* entnommen. Von einem bestimmten Stadium an beginnen die Valven stärker zu wachsen als der Inhalt. Das braucht uns eigentlich wenig zu verwundern. Es ist eine bekannte Sache, daß die Epidermis und das unmittelbar unter ihr gelegene Gewebe im Wachstum vorauseilt. Wir möchten bemerken, daß hier vielfach die zum Wachsen der Epidermis und zur Ausbildung des Endotheciums nötige Stärke frühzeitig abgelagert wird. Das ist auch sozusagen unbedingt „nötig", denn das Gewebe und auch das Tapetum sind von der direkten Stoffzufuhr abgeschnitten. In dieser Differen-

zierung eilt die gesamte Valva der Ansatzstelle am Konnektiv voraus. Wenn außen schon alles fast ausgewachsen ist und wir weder Amyloid noch wesentliche Mengen Stärke im Tapetum bis zur Epidermis mehr vorfinden, ist an diesen Stellen noch Stärke und Amyloid reichlich zu erkennen. Wir haben das auf dem Bilde 1 der Abb. 11 festgehalten.

Ebenso ist das Gewebe auf das Konnektiv zu schon völlig fertiggestellt. Die fortschreitende Entwicklung der Valva-Zellen erzeugt an diesen Stellen eine Gewebespannung. Die Zellen werden gegen die Dehiszenzlinie immer weiter ausgebildet. Es bleiben nur eine oder zwei Zellen auf dem ursprünglichen Stadium stehen. Ebenso differenzieren sich die dem Konnektiv genäherten Zellen. Bild 2 auf Abb. 11 gibt uns den Zustand wieder. Zuletzt ist eine ganz kurze Zone ausgespart, deren Zellwände auf einem leicht plastisch dehnbaren Zustande stehen blieben. In dieser auf Abb. 11, Bild 3 wiedergegebenen, dünnen Zone findet das Abreißen der Valven von dem Konnektive statt. Darauf verwandeln die noch erhaltenen Zellen ihre Wände in Zellulose. Die in ihnen vorhandene Sparstärke liefert das Material dazu. Die Abbildung „*Tulipa* ungeöffnet" gibt auf Abb. 9 den Zustand zu erkennen, wenn gerade das Ablösen der Valven erfolgt ist.

Zunächst sind die beiden Enden noch durch das Stomium miteinander verknüpft. Hier ist eine Zelle mit Amyloid und Stärke noch vorhanden. Die Epidermis hängt noch zusammen. Die Abrißstelle ist durch einen Einschnitt in diese bereits vorgebildet.

Gar bald erfolgt weniger unter der Wirkung des Kohäsionsmechanismus als richtiger durch die Wachstumsspannungen das Zerspalten der Epidermis. Die Stärke an dieser Stelle wird zur restlosen Ausbildung der Zellen des Stomiums verbraucht.

Durch das Reißen biegen sich die Ränder um. Es ist ein besonderer Mechanismus der Valvenränder. Hierdurch erfolgt das Durchreißen, wie Nabelek richtig erkannt hat. Wir werden nochmals darauf zu sprechen kommen.

Bei nicht allen Antheren sind die Trennungsmechanismen genau so wie sie eben geschildert wurden. Weit davon entfernt, hier auch nur eine Anzahl von Typen beschreiben zu wollen, mögen einige Fälle aus unseren Untersuchungen herausgegriffen werden. Es soll die eingehende Bearbeitung einer künftigen Promotionsschrift vorbehalten sein. — Ein merkwürdiger Fall ist

Dodecatheon Meadia.

Die ganze Rückseite der Antheren besteht aus amyloidischen Wänden. Die Grenzen der Streubüchse schließen dicht. Die Epidermis der Valven besteht ebenfalls aus Amyloidzellen. Nur eine sehr kleine Zone ist die Verbindungsstelle mit dem Konnektiv. An dieser Stelle ist, wie auf Abb. 9 ersichtlich, allein Amyloid und Sparstärke unmittelbar nach dem Auseinanderweichen zu sehen. Diese werden aber bald verbraucht. — Ein anderes Verhalten zeigt

Trollius europaeus.

Das ganze innere Gewebe der Anthere ist amyloidisch. Die anderen Zellen haben fest geschlossene Lagerung im Konnektivfortsatz. Ihre Intercellularsubstanz ist auf einer großen Fläche verteilt. An der Abrißfläche liegen die kleinen Zellen so, daß die Intercellularsubstanz aller in einer Ebene liegt. Wenn eine mechanische Beeinflussung erfolgt, muß gerade diese Stelle durchreißen, da die Bruchfläche durch die Kittfläche in einer Ebene vorgebildet ist. Die Valven haben am Stomium nur Amyloidwände, das Endothecium fehlt. Es muß also hier der Riß erfolgen. — Zuletzt sei noch

Podophyllum peltatum

angeführt. Die Abb. 10 gibt hierzu die Illustration. Die Ablösungsstelle von Konnektivzapfen gibt die eine Reißfläche. Der Mechanismus des Ablösens geht analog der Schilderung für *Iris*. Es ist auf beiden Seiten Amyloid und Sparstärke vorhanden. An der zweiten Rißstelle ist kein Amyloid vorhanden, hier bleiben die Zellen nur klein.

Neben diesen Typen mit Rißflächen gibt es auch noch andere, bei denen die Verbindung mit dem Konnektiv ausgezogen wird. Das Wachstum der Valven und wahrscheinlich auch der Konnektivwand erzeugt eine Spannung im Konnektivfortsatz. Die Zellen der Verbindung werden zerzogen, da sie eher sterben und zum Teil auch leicht dehnbare Wände aus Amyloid haben. Vertreter hierfür finden sich unter den Rosaceen und Papaveraceen.

Mit der Beschreibung der in einer Fläche liegenden Intercellularsubstanz von *Trollius* haben wir einen Typus von Trennungsgeweben beschrieben, der auch sonst weit verbreitet ist. Wir wollen noch einige solche

Trennungsgewebe nach dem Prinzip der kleinsten Kittfläche behandeln. Auch diese Untersuchungen sind nicht weit ausgedehnt worden. Untersucht man die Blüten von

Aesculus Hippocastanum,

so findet man keine chemische Differenz in der Anlage der Trennungsfläche. Sowohl oberhalb wie unterhalb derselben ist Collose und Amyloid vorhanden. Die Trennungszone ist einerseits scharf durch eine Einschnürung des Gewebes gekennzeichnet, andererseits dadurch leicht kenntlich, daß die Intercellularsubstanzen der kleineren Zellen in einer Bruchfläche liegen. In ihnen konnte ich keine chemische Differenzierung finden (ob sie sich später ausbildet, habe ich nicht untersucht). Es ist fraglos, daß gerade hier der Ort des geringsten Widerstandes liegt. Wenn die Zellen oberhalb der Bruchfläche ihre Turgescenz verlieren, so muß hier an der Kittfläche die Spannung am größten sein, hier muß das Abspringen vonstatten gehen. Es möge nebenbei bemerkt werden, daß unterhalb der Bruchfläche sich Sparstärke vorfindet, welche bereits als ein Baudepot für die Bildung von Wundgewebe hingelegt ist. Ob es sich dabei nicht um eine Produktion von Säuren handelt, das möchten wir dahingestellt sein lassen.

Über den Ablösungsmechanismus äußert sich Mᶜʜʟᴅᴏʀꜰ in seiner Zusammenstellung: „Die Trennung erfolgt entweder durch physikalische oder chemische Vorgänge, die an der Trennungszone statthaben (aktive Mechanismen) oder die Zellen weichen durch den Zug, Druck oder Stoß, der von einem benachbarten Gewebe oder einer fremden Kraft ausgeübt wird, auseinander (passive Mechanismen)."

Der Trennungsmechanismus wird „oft unterstützt oder vielleicht auch immer durch Ausscheidung von Säure durch die Zellen der Trennungsgewebe".

„Der Vorgang der Trennung soll Trennungsvorgang oder Trennungsprozeß genannt werden. Dieser kann bestehen:

1. in einer Lockerung der Zellen durch Auflösen der Mittelwände (tekolyt, Tekolyse);
2. in einem Auseinanderweichen der Zellen durch Sprengung der Mittelwände (schizolyt);
3. in einem Zerreißen der Zellwände längs der Trennungsebene (rhexolyt, Rhexolyse) und
4. in einer Auflösung der Zellschichten (histolyt, Histolyse).

Die Mechanik in den drei ersten Fällen beruht meistenteils auf Turgordruck, selten auf Quellung von Schleimzellen."

Kubart unterscheidet folgende Mechanismen: Rundzellenmechanismus (Mohl), Auflösungsmechanismus (Tison), Macerationsmechanismus (Wiesner, Kubart), Turgescenzmechanismus (Wiesner), Schlauchzellenmechanismus, Hartzellenmechanismus (Breitfeld, Molisch).

Beim Durchblicken der hier gegebenen Aufzählung merkt man, daß der Rundzellen-, der Auflösungs-, der Macerations- und der Schlauchzellenmechanismus gewöhnlich auf der Turgorkraft beruhen, daß also alle zum Turgormechanismus gehören.

„Was nun die Form, Struktur und Konstitution der Zellen anbelangt, so können sie lebend oder tot sein, an der Mechanik aktiv (selbsttätig) teilnehmen oder nicht; sie können dünnwandig oder dickwandig (kollenchymatisch oder sklerenchymatisch) sein; sie können verholzt oder verkorkt sein oder keines von beiden; sie können weich, hart, fest, feucht oder trocken sein. Ihre Mittelwände können feucht oder trocken, dick, dünn, spröde oder elastisch sein."

Von dem Prinzip der kleinsten Kittfläche ist in der Literatur nichts zu finden. Wir nehmen an, daß es weniger bekannt ist, oder an einer unscheinbaren Stelle veröffentlicht wurde; denn sonst wäre es doch Mühldorf bei seinen ausgedehnten Literaturstudien aufgefallen. Es handelt sich dabei um die Anordnung dieser Kittflächen der einzelnen Zellen in einer Ebene.

Wir möchten also die Mechanismen folgendermaßen schildern: Die treibenden Kräfte erzeugen eine Spannung in den Geweben, diese macht sich am meisten in den Mittellamellen geltend. Ordnen sich diese nun im Gewebe in eine Ebene, so ist der Ort des geringsten Widerstandes und der größten gleichsinnigen Wirkung der Spannung auf einer Fläche lokalisiert. Irgendeine Verstärkung der an sich vorhandenen Spannung löst den Riß aus und führt zum Ausgleich der Spannung durch Abtrennung.

Bei dem Moos-Annulus nähert sich die Auffassung von Mühldorf sehr der unsrigen. „Nicht selten ist es sogar schwer, den Bewegungsapparat von den Einrichtungen zum Zwecke der Trennung auseinander zu halten, insbesondere dort, wo eigentlich kein besonderer Gewebekomplex für die Trennung vorhanden ist, sondern das Trennungsgewebe in den Mittelwänden durch andere Gewebe geht, ja nicht selten durch das Bewegungsgewebe (Sporogone der

Hepaticae, Sporangien der *Filicineae* usw.). So schwierig es auch anfangs scheinen mag, hier Grenzen zu ziehen, so kommen wir nach reiferer Überlegung doch stets zum festen Entschluß, daß in Fällen einer engen Zusammenarbeit der beiden Gewebearten jene anatomischen lokalen Einrichtungen oder Strukturen der Trennung dienen, welche zufolge ihrer Konstitution die Wege, Linien oder Stellen des geringsten Widerstandes darstellen."

Sehr ähnliche Gedanken entwickelt ferner Goebel (28). Bei den meisten Polypodiaceen ist die Aufrißstelle durch eine besondere Struktur der Mittellamelle ausgezeichnet.

Mühldorf fand auch die Abschnürung der Abtrennungsstellen bei *Papaver somniferum*. Die Kleinigkeit der Zellen hat er erwähnt. Die Ablösung soll hier und anderswo auf Turgor beruhen und die Mittelwände maceriert werden.

Zum Schlusse dieses nur wenig ausgeführten Kapitels wollen wir noch einige Fälle aus der großen Menge unserer Beobachtungen herausgreifen.

Die Ablösung der Blumenblätter und Staubgefäße erfolgt bei *Trollius europaeus* an einer eingeschnürten Stelle, die Zellen sind in dieser Trennungszone kurz und ihre Mittellamellen deutlich in einer Richtung angeordnet. Das ganze Gewebe ist amyloidisch.

Ein ausgezeichnetes Objekt sind die Staubgefäße und Blumenblätter von

Magnolia.

Während die langgestreckten Zellen der Blumenblätter und die des Ansatzstückes an der Achse große Berührungsflächen haben und vielfach durch Amyloidzwickel das Bestreben der guten Verkittung zeigen, ist die Berührungsfläche der Zellen in der inneren Trennungszone nur gering. Auf der anderen Seite findet eine innigere Berührung statt. Die Zellen sind niedrig und die kleinen Kittflächen, welche dazu durch Intercellularen unterbrochen sind, liegen alle in der Trennungsfläche. An dem Rande der Blätter ist eine Einschnürung vorhanden. Hier aber haften die Zellen fester zusammen, wenn auch die Kittfläche in der Trennungsrichtung liegt. Es ist besonders hervorzuheben, daß unter der Trennungsfläche reichlich Stärke gelagert ist, welche die Wundheilungsgewebe bildet.

Ein genaueres Studium der Abtrennungserscheinungen (besonders der aktiven) wird noch manche interessante Einzelheit zu bringen imstande sein. Wir möchten aber jetzt bereits hervorheben, daß

das alles nur die Spannung erzeugt. Diese wird durch einen Auslösungsvorgang zum Ausgleich gebracht. Dieser kann rein mechanischer Natur sein, aber es gibt daneben sicher auch solche auf Grund von Reizen. Letztere stellen die Chorismen dar. — Wir wollen nunmehr zu den

Kohäsionsmechanismen

übergehen und zunächst eine etwas eingehendere Literaturstudie vornehmen. Daß in dieser Hinsicht noch keine völlige Klarheit herrscht, erkennt man beim Lesen unserer zusammenfassenden Darstellungen. Besonders die Valven der Antheren sind ein stark umstrittenes Feld. Es stehen sich da besonders zwei Gruppen von Ansichten gegenüber (21).

Literaturverzeichnis

Überblick über die neuen Handbücher

Die einen sehen in der Dehiszenz der Antheren die Auswirkung hygroskopischer oder sagen wir vielleicht besser Quellungsmechanismen, die anderen wollen Kohäsionsmechanismen gefunden haben.

Wir wollen nun HABERLANDT wörtlich reden lassen: „Es leuchtet ein, daß bei der Entscheidung der Frage, ob in den Antherenklappen ein hygroskopischer oder ein Kohäsionsmechanismus vorliegt, vor allem festzustellen ist, ob die Öffnung erst einsetzt, wenn die Flüssigkeit aus dem Lumen der Faserzellen verschwunden ist und die Austrocknung der Zellwände ihren Anfang nimmt, oder ob die Faserzellen zu Beginn der Öffnungsbewegung und während derselben mit Wasser gefüllt sind." „In der Tat geht aus der Beobachtung von STEINBRINCK und namentlich von HANNIG bestimmt hervor, daß die letztere Annahme die richtige ist. Die intakten Zellen der Antherenquerschnitte, an denen die Beobachtung angestellt ist, sind zu Beginn der Bewegung stets mit Wasser gefüllt, nur die verletzten Stellen der Schnittflächen enthalten Luftblasen. Auch treten in den dünneren Wandpartien der Faserzellen bei der Auswärtskrümmung der Antherenklappe Falten auf, was gleichfalls zugunsten der Kohäsionstheorie spricht."

In der vierten Auflage (pag. 505) bestimmter als in der sechsten macht HABERLANDT Einwände gegen die Kohäsionstheorie: „Wenn man nämlich Querschnitte durch lufttrockene Antheren von *Tulipa Gesneriana* und *Fritillaria imperialis* in der feuchten Kammer mikroskopisch beobachtet, so sieht man, daß sich die grade gestreckten, unbenetzten Antherenklappen alsbald ein-

krümmen. Entfernt man nun die feuchte Kammer vom Objektträger, so beginnt an der Luft sehr bald die Auswärtskrümmung, d. i. Öffnungsbewegung der Klappen. Allerdings schreitet diese Bewegung nicht bis zur völligen Auswärtskrümmung bzw. Gradestreckung der Klappen vor. Wie aus der dauernd schwarzen Färbung der Klappenquerschnitte hervorgeht, sind sämtliche Zellen bei der Aus- und Einwärtskrümmung mit Luft gefüllt. An der rein hygroskopischen Natur der partiellen Öffnungsbewegung ist also nicht zu zweifeln. Nach Hannig tritt sogar beim bloßen Anhauchen eine geringe Schließbewegung sehr dünner trockener Schnitte ein, die sich in trockener Luft wieder ausgleicht."

Die Faserschicht der untersuchten Antherenklappen repräsentiert demnach sowohl einen Kohäsions-, wie auch einen hygroskopischen Mechanismus. Natürlich können nicht beiderlei Mechanismen gleichzeitig in Erscheinung treten (das müßte aber unserer Ansicht nach erst bewiesen werden). „Die primäre Öffnungsbewegung beruht zweifellos auf dem Kohäsionszug in den Zellen der Faserschicht und das Gleiche wird immer wieder eintreten, wenn nach wiederholter Benetzung mit Wasser die Auswärtskrümmung der Klappen sich ebenso oft erneuert. Aber auch bloße Feuchtigkeitsschwankungen der Atmosphäre werden ein partielles Ein- und Auskrümmen der Klappen zufolge der hygroskopischen Eigenschaften der Faserzellen bewirken können."

Eine eingehende Betrachtung hat das Problem der Kohäsionsmechanismen auch von Jost (Physiologie Bd. II [1923] Seite 229 ff.) gefunden. Wir können es uns nicht versagen, einige Sätze wörtlich zu zitieren: „Man hat geglaubt, solche Bewegungen könnten nur dann zustande kommen, wenn die Membran für Luft impermeabel sei. Dann müßte aber ihr Vorkommen ein sehr beschränktes sein und speziell bei den Farnsporangien könnten sie nicht auftreten; denn die Außenwand ist tatsächlich für Luft durchlässig. Das Eindringen von Luft ins Zellinnere wird zunächst dadurch unmöglich gemacht, daß jedes kleinste Luftbläschen ja notwendigerweise die Adhäsion des Wassers an der Wand zu überwinden hat."

„Der Ring krümmt sich mit plötzlichem Ruck in seine alte Ruhelage zurück" (sagt er von Farn-Annulus weiter p. 231). „Seine Zellen erscheinen jetzt dunkel, sie enthalten nur noch wenig an den Wänden verteiltes Wasser, im übrigen einen Raum, der gewöhnlich als ‚mit Luft erfüllt' bezeichnet wird. Nötig ist das Eindringen von Luft aber zur Ausführung des Springens nicht;

denn dieses tritt auch dann auf, wenn die Sporangien bei minimalem Druck unter der Luftpumpe austrocknen (Schrodt, 1897, Ber. Deutsch. bot. Ges. XV, 104). In diesem Fall nimmt dann also zweifellos ein luftleerer Raum das Zentrum der Annuluszellen nach dem Springen ein."

Über die Antheren schreibt Jost dann: „Tatsächlich ist der Vorgang ein ganz anderer. Unter dem Einfluß des Zuges, der vom Füllwasser ausgeht, legen sich die dünnen zwischen den Fasern befindlichen Teile der Radialwände in Längsfalten und ermöglichen so die Volumenabnahme der Zelle. Abgesehen von diesen Faltungen besteht noch ein weiterer Unterschied gegenüber den Annuluszellen. In dem Moment, wo die elastisch gebogenen Fasern die Kohäsion des Füllwassers überwinden, wo also eine Blase im Innern erscheint, tritt nicht wie beim Annulus ein Springen auf, sondern die Antherenwand bleibt in ihrer nach außen konkaven Krümmung. Dies rührt wahrscheinlich daher, daß die dünnen Membranfalten aneinander adhärieren und erst bei Wasserzutritt geglättet werden können. Im letzteren Falle tritt also wieder eine Schließbewegung der Antherenklappe ein." — „Besonders hervorheben möchte ich aber die Angabe von Steinbrinck (1913, Ber. Deutsch. bot. Ges. XXXI, 448), daß man die Antheren ohne Öffnen der Klappen eintrocknen lassen kann, wenn man das unter der Luftpumpe unter bestimmten Umständen vornimmt."

Aus diesen Bruchstücken aus der neuesten Literatur ist uns die nicht restlose Lösung des Problems klar. Wir wollen daher, so umständlich der Weg auch erscheinen mag, genau auf die Original-Literatur eingehen, vielleicht läßt sich durch das Studium der Originale etwas mehr Licht in die Sachlage bringen.

Eine der ältesten Ansichten über den Farnannulus äußerte Prantl (22). Die erste Rückkrümmung dieses klassischen Objektes erklärt er ganz richtig durch die Volumenminderung der Zellen. Wenn der Farnannulus nun zurückkommt, so „wird die Luft wieder frei". Das Einschnellen in die Trockenlage entsteht durch das Entbinden der im Zellinhalt enthaltenen Luft. Wenn diese Zellen in der Ruhelage wieder das Wasser einsaugen, dann wird die Luft wieder absorbiert. Das ist sehr schwer vorstellbar. Es müßte der Versuch nur mit Wasser gehen, das ausgekocht ist. Aber er geht genau so mit Wasser, das man durch langes Stehen in dünner Schicht mit Luft völlig gesättigt hat.

Eine andere Hypothese entfaltete Schrodt (23). Man kann sie als Luftdruckhypothese bezeichnen. Die maßgebenden Faktoren

sind die Adhäsion des Wassers an der Wand und die Kohäsion desselben. „Nach meiner Ansicht dringt in dem Augenblick, in welchem die Zellen ihr ursprüngliches Volumen wieder erreichen, in den luftleeren oder doch sehr luftverdünnten Raum durch den Überdruck von außen Luft ein, deren Druck verbunden mit der elastischen Spannung des Bodens die Wände auseinander treibt." Seine Erklärung ist nun folgende:

„Benetzt man den gerade gestreckten Annulus mit Wasser, so wird die Kontraktion der dünnen Deckmembran aufgehoben und die Bodenmembran sucht ihre ursprüngliche Gleichgewichtslage anzunehmen, wobei das Lumen der Annuluszelle erweitert, die Luft verdünnt wird. Dadurch entsteht eine Saugwirkung nach dem Innern, vermöge welcher dort etwas Wasser eindringt. Indem dasselbe sich zu einer Blase abrundet, entstehen kapillare Spannungen, durch welche das in der Luftblase enthaltene Wasser zusammengepreßt wird und intramolekular nach außen wandert." Wie Schrodt sich das vorstellt und auf welche Experimente er das gründet, ist nicht genau und klar ersichtlich. „Dem sinkenden Niveau im Innern folgt" (beim Eintrocknen) „durch Adhäsion der dünnen Deckmembran an das Wasser und durch Kohäsion der Wassermoleküle die dünne Decke, solange als möglich." Nun erfolgt der Riß der Wassersäule. Die Elastizität des Annulus drängt das Sporangium in die Trockenlage zurück. „Hierauf verdunstet der Rest des Wassers ohne Formänderung des Annulus, wobei dasselbe durch zuströmende Luft ersetzt wird." — „Im gestreckten trockenen Sporangium ist der Boden von der Decke gespannt und im Innern der Annuluszellen befindet sich Luft von der Spannung und Zusammensetzung der Atmosphäre."

Wir sehen also, daß eigentlich nur über den „Luftgehalt" der Trockenlage und das Eindringen von Wasser in die „luft"-gefüllten Annuluszellen beim Befeuchten und das Eindringen von Luft nach dem Riß der Wassersäule Gegensätze zur Steinbrinckschen Ansicht bestehen.

„Als Beweis für das Springen infolge von Riß der Wassersäule dient folgender wichtiger Versuch: Ich ließ feuchte Sporangien in den luftleeren Raum einer Barometerröhre aufsteigen und beobachtete, daß sie wie in Luft sprangen." Es ist hier in diesem fast luftleeren Raum ein Eindringen von Luft unmöglich. Die Vorgänge lassen sich also etwa so beschreiben, ohne daß über die Ursachen etwas berichtet wird:

1. Vorgang: Die Kapsel des Farnes faltet die Deckmembran ein und öffnet sich. Hierbei streckt sich der Ring zunächst, darauf krümmt er sich nach auswärts.

2. Vorgang: Die Wassersäule reißt. Das Lumen der Zellen wird „schwarz". Es erfolgt eine Rückkehr des Ringes in eine der ursprünglichen Ruhelage nahestehende Stellung.

3. Vorgang: Infolge des völligen Verdunstens des Wassergehaltes stellt sich eine endgültige Schrumpfungsform ein. Infolge des Schnellens ist der Zellraum gegen die vorherige Größe ganz erheblich erweitert. Eine lebhafte Abgabe von Wasser in den soeben frei gewordenen Raum muß erfolgen. Völlig in die Ausgangslage zurückzukehren, verbietet der Verlust des Imbibitionswassers. Für die letzte Schrumpfungsform ist die Micellarstruktur maßgebend. Anders ist es bei den Antheren. „Die Zugkraft wird in dem einen Falle durch den Wasserverlust der Zellwandung (bei den Antheren), bei den Farnsporangien dagegen durch die Abnahme des Füllwassers ausgeübt."

Um dieselbe Zeit trat Steinbrinck an dieses Gebiet heran. Er hatte sich (24) zur Kritik von Bütschlis Anschauungen mit den Schrumpfungs- und Quellungsvorgängen in der pflanzlichen Zellhaut beschäftigt und gefunden, daß das Moos-Peristom auch im Vakuum klappt. Es lag nun nahe, die Betrachtungen auf den Farnannulus zu übertragen.

Gleichzeitig hat Schrodt (25) die Bewegungen des Farnannulus von neuen Gesichtspunkten aus betrachtet. Er schreibt vornehmlich gegen Prantl: „Der Streit der Meinungen besteht nun hauptsächlich in der Erklärung des Überganges der Rückkrümmung (C) in die Anfangskrümmung (J), wozu die Annahme von Spannungsänderungen der Membranen infolge von Wasserverlust nicht ausreicht; denn wenn durch solchen das Sporangium in die C-Stellung gezwungen wird, so kann unmöglich bei Fortbestehen dieser Ursache der Übergang zur J-Stellung damit vereinbar sein." Prantl hält die Membran zuerst für undurchlässig, dann erfolgt Eindringen von Luft und Springen. Die Membran ist nach Schrodt durchlässig, aber die Adhäsion verhindert zunächst noch das Eindringen.

Prantl sagt: Die Luft ist in den Zellen gleich der Außenluft. In den Zellen ist ein wasseranziehender Stoff, der den Gegendruck der Luft beim Übergang der Schrumpfungsstellung in die Initialstellung J überwindet. Die Luft löst sich im Füllwasser auf.

Schrodt nimmt an, „daß beim Trocknen des Sporangiums die halbzylindrische Deckmembran sich verkürzt, die Querwände (quer zur Längsrichtung des Annulus) einander nähert und den bandförmigen Boden gerade streckt. Bei Zutritt von Wasser wird die Spannung aufgehoben, die Lumina vergrößern sich und es entsteht eine schwache Luftverdünnung in ihnen, durch welche das Wasser in das Innere hineingesaugt wird; in demselben rundet sich die Luft zu einer Blase ab, deren Oberflächenspannung die noch vorhandene Luft nach den Orten geringsten Druckes, also durch die Membran, nach außen treibt." Das ist schwer vorstellbar.

In das Jahr 1898 fallen eine Reihe von Arbeiten von Steinbrinck, Schrodt und Kamerling über dieses Thema. Zunächst wollen wir die Kamerlingsche Arbeit (26) ganz kurz umreißen.

Legt man luftgefüllte Zellen in Wasser, so beobachtet man erst nach Tagen ein Füllen mit Wasser. Die trockenen Moosblätter saugen das Wasser momentan ein. Die Spiralzellen von *Equisetum*, die Elateren der Lebermoose, der Annulus der Farne und die Antheren benötigen hierzu nur einige Minuten. Diese sind eben luftleer oder luftverdünnt oder mit Wasserdampf gefüllt. Damit das der Fall sein kann, müssen die Wände undurchlässig für Luft sein. Wenn man die Teile in luftleer gekochtes Glycerin einlegt, dann bleiben die Blasen bestehen. Es müßte doch das Glycerin die Luft absorbieren und sich an die Stelle der Luft setzen. So aber sind die Zellen für Luft ebenso ungangbar wie für Glycerin. Prantl will die Blasen aber auch gesehen haben, wenn die Zellen verletzt waren.

Steinbrinck (27) bestätigt die Kamerlingsche Annahme des Kohäsionsmechanismus. Er glaubt an altes Material bei dem Auftreten von Luft nach dem Verletzen.

Während aber die Dinge für die Annuli ganz klar liegen, ist das bei den Antheren nicht so völlig der Fall. Das Öffnen kann etwas verzögert erscheinen, obwohl die Blasen an einigen Stellen erscheinen. Gelegentlich beobachtet man auch bei Moosen und *Equisetum* Blasen vor der Bewegung, aber das ist nur an wenigen Stellen der Fall. Trotzdem ist die Schrumpfungstheorie unrichtig. Bei diesen Objekten sind die Membranen nicht so elastisch wie beim Annulus (und, möchten wir hinzusetzen, leichter deformierbar).

Eine sehr kritische Arbeit ist die von Schrodt (28). Er geht von der Kamerlingschen Arbeit aus, daß die Zellen vieler Pflanzen, welche schnell Wasser aufnehmen, luftleer seien. Das könnten sie

wegen ihrer luftundurchlässigen Wände. Als Beispiele werden angeführt die Moosblätter, die Elateren, die Klappen der *Jungermanniaceae*, Antheren, Farnannulus, Bromeliaceenblätter, die Samenwand von *Taraxacum* und *Selaginella lepidophylla*.

Schrodt stellt nun die Prantlschen Verletzungsversuche als nicht einwandfrei hin. Dagegen zerstörte er die Wandungen der Annuli der Farne mit konzentrierter Schwefelsäure und fand Luft. Wenn man Gasblasen sagt, so stimmt dieser Versuch, wie ich selbst mich überzeugen konnte, in allen Fällen. Wir wollen daher Schrodt wörtlich zitieren:

„Einfacher läßt sich die Frage nach der oben besprochenen Methode erledigen, bei welcher die Zellen durch konzentrierte Schwefelsäure zerstört werden. Man kann dann die Tatsache gegen jeden Zweifel sicherstellen, daß die trockenen Annuluszellen nicht luftleere Hohlräume umschließen, sondern lufterfüllt sind." Er weist nun auf alte Versuche hin, deren Stelle unter derselben Nummer bei uns verzeichnet ist.

In den Farnannulus dringt Glycerin ohne Kochen nicht in einigen Tagen ein. Kocht man, so ist das in wenigen Stunden der Fall. Ich selbst kann diesen Versuch bestätigen. Schrodt interpretiert den Versuch nun folgendermaßen: „Bei der Erwärmung dehnt sich die Luft aus, geht teilweise durch die Zellmembran hindurch und wird beim Abkühlen durch Glycerin ersetzt." Eine Kritik könnte unserer Ansicht nach einwenden: Warum geht das erst nach einigen Stunden? Ist der Austritt von Luft wirklich unterhalb des Siedepunktes oder besser gesagt Zersetzungspunktes des Glycerins beobachtet? — „Setzt man die trockenen Annuli einem Druck von 3—4 Atmosphären aus, so bemerkt man nicht die geringste Veränderung in ihrem Aussehen." (Das sagt nur aus, daß die elastische Membran einen Widerstand gegen den Außendruck bietet. Wenn innen Luft wäre, müßte diese sich ebenso zusammendrücken lassen, als der vergrößerte Außendruck den Raum des Vakuums wegen stärkerer Belastung der Wand zusammenschrumpfen lassen müßte.)

„Sobald ein trockener, gerade gestreckter Annulus in Wasser gelegt wird, benetzt sich die Membran, die Zugspannung der dünnen Decke läßt nach, infolge der Elastizität des dicken Bodens schließt sich der Annulus, die senkrechten Pfeiler treten auseinander und das Volumen der Zellen vergrößert sich um ein Beträchtliches. Hierdurch wird die Luft im Innern der Zellen verdünnt, der Überdruck der Atmosphäre preßt dieser Verdünnung proportional etwas

Wasser in die Zellen hinein und der kapillare Druck der Wassermenisken drückt genau so wie bei Pappushaaren die Luftblase zusammen. In der Folge dessen wandert die Luft durch die Molekularinterstitien nach den Orten geringsten Druckes, wodurch die Luftblase allmählich verschwindet."

Das Jahr 1901 bringt uns wieder zwei Arbeiten von Steinbrinck und eine von Schrodt. Wir nehmen zuerst die Schrodtsche (29).

Daß das Endothecium die bewegende Schicht ist, bezeugt die Bewegungsfähigkeit von Querschnitten nach Beseitigen aller anderen Gewebe außer der Faserschicht. Schwendener und Schrodt waren früher der Meinung, die Bewegung träte erst nach dem Verschwinden des Wassers, also bei Gegenwart von Luftblasen auf. Die Spannung ist im trockenen Zustande straff. Es gibt aber eine Bewegung, bevor die Luftblase da ist. Die trockenen Membranen sind zudem eingefaltet und zerknittert.

„Im Laufe der Untersuchung bin ich jedoch zur Überzeugung gelangt, daß neben der einen und anderen jener beiden Kräfte dem Turgor der lebendigen Zellen noch eine bisher übersehene Rolle zukommt."

Die eben aufgesprungenen Theken von *Forsythia* enthalten keine Luft. Das kann man sehen bei Beobachtung in Öl oder Glycerin. (Das letztere ist wegen seiner wasserentziehenden Wirkung nicht zu einem einwandfreien Versuch geeignet.) Eben geöffnete Antheren von Iridaceen und Liliaceen enthielten einen von der Wand gelösten Plasmakörper, wenn man sie in Glycerin beobachtete (siehe oben!). Unreife Stamina von Magnolien lassen sich in Glycerin öffnen. — In der *Fuchsia*-Blüte rollen sich die Valven noch ungeöffneter Antheren ohne Lufteintritt ein.

Daher ist nach Schrodt das Schwinden des Turgors der maßgebende Faktor bei der erstmaligen Öffnung der Stamina.

Dem entgegnet Steinbrinck (30) in seiner zweiten Arbeit dieses Jahres, welche besonders hier in Betracht kommt. Der lebende Protoplast wirkt wie das Wasser im Kohäsionsmechanismus. Daß der lebende Protoplast gar nicht zur Wirkung nötig sei, zeigt er durch das Springen von Antheren, die geschlossen in Alkohol getötet wurden und nun beim Eintrocknen sprangen. (Es scheint da nach meiner Ansicht auf die Geschwindigkeit beim Eindringen des Alkohols anzukommen. Wenn man nämlich nicht so schnell eindringenden verdünnteren Alkohol nimmt, so öffnen sich die Antheren jedoch wieder.)

An den Längswänden kann man an Mikrotomschnitten die sonst nur schwer sichtbaren Längsfalten deutlicher erkennen. Steinbrinck hat diese Präparate in den Sitzungen der Deutsch. bot. Ges. vorgelegt. Diese Längsfalten sind sehr wesentlich. Die andere Arbeit bringt einen neuen Fall, der sehr interessant ist, aber es ist besser, dessen Behandlung beiseite zu lassen, da sonst die Übersicht gestört wird.

Dagegen ist auf die Arbeit über „den Schleudermechanismus der Selaginellen-Sporangien" von Steinbrinck im nächsten Jahre (31) ein Eingehen nötig. Läßt man reife geschlossene Sporangien 24 Stunden in absolutem Alkohol liegen, so springen sie nach dem Herausnehmen nicht. Daß aber die Abtötung des lebendigen Inhaltes nicht der maßgebende Faktor sein kann, dafür zeugt das Springen nach Ersetzen des Alkohols durch Wasser.

Wenn man ein geöffnetes altes Sporangium wieder in Wasser wirft, wird es wieder konkav. Läßt man sie sofort nach dem Erlangen der Form austrocknen, dann schnellen sie nicht, wohl aber, wenn die Zellen sich voll Wasser gesogen haben. Nach dem Abschleudern haben die Sporangien noch Wasserinhalt. Ein weiteres Austrocknen ermöglicht ein weiteres Schnellen. Das Abflachen und Ausbreiten erfolgt nun durch Reißen. Manche Zellen bleiben gefaltet, manche nicht. — Die Mikrosporen zeigen ein Rückschnellen analog dem Farnannulus.

Steinbrinck äußert den Verdacht der Mitbeteiligung eines anderen Mechanismus. Das ist unserer Ansicht nach vielleicht ein Quellungsmechanismus, der mit dem daneben vorhandenen Kohäsionsmechanismus wirkt.

Das Nichtschnellen der alkoholdurchtränkten Stücke kann entweder durch die geringe Dampftension desselben, wie wir unten sehen werden, erklärt werden, oder es fehlt den entquollenen Zellen die Biegsamkeit.

Wie bei allen neuen Gedanken beginnt nun das Kesseltreiben, um diesen aus der Welt zu schaffen, nachdem man über ihn geschwiegen hat oder ihn hat totschweigen wollen. Es hat wenig Sinn, alle diese Einwände zum Teil berechtigter, zum Teil wenig berechtigter Natur wiederzugeben. Steinbrinck (32) beginnt sich nun zu wehren und hat dabei eine ganze Reihe von Versuchen ausgeführt, welche in das Problem tiefer hineinführen. Es kommt im allgemeinen bei Polemiken nur das eine heraus, daß der Angegriffene gezwungen ist, durch sachliche Entgegnungen die Angreifer zu erledigen.

Außer einer humorvollen Antwort auf URSPRUNG und SCHWENDENER enthält diese Arbeit wertvolle Angaben: Altes Material muß mit Vorsicht gebraucht werden, frisches zeigt alles besser. (Nach meiner Ansicht hat das wohl seine Ursache in Überdehnungserscheinungen und vielleicht auch in der allmählich mehr einsetzenden Durchlässigkeit für Luft. Die Kolloide altern.)

Die Sporangienzellen von *Equisetum* muß man antrocknen lassen und dann erst auf die Glasplättchen legen. Die Kontraktion findet statt, ohne daß Luft eintritt. Vereinzelte Zellen füllen sich früher mit „Luft". Die Schraubenwindungen nähern sich bis zur Berührung.

Aus welchem Grunde oft vorzeitig der Kohäsionszug unterbrochen wird, ist noch nicht festgestellt. Beim Farnannulus und *Selaginella* ist das weit seltener als bei *Equisetum*.

Legt man noch nicht aufgesprungene *Equisetum*-Sporangien in Alcohol absolutus r a s c h ein, so springen sie nicht. (Das dürfte nach meiner Ansicht nur an dem raschen Eindringen von Alkohol liegen, der hier viel weniger Widerstand in den Membranen hat als bei den anderen Objekten.) Nach einigen Tagen trocknet man rasch im Vakuum. „Unter diesen Umständen verdunstet der Alkohol zu rasch, als daß ein durchgreifender Kohäsionszug zustande käme." (Wir möchten späteren Versuchen vorgreifend hier schon erwähnen, daß die Dampftension des Alkohols dermaßen nieder ist, daß es gleich zu einem Sieden kommt. Die Alkoholsäule reißt zu bald.)

Wenn die Sporangien schon gesprungen waren, nachher wieder mit Alkohol getränkt und genau so behandelt werden, vollzieht sich der gleiche Vorgang. Legt man diese alkoholgetränkten Objekte an die Luft, so springen sie, „wenn auch nicht in demselben Maße wie in der Natur". (Wir sehen hier das Verhalten, das wir später mit dem Annulus genauer verfolgen können. Beim Tränken mit Flüssigkeiten geringen Dampfdruckes arbeitet ein Kohäsionsmechanismus nicht so stark, weil die Flüssigkeit eher zum Sieden kommt. Diese Versuche haben uns auf die Deutung und die unten zu schildernden eigenen Versuche gebracht.)

Nimmt man die Alkoholobjekte, welche im Vakuum nicht gesprungen waren, und tränkt sie mit Wasser, so füllen sich die Lumina mit Wasser. Dann springen sie wie normale. Alle Objekte, die mit Wasser getränkt waren, springen im Vakuum, gleichgültig, ob sie nach Tränken mit Alkohol sprangen oder nicht. Das Wort „springen" ist hier natürlich als aufgehen zu verstehen.

Über die Außenhäute des Farnannulus enthält die Arbeit eine alte Angabe aus Dodonaea 1895, VII, 342—356. Auf polarimetrischem Wege gelangt man zu einer Feststellung besonderer Dichte in der Querrichtung. In der Längsrichtung sind sie sehr elastisch dehnbar.

Im gleichen Jahre erschien von Steinbrinck (33) eine weitere sehr wertvolle Arbeit. Er setzt sich hier zum ersten Male in ausgedehntem Maße mit der Schrodtschen „Beobachtung des Lufteintrittes in den Farnannulus" auseinander, auf die jener durch seine Schwefelsäureversuche gebracht war.

Als Ausgangspunkt nimmt Steinbrinck Versuche von Wiesner und Molisch, die eine Undurchlässigkeit für Luft durch Cellulose gefunden hatten. Hervorzuheben ist der Schrodtsche Gedanke: „Überdies lassen sich ferner Bedenken dagegen erheben, ob das nicht Luft ist, die c h e m i s c h oder physikalisch durch die Schwefelsäure f r e i gemacht war." (Da es einerseits bekannt ist, daß Luft von Kolloiden kondensiert wird, so könnte man an deren Freiwerden beim Lösen durch Schwefelsäure denken, diese würde dann auf die Seite gezogen, auf der ein Vakuum herrscht. Auf eine andere Möglichkeit kommen wir unten noch zurück. Die Pektinsubstanzen enthalten als Komponente Zuckerkarbonsäuren, von denen es bekannt ist, daß sie Kohlendioxyd beim Zusammenbringen mit konzentrierter Salzsäure und Schwefelsäure liefern. Auch an eine Oxydation von Wandbestandteilen ließe sich denken.)

Diesen Gedankengängen ist Steinbrinck nicht gefolgt, er nahm bei *Selaginella* an, daß doch Luft eindringen könne. (Hier gilt ebenfalls das oben Gesagte.) „Als ich jedoch mit Hilfe der Luftpumpenversuche diesen Schluß zu bekräftigen suchte, führten dieselben nicht zu einem unzweideutigen Ergebnis. Immerhin schienen diese Versuche andererseits geeignet, die Auffassung in Zweifel zu stellen, daß die rasche Blasenverdrängung bei den Farnannuli und den Selaginellensporangien auf dem Überdruck der äußeren Luft beruhe."

Steinbrinck nimmt nun eine Reihe von Versuchen mit Moosblättern vor, welche seine völlige Objektivität kennzeichnen. Eine Glasröhre von 1 m Länge wird oben mit einem *Mnium*-Blatt verkittet. Bei Saugung mit 2—3 Atmosphären erwiesen sich sowohl trockene wie feuchte Blätter völlig undurchlässig für Gase. Andererseits deutete die Prüfung durch Auflösen mit entleerten Zellen versehener Moosblättchen auf einen Gehalt an „Luft". (Wir

möchten bemerken, daß auch hier sehr leicht verkohlbare Wandstoffe vorliegen!)

Wenn Steinbrinck frische Pflanzenteile untersuchte, fand er ein Vakuum. Nach einem langen Liegen an der Luft fand er dagegen selbst beim Farnannulus Luft mit der Schwefelsäuremethode. — Entzieht er das Wasser mit konzentrierter Schwefelsäure, Alkohol oder Glycerin, so entstehen luftleere Räume. Wenn er in Schwefelsäure löste, so bekam er bei Alkohol Gasblasen. Steinbrinck glaubt an Äthylengase. (Wir möchten auf diese Versuche hinweisen, wenn wir weiter unten abhandeln.)

Die Torricelli-Leere-Versuche ergaben immer eine Undurchlässigkeit für Gase. Die Schwefelsäure ließ, je längere Zeit das Blatt seit dem Entleeren gelegen hatte, desto mehr und größere Luftblasen erscheinen.

Auch wenn Steinbrinck das Einschrumpfen der *Mnium*-Blätter verhindert hatte, immer ergaben die Versuche dasselbe Resultat. Bei geöffneten Zellen fand Steinbrinck keine Gasblasen. Er schreibt aber nicht, ob das Material vorher etwas angefeuchtet oder ob es trocken in die Flüssigkeit eingelegt war.

Moose und Annuli wurden im Vakuum ausgetrocknet und sofort nach dem Übertragen aus dem Vakuum in freie Luft mit Schwefelsäure untersucht. Es ergab sich keine Luft.

Wenn man trockene *Mnium*-Blätter in Wasser legt und beobachtet, so findet man in den Zellen zunächst wie beim Farnannulus Blasen entstehen. Diese schwinden bei längerem Verweilen. Bei Schwefelsäure bekommt man das gleiche Bild, aber die Blasen lösen sich nicht (oder es entstehen die Gase erst bei der Einwirkung der Säure?).

Kamerling hat die Versuche mit Glycerin, Alkohol usw. zuerst ausgeführt und die Vakua entstehen sehen. Besonders wertvoll sind die Versuche mit Alcohol absolutus und Schwefelsäure beim Farnannulus. Die durch Alcohol absolutus erzeugten Blasen bleiben dann bestehen, wenn die Säure r a s c h einwirkt. Dagegen ist das nicht der Fall, wenn die Säure langsam einwirkt. Steinbrinck glaubt dafür die Entstehung von Äthylen verantwortlich machen zu müssen. (Wir möchten darauf hinweisen, daß bei vorherigem kurzem Befeuchten mit ganz wenig Wasser und allmählichem Einwirken von Schwefelsäure durch Absaugen und Ergänzen der verdünnten Säure auch die Blasen nicht entstehen.)

Sehr interessant sind nun die Steinbrinckschen Versuche, durch Auspumpen im Vakuum das Wasser vollständig zu ent-

fernen. Wenn das Wasser rasch verdunstet, so füllen sich die Zellen mit Luft und diese ist dann nicht durch Wasser verdrängbar. Geht das Austrocknen langsamer, so entsteht im Innern der Zellen ein Vakuum. Das zeigt uns die schwere Durchlässigkeit für Luft. (Wir möchten die Versuche folgendermaßen interpretieren: Wenn die Saugwirkung sehr rasch geht, dann kommt das Wasser in den Zellen selbst zum Sieden und entläßt das in ihnen gelöste Gas in die Zelle. Treibt man nun das Evakuieren weiter, dann kann man wohl den Rest des Wassers herausbekommen, doch nicht die Luft. Diese Zellen füllen sich nicht mit Wasser. Geht der Prozeß langsam vonstatten, so verdampft das Wasser außen und im Innern der Zellen ist Siedeverzug. Wenn das Wasser weitgehend verdunstet ist, dann ist aus ihm schon vorher das gelöste Gas auf osmotischem Wege aus dem Wasser der Zellen entzogen. Nun füllen sich die Zellen mit Wasserdampf.)

Der Schwierigkeit, welche die Annahme einer Luftfüllung macht, ist Steinbrinck sich wohl bewußt: „In den nachfolgenden Zeilen habe ich nun zu berichten, daß ich auch bei den Sporangien von Farnen und *Selaginella* nicht imstande gewesen bin, einen erheblichen oder augenfälligen Unterschied in der Zeitdauer der Wasserfüllung der aktiven Zellen zu finden, ob diese nun möglichst luftleer oder im natürlichen Zustande geprüft wurden." Man fühlt förmlich das Ankämpfen gegen die Ergebnisse des Schwefelsäureversuches heraus.

Sehr wertvoll ist die Beobachtung des Ausbleibens eines Springen im Vakuum bei Antheren, die mit Alkohol gefüllt waren. (Die Deutung aus der geringen Dampfspannung hat Steinbrinck nicht gefunden.)

Die Antheren scheinen aber in Wirklichkeit nicht völlig für Luft unwegsame Wände zu haben. Das ist uns verständlich, wenn wir bedenken, daß hier vielfach keine Zellulosewände vorliegen, sondern daß Collose und selbst Amyloidwände vorkommen. Diese haben eine geringere Dichte. Wenn die ohne Springen im Vakuum gelegenen Antheren zuerst in Luft und dann in Wasser gelegt werden, dann dauert das Füllen ein bis mehrere Tage. Direkt im Vakuum mit Wasser in Berührung gebracht, füllen sie sich momentan.

Das Ende dieser Arbeit endet mit einigen Fragezeichen. „Die Membran von Zellen der Farnannuli, *Selaginella*-Sporangien und *Mnium*-Blättern vermag das Eindringen von Luft (oder Bestand-

teilen der Luft) in die Lumina im trockenen Zustande nicht zu verhindern und z. T. wahrscheinlich noch weniger nach Befeuchtung."

„Daß die trockenen Membranen trotzdem nur wenig Luft enthalten, selbst wenn der Protoplast abgestorben ist, beruht auf der starken Zerknitterung, die ihre Wände beim Wasserverlust erfahren. Warum aber auch bei den Farnannuli und *Selaginella*-Sporangien die Blasenverdrängung und Wasserfüllung ihrer „aktiven Zellen" so rasch vor sich geht, trotzdem ihre Membranen nicht zerknittert bleiben, ist noch nicht ganz aufgeklärt."

Das Jahr 1904 bringt wieder eine Arbeit über unser Problem von Steinbrinck (34), doch handelt es sich um eine Anwendung auf das Saftsteigeproblem, so daß wir uns das Eingehen sparen können. Dagegen tritt ein neuer Forscher auf den Plan: Ursprung (35).

Ursprung kommt zu folgendem Ergebnis: Die dauernde Öffnung trockener Sporangien erfolgt durch einen hygroskopischen Mechanismus; die jeweils nur einen Augenblick anhaltende Öffnung des feuchten Sporangiums ist durch den Kohäsionsmechanismus bedingt. Er schildert das sprungweise Erreichen des Verschlusses. Der hygroskopische Mechanismus soll seinen Sitz in der dicken Innenwand haben. Die dünne Außenmembran ist nur wenig quellbar, also passiv.

Über *Equisetum* machte er einige (scheinbar) von dem bisherigen etwas abweichende Angaben: Krümmung und Kontraktion finden erst statt, nachdem alle Zellen mit Luft gefüllt sind. Während einige Zellen noch Wasser enthalten, macht sich eine schwache Kontraktion geltend, die starke kommt, sobald alle Zellen „luftgefüllt" sind. Älteres und frisches Material ergab gleiches. Es soll auch hier Kohäsion und Hygroskopizität vorhanden sein.

Die Arbeit von Steinbrinck (36) des Jahres 1908 bringt eine Reihe merkwürdiger Fälle. Da aber in ihnen keine das eigentliche Problem angehende Angabe vorhanden ist, so wollen wir von ihrer Besprechung hier absehen. Es soll ja unsere Aufgabe sein, den Mechanismus herauszulösen; wir wollen hier nicht durch zu viele Fälle verwirren.

Gegen Steinbrinck steht eine Arbeit des gleichen Jahres von Schneider (37). Er geht von anatomischen Beobachtungen aus. In Tulpenantheren wechseln Größe, Richtung und Schichtung des Fasersystems. Da selbst in derselben Anthere keine durchgreifende Regel von ihm erkannt wurde, soll die Stärke und Richtung des an sich vorhandenen Kohäsionszuges dermaßen von Zelle zu Zelle sich ändern, daß sie zwar zu Zuckungen führen können und die Zellen

erheblich zu schmälern vermögen, aber sich nicht so summieren können, daß ein entscheidender Einfluß auf die Zurückkrümmung ausgeübt werden kann. (Wir werden gleich STEINBRINCK antworten hören!) Das Zurückkrümmen selbst wird durch Hygroskopizität erreicht. Die Faserzellen lösen sich tatsächlich nur zum Teil in Schwefelsäure. Die inneren Zellschichten haben mehr Faser als die äußeren. Auch nach außen gehen die Sterne. Es gibt Doppelsterne. Die Epidermen wirken antagonistisch, das mag vielleicht die Zuckungen mit bedingen.

SCHNEIDER hat seine Versuche mit vertrocknetem und wieder befeuchtetem Material angesetzt, von lebenden Zellen kann keine Rede sein.

Die Faserbogen sind naß dünner als trocken. (Könnten da nicht Brechungserscheinungen bei der Beobachtung beteiligt sein?) Die isolierten Bögen machen im freien Zustande hygroskopische Bewegungen, sie sind naß flacher als beim Befeuchten gekrümmt.

Ein Großkampfjahr für STEINBRINCK ist das folgende, enthält doch der Band 1909 Ber. Deutsch. bot. Ges. nicht weniger als sechs einschlägige Arbeiten.

STEINBRINCK (37) beschreitet gegen SCHNEIDER den richtigen Weg, indem er experimentiert. Die Formänderung der Antheren von *Crocus, Fritillaria, Lilium, Amaryllis* bleibt bei dem raschen Verdunsten des Alkohols im Vakuum aus. Man könnte daraus den Schluß herleiten, daß eben das Wasser fehlt, um die Hygroskopizität einzuleiten. (Wenn das Ganze ein solcher Mechanismus wäre, dann dürfte es ja gar keine geschlossene Antheren in Alkohol geben.) Alkoholgetränkte Antheren werden mit der Luftpumpe ausgepumpt. Wenn man die Antheren recht lange im Vakuum läßt, so kann man ein teilweises Öffnen sehen, sobald die Anthere in die Luft kommt. Von einem hygroskopischen Mechanismus kann dabei keine Rede sein. Wenn reines Alkoholmaterial im Zimmer verdunstet, dann tritt Springen auf. Das geschieht aber in stark vermindertem Maße.

(Wie sind nun diese Versuche zu erklären? wird der Leser fragen. Die Erklärung liegt fraglos in der geringen Dampfspannung des Alkohols. An der Luft gelangt der Alkohol später zum Sieden als im Vakuum, weil der Alkohol in Luft später siedet, kann er noch als kohärierendes Medium wirken.)

Der Alkoholdampf ist aus den Zellen sehr schwer mit der Luftpumpe herauszubekommen. Da die Zellen mit Alkoholdampf gefüllt sind, so muß dieser sich beim Lasten eines Druckes auf die

Außenzellen etwas komprimieren. Ein Hinausbringen in die Luft muß die Eigenspannung der Zellen unterstützen und nunmehr eine geringe Einwölbung hervorrufen. Die Folge ist eine kleine Öffnungsbewegung. Wenn die Zellen sehr lange im Vakuum gelegen haben, dann wird erstens eine sehr starke Verdunstung von eingequollenem Wasser eintreten. Das zähe Festhalten von Alkohol und Wasser in Fasern ist jedem bekannt, der Rohfaserbestimmungen gemacht hat. Dadurch wird die Membran viel starrer als sie war. Andererseits machen sich auch Überdehnungserscheinungen bei den aus Collose und selbst Amyloid bestehenden Wänden geltend. Diese beiden Momente können das Ausbleiben bei sehr langem Liegen im Vakuum erklären. Eine halbe Stunde genügte nicht. (Da aber der Alkohol eine geringere Spannung hat als Wasser, so wird das Alkoholmaterial sich viel weniger öffnen, weil eben eher ein Reißen der Säule erfolgt.)

Daß auch nach meiner Ansicht die Überdehnung eine größere Rolle spielt, das zeigt der geringe Ausschlag bereits einmal geöffneter Antheren beim Alkoholversuch, den Steinbrinck hier beschreibt.

Wir möchten nun noch einige Sätze hervorheben, da sie manchen Fingerzeig enthalten. Der Widerstand des Nahtgewebes gegen das Zerreißen ist zwar nicht groß genug, um die Kohäsionswirkung des Zellsaftes unter den gewöhnlichen Verhältnissen der Natur zu verhindern, aber immerhin so beträchtlich, daß er bei den beschriebenen Versuchen die Kohäsionsleistung des Alkohols aufhebt. Daher klaffen bereits gesprungen gewesene, aber wieder völlig wasserdurchtränkte und wieder geschlossene Antheren schon nach dem Eintragen in absolutem Alkohol von neuem weit, indem der Alkohol den Zellräumen Wasser entzieht. In den Nachträgen ist ein Versuch, der für die Füllung der Hohlräume mit einem Gase spricht, aber das ist der Wasserdampf ebenso wie Luft.

„Alte Antheren, die völlig vertrocknet waren, wurden nur kurze Zeit aufgeweicht. Nun kamen sie ins Vakuum, sie schlossen sich völlig wegen der Ausdehnung der Luft" (oder Wasserdampf) „der Faserzellen". (Sie wurden beim Trocknen nicht gestreckt. Es konnte keine Kohäsion eintreten.) „Dagegen wäre eine Hygroskopizität möglich gewesen. Die Membranschrumpfung allein führt zu keinem Öffnen."

Es kommt nun eine Antwort von Schneider (38), in dieser ist eigentlich nicht ein einziger stichhaltiger Einwand gegen Stein-

BRINCK enthalten. Dagegen sind Gedanken und Beobachtungen vorhanden, die zum Ausbau des Bildes der Antheren-Fachöffnung beitragen. Es sollen nämlich die wachsenden Pollen die Fächer aufreißen. (Wir möchten an das Vorauseilen der Valven erinnern, die wir oben zu berichten Gelegenheit hatten. Ob das die Wachstumsprozesse gerade des Pollens sind, welche die Thecen zum Aufreißen bringen, möchten wir bezweifeln. Einen stichhaltigen Grund bringt SCHNEIDER übrigens auch nicht.) Dagegen ist es sehr richtig, daß SCHNEIDER zeigt, daß die Thecen geöffnet sind, bevor die Kohäsion der Valven einsetzt. Schwefelsäure kann nur in solche Nähte leicht eindringen, welche bereits die Korklamelle zerrissen haben. Das ist aber bereits vor der Valvenbewegung der Fall.

Diese erste Bewegung hat sicher nichts mit dem Kohäsionsmechanismus zu tun. Dagegen möchte ich das für die zweite Bewegung und die Wiederholung derselben nach oftmaliger Wasserfüllung glauben.

Auf diese Erwiderung läßt sich STEINBRINCK von neuem aus (39): „Bei der Öffnung von Antheren und Sporangien werden zweifellos Spannungen durch einen Riß ausgelöst". So schrieb einer der Gegner von STEINBRINCK, auf den wir gleich kommen werden. Diesen Ausspruch bezeichnet STEINBRINCK als falsch. Man möchte aber doch vielleich richtiger sagen: „können sich auswirken, aber sie sind nicht ausreichend, um die Antheren zu öffnen". Mit Recht weist er das „Gerede von SCHNEIDER" als nicht zum Kohäsionsproblem, sondern dessen Vorspiel gehörig zurück. Es wäre wirklich schade, alle diese Gegensätze aus dem Schoße der Vergessenheit hervorzuholen.

Über die Entstehung des Risses äußert sich STEINBRINCK sehr richtig. Er weist darauf hin, daß auch Antheren sich öffnen, welche gar keinen Pollen führen. Es handelt sich demnach nicht um den Wachstumsdruck des Pollens. Die Antheren hatten sich (unserer Ansicht nach durch das Wachstum der Valven) vom Konnektiv und von der Verbindung der Valven gelöst. Das Entstehen der Trennungsflächen ist aber nicht mit einem Öffnungsvorgang zu verwechseln.

Es kommt nun noch ein Angriff von LORCH (40), der sich gegen STEINBRINCK richtet. Da er mehr mit den *Polytrichum*-Blättern und anderen Moosblättern zu tun hat, möge er, zumal er keine neuen Momente enthält, hier übergangen werden. Auch hierauf erwidert STEINBRINCK (41). Es werden hier genaue Details und eine

sachliche Abwehr gebracht. Die Außenmembran ist dicker als die innere, wie beim Farnannulus.

Lorch führt seine Polemik insofern nicht ohne Erfolg, da er nachweisen kann, daß auch angeschnittene Zellen von Moosen Bewegungen, allerdings nicht von dem Ausmaße der intakten, ausführen. Nach dieser Darstellung dürfte es sich nicht um einen reinen Kohäsionsmechanismus handeln, sondern um einen mit Hygroskopizität kombinierten. Man muß besonders darauf achten, daß die Schnitte nicht festkleben. Dieser Umstand ist auch gegen die eigenartigen Ergebnisse von Ursprung anzuführen. Steinbrinck war das übrigens bekannt.

Unmittelbar darauf kommt die prompte Entgegnung Steinbrincks (42) im nächsten Jahre, 1910. Die Wände von *Catharinea undulata* wellen sich beim Trocknen. Zunächst soll ein luftverdünnter Raum entstehen und darauf Luft eindringen. Das im allgemeinen stattfindende Kräuseln soll den Kohäsionsmechanismus bedingen. (Daß die verschiedene Quellungsfähigkeit der bei allen Moosen mehr oder minder ausgebildeten verschiedenen Lamellen der Zellwand auch die Ursache sein könnte, hat Steinbrinck übersehen.) Er kommt nun zu den Versuchen beim Einlegen lufttrockener Stücke in Glyceringelatine. Es gibt nun deutliche „Gasblasen". Die Zellwände sind unter der Zufuhr von Wasser aus der Gelatine entfaltet. Dieses konnte aber nicht schnell genug in die Zellen eindringen, weil die Gelatine vorher erstarrte. Es erfolgt ein Abreißen. (Die Zellwände der Moose können aber auch als mehr hygroskopische Gele der Glyceringelatine das Wasser auf dem Wege der Quellung entziehen. Sie können nunmehr ihre Schrumpfungsform verlieren. Dadurch wird eine andere Zellform geschaffen, die nunmehr als Kohäsionsmechanismus wirkt. So möchten wir diesen Versuch interpretieren.)

Steinbrinck spült nun rasch mit warmem Wasser die Glyceringelatine ab und trocknet geschwind mit Löschpapier. Die Stücke „dürfen nämlich vorläufig noch nicht lange mit Wasser in Berührung bleiben, weil ihre Blasenräume sehr luftverdünnt sind und durch den äußeren Luftdruck bald mit Wasser ausgefüllt würden". Nach einem einstündigen Trocknen ist so viel Luft eingedrungen, daß die Blasen längere Zeit im Wasser erhalten bleiben. Nimmt man sie nämlich aus dem Wasser wieder heraus, während die Blasen überall in den Zellen noch vorhanden sind, so bewahren sie die Gestalt der turgescenten Stücke auch beim Trocknen. Bei

langem Einlegen in Wasser kommt die „Blase zum Verschwinden, dann tritt beim Trocknen Kräuseln ein". (Auch hier ist nach meiner Ansicht der Lufteintritt noch nicht sicher ausgemacht. Man darf nicht vergessen, daß außer dem Wasser auch Glycerin von der Membran eingesogen worden ist. Das Eintrocknen erfolgt nun unter anderen Bedingungen. Die Membranen lassen das Glycerinwasser nicht verdunsten, sie bleiben daher straff, ohne einzuschrumpfen. Wir möchten diesen Mechanismus nicht als reinen Kohäsionsmechanismus auffassen.) Plasmolysiert man die Zellen mit Salpeterlösungen in starker Konzentration, so erfolgt ebenfalls ein Schrumpfen. (Wir möchten auch hier erwähnen, daß osmotisch stark wirkende Medien ebenfalls stark entquellend wirken, wobei die Membranen in ihrem Quellungsgrad stark verändert werden können, ja sogar, wie wir hinten ausführen werden, doppelbrechen.)

Daß auch hier kaum Luft enthalten ist, dafür spricht doch letzten Endes immer das restlose Verschwinden der Luftblasen auch beim Einlegen alter Stücke in Wasser. (Wir möchten bei diesen Versuchen allerdings bis zu einem gewissen Grade auch ein Durchdringen von Luft in gelöster Form zugeben. Wenn das Verdunsten des lufthaltigen Wassers in einer geeigneten Form erfolgt, so können geringe Mengen von Luft in Gasform unter Umständen entbunden werden.)

Bei *Polytrichum* gibt Steinbrinck eine gewisse Komplikation des Kohäsionsmechanismus durch ein Schwellgewebe zu. Das ist sehr wohl denkbar und auch von uns oben angenommen worden, daß eine Kombination von Quellungs- und Kohäsionsmechanismen vorkommt.

Im gleichen Jahre hat Steinbrinck noch zwei Arbeiten zur weiteren Kenntnis der Kohäsionsmechanismen geliefert (43, 44). So wertvoll diese an sich sind, so müssen wir uns hier darauf beschränken, nur das aus ihnen wiederzugeben, was mit der Problemstellung innig zusammenhängt.

Die springenden Antheren von *Ricinus* springen auch als Alkoholmaterial. Unter gewissen Umständen kann das Springen hier jedoch ausbleiben. (Das deutet wieder auf die niedere Dampfspannung.) Wenn die dabei entstehenden Luftblasen wieder gefüllt sind, erfolgt erneutes Springen. Trotz Einquellen in Wasser muß es unterbleiben, solange die Blasen nicht ganz gefüllt sind. Die Fältelung der Zellen ist deutlich zu sehen, bevor das Schnellen kommt. Das mehrmalige Zucken nähert alles an *Selaginella* an.

In der anderen Arbeit möchten wir nur Magnesiumchloridlösungen als Kriterium für Kohäsionsmechanismen ablehnen, wenn die Trockenkrümmung ausbleibt. Erstens dringt es sehr schwer ein, zweitens vermag es selbst die Zellulose chemisch und physikalisch zu verändern. Es wirkt ähnlich wie Chlorzink (siehe Ziegenspeck, 18).

Im gleichen Jahre tritt ein neuer Forscher auf den Plan: Hannig (45). Er greift auf die Prantlschen Beobachtungen zurück, daß man die Vorgänge mit Wasser entziehenden Lösungen gut unter dem Mikroskop beobachten kann.

Als besonders geeignet betrachtet er Magnesiumchloridlösungen. (Dem möchte der Referent aber widersprechen. Das Magnesiumchlorid hat zwar den großen Vorteil eines schlechten Eindringens ins Plasma und eines energischen Wasserentzuges. Dem stehen aber reichliche Nachteile gegenüber. Es läßt sehr leicht die Membranen quellen. Dagegen ist gegen den Rohrzucker nichts einzuwenden. Wir möchten gleich hier den Umstand hervorheben, daß die Durchgangsmöglichkeit für die Lösungen durch die Membranen eine große Rolle spielt. Diese kann Ergebnisse vortäuschen, welche nicht mit dem Austrocknen vergleichbar sind.)

Da die Wände des Farnannulus sehr resistente Wandstoffe enthalten, so kann man die Versuche Hannigs als völlig beweisend betrachten. Es trat nur dann ein Öffnen ein, wenn alle Luftblasen durch Wasser verdrängt waren. Der Mechanismus ist hier genau wie in der Natur. Die Lösungen dringen nicht oder sehr langsam ein.

Nicht so typisch sind nach Hannig die Bewegungen an den Antheren. Er beobachtete zunächst ein Öffnen, dann ein Schließen. (Eine Erklärung hat Hannig nicht gebracht. Sie ist sehr einfach. Die Membranen der Antheren sind für die Lösungen durchlässig. Es geht das Wasser viel leichter hindurch als die Salzlösungen. Zunächst wird die Flüssigkeit aus dem Zellumen herausgenommen. Die Antheren öffnen sich. Dabei werden die „Sterne" gespannt. Die Zellen haben nun eine Saugwirkung infolge der Spannung der Fasern. Nach und nach geht die Salzlösung doch hinein und nun füllen sich die Zellen mit Salzlösung. Hätte Hannig die Objekte nun in Wasser eingelegt, so würde der Verschluß noch stärker geworden sein, um dann einer Rückkehr bis fast zur Ausgangsstellung wieder Platz zu machen, siehe 46.)

Die Fußnote Hannigs möge hervorgehoben werden: „Die Versuche lassen sich am besten mit Querschnitten durch geöffnete Antheren ausführen. Antheren, die längere Zeit in der Luft oder im Exsiccator ausgetrocknet worden waren, sind meist nicht brauchbar (weil die Membran Risse bekommen hat), wohl aber Alkoholmaterial *(Lilium, Fritillaria,* dagegen nicht *Galtonia, Tropaeolum).* Ganze Antheren öffnen sich in den Versuchslösungen nicht, wahrscheinlich, weil durch die Kutikula die Diffusion zu stark gehemmt ist." (Es kann kein Wasserentzug durch eine intakte Kutikula gehen. Der Luftgehalt hemmt das Eindringen durch die Spalten. Hätte er mit der Luftpumpe die Luftfüllung der Pollenfächer beseitigt, so wäre der Versuch infolge Wirkung von hier aus gelungen. Siehe *Selaginella lepidophylla*!)

„Verfolgt man den Vorgang mit dem Mikroskop, so zeigt sich, daß zum Unterschiede gegen die Bewegung des Annulus in den Antheren keine Luftblasen auftreten. Das Wiederschließen ist ein Beweis für den Kohäsionsmechanismus. Die Verkürzung von Zellmembranen durch stark konzentrierte Lösungen ist eine äußerst geringe." „Bei der künstlichen Öffnung von Antherenquerschnitten in konzentrierten Salzlösungen kann nicht eine hygroskopische Entwässerung der Zellmembranen die Ursache der Geradestreckung der Wände sein."

Den Einwand, es könnte am Ende noch eine Turgorwirkung zugegen sein, widerlegen die Versuche bei Tötung des Protoplasten durch Äther- oder Chloroformwasser, deren Zugabe keinen Einfluß auf die Ergebnisse ausübt. Merkwürdig sind nun die Versuche mit Licht in der feuchten Kammer. Durch die Aufnahme von Licht erfolgt Erwärmen, Wasserverlust und Öffnen.

Wertvoll im Hinblick auf die Moosblätter ist die Angabe des Versagens von so dünnen Schnitten, das sämtliche Zellen geöffnet waren. Das Öffnen in der Natur erfolgt stets, wenn die Faserzellen noch Wasser führen. „Ruckweises Öffnen gehört nicht zum Wesen des Kohäsionsmechanismus."

Die Verkürzung wurde nun noch gemessen. An Stelle der Wiedergabe der Zahlen möchten wir die Deutung hierhersetzen. „Somit lassen die Zahlen zur Genüge erkennen, daß so starke hygroskopische Verkürzungen der Membran beim Austrocknen, wie die Schrumpfungstheorie annehmen müßte (Schwendener), gänzlich ausgeschlossen sind." Hannig macht nun einige Beobachtungen in Öl.

„Wie dem auch sein möge, jedenfalls ist gerade bei den Epidermiszellen mit Leichtigkeit festzustellen, daß sie sich mittels Kohäsionsmechanismus einkrümmen." Von oben gesehen, ist das am besten zu erkennen.

„In einigen Fällen, namentlich bei allen untersuchten *Lilium*-Arten, *Butomus* usw. sind die Zellen noch tagelang ganz mit Wasser gefüllt, obwohl sich die Antheren in Freiheit geöffnet haben." „Die Leisten greifen beim Schließen ineinander, wie zwei ineinandergeschobene Hände: *Galtonia*." „Die Leisten sind nicht nötig, um die Einfaltungen zu regulieren."

Im nächsten Jahre veröffentlicht Steinbrinck (47) eine neue Arbeit. Da diese eine Erweiterung der Kohäsionsmechanismen durch die Membranschrumpfung in dem oben angedeuteten Sinne enthält, so müssen wir etwas eingehender über sie berichten. Es handelt sich um die Bewegung von *Selaginella lepidophylla*. Besonders folgende Stellen sind wertvoll:

„Gegen einen Schrumpfungsmechanismus der jüngeren Gewebe und für ihren Kohäsionsmechanismus spricht sehr bestimmt ein Unterschied in ihrem Verhalten gegenüber konzentrierten Magnesiumchloridlösungen, den ich oftmals beobachtet habe, je nachdem ich sie lebend oder abgetötet in sie eingelegt habe. Es wurde ja schon erwähnt, daß die Salzlösung auf lebende Äste genau so einwirkte wie die Austrocknung an der Luft. Waren solche Äste aber vor dem Eintragen in die Magnesiumchloridlösung durch absoluten Alkohol getötet worden, so trat bei den jüngeren unausgewachsenen Teilen der Äste in der Lösung die Einrollung nicht mehr ein, sie blieben völlig gerade und flach ausgestreckt. Nur die basalen Teile, wo die Verdickung des Stereoms ganz oder nahezu vollendet war, unterlagen noch der gewöhnlichen Krümmung." (Entfernen des Alkohols vor dem Versuche erwähnt Steinbrinck in der Fußnote.) „Ein solches Resultat wäre vom Standpunkt der Schrumpfungstheorie ganz unverständlich. Denn wenn solche Äste wieder gewässert und dann an der Luft ausgetrocknet werden, so verhalten sie sich ganz wie lebende. Ihre Krümmung ist jetzt weder der Art noch dem Grade nach verändert. Nur gegen Magnesiumchloridlösungen sind sie indifferent geworden."

„Im Lichte der Kohäsionstheorie verliert nun diese Beobachtung das Rätselhafte. Nach dieser Auffassung entstammt das Wasser, das den jüngeren *Selaginella*-Geweben sowohl beim Eintrocknen in freier Luft als auch durch Einwirkung der Salzlösung

entzogen wird, weniger den Zellmembranen, als den Zellumina. Bei dem lebenden Gewebe bildet die Plasmamembran jeder Zelle den semipermeablen Abschluß, der zwar Wasser aus-, aber kein Salz eintreten läßt. Daher stellt sich an den lebenden Geweben, wie beobachtet, Schrumpfeln und Einrollen auch in Magnesiumchloridlösungen ein. Die Membranen der Stereomzellen bilden, solange sie jung sind, einen derartigen semipermeablen Abschluß für sich allein nicht, sondern lassen die Salzlösungen verhältnismäßig leicht ein- und hindurchdringen. Daher unterbleibt das Schrumpfeln und Einrollen in der Magnesiumchloridlösung, sobald die Plasmahaut desorganisiert ist."

Für unsere Angriffe gegen diese Deutung sind uns besonders die Bedenken Steinbrincks sehr wertvoll, die er in einer Fußnote äußert. Ein Zeichen übrigens für seine große Objektivität. Er glaubte, die Plasmolyse als Reagenz auf die Lebendigkeit des Protoplasten benutzen zu können. „Als ich jedoch im Anfang Juni dieses Jahres Ästchen einer trocken überwinterten Pflanze daraufhin prüfte, fiel das Resultat doch zweifelhaft aus. Die Reaktion stimmte zwar einerseits für junge frischgrün gebliebene Ästchen, die dem Zentrum der Rosette entnommen waren und andererseits für mißfarbig gewordene Spitzenteile anderer Äste. Die ersteren rollten sich in der Salzlösung ein, die anderen blieben völlig flach und gerade. Es waren an der Pflanze aber auch Äste vorhanden, die in dem unteren Abschnitt ganz mißfarbig geworden waren, in der oberen Hälfte aber noch äußerlich ganz lebendig, nämlich lebhaft turgescent und lebhaft grün aussahen und deren Chlorophyllkörner und Plasma auch unter dem Mikroskop den Anschein des lebenden Zustandes erweckte. Dennoch unterblieb aber auch bei ihnen die Einrollung und Schrumpfelung in Magnesiumchlorid gänzlich!"

Steinbrinck fährt nun weiter fort: „Mit der zunehmenden Verdickung der Stereomzellen ist aber auch eine Veränderung ihrer Membransubstanz verbunden, die an der Änderung ihrer Konsistenz, ihrer Lichtbrechung und Färbung erkennbar ist und sich ferner darin äußert, daß die Krümmung an ausgewachsenem Material (wie bereits gesagt) auch in der Salzlösung eintritt."

Eigene Versuche mit Selaginella lepidophylla

Wie stellen wir uns nach unseren Erfahrungen die Einwirkung einer Salzlösung etwa von $MgCl_2$ vor, sobald es sich um eine lebende Zelle handelt?

Die Salzlösung entnimmt zunächst der Membran das Wasser. Diese läßt, sofern sie für das Salz permeabel ist, es durch. Nun wirkt die Lösung auf den Protoplasten. Die Salzlösung entnimmt hiermit dem Protoplasten allein das Wasser, sofern der Protoplast das Wasser besser austreten, als die Substanz eintreten läßt. Deshalb macht sich eine Spannung geltend zwischen dem sich zusammenziehenden Protoplasten und der Wandung. Wenn die Adhäsion des Protoplasten überwunden ist, und das ist eigentlich in allen beobachteten Fällen so, dann hebt sich der Protoplast von der Wand ab. Eine Plasmolyse ist die Folge, aber kein Kohäsionsmechanismus durch Einstülpen der Membran.

Zu einem solchen kann es nur dann kommen, wenn die Membran selbst völlig bis fast undurchdringlich ist, oder wenn der Protoplast besonders fest an der Membran haftet. A priori erscheint die erste Annahme als unwahrscheinlich.

Wir gehen daher zu Versuchen an der Membran. Man könnte zunächst daran denken, daß die Membran im Alter durch eine in Alkohol unbeseitigbare Substanz imprägniert sei. In der Jugend läge nur eine Imprägnation mit einer Art „Vorstufe" dieses Körpers vor, welche durch Alkohol ausziehbar ist. Eine Schwierigkeit bieten die absterbenden oder diesem nahe Stücke. Die Prüfung auf die Richtigkeit dieses Gedankenganges ist experimentell zugänglich. Die Bilder sind auf Abb. 12 mit vierfacher Lupe gezeichnet.

Ich nahm Stücke von *Selaginella lepidophylla*, welche noch jung waren. Es wurden diese im Magnesiumchlorid, konzentrierter Rohrzuckerlösung, konzentrierter Harnstofflösung und dickem Glycerin „plasmolysiert". Am besten gelangen die Versuche mit Glycerin, dann kam der Harnstoff und das Magnesiumchlorid. Der Rohrzucker brauchte lange. Es ging also hier die Geschwindigkeit nach der Fähigkeit einzudringen (Abb. 12, Bild 1 b, 2 b, 3 b, 4 b). Rückgabe in Wasser brachte eine rasche Öffnung bei allen wieder.

Das gleiche versuchte ich nun mit Stücken, welche nur kurze Zeit in Alkohol gelegen hatten. Von einer Extraktion konnte keine Rede sein. Der Alkohol hatte nur rasch getötet. Nach dem Auswässern gelangten die Stücke in alle Lösungen, ohne daß bei ihnen das oben so deutliche Einrollen erfolgt wäre (2 a). Ich tötete nun die Stücke in Chloroformwasser. Das Chloroform wird abgespült. Auch hier gelang es in keinem Falle, ein Einrollen zu erzielen (3 a, 4 d). Als dritten Versuch in dieser Richtung erhitzte ich die Stücke kurze Zeit, um einen Hitzetod zu erreichen. Nicht ein ein-

ziges der wasserentziehenden Mittel war imstande, die Bewegung hervorzurufen (1 a).

Durch diese Versuche ist meiner Ansicht nach ebenso die Imprägnationstheorie erledigt, wie die Hygroskopizität ausgeschaltet ist.

Da man aber noch irgend eine Veränderung geltend machen könnte, setzte ich endlich noch eine Kombination ein. Ich erhitzte die Stücke in dem Wasserentziehungsmittel. Bei allen dreien trat nach dem Absterben nicht sofort das Aufrollen ein. Die Reagenzröhren wurden sofort abgekühlt. Nach einer kurzen Zeit begannen die Stücke sich nunmehr aufzurollen. Das ging bei Harnstoff am raschesten. Aber es gelang auch bei $MgCl_2$ nach etwa 10 Minuten (4 c). Kontrollen blieben gerollt. Glycerin ging nur sehr langsam zurück. Bei Rohrzucker gelang es erst nach ca. einem Monat. Legte ich in Glycerin, das mit Jodlösung versetzt war, so konnte ich ein Aufrollen nach langer Zeit beobachten.

Durch diese Versuche dürfte wohl gezeigt sein, daß der lebende Protoplast irgend etwas mit dem Eindringen der Lösungen zu tun hat. Die Erklärung muß sich nun dem Gedanken des besonders festen Haftens an den Eintrittspforten zuwenden.

Bei unseren Versuchen kommt uns wieder die Anatomie zu Hilfe. Die Blätter der Selaginellen sind (besonders gilt das von *S. lepidophylla)* mit einer guten Kutikula versehen. Die Spaltöffnungen lassen auch nicht so ohne weiteres das Mittel ein. Betrachten wir uns aber die Ligula, so finden wir dieselbe als äußerst durchlässig auf Grund ihrer mangelnden Kutikula (45). Es war mir nun bei früheren Versuchen (49) gelungen, unterhalb der Ligula eine wohl ausgebildete Endodermis mit Caspary-Streifen nachzuweisen (Abb. 13, 1—3). Des weiteren gelang es mir, zu zeigen, daß diese Endodermis nur das in den Stengel hineinläßt, was durch den Protoplasten geht. Ich arbeitete seinerzeit mit Farbstoffen. Plasmolysiert man nun eine Endodermis, und das gleiche gilt von der homologen Bildung von *Selaginella* (Abb. 13, Bild 4), so haftet der Protoplast an dem Casparyschen Streifen völlig fest und erzeugt eine kontinuierliche Plasmaschicht, welche nur durch die ebenfalls nicht gut durchlässigen Casparyschen Streifen unterbrochen ist. Das ganze Gewebe ist also vorzüglich geeignet, auch im plasmolysierten Zustande nur das hindurchzulassen, was den Protoplasten zu passieren vermag. Das Trabekulargewebe ist mit Kork ausgekleidet, läßt also ebenfalls nichts ein.

Wenn es uns nun gelingt, die Lösung auf einem anderen Wege dennoch hinein zu schaffen, so muß diese ohne Einrollung einwirken. Das gelingt nun auf dem Wege der Injektion mit der Luftpumpe. Wir legten die Stücke in eine Magnesiumchloridlösung. Mit einer starken Wasserstrahlluftpumpe sogen wir die Luft durch die Stomata und durch den Anschnitt heraus. Wir unterbrachen die Wirkung des Vakuums durch rasches Zulassen von Luft. Das wiederholten wir etwa sieben Mal. Das Ergebnis war überraschend, es trat **kein** Einrollen ein (4a).

Damit ist einerseits die auslesende Wirkung der Endodermen auf einem neuen Wege bewiesen, dieses Mal aber für einen Körper, von dem seine „Unmöglichkeit" ins Protoplasma einzudringen feststeht.

Zweitens ist die schwere Eindringungsfähigkeit durch die Stomata gezeigt. Dieser Beweis ist mir in Hinsicht auf die Guttenbergsche Polemik sehr erwünscht. Da handelt es sich auch um eine Auslesewirkung durch Drüsenhaare von genau der Endodermis entsprechendem Bau. Das Eindringen von Glycerin usw. in die intakten Blätter findet wohl seine Erklärung durch die Versuche von Rudolph (50), die ja eine gewisse Permeabilität der Kutikula (oder sagen wir besser von Interstitien derselben) mancher Blätter gezeigt haben. Das dauert aber sehr lange.

Drittens ist damit die dichte Anpressung des Protoplasten an die Endodermis gezeigt. Die Erklärung von Steinbrinck können wir also übernehmen, müssen aber darauf hinweisen, daß hier die Endodermis unter der Ligula beteiligt ist. Das ist auch bei dem Eintrocknen in der Natur der Fall. Ob nun dieses Anhaften auf einer besonders starken Adhäsion (51) oder auf Plasmodesmen beruht, möge dahingestellt bleiben. Vom Trabekulargewebe aus kann die Einwirkung, wegen der inneren Kutikula, ebenfalls nur schwer oder gar nicht eintreten.

Indem wir eine Zeichnung der Ligula mit der Endodermis beifügen (Abb. 13), möchten wir den Mechanismus folgendermaßen schildern:

An den Anfang setzen wir die Worte Steinbrincks: „Nach alledem kommen wir also bezüglich *Selaginella lepidophylla* zu dem Resultate, daß die Einrollung ihrer lebenden Äste beim Wasserverluste in erster Linie dem Kohäsionszuge ihrer Zellflüssigkeit zu verdanken ist." Den Nachsatz „daß aber auch im ausgebildeten Stereom die Membranschrumpfung mitwirkt" müssen wir noch

durch die Angaben Steinbrincks stützen. In den jugendlichen Organen müßte das noch bewiesen werden. Die Membranen müssen dabei für Wasser entziehende Lösungen sehr durchlässig sein. Denn sonst müßten auch die abgetöteten Stücke sich einrollen, was nur bei sehr alten Stücken, nicht aber bei jungen der Fall ist.

„Die Hauptfrage allgemeineren Interesses aber, von der wir in den einleitenden Worten unserer ersten Mitteilung ausgingen, scheint dahin beantwortet werden zu müssen, daß unter Umständen auch in lebenden oder toten wasserführenden Geweben durch äußere Einflüsse in den Membranen selbst ein Wasserverlust eintreten und als mechanischer Faktor in Erscheinung treten kann."

„Untersucht man das Stereom, nachdem es durch Wärme ausgetrocknet war und vergleicht es mit einem ebensolchen, nachdem es wieder mit Wasser gefüllt war, so ist der Unterschied beider augenfällig. Da die Zellmembranen beim Wasserverlust in radialer Richtung stärker schrumpfen als in tangentialer, so sind die Lumina der trockenen Schnitte stark erweitert und die von ihnen ausgehenden Porenkanäle klaffen. Daraus folgt, daß die Membranschrumpfung der *Selaginella*-Äste dahin strebt, die Lumina der Stereomzellen zu erweitern. Wenn diese Lumina, wie es die Beobachtung lehrt, trotzdem lange mit Wasser gefüllt bleiben, so ist das gar nicht anders denkbar als derart, daß das Wasser in jenen Zellräumen unter einer starken Zugspannung steht." „Ja, bedenkt man die außerordentlich starke Anziehung zwischen Membransubstanz und Imbibitionswasser, so dürfte man eher geneigt sein, dem Füllwasser der Zellen den Hauptverlust bei der Transspiration zuzuschreiben. Auf alle Fälle kommt man aber an der Vorstellung eines mächtigen Kohäsionszuges seitens der Zellflüssigkeiten, der bei der Einrollung der *Selaginella*-Äste mitwirken muß, solange noch Stereomzellen mit Wasser gefüllt sind, nicht vorbei."

Beim Betrachten der Ligula in Schwefelsäure und in Phloroglucin-Salzsäure fällt der merkwürdige Bau der Ligula auf. Die Außenschichten sind verholzt, nach unten besitzt sie eine Korkschicht. Im Innern gibt es Zellen mit wenig widerstandsfähigen Wänden. Besehen wir die Bilder in Glycerin und in Wasser, so sehen wir deutlich das Zusammenschrumpfen bei Wasserentzug. Die Randzellen und die ganze Ligula wirkt als ein Kohäsionsmechanismus, der Wasser rasch aufsaugt. Wenn die „Plasmaventile" der Endodermis nun besetzt sind, so bekommen die Zellen Turgescenz und das Wasser bzw. die Nährlösungen werden durch

die als Ganzes als Kohäsionsmechanismus wirkende Pflanze eingesogen. Es besteht also hierin eine Analogie mit den Haaren der Tillandsien. Wir möchten auf diese nicht von STEINBRINCK geäußerten Gedanken nur kurz hinweisen und zur Besprechung weiterer Arbeiten gehen.

Fortsetzung der Literaturbesprechung zur Kohäsionsfrage

Im gleichen Jahrgange derselben Zeitschrift kam nun eine Arbeit von I. M. SCHNEIDER (52). Es hat unserer Ansicht nach wenig Sinn, die vielen Ausfälle gegen andere, welche diese Arbeit nicht zu ihrem Vorteile füllen, wiederzugeben. Das sind Dinge, die zwar vom historischen Standpunkt aus lesenswert sind, weil man hier in einer gewissen Entfernung sieht, wie die liebe Mitwelt es jedem macht, der einen neuen Gedanken hat, aber für die Problemstellung bringen sie nichts Neues. Dagegen ist in dieser Arbeit wertvoll die Erkenntnis, daß das Aufreißen der Antheren und der Sporangien ein Vorgang ist, welcher mit dem ganzen Kohäsionszug wenig oder nichts zu tun hat. Wir wollen diese Dinge daher hier bringen und bitten zum Vergleiche das oben über den Nahtmechanismus Gesagte zu vergleichen.

SCHNEIDER schreibt: „Ich maß manche Antheren mit dem bloßen Riß frisch von den Blüten weg. Dann legte ich sie in ein Reagenzglas mit Wasser und erhitzte oder sott dasselbe, teils kürzere, teils längere Zeit, um das etwa vorhandene Leben und damit den Turgor zu vernichten." „Die Gasblasen, welche im Innern der Anthere entstehen, reißen diese teilweise auf, wenn sie verwachsen ist." „Nach der Erhitzung maß ich die Antheren wieder, und zwar sowohl gefüllt mit dem noch heißen Wasser als nach Erkalten desselben. Die Verkürzungen betrugen meist nicht unter 4 % und nicht über 8 % in der Länge und etwa 4,5 % in der Breite. Das gilt für *Tulipa*. In allen diesen Fällen war also das Zerreißen des Nahtgewebes im Zustand gut meßbarer Turgordehnung der Antheren erfolgt."

An anderer Stelle fährt er weiter: „Ich legte Antheren mit dem frischen Riß in kaltes Wasser. Die Erfüllung aller Zellen und Membranen mit bloßem Wasser geht allmählich vor sich. Nun fand ich wiederholt die Antheren stark vergrößert, die Vergrößerungen wurden nach einiger Zeit von selbst wieder rückgängig, und die saft- und wassergefüllten Antheren erlangten damit ein definitives Maß. Das ist ein Beweis dafür, daß die aufgerissenen Antheren

noch lebten, im Wasser noch weiter wuchsen und endlich abstarben und damit die zuletzt erreichte Turgordehnung verloren." (Wir möchten da statt Wachsen lieber „Turgorsteigerung" setzen. Die Zellen haben im Wasser reichlich Gelegenheit, ihre Saugkraft voll zu sättigen. Das ist, wie das nachträgliche Schrumpfen zeigt, ein reversibler Vorgang. Ein Wachstum ist immer irreversibel.) „Das Wachstum der Antheren im Wasser ist ungleich, einerseits, weil die Geweberisse schon ungleich lang vorhanden sein können, und andererseits, weil das Auswachsen der Antheren in der Blüte verschieden stark vorangeschritten sein und eine verschiedene Menge verwendbaren Nahrungsstoffes vorhanden sein kann." „Ich legte des weiteren Antheren mit ausnahmslos verwachsenen Nähten ins Wasser. Sind sie zu jung den Blüten entnommen, so wachsen sie wohl unter Umständen, ohne aber zu reißen" (soll wohl so statt reifen heißen?). „Sind sie jedoch dem Reifen nahe, so öffnen sie sich im Wasser liegend. Ich machte diese Versuche mit Erfolg bei *Tulipa, Lilium candidum* und bei Sporangien von *Equisetum*. Die Antherennähte rissen im Wasser nicht nur da und dort etwa in ½ mm Länge auf, sondern die Risse waren sehr lang."

Wertvoll ist folgender Versuch, der die Abwesenheit der Öffnung infolge von Kohäsionsmechanismen zeigt: „Ich pflückte der Reife weniger nahe stehende Antheren und ließ sie in gewöhnlicher Zimmertemperatur auf Papier vertrocknen. Aber nirgends trat eine Öffnung auf, alles blieb verwachsen." Schneider bleibt leider die anatomische Schilderung des Zustandes der Valven schuldig. Sollten die Fasern sich noch nicht gebildet gehabt haben?

Wenn er dagegen Antheren, die fast reif waren, also unmittelbar vor dem Aufreißen der Nähte standen, einer gleichen Prozedur unterwarf, so öffneten sie sich. „Ich nahm ein scharfes Scherchen und zerlegte die Antheren in zwei bis mehrere Teile. Alle Teile verkürzten und verschmälerten sich normal und bei allen blieben die Nähte verwachsen, so daß also kein Zurückkrümmen der Klappen erfolgen konnte."

Dieser Versuch ist nicht so einfach zu deuten, daß der Druck der Pollenmasse das Öffnen bedingt. Man darf nicht vergessen, daß es sich bei solchen Dingen nicht nur um einzelne Gewebe handelt, sondern um Organe. Das Schrumpfen und die Gestaltänderung werden sich immer in der Richtung des geringsten Widerstandes auswirken. Dieser liegt bei einer intakten Anthere

ganz anders, als wenn sie zerschnitten ist. Hier geht alles auf die Verkürzung hinaus, dort wirken die beiden Kräfte als Antagonisten.

Wollen wir also unsere Meinung aussprechen, so gehen wir von der oben gebrachten Beobachtung GOEBELS betreffend das Reißen auch nicht gefüllter Antheren aus. Das Wachstum der Valven erzeugt eine Gewebespannung dadurch, daß die Naht zurückbleibt. Es kann die Öffnung der Naht durch die Vergrößerung der Wachstumsspannung *allein* selbst unter Wasser aufgehen. *Allein* die Turgorsteigerung durch Befriedigung der Saugkraft der Valvenzellen dürfte schon genügen, um das Reißen auszulösen. Andererseits kann aber auch die Kohäsion dieser auslösende Faktor sein.

Er beobachtete, daß bei ungefüllten Antheren beim Trocknen keine Nahtrisse, bei gefüllten dagegen solche da sind. Daraus folgert er, daß der „Druck der Pollenmasse die Antherenklappen zwingt, an ihren anatomisch schwächsten Stellen, an den Nahtgeweben, auseinander zu weichen." Für alle Fälle stimmt das sicher nicht (siehe GOEBEL).

Wir möchten darauf hinweisen, daß eine Gewebespannung bei solchen Vorgängen vorhanden sein muß. Der Vorgang, der diese auslöst, darf nicht mit dem die Spannung erzeugenden verwechselt werden. Es ist nicht von der Hand zu weisen, daß in einigen Fällen die wachsende Pollenmasse die Gewebespannung mit erzeugt, welche zur Auslösung kommt.

Nach allem zu schließen, scheint in dieser ganzen Angelegenheit ein gegenseitiger Kampf entbrannt zu sein, der gar nicht um in der Sache beruhende Gegensätze geht. Man muß es aber STEINBRINCK zugute rechnen, daß jeder, der in einer Sache angegriffen wird und wie STEINBRINCK sein gutes Recht hart verteidigen muß, in jedem geringsten einen Angriff vermuten wird.

Die Arbeit von SCHNEIDER ist gar kein Angriff auf STEINBRINCK. SCHNEIDER schreibt sehr richtig: „Zur Ausbreitung der Klappen führen Spannungen, welche erst dann auftreten können, wenn die durch die Turgordehnung und den Pollendruck" (wir möchten zusetzen und Wachstum der Valven, sowie Änderungen des Nahtgewebes) „verursachten Spannungen verschwunden und die Membranen in den bei Saftfüllung normalen Entspannungszustand gelangt sind." (Hier könnte man die Zwangsgestalt der Zellen erkennen. Diese kann dabei fraglos auch mitbeteiligt sein.) „Hierauf beginnt aber nicht etwa sofort eine neue Auslösung von Spannungen, sondern eine neue Erzeugung von Spannungen, und zwar

durch den Kohäsionszug, und nach deren Auslösung tritt die hygroskopische Wirkung, die Trockenschrumpfung ein."

Wir möchten vielleicht noch zusetzen: Die Erzeugung der neuen Spannungen durch die Kohäsionswirkung ist die Auslösung der ersten Gewebespannung. Die hygroskopische Trockenschrumpfung kann ganz anders erklärt werden.

Unter dem Einfluß von Ursprung erschien 1914 eine Abhandlung von Schips (53) zur Öffnungsmechanik der Antheren. Er bringt zunächst eine kurze Übersicht der Literatur. Im ersten Kapitel erbringt er den Nachweis: „Die definitive Verkürzung isolierter Zellen und entsprechend auch die Öffnung der Antheren beruht auf Schrumpfung und nicht auf Kohäsion. Die Leistungsfähigkeit der letzteren ist zu gering, um die Öffnung zu verursachen, und sie ist vor allem nicht notwendig."

Er arbeitete mit isolierten Zellen. Die chemische Isolierung durch Maceration ist von Anfang an zu verwerfen; denn die Membran wird undichter gemacht; es ist damit die Porengröße erweitert und der Luft der Zutritt erleichtert. Die Kohäsion ist nicht mehr so stark. Er isolierte daher die Zellen aus Schnitten mit der Präpariernadel. Wir möchten hierbei bemerken, daß die Zellen dadurch gedehnt werden dürften. Die Membranen müssen bei einer solchen Präparation gezogen werden. Damit werden die Poren erweitert. Die Durchlässigkeit für Luft wird hierdurch vergrößert und damit ist die Kohäsion nicht mehr so leistungsfähig. Wir müssen nur an die Plasmodesmen denken, welche ja bekanntlich alle Zellwände durchsetzen. Wir möchten da von Anfang an aus anatomischen Gründen die Angabe von Schips ablehnen, daß die Versuche mit isolierten Zellen ein Resultat ergeben, das mit der Anthere vergleichbar ist. Auch dürfen wir die Wirkung im Gewebe nicht vergessen. Wir sehen uns also nicht veranlaßt, diesen Berechnungen zuliebe die Kohäsionswirkung aufzugeben.

Er schreibt weiter: „Aus der Prüfung des Luftgehaltes der Antheren während der verschiedenen Stadien der Öffnung ergibt sich, daß eine nennenswerte Beteiligung der Kohäsion an der Öffnungsbewegung nur denkbar ist bis zur Geradstreckung der Klappen; nachher überwiegt die Schrumpfung an Leistungsfähigkeit."

Dem widersprechen die Befunde Steinbrincks. Auch eigene Untersuchungen konnten die Ergebnisse Steinbrincks voll bestätigen. Besonders deutlich ist dieser Umstand bei den Sporan-

gien von *Equisetum* in Glycerin oder hochkonzentriertem Rohrzucker oder Rohrzuckerglycerin zu sehen. Die Kontraktion ist hier sehr groß. Die Luftblasen jedoch konnte ich nur mit dem letzten Wasserentziehungsmittel erhalten. Auch das von SCHIPS versuchte Eindringen von Öl beim Eintrocknen der Gewebe führt zu keinem Ergebnis. Von Anfang an kann ich es mir, ehrlich gesagt, nicht vorstellen, daß das Öl aus intakten Zellen die Luft verdrängt. Besonders wenn die Zellen doch in ihren Wandlungen mit Wasser getränkt sind. Ich möchte glauben, daß der Verfasser dabei Öl gesehen hat, welches in die engen Falten eingesogen war, die sich bei der Kontraktion bilden.

Immerhin gibt er hier die Kohäsion etwas weiter zu: „Eine nennenswerte Beteiligung der Kohäsion an der Öffnungsbewegung ist nur denkbar bis zur Geradestreckung der Klappen; nachher überwiegt auf jeden Fall die Schrumpfung."

Die Beobachtung der Öffnung beim Belichten kann SCHIPS für einen Teil seiner Objekte bestätigen. „Kohäsionsfalten kommen nicht vor. Vorhandene Falten sind unabhängig von jedem Wasserverlust entstanden, und zwar durch abnormale Ausbildung der Falten."

Dem kann man nur entgegenhalten, daß STEINBRINCK die Falten gesehen und auch an Präparaten demonstriert hat.

SCHIPS kommt nun auf eine Angriffsweise, die LORCH bei den Moosen mit Erfolg beschritten hat. Er arbeitet mit dünnen Schnitten. Auch STEINBRINCK hat mit solchen gearbeitet. SCHIPS kommt zu scheinbar ganz anderen Ergebnissen: „Querschnitte, bei denen sicher alle Zellen angeschnitten sein sollen, dürfen bei Antheren mit großen Faserzellen höchstens 20 μ dick sein, sie sind wohl kaum anders als mit Hilfe des Mikrotoms zu erhalten." (Das ist noch gar nicht gesagt. Es kommt nur auf die nötige Übung an!) „Der Umstand, daß dünne Querschnitte mit nur angeschnittenen Zellen beim Austrocknen sich nicht öffnen, beweist nicht ohne weiteres das Vorliegen eines Kohäsionsmechanismus; denn mit der Entfernung eines Teils der Zellwände ist auch ein Teil der hygroskopischen Kraft eliminiert." (Dem kann man entgegenhalten, daß damit aber auch die Last kleiner geworden ist.)

„Am extremsten ist dieser letzte Fall verwirklicht, wenn an Querschnitten die Membranen parallel zur Schnittfläche größtenteils weggeschnitten sind; solche Querschnitte bewegen sich beim Austrocknen wenig oder gar nicht." (Wir möchten hierzu bemerken, daß das ja gerade die am meisten für die Kohäsionsmechanismen

beweisenden Schnitte sind. Hier ist gar keine Adhäsion der Schnitte am Glase möglich, welche einen geringen Kohäsionsmechanismus vortäuschen kann. Im Gegenteil, wir möchten gerade diese Schnitte als einen strikten Beweis für den Kohäsionsmechanismus ansehen.)

„Sind in einem Querschnitt, der nur angeschnittene Zellen enthält, Membranen parallel zur Schnittrichtung in genügender Anzahl vorhanden, so erfolgt beim Austrocknen eine Öffnungsbewegung, welche um so energischer ist, je mehr derartige Membranen noch vorhanden sind."

Über die Art der Versuche möchten wir Schips zitieren: „Ich ließ einen Schnitt in einem Wassertropfen auf dem Objektträger schwimmen und schob dann einen Deckglassplitter derart unter denselben, daß die Klappen des einen Faches mit dem angrenzenden Teil des Konnektivs auf den Splitter zu liegen kamen, während die anderen Teile des Schnittes über die Unterlage herausragten." (Wir möchten betonen, daß dadurch der andere Teil ebenfalls fest gegen das Deckglas gepreßt wird!) „Mit Filtrierpapier entfernte ich dann das Wasser bis auf einen kleinen Rest und ließ diesen darauf verdunsten, indem ich das Präparat gleichzeitig unter dem Mikroskop beobachtete und die freien Teile, sobald sie sich auf den Objektträger legen wollten, durch vorsichtiges Unterlegen der Nadelspitze daran hinderte." (Dadurch werden sie sehr gründlich von unten an das Deckglas gedrückt! Incidit in Scyllam, qui vult vitare Charybdim!) Wie sehr leicht ein Festkleben durch Adhärieren stattfindet, das bezeugt der folgende Satz: „Die Nadel mußte vollkommen trocken sein, weil die Klappenarme sonst an der Nadel klebten." „Auf diese Weise konnte ich eine Öffnungsbewegung der Schnitte beobachten, aber nur, wenn sich parallel der Schnittfläche Membranen in größerer Anzahl noch vorfanden."

Der Mechanismus kann nun derart vonstatten gegangen sein, daß die Zellen durch die Adhäsion des Inhaltwassers an das Deckglas festgedrückt wurden. Eine Kohäsion wirkt dann genau so, wie wenn die Abschlußwände das Eindringen von Luft verhindern würden. Man muß des weiteren bedenken, daß sich Flüssigkeitstropfen zusammenziehen wollen und auch dadurch eine Bewegung bedingen. Die Adhäsion an dem Glase verhindert ein seitliches Eindringen von Luft.

Auch durch diese Untersuchungen halten wir Steinbrinck nicht für widerlegt. Wir werden noch Steinbrinck selbst darauf antworten lassen.

Es kommen nun die Versuche „Ausschaltung der Kohäsion durch Unterbrechen des Schließprozesses". Schips unternahm die Befeuchtung von Antheren und *Equisetum*-Sporangien mit Wasser und ließ sie dann eintrocknen. Es sollten dabei nur höchstens 10 % nach dem Herausnehmen aus dem Wasser mit demselben gefüllt gewesen sein. Beim Austrocknen auf Filtrierpapier sollen sie die Öffnung ganz in denselben Ausmaßen ausgeführt haben. Die Untersuchungen in Öl haben wir aber oben bereits angezweifelt. Es ist sehr wohl möglich, daß sich die Antheren leichter als die Sporangienwände mit Wasser füllen. Wir müssen bedenken, daß sich die Zellen zunächst mit Wasserdampf sättigen. Wir möchten noch heute die Gegenwart von Luft in normal eingetrockneten Zellen, sofern sie nicht allzu lange liegen, für nicht bewiesen halten. Wenn die Zellen teilweise mit Wasser, teilweise mit Wasserdampf völlig gesättigt sind, kommt es zunächst zu keiner Krümmung. Wenn nun aber das Wasser schwindet, so verlieren die Wandungen zuletzt das Wasser. Sobald diese das Wasser verlieren, müssen sie Wasserdampf aus dem Lumen entnehmen. Dadurch kann infolge Volumenminderung eine Reaktion hervorgerufen werden, welche bis zu einem gewissen Grade eine Kohäsionswirkung vortäuscht. Man kann das als einen Volumenminderungsmechanismus auffassen.

Die Haberlandtschen Versuche des sich Schließens der Antheren und die Ursprungs betreffend den Farnannulus beim Verweilen in dampfgesättigter Luft und die Öffnung beim Einbringen in trockene Luft hat Schips bei Antheren wiederholt. Er ließ „ganze Antheren auf einer Nadel aufgesteckt in der feuchten Kammer sich ausdehnen und schließen. Dieser Schließprozeß dauert mindestens 24 Stunden und wird durch Wärme begünstigt. Er ging z. B. besser vor sich, wenn ich die feuchten Kammern in der Nähe des Ofens aufstellte. Auch hier untersuchte ich den Luftgehalt der Antheren direkt und durch Prüfung von gleich behandelten *Equisetum*-Sporangien; die Luft war in höchstens 10 % der Zellen durch flüssigen Inhalt ersetzt."

„Beim Austrocknen ergibt sich übereinstimmend, daß die Öffnung und Verkürzung der Antheren auch dann erfolgt, wenn ihre Zellen vorher nicht mit Flüssigkeit gefüllt waren und somit die Kohäsion nicht wirken konnte."

Wir möchten diese Versuche als Dampfvolumenmechanismus auffassen. Es spricht hierfür die langsame Dauer des Ladens mit Wasserdampf und die Beschleunigung in der Wärme.

Selbst der Satz, daß hier „zweifellos hygroskopische Mechanismen vorliegen“ (Hannig) ist nicht damit bewiesen. Es ist das ein anderer Mechanismus. Dieser hat aber mit dem beim Funktionieren in der Natur nichts zu tun. Dagegen muß man die Richtigkeit des Satzes von Schips zugeben: „Andererseits ist klar, daß die in diesem Kapitel besprochenen Versuche nur beweisen, daß das Öffnen ohne Kohäsion erfolgen kann, nicht aber, daß die Antheren sich in natura hygroskopisch öffnen.“ Wir möchten hinzusetzen, es wäre vielleicht richtiger zu sagen: die Mechanismen öffnen sich durch Auswirken einer Spannung auf die Membranen infolge von Volumenverlust des Inhaltes. Dieser kann durch die Abnahme der gelösten Flüssigkeit erfolgen solange, bis sie durch Unterdruck zum Sieden kommt. Dann kann sie durch Entfernen des Wasserdampfes erfolgen durch Vergrößerung des Druckes auf die für Gase in ungelöstem Zustande undurchlässigen Membranen. Der Wasserdampf kann aber in gelöstem Zustande durch die Membranen diffundieren.

Schips geht nun gegen die Vakuummethode Steinbrincks an.

1. „Die Resultate der Vakuummethode beweisen das Vorliegen eines Kohäsionsmechanismus nur, wenn bewiesen ist: a) daß die Quellungsfähigkeit der Membran durch die Alkoholbehandlung nicht verändert ist; b) daß schnelles Verdunsten eine unter normalen Verhältnissen vorhandene Kohäsionswirkung aufhebt.“

2. „Dieses letztere trifft nicht zu; denn bei der durch Hitze hervorgerufenen schnellen Verdunstung verkürzen sich die Antheren normal.“ (Diese Beobachtung hat nur Beweiskraft, wenn man die Kohäsion als Ursache der Antherenöffnung annimmt; sie zeigt, daß die Deutung, die Steinbrinck seinen Vakuumversuchen gibt, von seinem eigenen Standpunkt aus unhaltbar ist.) Wir werden Steinbrinck sich zu diesen Versuchen äußern hören.

3. „Zur Erklärung dieses Verhaltens kommen folgende Faktoren in Betracht: a) der Widerstand der Naht bei frischen Antheren wird von Steinbrinck als entscheidend angesehen; b) Füllung mit Pollen; c) Wirkung des absoluten Alkohols.

4. Der Widerstand der Naht ist nicht die Ursache, weshalb sich frische Antheren im Vakuum nicht verkürzen; denn a) dieser Widerstand ist bei reifen Antheren nur gering; b) die Antheren öffnen sich auch dann nicht, wenn die Naht zu Beginn des Versuches schon geöffnet war oder wenn die Naht während des Versuches im Vakuum riß.

5. Die Pollenfüllung ist die Hauptursache des beschriebenen ungleichen Verhaltens frischer und alter Antheren; denn auch die frischen Antheren, welche bei einem ersten Vakuumversuch unverkürzt geblieben waren, verkürzten sich bei unmittelbarer Wiederholung des Versuches normal, wenn der Pollen entfernt war.

6. Bei frischen Antheren kann als sekundäre Ursache die Härtung der Membranen durch Alkohol in Betracht kommen. Diese wird aufgehoben durch Einlegen in Wasser und Abkürzung der Alkoholbehandlung.

Wir verweisen hier auf die Arbeit von SCHNEIDER. Der Öffnungsvorgang in den Nähten ist eine Sache, die mit der Kohäsion nur bedingt zu tun hat. Wir wollen hier nicht nochmals darauf eingehen. In den anderen Punkten werden wir die Entgegnung STEINBRINCKS anführen müssen.

Nunmehr geht SCHIPS gegen HANNIG vor. Er greift besonders das Magnesiumchlorid als Quellungsmittel an. Darin hat er recht. Er nimmt die Elateren der *Equisetum*-Sporen und legt sie feucht in die Lösung. Sie schnellen nun zurück, um sich von neuem um die Sporen zu rollen. Der Versuch ist von mir wiederholt worden, er ist richtig. Auch STEINBRINCK selbst hat das bei zweifellosen Hygroskopizitätsmechanismen gefunden. Die Lösung soll zunächst entwässern, dann an die Stelle des entzogenen Wassers treten. SCHIPS redet von Quellungen.

Man könnte unserer Ansicht nach das Verhalten am besten durch die Geschwindigkeit der Bewegung innerhalb der Membranen erklären. Das Wasser wandert rascher als die Lösung, es geht daher rascher in die Lösung als diese zwischen die Micellen. Neben dieser Imbibition kommt noch die chemische oder kolloidchemische Veränderung in Betracht. Diese vermag gerade $MgCl_2$ hervorzurufen. Das ist also ein sehr ungeeignetes Reagenz.

Er verwendete daher auch Glycerin, Rohrzucker, Alcohol absolutus. Neu ist die Verwendung verletzter Zellen. „Hieraus geht hervor, daß in wasserentziehenden Lösungen verletzte und unverletzte Zellen sich gleich verhalten; die Beobachtungen HANNIGS sind also zum Beweis des Kohäsionsmechanismus vollständig untauglich; denn die von ihm festgestellte auf die Öffnungsbewegung folgende Schließung der Querschnitte beruhte auf Quellung der Wände, indem an Stelle des entzogenen Wassers die Lösung selbst trat."

Wir möchten auch hier hervorheben, daß bei solchen verletzten Zellen die Wände aneinander gepreßt werden, dadurch entsteht ein

Verschluß, der eine Kohäsion zuläßt. Besonders interessant sind die Versuche mit Schnitten, die hier völlig analog mit dem Verdunsten von Wasser erfolgten. Auch hier liegt das Anpressen vor. „Wasserdurchtränkte Querschnitte, bei denen alle Faserzellen angeschnitten sind, zeigen ebenfalls in Lösungen zuerst Öffnung und dann wieder Schließung, sofern parallel der Schnittfläche noch eine genügende Anzahl Membranen vorhanden ist."

Diesen Versuchen halte ich die Arbeit von Czaja (54) entgegen: „Die Untersuchung des Fangapparates der *Utricularia*-Blase brachte den Beweis, daß der Verschluß durch die Klappe in der Öffnung vollkommen dicht ist, daß also trotz einer Zugspannung, unter welcher sich die Flüssigkeit im Innern im Zustande der Spannung der Blase befindet, kein Wasser von außen nach innen durchdringen kann. Es konnte andererseits gezeigt werden, daß gewisse allgemein als Plasmolytica benutzte Substanzen in wässeriger Lösung, z. B. Glycerin und Rohrzucker, die Wandzellen intakter reaktionsfähiger Blasen nicht zu plasmolysieren vermögen, sondern an der Membran Halt machen müssen und den Zellen nur Wasser entziehen, welches diese von der anderen Seite her, alo aus der Innenflüssigkeit, ergänzen. Ist die Konzentration der Außenflüssigkeit dann nur hoch genug, dann kann der Wasserentzug beliebig weit getrieben werden: bis zur Erschöpfung der Lumenflüssigkeit, bis zum völligen Kollabieren der Blase und der Wandzellen. Halbierte Blasen oder Wandstücke in verdünntes Glycerin eingelegt, zeigen nach einiger Zeit sehr wohl Plasmolyse, doch erfolgt der Eintritt auf dem ganzen Wandstück nicht gleichzeitig, sondern rings herum von den angeschnittenen Zellen her schreitet sie immmer weiter zu den Zellen im Innern fort." Von einer Stichwunde oder von der Abschnittfläche geht das ebenso. Genau so fallen die Versuche mit Rohrzucker, Kochsalz und Salpeter aus. Czajas Schluß ist nun: Die Außenmembran der Blase als Summe aller der an das Außenmedium angrenzenden Wandstücke der äußeren Zellschicht ist selektiv-permeabel. Die Blase stellt somit eine lebende, ringsum von einer selektiv-permeablen Membran umgebene Zelle dar. „Legt man die intakten Blasen dagegen in solche Lösungen ein, die als leicht eindringend bekannt sind, z. B. einwertige Alkohole usw., so geht je nach der Konzentration die Spannung mehr oder weniger schnell zurück und die Blase bläht sich nachfolgend stark auf als Zeichen für die eingetretene Abtötung der Zellen." Die Utrikularien sind innen und außen von einer

Kutikula umspannt, welche durchlässig für viele Stoffe ist. Er weist hier auf die sehr gute Arbeit von Mayer (55) über Hydropoten hin. Die Knopfhaare auf der Außenseite macht Czaja für die Aufnahme bzw. das Eindringen der Stoffe verantwortlich. Die Wasseraufnahme aus dem Lumen der Blase soll durch die vierarmigen Haare vonstatten gehen.

Wir haben hier also einen deutlichen Beweis dafür, daß eine Rißfläche durch Adhäsion so fest angepreßt werden kann, daß sie für das Eindringen von Stoffen nicht in Betracht kommt, auch wenn die Falltür sich nach innen öffnet.

Wenn wir dagegen mit toten Zellen arbeiten, so geht das nicht. Die Erklärung des Verhaltens liegt im Bau der Haare sowohl im Innern wie auf der Außenseite.

Ja wie erklärt sich aber, möchte ich hier fragen, die Öffnung der noch wassergefüllten Antheren? Wir sehen, daß diese Erklärung noch weniger ausreicht als die so stark bekämpfte Erklärung durch Kohäsion.

Wir wenden uns daher gleich der Erwiderung Steinbrincks (57) zu. An den Beginn setzt Steinbrinck die schwerwiegendsten Angriffe. „Meine Darlegungen sollen mit den Untersuchungen über die Schrumpfungsfähigkeit der Antheren-Membranen beginnen, soweit sie sich durch Luftpumpen-Versuche und durch Prüfung dünner Schnitte beurteilen läßt."

Der erste schwerwiegende Einwand gegen die Messung der Schrumpfungen ist sehr wichtig: „Wie sehr kann aber eine unmerkliche Krümmung solcher Stückchen beim Austrocknen die Messung fälschen und eine starke Schrumpfung vortäuschen!" Gerade diese dünnen Wände biegen sich in der in Betracht kommenden Richtung als Falten ein, möchten wir hinzusetzen.

Nach dieser in einer Fußnote gegebenen Ansicht wendet Steinbrinck sich den Luftpumpenversuchen zu: „Das Ausbleiben der Öffnung und Verkürzung bei unserem Versuch, die Antheren im Vakuum aus alc. abs. austrocknen zu lassen, rührt nämlich nach meiner Auffassung vom Ausschluß des Kohäsionszuges durch das vorzeitige Verdampfen der Flüssigkeit her, wie ich es auch in manchen anderen Fällen festgestellt habe." Wir möchten zusetzen, das Sieden in den Hohlräumen tritt früher auf. „Von Schips wird diese Ansicht aber mit ganz unzulänglichen Einwürfen bemängelt. Ihm gilt als Haupthindernis der Kontraktion in diesem Falle die Pollenfüllung jener Antheren. Soll etwa der schwache Widerstand

der feinen Pollenstaubmasse hinreichen, um die starken Molekularkräfte zu überwinden, die sich bei der von Schips angenommenen Membranschrumpfung betätigen? Warum macht sich dieser Widerstand in der freien Natur nicht geltend? Zudem hat Schips selber auf Seite 50 bei der weißen Lilie das Ausbleiben der Verkürzung auch in dem Falle beobachtet, daß kein Pollen im Wege war."

Auf ebenso schwachen Füßen steht die Härtung durch den Alkohol. Der Steinbrinckssche Versuch mit einer kurzen Benetzung bläst diesem Einwande das Licht vollends aus. „Dabei werden die Antheren weich und biegsam. Trotzdem ist das Resultat beim Austrocknen, sei es im Vakuum, sei es im Freien, kein anderes als vorher: das Aufspringen bleibt wiederum aus, die Verkürzung ist fast null."

Die Versuche, eine möglichst beschleunigte Dampfbildung bei älteren normal verkürzten Antheren zu erzielen, gelingen nicht, wie Steinbrinck bereits früher angegeben, wenn man die Wasserstrahlpumpe nimmt. Da ist das Verwenden einer Quecksilberpumpe notwendig und das Absorbieren von Wasserdampf durch Phosphorpentoxyd. „Im Vakuum einer guten Quecksilberluftpumpe würde Schips jedenfalls Resultate erlangt haben, die mit den meinigen mehr übereinstimmten." Die Launenhaftigkeit der Kohäsionsunterbrechung ist eine bekannte Tatsache. „Die Hauptsache ist, daß wir überhaupt willkürlich die normale Kontraktion und Dehiszenz der Antheren in so hohem Maße herabsetzen können. Einer solchen Abschwächung steht die Schrumpfungstheorie dagegen ganz ratlos gegenüber; sie widerspricht allen unseren sonstigen Erfahrungen über die Schrumpfungsvorgänge pflanzlicher Membranen."

Nach diesen Darlegungen dürften die Schipsschen Einwände gegen die Luftpumpenversuche Steinbrincks zerstreut sein. Steinbrinck wendet sich nun gegen die Versuche mit den dünnen Schnitten. Gegen die Beweiskraft der ganz dünnen Schnitte hat Schips eingewendet, daß auch beim Fehlen der zur Schnittfläche parallelen Wände die hygroskopische Kraft verschwunden sei. Erstens „die erwähnte Erscheinung stellt sich auch an Schnitten ein, bei denen das Mikroskop die betreffenden mit Fasern besetzten Wände in ganzer Flucht unverletzt erkennen läßt". Der Irrtum von Schips dürfte wohl unserer Ansicht nach durch die Adhäsion am Deckglas bedingt gewesen sein.

„Und daß die ‚hygroskopische Kraft'" (im Sinne Schips' gesprochen!) „an diesen Schnitten nicht eliminiert ist, ergibt ganz un-

zweideutig die Versuchsanordnung. Meine dünnen Schnitte stammen nämlich von ausgetrockneten und normal kontrahierten Antheren. Sie strecken und krümmen sich aber blitzschnell zurück, sobald sie benetzt werden, lassen jedoch bei erneutem Austrocknen, wie gesagt, die Rückkehr in die vorige Form vermissen." Wenn die Kraft für die Quellung vorhanden ist, warum soll sie für die Schrumpfung fehlen? Der Kritiker muß nun aber unserer Ansicht nach fragen, wie ist es denn überhaupt möglich, daß die angeschnittenen Zellen diese Kohäsionsform behalten können?

Die Alkoholeinwirkung und eine dadurch bedingte Härtung kann es nicht wohl sein. Wir möchten da anführen, daß die Verschiebbarkeit in trockenem Zustande geringer ist, als wenn die Membran imbibiert ist. Die Wände trocknen in einer Zwangslage ein. Die Spannungen sind vorhanden, aber infolge des Austrocknens können sie sich nicht ausgleichen. Wenn die Befeuchtung erfolgt, so ist die Möglichkeit der Verschiebung gegeben. Der Prozeß hat eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Erreichen einer bleibenden Doppelbrechung, wenn der gezogene Glasstab während des Zuges erstarrt. Bleibt er flüssig, so ist die Annäherung der Moleküle durch den Zug reversibel, sobald die Dehnung aufhört, verschwindet die Doppelbrechung. Genau so wie ein gepreßtes Glas nur so lange doppelt bricht, als der Druck da ist, wird die Spannung beim Befeuchten aufgehoben. Das aber hat mit einer Hygroskopizität nichts zu tun.

Steinbrinck kommt nun weiter auf die Kohäsionsfalten zu sprechen, die Schips nicht gesehen haben will. Mit Recht weist er die Beobachtung an Flächenansichten zurück: „Denn die Unterscheidung subtiler Einzelheiten an Faserzellwänden wird durch die sie überlagernden, stark gefalteten Epidermiszellen ungemein erschwert." Den Einwand, daß es sich um Falten durch die Paraffineinbettung handele, benutzt er zu der Äußerung, daß diese ja gerade bei der Einbettung entständen infolge von Kohäsionszug, „der unter Wasserverlust erst bei der Temperatur des flüssigen Paraffins zur Geltung kommt, während vorher diese Gewebe die Form des turgescenten Zustandes noch bewahrt hatten". Wir möchten auf Grund unserer Erfahrungen die Erscheinung noch viel besser deuten. Der Alkohol und auch das Xylol waren Stoffe, welche gut oder noch leidlich eindrangen. Da die Zellwände leidlich permeabel sind, so kann es zu keinem Schwund des Inhaltes kommen. Das ändert sich mit dem Schlage, wo Paraffin in flüssigem Zustande einwirkt. Dieses dringt sehr schwer ein, hingegen

nimmt es gierig das Xylol aus dem Lumen heraus. Es muß sich nun ein Schwinden des Inhaltes einstellen, der die Faltung durch Kohäsionszug erzeugt.

Obwohl also gerade diese Präparate ein Beweis für das Auftreten von Kohäsionsfalten sind, kann STEINBRINCK die Falten auch dann sehen, wenn er Antheren einbettet, die bereits vorher schon zerknittert waren. Sie hatten bereits die Faltung durch Verlust ihres Inhaltes gehabt. Daß die Falten auch dann beständig bleiben, wenn die Schnitte in den Balsam überführt werden, das hat seinen Grund in der Unfähigkeit, im trockenen Zustande die Spannungen und Faltungen auszugleichen.

Die HANNIGschen Fältelungen an früheren Stadien bestehen. Sie sind natürlich nicht so stark, wie die ganz vertrockneter Stücke.

Auf die Einwände gegen die Luftfüllung von SCHIPS erklärt STEINBRINCK: Es muß „ein seltsames Mißgeschick über seinen Untersuchungen gewaltet haben". Gegen die Schrumpfung wendet er mit großem Recht ein, daß man es sich bei einem so dünnwandigen Gewebe kaum vorstellen kann, wie bei einer Füllung von 73,5 % der Zellen mit Saft, innerhalb desselben Gewebes bereits ein Schrumpfen der anderen eingestreuten Zellen erfolgen kann. Bei so dickwandigen Geweben, wie Moosblätter und Selaginellen es vielfach sind, kann die Schrumpfung vielfach in der Zwangslage einer Lamelle innerhalb einer weichen plastischen bedingt sein. Wir möchten die Eigenart der Zellwände dieser Gewebe hier zur Unterstützung STEINBRINCKS betonen. „Dort geschieht es (die Veränderung der Membranlagen, das Schrumpfen), wenn in den flüssigkeitsgefüllten Nachbargeweben der Kohäsionszug schon eine beträchtliche Kraft erreicht hat und in den Zellflüssigkeiten also eine erhebliche negative Spannung eingetreten ist, die auch auf eine Entwässerung der Membran hinstrebt."

Man kann also mit STEINBRINCK an den Schluß die Worte setzen: „Mir erscheint vielmehr die Beurteilung des Antherenproblems durch SCHIPS auch in dieser Hinsicht allzu sehr das Bedürfnis zu verraten, möglichst viel von dem Öffnungsmechanismus für die Schrumpfungstheorie zu retten."

Die im gleichen Jahre erschienenen Veröffentlichungen von URSPRUNG enthalten keinen Beitrag zu unserem Problem.

Im nächsten Jahre erschien von SCHIPS (58) eine Erwiderung auf STEINBRINCK. Es handelt sich um ein Zurückweisen der Angriffe. Gleichzeitig um einen Brief von SCHWENDENER, in dem auf rechnerischer Grundlage die Unrichtigkeit der STEINBRINCKschen

Gedankengänge „erbracht" wird. Es wird darin unter anderem die Auffaltung der trockenen Schnitte als etwas anderes bezeichnet als ein hygroskopischer Mechanismus, wie wir es oben bereits getan haben. Ein näheres Eingehen wäre unnötig.

Es konnte nicht lange dauern, daß Steinbrinck (50) antwortete. Er wiederholte zunächst seine Vakuumversuche mit unmittelbar aus der Blüte entnommenen Antheren. Ein Befeuchten mit Alkohol hatte nicht stattgefunden und die Ergebnisse waren die gleichen wie früher.

Er bespricht nun nochmals den Einfluß des Austrocknens im Vakuum auf den Ausschluß des Kohäsionszuges. Er geht von der Meinung aus, daß die Antheren mit Luft gefüllt seien, wenn sie ausgetrocknet sind. „Werden solche Antheren nun an freier Luft in Wasser gebracht, so gewinnen die imbibierten Membranen ihre Elastizität wieder, suchen ihre Falten auszuglätten und das Zellvolumen zu vergrößern. Hierdurch wird aber die Luft der Zelllumina entsprechend verdünnt und saugt daher das umgebende Wasser ungemein schnell auch in die Zellräume ein." Wir möchten erwähnen, daß das bei einer Füllung mit Wasserdampf natürlich genau so geht. Wenn der Filtrationswiderstand für Luft sehr groß ist, so ist ein Unterdruck im Innern sehr wohl möglich. Es macht aber bei dieser Auffassung die Wasserfüllung keine Schwierigkeiten.

Eine Grundbedingung des Vakuumversuches ist das Ausbleiben einer völligen Wasserfüllung, damit der Kohäsionszug ausgeschaltet ist. (Ein weiterer Vorteil dieser Versuche ist die Abgabe von Luft aus dem hineingebrachten Wasser. In die Innenhöhlung kann, wenn die Antheren nun an das Vakuum angeschlossen werden, im Wasser gelöste Luft abgegeben werden. Die Antheren können auf diese Weise auf physikalischem Wege mit Luft angefüllt werden!)

„Der Anschluß an das Vakuum ist somit das bequemste Mittel, um die eben genannte Grundbedingung zu verwirklichen. Denn dort dehnt sich die in den Zellräumen eingeschlossene Luft (ebenso wie die der Interzellularen) außerordentlich stark aus und treibt die bereits eingedrungene Wassermenge in kräftigem Stoße hinaus, wobei sie selbst zum größten Teile mit entweicht."

Sehr interessant ist nun die weitere Behandlung, welche zeigt, wie wenig selbst die Antherenwände gegen Wasserdampf undurchlässig sind: „Man gewahrt allmählich in dem Momente des An-

schlusses an das Vakuum, wie sich jede Anthere unter dem Stoß der ausgedehnten Luft plötzlich in die Länge bzw. Breite streckt, wie sie gewissermaßen schwillt und wie sich die Fächer enger schließen, wenn sie vorher noch einigermaßen klafften. Zugleich entweichen von der Oberfläche der Antheren reichliche Mengen von Gasblasen, die Wasser mit sich reißen und entführen." (Oder teilweise aus dem Wasser entstammen, teilweise aus den Intercellularen kommen, endlich gar selbst Wasserdampfblasen des im Vakuum siedenden Wassers sind, die an den Antheren als Störer des Siedevorganges sich entwickeln, möchten wir hinzusetzen.)

Wenn man nun die Antheren völlig in dem Vakuum austrocknen läßt, so werden sie starr und halten die Deformation aus. Es soll dabei „die große Luftdurchlässigkeit ihrer Zellhäute eine große Rolle spielen". Entnimmt man jedoch die Antheren, bevor das Austrocknen und das Erstarren der Wände endgültig geworden ist, so drückt der Luftdruck die Wände ein und zwingt die Antheren zur Öffnung genau so wie sonst der Kohäsionszug. Dann wird auch diese Form durch das Erstarren der Wände dauernd.

Irre ich nicht, so ist der Gedankengang dadurch zu retten, daß man der imbibierten Membran eine geringere Durchlässigkeit für Luft zuschreibt als der trockenen. Man kann aber, wie oben ausgeführt, auch ohne diese Vorstellung auskommen. Da das aber nicht immer so ist, so muß doch ein anderes Moment mitsprechen.

Daß bei dem raschen Austrocknen die Antheren mit Luft oder mit einer so verdünnten Luft gesättigt sind, daß der Filtrationswiderstand mindestens ebenso groß wie der Minderdruck ist, dafür spricht die Unmöglichkeit des Eindringens von Wasser in sie. Wir werden unten bei unseren eigenen Versuchen mit Luftfüllung darauf zurückkommen müssen.

Sehr interessant ist der zweite Versuch und sehr wohl mit der geringen Durchlässigkeit zu erklären. Wenn man die auf physikalischem Wege mit Luft gefüllten Antheren in Wasser liegen läßt, so dauert das solange, daß die Membranen gerade erweicht (oder bakteriell zersetzt?) sind. Wenn man sie mit Wasser im Vakuum injiziert, so geht das leichter. Es ist hier sehr wertvoll, zu erfahren, daß man eine große Wassermenge braucht. Unbedingt muß zuerst die Luft aus den imbibierten Membranen entweichen, die so schwer durchlässig sind. Wir möchten das etwa so erklären: Im Vakuum wird das Wasser luftleer. Es saugt nun die Luft in der Zelle auf und diese gelangt auf osmotischem Wege nach außen. Mit ausgekochtem Waser, dem man die Möglichkeit genommen hat, wieder

Luft zu absorbieren, geht das ganz genau so. Es ist also kein Injizieren, sondern ein Absorbieren der Luft.

Daß bei den Antheren nach diesem Verfahren wirklich „Luftinhalt" vorhanden war, dafür spricht das Aufblähen bei der Luftverdünnung.

Die Einwirkung der Wässerung vor dem Evakuieren darf nicht zu lange dauern. Es kann auch darin ein Fehler von Schips liegen.

Wenn man diese Entgegnung liest, so kann man, unbeschadet unserer Einwände, welche mit dem hier angeschnittenen Streite nichts zu tun haben, die Kohäsionstheorie als kaum erschüttert betrachten.

Noch einmal ergreift Steinbrinck zu der Schipsschen Arbeit das Wort (60). Er wendet sich dem Nachweis der feinen Kohäsionsfalten zu. Die Schnitte von Schips waren offenkundig zu dick, um die feinen Falten zu sehen. Ganz feine Schnitte werden aber im Balsam zu durchsichtig, als daß man diese gut sehen könnte. Er empfiehlt starke Übertinktion mit Eosin. Die Färbung läßt sich mit Erfolg zum Nachweis des Ausbleibens der Falten an den auf physikalischem Wege mit Luft gefüllten Antheren benutzen. Man kann sie mit Eosin nachfärben, da sie ja kein Wasser einziehen. An den frischen und sich nicht mehr öffnenden Antheren fehlen die Falten, beim Öffnen erscheinen sie zuerst an den Sprungstellen. Bei dem Aufgehen kann man das Fortschreiten und das Vertiefen der Falten deutlich erkennen. Die Präparate sind in der Sitzung der D. B. G. vorgelegt worden und, wie der Referent des Abends, Claussen, schreibt: „Das Vorhandensein von deutlichen Falten in den Radial- und Tangentialwänden der Faserzellen abgekrümmter Antherenklappen wurde allgemein zugegeben."

Im Gegensatz zu Schwendener und Schips weist Steinbrinck nach, daß gerade das Faltenlegen ein Zeichen dafür ist, daß es sich nicht um eine Kontraktion der dünnen Wände handeln kann; denn dieses beweist ja, daß die Wand für den Inhalt zu groß geworden ist. Untersucht man mit Luftinhalt vor der Kohäsionswirkung versehene Zellen, so sind die Wände gerade. Also wird die Wand nicht durch das Eintrocknen in Falten gelegt. Die Epidermis legt sich ebenfalls in Falten, aber das hat mit der Wirkung nichts zu tun.

Die Adhäsion an den Wänden vermeidet Steinbrinck sehr elegant durch Eintrocknen auf ganz reinem Quecksilbertropfen. Er bekommt so ganz einwandfreie Ergebnisse, die „wiederum den ungemein starken Formengegensatz ihrer kaum merklich kontra-

hierten Einzelzellen gegenüber der außerordentlichen Pressung in der Natur unverkennbar hervortreten lassen und so ebenfalls die Schrumpfungstheorie ad absurdum führen".

In der weiteren Arbeit dieses Jahres (61) bringt STEINBRINCK eine sehr wertvolle Homologisierung von Osmose und Kohäsion, die aber nicht unmittelbar zu unserem Thema gehört und welche wir übergehen wollen.

Auch auf die für das Wassersteigen sehr wertvolle Messung der Kohäsionskraft mit Hilfe der Farnannuli durch URSPRUNG und RENNER (62) will ich hier nicht eingehen, da sie nicht in das engere Gebiet der Fragestellung gehört. Es möge nur erwähnt werden, daß diese Wirkung ca. 300 Atmosphären im Farnannulus beträgt, daß dagegen andere Gewebe nicht so große Zahlen geben, weil ihre Wände leichter Luft durchlassen und vielleicht sich beim Ziehen die Plasmodesmengänge leichter erweitern lassen. In totes Parenchym geht bekanntlich Luft. Mit Recht hat RENNER diesen erleichterten Durchtritt auf die Erweiterung der Plasmodesmen zurückgeführt.

Dagegen möchten wir es uns nicht versagen, einen kurzen Hinweis zu bringen, den JOST (3, Seite 233) gibt, da er uns für sehr wertvoll gilt: „Zum Schluß ist darauf hinzuweisen, daß die Kohäsion des Füllwassers vielleicht auch bei den Quellungsvorgängen mitspielen könnte, so daß zwischen Quellungs- und Kohäsionserscheinungen nicht der prinzipielle Gegensatz vorläge, wie es auf den ersten Blick erscheint. Wir sahen, daß nach BÜTSCHLI den quellbaren Körpern ein wabiger Bau zukommt. Wenn das richtig ist, werden die Waben im gequollenen Zustande des Körpers mit Flüssigkeit erfüllt sein, im trockenen Zustande aber durch Umsinken der Wände kollabieren. Die Kräfte, die zur Deformation der Wabenwände führen, werden wir jetzt unschwer in dem Kohäsionszug der verdunstenden Wabenflüssigkeit erkennen. Wir können also die einzelne Wabe mit der fibrösen Zelle der Antherenwand vergleichen."

Wir wollen nun eine Reihe von eigenen Versuchen hierher setzen.

Versuche mit verschiedenen Füllungen des Annulus von Scolopendrium vulgare

Als Objekt dienten mir Annuli, die bereits lange an der Luft gelegen hatten und völlig ausgetrocknet waren. Es müßte also, wenn tatsächlich die Luft in die Lumina eindringt, diese völlig

gefüllt worden sein. Ich hatte die Stücke vier Wochen über der Dampfheizung des Zimmers ganz trocken liegen gelassen.

Die erste Beobachtung galt der „Hygroskopizität" im Sinne Haberlandts. Beim Anhauchen ziehen sich die Annuli wirklich etwas zusammen. Legt man sie in Wasser, dann krümmen sie sich ganz in die Ausgangslage der Öffnung. Das Wasser dringt in die Räume ein und allmählich verschwinden die schwarzen Blasen. Es füllten sich die Zellen restlos. Wenn Luft vorhanden gewesen wäre, so könnte das nur durch eine Absorption erklärt werden; denn es wurde kein Ausstoßen von Blasen beobachtet.

Ich wiederholte nunmehr die Versuche mit Wasser, das durch langes Stehen in dünner Schicht mit Luft gesättigt war. Ein Unterschied war aber nicht zu beobachten. Die Füllung ging gerade so schnell vonstatten.

Es wurde nun versucht, Unterschiede in der Geschwindigkeit des Füllens zu beobachten, wenn die Blasen unter Wasser erzeugt werden, so daß „keine Luft" eindringt. Ich füllte mir Zellen mit ausgekochtem Wasser und entzog das Wasser mit konzentriertem Glycerin. Ich unternahm diesen Vorgang unter Einschalten von Nicols und Gipsblättchen. Es war deutlich ein Anstieg der Interferenzfarben zu beobachten, wenn das Wasser entzogen wurde und die Wand sich einbog. Die Farbe war am höchsten, wenn die Wassersäule riß, um plötzlich herabzusinken, als der Annulus zurückgeschnellt war. Das läßt sich allerdings wegen der störenden Luft nur an besonders günstigen Stellen beobachten. Es ist aber ein Zeichen dafür, daß der Vorgang mit der Hygroskopizität nicht allein zu tun hat, denn sonst müßten die dann auf Wasserentzug beruhenden Farben gleichbleiben. Beobachtet man den Vorgang oftmals, so kann man deutlich sehen, daß der Inhalt förmlich ins Sieden gerät und nach und nach die Blase sich vergrößert. Um das gut zu sehen, muß man eine große Anzahl von Annuli beobachten, dann sieht man die Blasen im Innern entstehen, wenn man ein günstiges Objekt bekommen hat.

Weit besser jedoch ist dieses Entstehen der Blasen an mehreren Stellen im Innern eines derben Gewebes bei osmotischem Wasserentzug durch ein nicht eindringendes Medium, wenn man die Sporen von *Equisetum* in Glycerinrohrzucker höchster Sättigung einlegt. Es entstehen feine Blasen im körneligen Inhalt. Plötzlich wird das ganze Lumen schwarz. Es sind deutlich die Erscheinungen des Siedens des Wassers im Vakuum unter dem so deutlichen Siedeverzug.

Läßt man das Wasser auf diese unter Luftausschluß entleerten Annuli einwirken und vergleicht die Geschwindigkeit mit solchen, die man einige Zeit in Glycerin hat liegen lassen, so sieht man, daß in beiden Fällen die Füllung im Mittel, aus einer Reihe von Versuchen und auch beim gleichen Objekt gleich rasch geht, ob nun „Luft" darin war oder nicht.

Läßt man die Annuli im Glycerin recht lange liegen (etwa zwei bis drei Tage), so füllen sie sich mit Glycerin. Auch hier sieht man keine Luftblasen auftreten, obwohl diese doch zu beobachten sein müßten. Hier füllt sich, wenn man nur lange genug wartet, das Lumen gleichfalls völlig mit Flüssigkeit.

Der Versuch gelingt bekanntlich nur deshalb, weil das Glycerin sehr viel schwerer in die Zellen eindringt, als das Wasser aus den Zellen heraus. Wenn man dann die glyceringefüllten Annuli in Wasser legt, so muß das Wasser von dem Glycerininhalt angezogen kräftiger einströmen, als das Glycerin heraus kann. Die Folge muß ein Aufblähen der Zellen sein. Das ist wirklich der Fall. Die Interferenzfarben ändern sich ebenfalls. Als Folge davon muß sich der Annulus über die Ruhelage krümmen. Das erfolgt tatsächlich. Läßt man wieder lange in oft erneuertem Wasser liegen, so gleicht sich die Krümmung und die Aufblähung und das Verändern der Interferenzfarben wieder aus.

Man kann es sich schwer vorstellen, daß das Glycerin nun ausgerechnet die Luft im Volumen der Annuli absorbieren soll. Läßt man den Versuch in dünner Glycerinschicht stehen, so geht er auch nicht rascher. Hier hat das Glycerin doch eher Gelegenheit, die Luft mit seiner Oberfläche aufzunehmen.

Wir wiederholten nun die Versuche mit Alkohol. Es zeigte sich, daß trockene, also „luft"-gefüllte Stücke sehr langsam sich genau so füllten, wie wenn man sie in Wasser legt. Aber der Alkohol dringt ein und dann ist der Annulus wieder geschlossen. Es dauert nicht so lange wie beim Glycerin. Behandelt man einen mit Wasser gefüllten Annulus in hoch konzentriertem Alkohol, so schnellt er wie mit Glycerin. Jedoch erscheint der Bogen nicht immer so groß zu sein. Es erfolgt zumeist ein Reißen der Säule. Dieses kann aber, besonders wenn man schwächeren Alkohol anwendet, ausbleiben. Es bildet sich dann kein so großer Bogen und die Schließbewegung geht nicht durch Schnellen, sondern langsam. Wir haben hier ein Verhalten, das völlig dem Zurückgehen der Antheren von Hannig gleicht.

Es war nun einmal interessant, Versuche anzustellen mit den Annuli, welche mit Alkohol gefüllt waren. Hat man die Annuli mit hochgradigem Alkohol (sogen. absolutem) gefüllt, so kann bei Eintritt der Bewegung von einer Hygroskopizität keine Rede sein, denn das Glycerin des Handels enthält mehr Wasser als der absolute Alkohol.

Diese Antheren biegen sich genau so zurück, wenn man sie in Glycerin einlegt, wie wenn man wassergefüllte nimmt. Der Bogen ist allerdings nicht so weit offen, dafür erfolgt das Schnellen gut. Beim Einlegen in Wasser kommt es wie beim Glycerin zum Aufblähen, das sich aber der leichteren Wanderfähigkeit des Alkohols wegen eher ausgleicht. Daß das frühere Reißen eine Folge des niedrigeren Siedepunktes des Alkohols und seiner geringeren Kohäsion ist, leuchtet ein. Das Alkoholmaterial springt beim Austrocknen in der Luft. Auch hier ist der Bogen wesentlich geringer als beim Wasser.

Es war zu versuchen, die Alkoholfüllung durch Stoffe aus dem Lumen herauszuholen, welche völlig wasserfrei sind. Hierzu eignet sich vorzüglich das Eugenol. Es erfolgt das Aufrollen und das Zurückschnellen genau so wie mit den wasserentziehenden Mitteln. Der Öffnungswinkel ist hier ebenfalls so groß wie er bei Alkohol zu sein pflegt. Das Einkrümmen geht allerdings nicht so weit, wie wenn die Sporangien in Luft liegen. Es scheint also doch der Quellungsgrad bei der „hygroskopischen Bewegung" Haberlandts nicht ganz ohne Einfluß zu sein. Daß das aber nichts mit der Kohäsionsöffnung zu tun hat, ist ersichtlich.

Besonders schön ist bei diesem Versuch das Ansteigen der Interferenzfarben in der dünnen Außenmembran zu sehen. Ungespannt ist sie je nach Lage zum Nicol zwischen blau bis hellgelb. Das Spannen läßt sie deutlich auf hellgrün bis hellgelb bei Kompensator rotviolett erster Ordnung anschwellen. Da der Alkohol viel langsamer die Wände passiert als das Wasser, so sieht man den Vorgang viel langsamer vor sich gehen.

Besonders wertvoll ist die Beobachtung der Flüssigkeit in der Nähe der verdickten Wände des Annulus. Hier sieht man zunächst die Schlieren deutlich erscheinen. Um das gut zu sehen, muß man rasch die Objekte auf den Objektträger legen und schnell ein Deckglas darauf geben. Es empfiehlt sich zu warten, bis der im Lumen vorhandene Alkohol abgedunstet ist. Nun gibt man während der Beobachtung das Eugenol zu. Hat das Ausströmen des Alkohols seinen Höhepunkt erreicht, so kann man bei einigen Objekten immer

ein langsames Zurückgehen sehen, wie wir es oben bereits beschrieben haben. Da ist es nun sehr wertvoll zu sehen, wie (ohne daß ein Schnellen eintritt) der Annulus langsam zurückgeht. An demselben Boden, der uns als die Austrittsstelle des Alkohols erschien, sehen wir das Eugenol eintreten. Da dieses nun sich sehr langsam mit dem Alkohol mischt, sieht man seine Kügelchen und Schlieren hier deutlich erscheinen.

Auch am Boden ist die Interferenzfarbe bei diesen Versuchen zu sehen. Die Stellen höchster Doppelbrechung sind vor dem Eintritt des Eugenols dunkelgrün bis weiß und sinken ebenso allmählich wie die dünnen Stellen hier auf hellgrün bis hellgelb, was der Ausgangspunkt auch beim Liegen in Alkohol war. Die verkorkte Lamelle der Kutikula hat sich auch hier wieder als ungemein schwer passierbar für Flüssigkeiten gezeigt.

Die gleichen Ergebnisse erzielte ich bei Verwendung von Anilinöl, Zedernholzöl und flüssiger Karbolsäure. Bei der letzten werden die entwässerten Wände sogar mit Wasser in Berührung gebracht; denn das Reagenz ist Phenol mit 10 % Wasser. Dennoch geht der Vorgang wie in wasserfreien Medien. Mit so zähen Flüssigkeiten, die sehr schwer eindringen wie Zedernholzöl, wenn es stark eingetrocknet ist, beobachtet man immer ein Reißen der Alkoholsäule.

Nicht unerwähnt mögen die Ergebnisse sein, welche mit Alkoholfüllung gegen Amylenhydrat erzielt wurden. Wir haben hier eine Flüssigkeit vor uns, die etwas leichter eindringt. Das Springen blieb hier sehr häufig aus. Die Blasen füllen zudem die Zellen nicht ganz aus. Man muß bedenken, daß diese Flüssigkeit laut deutschem Arzneibuch bei 99—103° siedet. Sehr deutlich sieht man im Innern der Zellen das ruckartige Sieden im „Vakuum", wie wir es bei Siedeverzug immer sehen.

Es wurden nun andere Flüssigkeiten von etwas geringerer Viskosität als konzentrierte Zuckerlösungen und Glycerin gegen Wasserfüllung wirken gelassen. Mit Magnesiumchloridlösungen 1 + 1 vermag man die Rückbewegung deutlich zu sehen. Jedoch das Reißen der Wassersäulen unterbleibt sehr oft. Die Zellen schnellen nicht. Das $MgCl_2$ dringt ein, es erhöht den Siedepunkt der Lösung und nun ist das Vakuum und die herrschende Temperatur nicht hoch genug, um ein Sieden zu ermöglichen. Das Zurückgehen unter Einsaugen von Lösung in die Hohlräume geht sehr langsam. Doch ist es nach etwa 5 Stunden bei einigen beendet.

Bei konzentrierter Natronsalpeter-Lösung sieht man sehr deutlich das Zurückkrümmen. Aber das ging nie bis zur Endstellung in Rohrzucker. Daher riß auch die Wassersäule nicht. Langsam gehen die Sporangien in die Ausgangsstellung zurück. Daß tatsächlich die Salpeterlösung eingedrungen war, ließ sich durch Überkrümmen nach Einlegen in Wasser hier sehr gut beobachten, wie wir es beim Glycerin beschrieben hatten. Der Ausgleich ging dabei der besseren Permeabilität der Membran für Salpeter entsprechend rascher vonstatten. Auch in Ammonsulfat und Harnstoff konnte ich ganz ähnliche Erscheinungen erzielen.

Nach diesen Ergebnissen lag es nahe, einmal die Annuli mit Äther zu füllen. Das ließ sich folgendermaßen bewerkstelligen: Ich nahm mein alkoholgefülltes Material und durchtränkte es einige Wochen in Äther. Man muß so lange warten, da der Austausch dieser Flüssigkeiten nur sehr langsam vor sich geht. Dieses Äthermaterial springt an der Luft sehr schlecht. Der Bogen ist ganz flach. Es reißen die Säulen sehr unregelmäßig, dadurch kommt alles zum Zittern. Endlich sind alle Zellen mit Ätherdampf gefüllt und das Sporangium geht in die Ruhestellung über. An anderen Stücken sieht man fast gar keine Rückkrümmung erscheinen. Es kann zu keinem Kohäsionszug kommen, da die Flüssigkeit bei sehr geringem Unterdruck zum Sieden kommt.

Mit diesem Material kann man ebenfalls Austauschversuche gegen Nelkenöl usw. machen. Es geht der Vorgang bis zum Trockenstadium. Bevor es zu einem richtigen Rückkrümmen kommt, reißen die Äthersäulen bereits. Ein regelrechtes Schnellen habe ich nie dabei gesehen.

Nach diesen Versuchen kann man den Kohäsionsmechanismus etwa folgendermaßen formulieren: Das Einfalten der Zellen erfolgt durch den Kohäsionszug. Wenn die Flüssigkeit zum Sieden kommt, dann hat dieser ein Ende. Befinden sich elastische Elemente in der Zelle, so kommt es zu einem Zurückschnellen. Die Zellen sind nicht mit Luft gefüllt, sondern wenigstens zunächst vielleicht sogar dauernd mit den Dämpfen der Flüssigkeit, die in ihnen verdampfte. Wenn die Zellen nun in eine andere Flüssigkeit gelangen, so füllen sie sich, sofern der Unterdruck im Innern der Zellen größer ist als der Filtrationswiderstand gegen die Lösung. Der Mechanismus geht auch zwischen Flüssigkeiten, die keine Spur Wasser enthalten; von einer Hygroskopizität kann keine Rede sein. Ja, wenn die Zellen zunächst mit Dämpfen gefüllt waren, so kann doch ein allmählicher Ausgleich gegen die Außenluft einsetzen. Es kann sich

allmählich Luft ins Innere der Zellen einschleichen. Diese Gedankengänge haben ihre Schwierigkeit in der raschen Füllung mit Wasser, auch wenn dies luftgesättigt ist. Wir wollen daher es einmal versuchen,

luftgefüllte Annuli

zu erzeugen. So leicht das auf den ersten Blick erscheint, so schwer lassen sich die Versuche durchführen. Nach mancherlei Fehlschlägen mit Wasserstoffsuperoxyd und Eau de Javelle oder Permanganat zur Sauerstofferzeugung, Natriumkarbonat und Säuren zur Erzeugung von Kohlendioxyd gelangen mir die Versuche mit Stickstoff. Die Gase bilden sich nämlich nicht in den Zellen, sondern auf der Außenseite, wenn man auf die mit dem Stoffe vollgesogenen Annuli das Gas entbindende Reagenz einwirken ließ. Ich durchtränkte die Annuli mit Ammonitritlösung. Das geht verhältnismäßig leicht. Läßt man nun eine sehr verdünnte Säure als Katalysator einwirken, so bildet sich nach folgender Formel Stickstoff: $NH_4NO_2 = N_2 + 2\,H_2O$.

Man kann den Vorgang auch durch Erhitzen erzielen. Dabei gelang mir zunächst aber keine Füllung der Zellen. Die Gase entbanden sich außerhalb der Zellen. Mit der Säure konnte ich in einigen Fällen deutlich beobachten, wie die Luft die Flüssigkeit aus den Zellen trieb. Einen Austritt von Gasen aus der Zelle sah ich nie. Die besten Erfolge hat man, wenn man die Annuli mit Wasser außen abspült, dann in verdünnte Säure bringt und nun sehr schwach, am besten vielleicht auf einem heizbaren Objekttisch erwärmt. Hat man keinen solchen, so hilft man sich mit einem Bleche, auf das man den Objektträger legt und seitlich mit einem kleinen Spiritusflämmchen anwärmt. Zum Schutze des Mikroskop-Tisches legt man das Blech auf Asbestpapierstreifen.

Doch gelingt es nur in sehr vereinzelten Fällen, Luft auf diesem Wege im Innern zu erzeugen. Ich machte mir nun die Erfahrungen der Luftpumpenversuche von Steinbrinck zunutze. Ich legte meine mit Ammonitrit gefüllten Sporangien in ganz schwach angesäuertes Glycerin und erwärmte. Während nun das Glycerin das Wasser entzieht und so einen luftverdünnten Raum in den Zellen erzeugt, findet die Entbindung des Stickstoffes statt. So widerstehen nur wenige Annuli und meist nur einzelne Zellen der Luftfüllung.

Im Glycerin kann man die luftgefüllten Annuli sofort erkennen. Ihre dünnen Wände sind gar nicht eingezogen, wie die nur mit Wasserdampf erfüllten. Ein Schnellen gibt es nicht. Das kann man

sehr deutlich während des Ansetzens des Versuches sehen. Entfernt man nun das Glycerin, so füllen sich nach Wasserzugabe die Annulizellen nicht mit Wasser. Der Gegensatz luftgefüllter und luftfreier Zellen ist da oft in einem einzigen Ring zu sehen. Auch beim Eintrocknen sah ich kein Schnellen. Daß es daneben auch Zellen mit unvollständiger Füllung gibt, ist von mir an dem intermediären Verhalten beobachtet worden. Läßt man auf die Stücke, deren Wandungen mit Wasser angefeuchtet waren, Schwefelsäure einwirken, so bekommt man Luftblasen. Wir kommen nun zu der Lösung der Zellen mit

Schwefelsäure

Dieser Versuch ist immer eine der Hauptstützen für den Luftgehalt gewesen. Es ist daher nötig, ihn mit aller Kritik zu wiederholen, ob nicht doch ein Moment zu finden ist, das eine andere Deutung zuließe.

Legt man wassergesättigte Sporangien in konzentrierte Schwefelsäure ein, so treten „Luftblasen" auf, ohne daß bei genügend rascher Einwirkung der Annulus sich bewegt. Es liegt das an der Quellung und Lösung der Innenmembranen. Diese lösen sich unter Verquellen auf. Der Prozeß geht wegen des langsamen Eindringens der Säure nur langsam vonstatten, endlich löst sich alles außer den verkorkten Anteilen auf. Das Übrigbleiben von Luftblasen läßt sich nicht beobachten.

Um ganz sicher zu gehen, wurden Stücke, welche an der Luft durch Springen „Lufträume" führten, ganz kurz mit Alkohol benetzt, um adhärierende Luft auszuschließen. Erst dann wirkte die Schwefelsäure ein. Bei dieser verzögerten Einwirkung sahen wir die Annuli sich zunächst schließen, wie wenn man die Stücke in Wasser legt. Dann lösten sich die Annuli auf. Bei solchem Vorgehen gibt es keine Blasen

Ich wurde nun an dem Auftreten der Luftblasen irre. Ich beobachtete diese beim Einlegen trockenen Materials in Schwefelsäure. Dabei konnte ich deutlich erkennen, daß die Größe der Blasen kleiner ist, als es ursprünglich war. Es könnte außen adhärierende Luft sein, welche die Täuschung hervorgerufen hätte. Ich rührte daher diese mit ganz wenig Wasser rasch an, deckte das Deckgläschen auf und ließ rasch vom Rande Schwefelsäure zutreten, diese mit Asbestpapier rasch nachsaugend und immer wieder ergänzend. In der kurzen Zeit konnte das Wasser nicht eingesogen sein. Es ergab sich folgende Beobachtung: Da, wo die Säure sehr

rasch einwirkte, ergaben sich wenige und kleine Blasen; wo die Einwirkung langsamer erfolgt, gar keine. Wenn hier eine Absorption der „Luft" durch die verdünnte Säure stattgehabt hätte, so hätte diese wieder aus der konzentrierten Säure beim Lösen der Wände herauskommen müssen. Die Lösung und Verquellung der Wände läßt sich sehr schön im Polarisationsmikroskop durch das Verschwinden der Doppelbrechung erkennen. Betrachtet man die Membranen, so kann man sehen, daß da, wo die Membranen geschwärzt erscheinen, die Gase reichlicher vorhanden sind als dort, wo sie fehlen. Ja, wo keine Schwärzung ist, fehlen die Blasen völlig.

Um den Einwand einer Absorption der Luft völlig zu unterbinden, befeuchtete ich mit Glycerin, das erfahrungsgemäß nur sehr langsam eindringt. Das Ergebnis war dasselbe wie bei Wasser.

Vergleicht man Luftblasen, welche außen an den Sporensäcken haften, so sieht man sie gleichgroß bleiben. Warum werden diese nicht absorbiert? Ferner ist es doch ganz eigen, daß die Membran, wenn das feste Gewebe auf der Innenseite quillt, nicht vorgebeult wird. Der Quellungsdruck müßte die Luft doch nach der anderen Seite drücken.

Der Gedanke liegt nahe, daß das Gas durch Verkohlung der Membranen erzeugt wird. Es ist ein sehr bekannter Versuch, daß man Rohrzucker in Schwefelsäure durch vorsichtiges langsames Zugeben der Säure ohne Verkohlung lösen kann. Vollzieht man den Vorgang aber rasch, so wird er verkohlt.

Eine ganze Reihe von Substanzen der Wände enthalten pektinartige Körper. Diese führen, wie wir heute wissen, Zuckerkarbonsäuren in dem Gefüge der Polysaccharide. Die Zuckerkarbonsäuren besitzen nun die merkwürdige Eigenschaft, bei Zugabe starker Säuren Kohlendioxyd zu entwickeln. Das dient direkt dazu, diese Körper zu bestimmen. Es ist unserer Ansicht nach ein Gehalt an derartigen Körpern, welcher diese Gasblasen von Kohlendioxyd bedingt.

Daß die Gase bei der Einwirkung der Säure nach innen in den Hohlraum gezogen werden, verwundert uns nach den Versuchen mit der Erzeugung einer Gasfüllung der Annuli nicht mehr; denn die gasliefernde Schicht liegt im Innern der Mittellamelle.

Ich versuchte, die Membranen mit hochprozentiger Natronlauge zu zerstören. Das Quellen auf der Unterseite erzeugt ein ungeheures Einrollen der Annuli, die Blasen verschwinden dabei unter Einziehen von Flüssigkeit. Am Ende löst sich alles auf, ohne Blasen

zu hinterlassen. Konzentrierte Lauge löst aber Gase, besonders Stickstoff, wenig, wie aus der Bestimmung von N_2 bei Verbrennungsanalysen hervorgeht. Wir möchten daher nicht an die Luftblasen glauben, sondern nach wie vor, wie es ja auch STEINBRINCK im Anfang getan hat, diese für Dampfblasen halten. Immerhin wäre es denkbar, daß sehr altes Material dennoch Luft hat eingehen lassen.

Um das zu untersuchen, nahmen wir sehr altes Herbarmaterial von *Leptogramme opaca*, das 1888 von MANN in Assam gesammelt war. Die Sporangien haben völlig den Bau der *Polypodiaceae*. Obwohl sie nun sehr lange gelegen hatten, füllten sie sich wie die frischen Sporangien restlos mit Wasser. Luftblasen blieben keine und sie schleuderten bei Wasserentzug. Es hatte somit keine Aufnahme von Luft stattgefunden. Es zeigt das, wie schwer die Luft durch Kolloidmembranen geht. Eine gleiche Erscheinung kennt man aus der Bodenkunde bei der Undurchlässigkeit eingetrockneter Humuslacke.

Während wir es beim Farnannulus mit sehr derben und wenig durchlässigen Wänden zu tun haben, ist das nicht so der Fall bei den Wänden der Sporangien von

Equisetum

Wir untersuchten nun zunächst mit „Luft" gefüllte Sporangien von *Equisetum arvense*, das für solche Zwecke ein sehr übersichtliches und leicht präparierbares Material darstellt.

Beim Lösen in Schwefelsäure blieb hier nur wenig Luft übrig, das waren so kleine Mengen, daß sie nicht recht in Betracht kommen. Sehr lange gelegene Stücke könnten aber hier noch eher als bei den Farnen Luft durch Gasdiffusion erhalten haben.

Daß in nicht zu alten Stücken aber keine Gase oder doch nur sehr geringe Mengen anderer Gase als Wasserdämpfe im Innern sein können, dafür spricht das leichte Verschwinden der „Füllung" bei Wasserzutritt. Das Aufsaugen findet statt, wenn man Alkoholmaterial hat eintrocknen lassen. Es gelingt leichter als beim Farnannulus, die Zellen mit Luft zu laden. Das Ammonitrit wird leicht eingesogen. Ein langsames Erhitzen in angesäuertem Wasser läßt N_2 entstehen. Es ist nun ganz typisch, wie schwer das Wasser jetzt eingesogen wird. Wenn man nicht allzulange beobachtet, bleiben sie vollkommen ungefüllt.

Ich unternahm nun eine Reihe von Versuchen. Es gelingt nur sehr schlecht (besonders mit altem Alkoholmaterial), den Zellen das Wasser mit Glycerin zu entziehen. Leidlich kommt man schon

mit $MgCl_2$ zum Ziele. Besser geht es mit ganz konzentriertem Rohrzucker. Man kann die Spannung sehr gut mit dem Gipsblättchen rotviolett erster Ordnung beobachten, wenn man die Stücke in ganz wenig Wasser unter das Polarisationsmikroskop legt. Das Wechseln der Interferenzfarben von gelb zu blau schlägt in Rohrzucker auf hellgelb zu hellblau in den Spiralen um. Man kann gut die veröffentlichten Versuche mit dem Berek-Kompensator ausführen.

Viel interessanter als die Spiralen sind die dünnen Membranen zwischen ihnen. Solange die Präparate in Wasser liegen, sind sie fast ohne Einfluß auf die Farbe des Gipsblättchens, jedoch sobald der Kohäsionszug einsetzt, beginnen die Farben. Dagegen zeigen die gleichen Wände angeschnittener Zellen den Wechsel nicht.

Wenn man ein so stark wasserentziehendes Medium wie Glycerin-Rohrzucker anwendet, steigen die Interferenzfarben der Spiralen auf grünlichblau bis weißgelb. Es ist hier nun sehr interessant, die Farben bei längerem Liegen auf himmelblau bis hellgelb zurückgehen zu sehen. Es muß also ein Körper nachträglich hineingesogen worden sein.

Der Vergleich der verletzten und unverletzten Zellen ist insofern lehrreich, als er uns die Schwierigkeit für eine Schrumpfungstheorie im rechten Lichte zeigt. Da man hier die zum Objektträger und Deckglas senkrechten Wände abgeschnitten hat, so kann auch keine Adhäsion an diesem erfolgen. Das Abreißen unter Erzeugen einer Luftblase im Innern gelang mir nur in Glycerinrohrzucker und auch da nur in wenigen Zellen. Diese füllten sich sofort wieder in Wasser.

Ich arbeitete wieder mit Alkoholmaterial. Da das Objekt als das Paradebeispiel für die Hygroskopizität gilt, so sind die Versuche als Abwehr gegen diese Theorie sehr gelegen. Da es sich hier um Membranen handelt, welche sehr leicht für Alkohol und auch für Nelkenöl passierbar sind, so muß man sehr flink arbeiten. Die Versuche mit Austausch gegen Nelkenöl gelingen dann aber gut, besonders am Rande. Auf der großen Fläche, wo der Austausch langsamer geht, ist der Versuch oft nicht so deutlich. Ich konnte aber am Rande gelegentlich selbst das Reißen der Alkoholsäule sehen, wobei die Spirale sogar etwas zurückschnellte.

Vielleicht besser gelingt die Umkehr: das Verdrängen des Nelkenöls durch Alkohol. Die Interferenzfarben sind dabei sehr gut zu sehen. Der Wechsel von gelb bis blau schlägt in Nelkenöl vorübergehend zu hellgelb bis hellblau um. Nach einiger Zeit öffnen

sich die Spiralen wieder und der Farbumschlag wird, wie er am Ausgang war. Auch hier möchte ich hervorheben, daß offene Zellen nichts davon erkennen ließen. Ebenso wie mit Nelkenöl gelingen die Versuche mit Anilin. Es hat keinen Sinn, die Schilderungen noch einmal zu wiederholen. Mit dem Anilin beobachtet man das Reißen und Wiederfüllen.

Das beste Medium ist vielleicht das eingedickte Zedernöl. Es gehen die Versuche besser, weil dies sich nur sehr schwer in Alkohol löst. Wir wollen nun einige Versuche mit

Antheren von Tulipa

schildern. Wir können zunächst den Unterschied des lebenden oder lange Zeit gelegenen Materials voll bestätigen, den schon HANNIG und andere gefunden haben.

Es ist das ganz klar, wenn man bedenkt, daß die Membranen reichlich von Plasmodesmen durchsetzt sind. Zudem sind die Membranen gar wenig widerstandsfähig, so daß auch Überdehnungserscheinungen usw. zu erwarten sind. Besonders launisch ist altes Alkoholmaterial.

Während bei frischem Material die Versuche mit Alkohol und Glycerin gelangen, wie es ja HANNIG und andere angeben, hatte ich mit sehr altem Alkoholmaterial, das ungefähr ein Jahr gelegen hatte, nur Mißerfolge. Selbst wenn ich diese lange wässerte, konnte ich keinen Schluß mit Glycerin mehr erzielen. Dagegen ging der Versuch etwas, als ich meine hochgradige Rohrzuckerlösung anwandte. Wenn ich die hier ebenfalls zurückgehend geschlossenen Antheren in Wasser einlegte, bekam ich sogar ein Überrollen. Man sieht, daß der sonst so schwer eindringende Rohrzucker durch die Membranen ins Lumen gegangen war. Mit Glycerinrohrzucker gelangen die Versuche noch besser.

Ebenso mißlangen die Versuche mit Alkoholmaterial und Nelkenöl und selbst Zedernöl gab nur eine ganz schwache Bewegung. Das machte ich an dicken Querschnitten und ganzen Antheren. Dagegen gelangen die Versuche mit dem Austrocknen.

Aus diesen Versuchen kann man wohl die geringe Widerstandsfähigkeit der Antheren folgern. Hier halte ich das Eindringen von Luft schon eher für möglich.

Besonders interessant müßten Versuche mit solchen Antheren sein, deren dünne Wände aus Amyloid bestehen. Die Versuche sollen bei nächster Gelegenheit nachgeholt werden.

Zusammenfassung über die Kohäsionsmechanismen

Fassen wir unsere Untersuchungen und die Behandlung der Literatur zusammen, so kommen wir zu dem Schluß, daß die Kohäsion des Wassers sehr wohl imstande ist, die verschiedenartigsten Mechanismen in Betrieb zu setzen. Die Membranen halten wir für nicht oder schwer durchlässig für Luft. Doch bestehen da graduelle Unterschiede. Selbst längere Zeit nach dem Reißen der Wassersäule befindet sich der Wasserdampf in dem Hohlraum. Daher erfolgt das rasche Füllen mit Flüssigkeiten. Diese dringen, je nach dem Filtrationswiderstand der Wand, rascher oder langsamer ein. An die Stelle von Wasser kann bei den Prozessen Alkohol und in geringem Grade selbst Äther treten. Den niedrigen Siedepunkten dieser Stoffe entsprechend, reißt die Füllsäule eher. Wenn man die Mechanismen in andere Flüssigkeiten legt, welche die Füllflüssigkeit herausnehmen oder selbst eindringen, so herrschen folgende Beziehungen: Geht die Flüssigkeit leichter heraus, dann schrumpft das Volumen der Zellen, geht die Außenflüssigkeit schneller hinein, dann bläht sich das Volumen auf. Es stellt sich ein Gleichgewicht zwischen Außendruck und Innendruck plus Filtrationswiderstand ein. Aus diesem Grunde ist es möglich, daß Dämpfe unter Unterdruck innerhalb der Zellen entstehen. Die Luftblasen, welche durch Lösen der Wandungen in Schwefelsäure entstehen, scheinen vielfach auf chemischem Wege aus den Wänden entstanden zu sein. Darin werden wir außer durch die Versuche mit der langsamen Einwirkung der Schwefelsäure besonders durch das Verhalten der physikalisch und chemisch mit Luftfüllungen versehenen Annuli bestärkt. Lebende Zellen sind vielfach besser zu den Versuchen geeignet, weil die Plasmodesmen noch gefüllt und die Filtrationswiderstände größer sind, als wenn der Protoplast abgestorben ist. Der Filtrationswiderstand bestimmter Wasserpforten kann ebenfalls durch ihr lebendiges Protoplasma einen Kohäsionsmechanismus ermöglichen, wo ein ebensolcher nach dem Absterben durch das erleichterte Eindringen nicht am ganzen Gewebe in Erscheinung treten kann. Etwas größere Schwierigkeiten scheint die Bewegung der Antheren zu bringen. Wir haben hier eine größere Durchlässigkeit der Membranen. Man muß ferner den Mechanismus des Aufspringens der Fächer, der ein Wachstumsmechanismus ist, von dem eigentlichen Kohäsionsmechanismus unterscheiden.

An diese Zellkohäsionsmechanismen anschließend wollen wir herausgreifen den oben bereits gestreiften Jostschen Gedanken der

Kohäsion der Intermicellarflüssigkeit

Zunächst seien die landläufigen Gedanken nach HABERLANDT (21), 1924, Seite 513, wiedergegeben:

„Die Dimensionsänderung der Membran bei Änderung ihres Wassergehaltes ist nicht nur von dem Quantum des aufgenommenen oder abgegebenen Wassers abhängig, sondern auch von der molekularen bzw. micellaren Struktur der Zellwand selbst, zufolge welcher das Maß der Wassereinlagerung beim Quellen nach den verschiedenen Richtungen des Raumes ein ungleich großes ist. Diese für das Verständnis der hygroskopischen Bewegungen sehr wichtige Tatsache ist zuerst von ZIMMERMANN festgestellt worden. Es handelt sich dabei in erster Linie um Unterschiede in den tangentialen Quellungsintensitäten. Die Membranen einer spindelförmigen Zelle können sich beim Antrocknen entweder in der Querrichtung oder in der Längsrichtung stärker kontrahieren bzw. beim Quellen ausdehnen. Im ersteren Falle wird die Wassereinlagerung leichter in der Querrichtung, im letzteren Falle leichter in der Längsrichtung erfolgen. Will man diese verschiedene Quellungsintensität mit der molekularen Struktur der Zellmembran in Zusammenhang bringen, so wird man annehmen müssen, daß die Molekülgruppen oder Micellen der Membranen in verschiedenen tangentialen Richtungen ungleich fest miteinander verbunden sind. Wenn sich zusammenhängende Längsreihen bilden, so wird die Wassereinlagerung zwischen den einzelnen Längsreihen, also in der Querrichtung, leichter erfolgen als zwischen den einzelnen Lamellen der Längsreihen selbst. Wenn die Micellen dagegen zu Querreihen miteinander verbunden sind, so wird die Wassereinlagerung leichter zwischen den Querreihen mithin in der Längsrichtung vonstatten gehen. Es ist dies einzusehen, wenn man bedenkt, daß die einzelnen Micellarreihen untereinander lange nicht so fest verbunden sein können, als die einzelnen Micellen dieser fibrillenartigen Reihen miteinander zusammenhängen, und daß demnach der Einlagerung von Wasser zwischen die einzelnen Micellarreihen, d. i. senkrecht zum Verlauf derselben, ein geringerer Widerstand entgegengesetzt wird, als beim Auseinanderdrängen der einzelnen Micellen in einer und derselben Reihe."

Der Verlauf der Micellen ist nun an der Lage und Richtung von Spaltentüpfeln zu erkennen. „Wo anatomische Anhaltspunkte fehlen, kann die Lage der Quellungs- und Schrumpfungsachsen aus dem optischen Verhalten der Zellwände im polarisierten Lichte erschlossen werden."

Um unserem Ausbau des Jostschen Gedankens näher zu treten, möchten wir schildern

Versuche mit den Elateren der Equisetumsporen

Legt man diese, wie Schips ausführt, in Magnesiumchloridlösungen ein, so rollen sie sich auf, um sich dann wieder zu schließen. Man kann gegen diese Versuche einwenden, das Magnesiumchlorid sei ein Quellungsmittel für Membranen. Zunächst könnte es das Wasser entziehen und dann selbst eindringend die Gele verquellen. Aber bereits ein Entzug von Wasser muß zunächst mit einer kolloiden Bindung an den Polyonen selbst nichts zu tun haben. Es kann nur ein leerer Raum oder sagen wir vielleicht besser eine größere Annäherung der Micellarinterstitien erzeugt sein. Erst wenn das Magnesiumchlorid eingedrungen ist, dann müßte sich der Raum wieder gefüllt haben und dann könnte die Quellung beginnen.

Ich versuchte nun denselben Prozeß mit anderen, harmloseren wasserentziehenden Mitteln zu erzielen. Jedoch erhielt ich mit Glycerin, Rohrzucker, Rohrzuckerglycerin, Harnstoff, Chlorcalciumlösungen, Alkohol keine deutlichen Ergebnisse. Es wurde höchstens ein ganz schwaches Aufrollen der Elateren erzielt.

Und doch muß ein anderer Vorgang als eine Quellung im landläufigen Sinne, als eine Veränderung an den Micellen selbst stattgefunden haben; denn ein trocknendes Alkoholmaterial sprang genau so wie ein mit Wasser durchfeuchtetes. Der Alkohol ist ja selber ein wasserentziehendes Mittel, das Gele zum Schrumpfen bringt. Die Elateren sind in Alkoholmaterial völlig eingerollt, als ob sie mit Wasser gesättigt wären.

Dagegen mißlangen mir auch die Versuche, den Alkohol mit Zedern- oder Nelkenöl, Chloroform, Glycerin, Anilin den Micellarinterstitien schneller zu entziehen, als diese Stoffe eindringen. Nahezu trockenes Material ließ sich nicht durch völlig entwässerten Alkohol zum Springen bringen.

Wie groß die Fähigkeit dieser Elateren ist, Lösungen in sich aufzunehmen, das zeigen die Versuche mit Flüssigkeiten, welche man zu solchen Haufen gibt, welche ihre Elateren entfaltet hatten. Nicht völlig entwässerter Alkohol, Glycerin, hochkonzentrierter Harnstoff, Chloralhydrat und Wasser brachten sie wieder zum Einrollen. Es ist interessant, daß dieser Vorgang bei Wasser, Chloralhydrat und Harnstoff am raschesten, bei Glycerin und 96%igem Alkohol etwas langsamer ging. Fast absoluter Alkohol ging sehr langsam,

wenn man der Feuchtigkeit der Luft Zutritt gewährte. Umgekehrt kann man aus durch Anhauchen zum Einrollen gebrachten Elateren nicht in kurzer Zeit das Wasser durch absoluten Alkohol entziehen. Es wurden daher genaue Versuche in Blockschälchen angesetzt, welche ein Anziehen von Wasser aus der Luft durch Vaselinverschluß vermieden. In kurzer Zeit (1 Stunde) konnte ich weder einen Verschluß, noch eine nennenswerte Öffnung durch frisch mit $CuSO_4$ entwässerten Alkohol erzielen. Ebensowenig gelang ein Verschluß durch solchen Alkohol, der mit geglühtem K_2CO_3 entwässert war. Alcohol absolutus, dem auf 1 ccm drei Tropfen Brennspiritus zugegeben wurde, ermöglichte noch keinen Verschluß. Dagegen konnten in dem etwa 96%igen Spiritus in dieser Zeit einige Einrollungen erzielt werden, bei 24stündigem Liegen bei allen. Gab ich dem absoluten Alkohol zwei Tropfen Glycerin zu, so gelang ebenfalls der Verschluß gut. Da das Glycerin ca. 15% Waser enthält, so ist es nicht die Wassermenge allein, die den Verschluß hervorruft, es müßte ja sonst auch die Verdünnung mit Brennspiritus genau so gewirkt haben.

Durch langes Liegen in Alcohol absolutus bei Luftabschluß kann ein ganz unbedeutendes Schließen in 24 Stunden erzielt werden, umgekehrt ist eine ganz minimale Öffnung zu erzielen.

Beim Einlegen in Flüssigkeiten wie Karbolsäure und Chloroform erfolgt ein langsames Aufrollen der Bänder. In diesem Zusammenhange möchte ich für den Nicht-Pharmazeuten erwähnen, daß dem Chloroform immer eine kleine Menge Alkohol zur Haltbarkeit beigemengt ist. Dadurch hat es einen, wenn auch sehr geringen Wassergehalt. Die Karbolsäure ist an sich mit Wasser zunächst bei Zugabe kleiner Mengen nicht mischbar. In größeren Mengen (etwa 15 Teilen) löst sie sich leicht. Die verflüssigte Karbolsäure (Acid. Carb. liquef.) wird durch Zugabe von 10% Wasser zur kristallisierten Säure dargestellt. Sie hat ungefähr 1—2,5% Wasser gelöst, zum Teil durch Anziehen aus der Luft.

Milchsäure, die annähernd 10% Wasser führt, löst ein rasches Zusammenrollen aus. Ebenso verhält sich Eisessig mit nur 4% Wassergehalt. Der Eisessig ist ein Stoff, der in diesen Konzentrationen ziemlich gierig das Wasser aufsaugt.

Merkwürdig verhielt sich auch eine Lösung von 50% kristallisiertem Chlorcalcium. Es gelang zunächst nur schwer, eine Benetzung zu erzielen, aber mit der Luftpumpe wurde diese Schwierigkeit beseitigt. Es bedurfte der Einwirkung von Stunden, um einen Verschluß zu erhalten, der irgendwie zu erkennen war. Nach 24

Stunden war jedoch das Einrollen vollständig. Umgekehrt konnte ich kein Öffnen mit derselben Lösung erzielen, gleichgültig, ob ich Alkohol- oder angehauchtes Material verwendete.

Selbst nach 24 Stunden drang Olivenöl, Nelkenöl, Zedernöl und Xylol (dieses war nur kürzere Zeit versucht worden) nicht ein, so daß ein Verschluß zuwege gebracht worden wäre. Anilinöl dagegen bewirkte ein sehr langsames Aufrollen.

Betrachtet man die Reihe, so könnte man auf den Gedanken kommen, daß es der, wenn auch sehr kleine Wassergehalt ist, der den Verschluß hervorruft. Absoluter Alkohol gibt beim Abdunsten immer etwas Wasser, das er aus der Luft entzieht. Essigsäure, Glycerin, Karbolsäure, ja selbst Chloroform führen mehr oder minder etwas Wasser.

Man könnte in diesem Zusammenhange die hohe Kraft, Wasser anzuziehen, die von Kolloiden entfaltet wird, heranziehen. In chemischen Laboratorien ist es z. B. vielfach Brauch, für viele Zwecke dem 96%igen Alkohol das Wasser fast völlig mit trockener Gelatine zu entziehen. Es könnte sich um eine Quellung handeln. Doch widerspricht dem das Ausbleiben der Einrollung und des Aufrollens in Chlorcalciumlösungen. Diese enthalten in dieser Konzentration 1+1 immerhin genügend Wasser, um es abzugeben und um es auf osmotischem Wege anzuziehen eine noch nicht zu hohe Menge.

Versuche aus Material, das sich in 96%igem Alkohol geschlossen hatte, mit den diesen herauslösenden Stoffen den Weingeist zu entziehen und dadurch ein Springen zu bekommen, mißlangen ebenso wie gleiche Versuche mit essigsäuredurchtränkten Elateren. Die konzentrierte Essigsäure mischt sich bekanntlich mit Anilin, Nelkenöl und anderen ähnlichen Körpern.

Dagegen gelangen die Versuche, wenn ich solche Elateren nahm, die ich mit Chloroform getränkt hatte. Es gelang mir, mit Nelkenöl eine Bewegung zu erzielen. Zedernöl und Anilin versagten. Umgekehrt konnte ich Material, das in Nelkenöl und Anilin lagerte und sich nicht oder fast nicht geschlossen hatte, durch Chloroform zum Verschluß bringen.

Besonders die Versuche mit dem Chloroform scheinen mir gegen eine Quellungshygroskopizität zu sprechen. Doch möchte ich die Springversuche durch Austrocknen nicht in diesem Sinne deuten. Dennoch muß ich hier zugeben, daß die Deutung der Erscheinungen durch das übrigbleibende Wasser nicht in allen Fällen unmöglich ist.

Wir möchten diese Mechanismen als

Micellarkohäsionsmechanismen

den echten Quellungsmechanismen und Zellularkohäsionsmechanismen entgegensetzen.

Die echten Quellungsmechanismen sind durch die Vorgänge in den Micellen selbst begründet: der Dispersionsgrad wird erhöht oder vermindert. Daneben können die Polyone in kleinere Monongruppen aufgespalten werden. Die Kräfte, welche bei diesen eine Rolle spielen, nähern sich mehr den Nebenvalenzen und Gitteraffinitäten. Sie sind daher auf bestimmte Flüssigkeiten, je nach ihrer chemischen Beschaffenheit, angewiesen.

Ihnen stehen, wenn auch durch Übergänge verbunden, die Micellarkohäsionsmechanismen gegenüber. Sie sind von den anderen vor allem dadurch unterschieden, daß die Wasseraufnahme bei ihnen begrenzt ist. Während jene soweit verquellen können, daß sie sich lösen, haben diese eine Grenze. Bei ihnen kommen nicht die Micellen selber in Frage, sondern die Räume zwischen den Micellen, ihre „Maschen" oder ihre Berührungspunkte. Dadurch ist die Möglichkeit einer Quellung in bestimmter Richtung gegeben. Die Flüssigkeiten, welche hier eine Quellung bedingen, sind lange nicht so beschränkt. Wenn sie nur in die Zwischenräume eindringen können, so können sie eine Quellung hervorrufen. Die Geschwindigkeit wird aber wechseln, je nach der Viskosität und Benetzbarkeit. Wenn man nur recht lange wartet, dann dringen auch Körper in die Interstitien ein, die nur sehr schwer eindringen. Für gewöhnlich kann z. B. Kongorot nicht in die Stärkekörner eindringen; wenn man nur lange genug wartet, so gelingt es. Wir möchten dieses Experiment von Hugo Fischer hier heranziehen, worauf dieser an sehr vielen Stellen aufmerksam gemacht hat.

Wie stellen wir uns den Mechanismus vor? Die Interstitien sind beim Liegen des Körpers in der Flüssigkeit mit dieser erfüllt. Entziehen wir sie ihnen, sei es durch Austrocknen, sei es osmotisch, so entstehen Dehnungen der Micellen, Wenn die Interstitien groß genug sind, kann es zu einem Schrumpfen kommen. Ja, wenn die Außenschichten nicht leicht aufspringen, entstehen Spannungen, die zu Sprüngen führen können. Die notwendige Folge dieser Spannungen müssen optische Erscheinungen sein. Da die Kolloide für Gase in diesem Falle schwer passierbar sind, ist dieser Prozeß möglich. Es entsteht eine Annäherung der Micellen, Hohlräume aber und Vakua gibt es nicht, das ist ein Unterschied gegen die Zellkohäsionsmechanismen. Es ist zu erwarten, daß diese Micellarinter-

stitien viel energischer die Flüssigkeit festhalten. Will man auf osmotischem Wege Erfolge erzielen, so muß man sehr stark anziehende Substanzen nehmen, welche zudem sehr schwer eindringen. Dagegen ist es gerade so möglich, durch Eintrocknen diese Mechanismen in Tätigkeit zu setzen, da ihre Substanzräume schwer durchlässig für Gase sind. Eine Wirksamkeit ist aber hier an getötetem Material ebenso wie bei echter Quellung nur möglich, wenn der Inhalt fehlt. Dagegen bei lebenden Geweben wäre auch ein Protoplast denkbar, der osmotisch das Wasser entzöge. Da wir mit dem Polarisationsmikroskop durch die Lage der optischen Achse ein Mittel haben, die Gestalt der Micellarinterstitien zu bestimmen, so fallen die optischen Achsen und die Quellungsachsen bei diesen Mechanismen zusammen.

Wir müssen daher, um diese Dinge etwas genauer zu betrachten, die Messung oder Schätzung der Doppelbrechung bei der Quellung vornehmen.

Doppelbrechungsgröße und Quellungszustand

Bekanntlich kann die Doppelbrechung auf drei ganz verschiedenen Wegen entstehen: Entweder dadurch, daß infolge von Kristallisationsvorgängen die Einzelteile sich in verschiedenen Richtungen verschieden genähert haben. Ist die Entfernung in jeder Richtung gleich, so haben wir keine Doppelbrechung, weil das Licht keine verschiedene Fortpflanzungsgeschwindigkeit haben kann. Bei einem amorphen Körper kann ebenfalls eine verschiedene Entfernung der Teile vorhanden sein und dennoch kommt es zu keiner Doppelbrechung, weil in dieser Hinsicht keine Regel besteht. Nur dann kann bei ihm eine Doppelbrechung erscheinen, wenn bestimmte Richtungen gegeben sind. Oder aber die bestimmte Annäherung kommt in einem an sich nicht doppelbrechenden Körper dadurch zustande, daß durch eine von außen kommende Kraft die Teilchen gerichtet angenähert oder entfernt werden. Dieser Vorgang kann reversibel oder irreversibel sein. Wenn die Teilchen durch die Kraft unterhalb der Elastizitätsgrenze einander genähert werden, so wird nach dem Aufhören des Druckes oder Zuges sich der ursprüngliche Zustand wieder herstellen. Ist aber die Elastizitätsgrenze überschritten, oder haben durch irgendeinen anderen Zustand die Teilchen die Fähigkeit sich umzuordnen verloren (etwa durch Erstarren), so bleibt der Prozeß irreversibel. Die Doppelbrechung wird nunmehr dauernd. Als accessorische Doppelbrechung kann diese Art zu den anderen noch hinzukommen.

Die dritte Art von Doppelbrechung ist die Wienersche Doppelbrechung durch Stäbchenaufbau. Die Stäbchen sind an sich unter Umständen isotrop, aber sie besitzen einen anderen Brechungsexponenten als die Zwischenräume. Die Stäbchen (wir können sagen Micellen) sind geordnet gerichtet. Durch die Reflexion an ihnen erfolgt immer wie bei der Spiegelung des Glases eine partielle Polarisation des Lichtes. Die Addition der Einzelwirkung muß eine gesamte Polarisation hervorrufen.

Als ein Spezialfall könnte der vierte gelten. Der Körper ist aus gerichtet gelagerten circularpolarisierenden Stäbchen aufgebaut. Das Licht erleidet beim Durchgang eine Veränderung gegen die Interstitien. Da die Stäbchen auch hier geordnet sind, so müssen sich Polarisationen oder Änderungen der Schwingungsrichtungen beim Beobachten zwischen gekreuzten Nicols ergeben.

Während man im Falle drei, sofern die Stäbchen isotrop sind, ein Verschwinden der Doppelbrechung beobachten muß, sobald man die Flüssigkeit der Interstitien von gleicher Brechung nimmt, wie die Stäbchen selbst, ist das dann nicht der Fall, wenn die Stäbchen anisotrop oder circularpolarisierend sind. Dieser Restbetrag muß sich auf die Stäbchendoppelbrechung addieren oder subtrahieren. Ich kann es mir im Hinblick auf die breite Darstellung dieser Dinge bei Ambronn und u. a. auch bei Weinschenk versagen, näher darauf einzugehen und bitte, diese Werke eventuell zur Orientierung vorher zu studieren. Wie kann nun der Vorgang des Quellens und Entquellens auf diese Dinge einwirken?

Bleiben wir zunächst bei unseren Vorstellungen einer Micellarkohäsion. Die Micellen sind entweder kristallin oder durch die Anlage in bestimmten Abständen geordnet. Sie haben dadurch die Fähigkeit, das Licht in verschiedenen Richtungen in verschiedener Geschwindigkeit durchzulassen, sofern die Zwischenräume teilweise klein genug sind, um das Licht beeinflussen zu können. In diesen Zwischenräumen ist Wasser eingequollen. Es muß daher schon aus diesem Grunde beim Entfernen des Wassers ein verschiedener Grad von Doppelbrechung entstehen. Da nun aber die Körper einem Eindringen von Luft einen sehr großen Widerstand häufig entgegensetzen, so muß der Zwischenraum luftleer und die Micellen sich gegenseitig genähert sein. Die Folge einer solchen Annäherung wäre, daß beim Quellen die Teilchen in dieser Richtung auseinander getrieben würden. Der Widerstand gegen den Lichtdurchgang in einer Richtung müßte sinken und dem anderen gleich werden. Wenn wir den Grad der Doppelbrechung an der Farbe der höchsten Inter-

ferenz der beiden Strahlen, also der Differenz des Ordinarius und Extraordinarius messen, so muß der Grad sinken. Wenn ich z. B. je nach Stellung zum Nicol hellgelb oder hellblau habe, so muß ich nach Wasserzugabe gelb bis blau beobachten. Umgekehrt muß ich beim Austrocknen einen Anstieg der Farben beobachten. (Ich bitte zum Vergleich des Gesagten die Farbenskalen bei WEINSCHENK heranzuziehen.)

Was wird nun erfolgen, wenn ich den Wasserentzug durch irgendeine Flüssigkeit vornehme? Wenn diese schwer zwischen die Micellen eindringt, also ein großer Filtrationswiderstand vorhanden ist, dann wird die Flüssigkeit rascher auf osmotischem Wege das Wasser herausziehen als sie hineingeht. Der Kohäsionszug muß sich geltend machen und die Micellen müssen sich gegenseitig annähern. Das Zusammenfallen der Quellungsrichtungen und der optischen Achsen ist ja seit NÄGELI und SCHWENDENER eine zu bekannte Sache, als daß ich näher darauf eingehen möchte. Die Doppelbrechung wird sich erhöhen.

Ob diese Erhöhung reversibel ist oder nicht, darüber entscheidet letzten Endes die Größe des Filtrationswiderstandes. Ist dieser größer als der Kohäsionszug, so wird sie irreversibel. Ist sie dagegen kleiner, so wird allmählich so viel Wasser herausgegangen sein, daß der Zug so groß ist, daß der äußere Körper hineinkommt.

Dieser Prozeß wird dann zum Stillstand kommen, wenn sich ein Gleichgewicht zwischen der mehr oder minder verdünnten Lösung zwischen den Micellen vermehrt um den Filtrationswiderstand einerseits der Außenlösung und andererseits der Kraft des Außenmediums, das Wasser zu entziehen einstellt.

Wie sind nun die Vorstellungen bei einer kolloiden Quellung? Das Binden des Wassers erfolgt hier nicht durch die Interstitien, sondern durch die Körperteilchen selbst. Wie sie von diesen gebunden werden, ob es eine feinere Verteilung der Polyone, eine Dispersion unter Entfaltung einer größeren Oberfläche oder ob das Wasser, sagen wir etwa nach der Art von „Nebenvalenzen", in die Teilchen selbst eingelagert wird, ist gleichgültig. Bei einer solchen Quellung kann eigentlich nur dann eine Doppelbrechung bei an sich isotropen Stoffen erscheinen, wenn das Aufnehmen unter Volumenschwund oder die Abgabe unter Schwund erfolgt und nun die Innenteilchen unter dem Drucke der Außenlamellen stehen. Wenn aber die Wasseraufnahme oder -Abgabe sich ausgeglichen hat, dann müßte die Doppelbrechung verschwinden.

Für die Stäbchendoppelbrechung müssen wir hinzufügen, daß auch bei der Durchtränkung (Imbibition) der Substanz mit einer Flüssigkeit anderen Brechungsexponenten sich der Polarisationswinkel der Stäbchen gegen sie ändert. Es müßte dann die Doppelbrechung *sinken*. Wenn es sich aber um Stoffe handelt, welche schwer eindringen, dann muß die Doppelbrechung *vorübergehend* steigen, da die Annäherung der kleinsten Stäbchen ebenfalls als accessorische Doppelbrechung wirken muß, wenn auch natürlich nur so lange, als die andere Flüssigkeit nicht eingedrungen ist. Wir hatten Gelegenheit, derlei Ansteigen und nachträgliches Abfallen bei Stärke, welche mit Glycerin durchtränkt wurde, *nach langem Liegen* zu beobachten. Wir möchten auf diese Dinge noch einmal gesondert zurückkommen. Unsere nun zu schildernden Versuche haben nur den ersten *Anstieg* berücksichtigt. Wir bitten, das im Hinblick auf die Imbibitionsversuche von Ambronn zu bedenken, die durch dieses Verhalten nicht widerlegt, sondern ergänzt werden. Es wäre denkbar, daß der große Filtrationswiderstand bei diesen Versuchen störend eingewirkt hat und die accessorische Doppelbrechung die Kurven getrübt hat. Ob nicht am Ende daran gedacht werden kann, daß in den Micellarinterstitien kolloide Stoffe vorhanden sind und diese z. B. die Wirkung der reinen Kapillarkräfte durch die Quellung der Micellarinterstitien und Auslese der eindringenden Flüssigkeiten ersetzen, das können wir schwer entscheiden. Das schwere Eindringen von Chloroform und anderen doch stark oberflächen-aktiven Körpern wäre damit erklärt.

Ein besonders günstiges Objekt für solche Versuche ist der

Schleim von Orchisknollen

(Er ist übrigens von A. Meyer [80] untersucht worden.)

Führt man einen frischen Schnitt durch eine Knolle, etwa von *Aceras*, so findet man den Schleim in unverletzten Zellen schwach doppelbrechend. Es entsteht die bekannte Kreuzfigur, deren Arme orange- oder indigofarbene Felder umschließen. Daß das auf einer Spannung durch die Membran beruht, kann man daran erkennen, daß dieselben Stellen beim Liegen in der feuchten Glocke so, daß sie weder Wasser aufnehmen noch abgeben können, in einer Stunde etwa je nach dem Freiliegen der Wände die Doppelbrechung auf rot bis purpur sinken lassen. Die Farben verstehen sich unter Einschalten eines Gipsblättchens rotviolett erster Ordnung. Legt man die geschlossenen Zellen in Wasser ein, dann

sinkt die Doppelbrechung unter ebensolchem Vorwölben der Zellen etwa auf den gleichen, kaum erkennbaren Betrag oder sie hört auf.

Ein ganz anderes Bild bekommt man, wenn man den Schnitt eintrocknen läßt. Da steigert sich die Doppelbrechung in der gleichen Zeit bis auf rot II bis eisengrau. Ebenso, aber lange nicht in der gleichen Höhe, kann man die Interferenzfarben durch Einlegen in Glycerin steigern. Es geht das bis weiß-grünlichblau. Dann ist ein Gleichgewicht eingetreten.

Gibt man nun wieder Wasser zu, so verschwindet die Farbe sehr rasch, aber es kann kurz vor Schluß nochmals eine allerdings sehr geringe Steigerung erfolgen, die sehr bald abklingt. Diesen letzten Vorgang kann man nur sehr selten beobachten.

Wir sind geneigt, diesen Prozeß durch die Kohäsion und den osmotischen Druck der in den Maschen der Gele-Teile eingeschlossenen Flüssigkeit zu erklären. Hierdurch wird auf die Wände ein Druck ausgeübt, der eine Annäherung der Teilchen in bestimmter Richtung erzielt.

Der Alkohol erzeugt höhere Interferenzfarben als das Glycerin. Es scheint also auch eine Änderung der Gele und damit eine Änderung des Filtrationswiderstandes mitzusprechen, so daß neben der Kohäsionsstellung auch eine kolloidchemische Quellung, vielleicht von Intermicellarsubstanz, mitspricht. Der Brechungsexponent ist zudem niedriger, also die Stäbchen-Doppelbrechung würde auch steigen.

Bei Alkoholmaterial kann man besonders schön das Sinken der Farben beobachten, wenn man seitlich Wasser zutreten läßt. Wir schreiben den Farbenwechsel hier so, wie wir ihn beobachtet, und zwar die einander entsprechenden Farben untereinander.

weiß	hellgelb	lebhaft gelb	orangegelb	orange	rotorange	rot	tiefrot
250	300	400	430	410	500	530	550
hellgrün	grün	grünlichblau	himmelblau	indigo	violett I	purpur	tiefrot
800	750	730	700—665	600—590	575	565	550

Die Wellenunterschiede fallen von 800 — 250 auf 550 $\mu\mu$.

Ist die Zelle noch von der Membran umschlossen, so dauert der Prozeß länger, weil diese selber quillt und dem Eindringen einen Widerstand entgegensetzt. Offene Zellen zeigen an sich keine Interferenzfarben, erlangen aber solche durch Wasserentzug.

Ich ging nun zu Versuchen mit anderen Stoffen über.

Kartoffelstärke

Untersucht man Stärke nach raschem Befeuchten mit Methylalkohol oder Alcohol absolutus, so findet man bei größeren Körnern als höchste Farbe auf der einen Seite hellgrün; läßt man Wasser zutreten, so sinkt die Farbe auf grün. Ein anderes Mal hatte ich an einem kleineren Korn hellblau in Alkohol, in Wasser dagegen blau. Besser aber als diese größeren Körner eignen sich die kleineren. Die Ausmaße sind hier gleichmäßiger und die Gestalt regelmäßiger, so daß man leicht verschiedene Körner vergleichen kann und nicht so sehr darauf achten muß, daß die Diffusionsströme das Korn nicht aus dem Gesichtskreise schwemmen.

In konzentriertem Glycerin z. B. waren die Farben

weiß — hellgelb	:	gelblichgrün — himmelblau
(250 bis 400)	:	(850 bis 700)

in Wasser dagegen orange nach indigo-blau (450 — 650).

Diese Vorgänge sind bei der Stärke reversibel. Etwas ganz anderes ist die Lösungsquellung. Dieser Prozeß ist natürlich ebenso wie die Einwirkung des Diastasekomplexes nicht mit den Kohäsionsmechanismen zu vergleichen.

Ein Verfahren, um die Spannungen in den Stärkekörnern beim Austritt von Flüssigkeit gut zu beobachten, ist das Einbetten in Canadabalsam. Wenn man ein reichlich Stärke führendes Gewebe (etwa einen Schnitt durch eine Kartoffel) durch allmähliches Steigern in Alkohol mit Xylol vorsichtig entwässert hat, so sind keine Spannungen in den Körnern mehr vorhanden. Es gelingt dann, wenn auch sehr langsam, die Körner mit Xylol zu durchtränken. Legt man nun in flüssigen fast xylolfreien Balsam ein, so wird das Xylol langsam entzogen, aber der Balsam dringt gar nicht oder doch sehr langsam ein. Stellt man nun ein gerade in den Balsam eingelegtes Stärkekorn in den Polarisationsapparat ein, so gelingt es sehr leicht, ein größeres Korn zu finden, das etwa bei der Farbe weiß des Gesichtsfeldes rotviolett I als Substraktions- und rot II als Additionsfarbe hat. Man nimmt dazu entweder den Quarzkeil oder den Berek. Zieht man nun bei Verwendung des Immersionsobjektes 1/7 a und Okular 0 Leitz die Irisblende des damit versehenen Okulars zu, so kann man das Stärkekorn einer Dauerbeobachtung unterwerfen. Man sieht sehr bald einen Riß

erscheinen und gleichzeitig damit die Interferenzfarbe z. B. auf gelb I umschlagen. Es ist das ein Zeichen, daß das Korn gespannt war, die Micellen aus ihrer Zwangslage befreit sind und sich so nähern, wie es der Größe der Micellarinterstitien eigentlich zukommt. Von einer Quellung durch Wasser kann hier beim Xylol keine Rede sein. Es handelt sich um eine Micellarkohäsion.

Auffallend ist das Auftreten eines Vakuums bzw. eines mit Xyloldampf gefüllten Raumes im Innern des Kornes.

Es ist ganz kennzeichnend, daß auch beim Austrocknen der Körner aus wasserhaltigen Medien derselbe Hohlraum entsteht. Wenn man diese Körner in Wasser bringt, dann füllen sie sich genau so nach einiger Zeit mit Wasser wie die „Vakua" der Annuli, ohne daß „Luft" austritt. Die Geschwindigkeit des Füllens solcher Vakua ist ganz abhängig von der Filtrationsgeschwindigkeit der betreffenden Flüssigkeit. Das Stärkekorn ist also nun ein Kohäsionsmechanismus des Lumens geworden und folgt dessen Gesetzen. Man neigt zur Annahme von Kolloiden in den Micellarinterstitien, welche für die Filtrationsgeschwindigkeit maßgebend sind. Das heißt: die Vakua reißen nun rascher als das erste Mal.

Versuche mit Stärkekörnern, ob die höhere Farbe nicht durch recht langes Liegen zurückgehe, hatten einigen Erfolg. Man muß aber, um diese wirklich recht kleinen Farbunterschiede besser sehen zu können, entweder den Quarzkeil oder den Berek-Kompensator zu Hilfe nehmen. Man verfährt da so, daß man die höchste Farbe genau auf rotviolett I. Ordnung kompensiert, dann ist die geringste Änderung sofort durch Farbumschlag nach gelb oder blau zu sehen. Ganz geringe Umschläge konnte ich so nach 24 Stunden beobachten. Um die Stellung des Kornes genau festzulegen, wurde an einem erschütterungsfreien Orte das Korn auf genau zentriertem Tische in das Fadenkreuz eines Okulars mit Irisblende gebracht. Die Arme des Kreuzes fallen mit den Armen des Kreuzes im Korn zusammen, was man durch die Zentrierschrauben des Tisches und durch Drehen des Okulars bewerkstelligen kann. Um sich nicht durch die Nachbarschaft stören zu lassen, zieht man die Irisblende des Okulars noch zu.

Etwas besser gelangen diese Versuche mit gesättigten Harnstofflösungen. Man kann dabei das Ansteigen der Interferenzfarbe und deren Zurückgehen in kürzerer Zeit sehen. Es empfiehlt sich, in diesem Falle nicht mit freiliegenden Körnern zu arbeiten, sondern mit dünnen Schnitten. Das Bewegen der Körner macht etwas

Schwierigkeiten. Doch wird man bei nötiger Geduld schon einige Körner finden, die liegen bleiben.

Es gelang dagegen nicht, mit Stärke, die in Alcohol absolutus gelegen hatte, durch Zugabe von Nelkenöl eine Verschiebung der Farben zu erzielen. Von Erfolg waren die Versuche jedoch bei Material aus Alcohol absolutus in Glycerin. Ich konnte mit dem Berek eine Wandlung von rotviolett in blau sehen.

Sehr gute Resultate bekam ich auch, wenn ich exsiccatortrockene Kartoffelstärke in Wasser oder Glycerin einlegte und ganz rasch die Beobachtung vornahm. In beiden Fällen sank die Doppelbrechung von hellgelb bis hellgrün (300:800) auf lebhaft gelb bis himmelblau (400:700). Sehr schön war auch die Lösung der Spannung an Körnern zu sehen, welche Sprünge im Innern bekommen haben. Wieviel aber von den beiden letzten Versuchen auf die Herabsetzung der Stäbchen-Doppelbrechung durch „Erhöhen" des Brechungsindex der Interstitien zu rechnen ist, ist schwer zu entscheiden. Da aber zwischen Glycerin und Wasser nach langem Liegen keine auffallenden Unterschiede waren, so glaube ich, daß dieser Betrag nicht die ganze Differenz ausmachen konnte.

Ein Objekt, das fast so gut wie der Schleim der Orchideen geeignet ist, sind

Die Schleimschichten von Semen Erucae

Untersucht man in Alkohol oder Glycerin, so findet man ein Schichtungszentrum in der Mitte der Zellen, die Interferenzfarben waren an dem beobachteten Stücke hellgelb (300) bis hellgrün (800). Es ist nun sehr reizend, das Vorschieben des Schleimes zu beobachten, wenn vorsichtig Wasser zugegeben wird. Die Interferenzfarben sinken auf lebhaft gelb (400) bis himmelblau (700), aber sie machen nicht dabei halt, sondern zuletzt ist alles verschwunden. Das Schichtungszentrum schiebt sich mehr vor, als seiner Lage entspricht. Die Quellung geht von unten an.

Gibt man wieder Glycerin zu, so kann man den Prozeß rückläufig machen. Semen Sinapis geht nicht so gut. Etwas anderes scheint bei dem

Schleim von Foenum graecum

vorzuliegen. Der Schleim zeigt ungequollen keine deutlichen Zellgrenzen. Ein Schichtungszentrum konnte ich ebenfalls nicht sehen. Beim Quellen werden zwar Zellen kenntlich, aber keine Zentren.

In Glycerin untersucht war in dem beobachteten Falle die Farbe an der ganzen Schicht gleichmäßig, also ein Kreuz wie bei Semen Erucae konnte ich nie sehen. Sie schwankte zwischen lebhaft gelb (400) bis blau (700). Das Quellen ließ diese Interferenz bald verschwinden. Jedoch war der Vorgang nicht reversibel. Ich bin geneigt, hier weniger eine ausgesprochene Micellenquellung anzunehmen als vielmehr die Doppelbrechung auf die Druckwirkung beim Austrocknen zurückzuführen und echte Quellung als vorliegend zu betrachten. Ganz ähnlich verhält sich der *Traganth:* Die weiß bis gräulichweiße starke Brechung in Glycerin hebt sich bei Wasserzutritt auf. Bei der Reversion erscheinen aber, da das Eintrocknen in der Flüssigkeit gleichmäßiger erfolgt, keine Farben mehr. Die Schleimzellen des Eibisch *(Althaea officinalis)* brechen ebenfalls, wenn man die trockene Droge in Glycerin untersucht, gelb bis blau, auf Wasserzusatz verschwindet die Doppelbrechung.

Die Samenschale von *Collomia* gibt beim Quellen reizende Bilder, aber die Stränge komplizieren das Bild zu sehr, als daß man klare Bilder bekäme. Es scheint hier ein Micellarkohäsionsmechanismus mit beteiligt zu sein.

Dagegen brach der Schleim der Leinsamen und der aus den Raphidenzellen von Bromeliaceen nicht doppelt. Es handelt sich hier also scheinbar entweder um ungeordnete Micellen oder um wirkliche Gel-Änderungen beim Quellen.

Ein Objekt, bei dem der Unterschied zwischen der Micellenquellung und der Erweiterung der Interstitien sehr leicht zu zeigen ist, stellt das Dextrin aus Kartoffelstärke dar.

Man muß ganz rasch arbeiten. Im Anfang ist die Interferenz wie ungefähr bei der unveränderten Stärke, deren Gestalt ja trotz der Änderung der Micellen selbst gewahrt ist. Der Farbenwechsel schwankt zunächst zwischen hellgelb bis hellgrün (300—800). Bei Zutritt von Wasser zu dem mit hochgradigem Glycerin angeschwemmten Material sinkt deutlich die Höhe der Extreme ziemlich gleichmäßig im ganzen Korn bis auf etwa orange bis blau (450:650). (Die Zahlen sind aus dem Farbengrade geschätzt!) Nun kommt die andere Art der Quellung. Diese setzt kennzeichnenderweise nicht im ganzen Korne ein, sondern beginnt außen. Das Korn löst sich. Die ersten Grade kann man in besonders günstigen Fällen durch hochkonzentriertes Glycerin wieder rückgängig machen, die Lösungsquellung, welche die Micellen zerstört, nicht mehr.

Reservezellulose

Es wurde nun eine ganze Reihe von Reservezellulosen untersucht. Das Verfahren war hier: Zunächst Untersuchen der trockenen Schnitte in Glycerin. Eine bestimmte Stelle wurde genau eingestellt. Das Glycerin wurde vorsichtig entfernt und Wasser mehrmals durchgesogen. Die erneute Ablesung genau derselben Stelle in genau der gleichen Richtung zu den Nicols läßt sich durch Einstellen in die eine Kante des unverrückbaren Fadenkreuzes des Okulars ermöglichen. Nun wurde am besten mit einem heizbaren Objekttisch das Wasser nach dem Durchziehen von Glycerin bei 100° entfernt. Wenn man die Stelle genau gezeichnet hat, so findet man sie wieder. Man stellt sie genau zum Fadenkreuz und liest wieder ab. Die Farben verstehen sich bei Einschalten eines Gipsblättchens rotviolett I. Ordnung. Wenn die Anfangsfarben nach Wiedereinziehen von Glycerin erlangt werden, so bezeugt es, daß der Zustand „reversibel" ist. Ich habe meine Ergebnisse in einer Tabelle angeordnet:

Name	Jod-reaktion	Farben in Glyzerin	Farben in Wasser	Reversibel
Strychnos nux vomica	gelb	lebh. gelb-hellblau 400—700	rotorange-indigo 500—600	lebh. gelbhell-blau 400—700
Phoenix dactylifera	gelb	hellgelb-hellgrün 300—800	hellgelb-hellgrün 300—800	hellgelb-hellgrün 300—800
Phytelephas	gelb	weiß-gelblichgrün 250—850	lebh. gelb-himmelblau 400—700	weiß-gelbgrün 250—850
Coffea arabica	gelb	rotorange-blau 500—600	rotorange-blau 500—600	rotorangeblau 500—600
Colchicum autumnale	braun	lebh. gelb-himmelblau 400—700	rotorange-indigo 500—600	lebh. gelb-himmelblau 400—700
Ornithogalum pyrenaicum	rot	hellgelb-himmelblau 400—700	rotorange-indigo 500—600	lebh. gelb-himmelblau 400—700
Galium Aparine	braun	hellgelb-hellgrün 350—800	lebh. gelb-himmelblau 400—700	hellgelb-hellgrün 300—800
Polygonatum officinale	rotbraun	lebh. gelb-himmelblau 400—700	rot-violett I 520—580	rotorange-indigo 500—600

Name	Jod-reaktion	Farben in Glyzerin	Farben in Wasser	Reversibel
P. multiflorum	rotbraun	hellgelb-hellgrün	rot-violett I	rotorange-indigo
		300—800	520—580	500—600
Lilium Martagon	rotbraun	eisengrau-rot II	hellgelb-hellgrün	hellgelb-hellgrün
		50—105	300—800	300—800
Fritillaria kowalkowi Rand des Samens	braun	weiß-gelblichgrün	hellgelb-himmelblau	hellgelb-himmelblau
		250—850	400—700	400—700
Innen	braun	weiß-gelblichgrün	rot-violett I	hellgelb-himmelblau
		250—850	520—580	400—700
Allium Moly Rand	braun	eisengraurot II	weiß-gelblich-grün	hellgelb-himmelblau
		50—1050	250—850	400—700
Mitte	braun	weiß-gelblichgrün	orange-blau	orange-blau
		250—850	450—650	450—650
Muscari racemosum	braun	lebh. gelb-himmelblau	rot-violett I	rot-violett I
		400—700	520—580	520—580
Muscari comosum[1])	braun	lebh. gelb-himmelblau	rot-violett I	rotorange-indigo
		400—700	520—580	500—600
Scilla amoena[1])	rotbraun	lebh. gelb-himmelblau	rot-violett I	rotorange-indigo
		400—700	520—580	500—600
Streptopus amplexifolius[1])	rotbraun	hellgelb-grün	rotorange-indigo	lebh. gelb-himmelblau
		350—750	500—600	400—700
Unbestimmte Palme	gelb	weiß-gelblichgrün	lebh. gelb-himmelblau	etwas reversibel
		250—850	400—700	ca. 280—720
Iris pallida	violett	rotorange-indigo	rot-violett I	rot-violett I
		500—600	520—580	520—580
		weiß-gelblichgrün	rotorange-indigo	rotorange-indigo
		250—850	500—600	500—600
Iris sibirica	violett	rotorange-indigo	rot-violett I	rot-violett I
		500—600	520—580	520—580
		weiß-gelblichgrün	lebh. gelb-himmelblau	lebh. gelb-himmelblau
		250—850	400—700	400—700

[1]) Die Innenlamelle ist anders.

Name	Jod-reaktion	Farben in Glyzerin	Farben in Wasser	Reversibel
Iris pumila	braun	lebh. gelb-himmelblau	rot-violett I	rotorange-indigo
		400—700	520—580	500—600
I. graminea	braun	lebh. gelb-himmelblau	rot-violett I	rotorange-indigo
		400—700	520—580	500—600
I. ensata	rotbraun	lebh. gelb-himmelblau	rot-violett I	rot-violett I
		400—700	520—580	520—580
		eisengrau-rot II	lebh. gelb-himmelblau	lebh. gelb-himmelblau
		50—1050	400—700	400—700
I. Güldenstedti	violett	lebh. gelb-himmelblau	rot-violett I	rotorange-indigo
		400—700	520—580	ca. 510—590
		weiß-gelblichgrün	lebh. gelb-himmel blau	hellgelb-grünl.-blau
		250—850	400—700	350—750
Iris lurida	violett	lebh. gelb-himmelblau	rot-violett I	rot-violett I
		400—700	520—580	520—580
		weiß-gelblichgrün	lebh. gelb-himmelblau	lebh. gelb-himmelblau
		250—850	400—700	400—700
Iris aphylla	tiefbraun	lebh. gelb-himmelblau	rot-violett I	ca. rotorange indigo
		300—700	520—580	510—590
		weiß-gelblichgrün	lebh. gelb-himmelblau	hellgelb-grünl.-blau
		250—850	400—700	380—720
I. Pseudacorus	tiefbraun	lebh. gelb-himmelblau	rot-violett I	rotorange-indigo
		400—700	520—580	500—600
		weiß-gelblichgrün	lebh. gelb-himmelblau	hellgelb-grünl.-blau
		250—850	400—700	280—720
Gladiolus communis. In Glyzerin heiß löslich, daher kalt	tiefbraun	lebh. gelb-himmelblau	rot I. Ordnung	rot-violett I
		400—700	550—550	520—580
		weiß-gelblichgrün	orange-blau	lebh. gelb-himmelblau
		250—850	450—650	400—700

Name	Jod-reaktion	Farben in Glyzerin	Farben in Wasser	Reversibel
Sisyrynchium angustifolium [1]	braun	lebh. gelb-himmelblau	orange-blau	orange-blau
		400—700	450—650	450—650
		weiß-gelblichgrün	hellgelb-grün	hellgelb-grün
		250—850	350—750	350—750
Cassia occidentalis	gelb	lebh. gelb-himmelblau	rot I. Ordnung	rot I. Ord.
		400—700	550—550	550—550
Schleimendosperm		eisengrau-rot II	rot I. Ordnung	rot I. Ord.
		50—1050	550—550	550—550
Seneaena glauca Schleimendosperm	gelb	weiß-gelblichgrün	rot I. Ordnung	rot I. Ord.
		250—850	550—550	550—550
Plantago cynops	gelb	lebh. gelb-himmelblau	orange-blau	orange-blau
		400—700	450—650	450—650
Schleim inaktiv		lavendelgrau-gelb II	hellgelb-grün	hellg.-grün
		100—900	350—750	350—750
Pl. media	gelb	lebh. gelb-himmelblau	rot-violett I	rotorange-indigo
		400—700	520—580	500—600
		weiß-gelblichgrün	orange-blau	lebh. gelb-himmelblau
		250—850	450—650	400—700
Pl. Psyllium	gelb	lebh. gelb-himmelblau	orange-blau	orange-blau
		400—700	450—650	450—650
		hellgelb-grün	lebh. gelb-himmelblau	lebh. gelb-himmelblau
		350—750	400—700	400—700

Wir sehen also eine ganze Reihe verschiedenen Verhaltens. Neben solchen Reservezellulosen, die eine nur sehr geringe Quellbarkeit besitzen, die sich nicht in der Interferenz auswirkt (Dattelkerne, Kaffee, *Asphodelus liburnicus, Eremurus altaicus, E. robustus)* gibt es solche, bei denen gar keine Doppelbrechung vorliegt (Lupine).

Die anderen Reservezellulosen nahmen beim Quellen einen niederen Grad der Doppelbrechung an. Ja das konnte sogar so weit

[1] Die Intercellularsubstanz ist allein veränderlich, die anderen Lamellen kaum

gehen, daß diese ganz verschwand (Schleimendosperme von *Cassia, Seneaena* aber auch Reservezellulosen, *Gladiolus).* Die Doppelbrechung trat bei Wasserentzug bei den Schleimendospermen nicht mehr in Erscheinung. Hingegen war sie wenig bei der Reservezellulose rückkehrbar. Zur Deutung des Verhaltens könnte auch die Herabsetzung der Stäbchen-Doppelbrechung herangezogen werden. Bei der Anfangsuntersuchung war kein Glycerin in den Interstitien, zuletzt war dieses eingedrungen. Endlich könnte das Interstitien-Gel so energisch das Quellwasser gehalten haben, daß Glycerin es nicht mehr entziehen kann. Bei den anderen Reservezellulosen, deren Doppelbrechung mehr oder weniger infolge Quellens gesunken war, konnte die alte Stärke nicht mehr erzielt werden. Die Höhe blieb gleich *(Lilium Martagon, Fritillaria, Allium Moly, Muscari racemosum, Iris pallida, I. sibirica, I. ensata, I. lurida, Sisyrinchium, Plantagno cynops, P. Psyllium).* Es war bei ihnen also entweder eine echte Quellung durch Veränderung der Micellen selbst aufgetreten, während ein anderer Teil unverändert geblieben war oder die Micellen waren hochgradig überdehnt, so daß eine Rückkehr nicht möglich war.

Diesen stehen andere gegenüber, welche völlig auf die alte Höhe zurückkehrten: *Strychnos, Phytelephas, Colchicum, Ornithogalum, Galium Aparine.* Hier liegt unserer Ansicht nach wohl eine reine Interstitienquellung vor. Eine Veränderung der Micellen selbst würde nicht so geschwind zurückgehen.

Eine große Zahl von Objekten lag in ihrer teilweisen Rückkehr in der Mitte. Wir möchten hier ein Gemenge von Micellenquellung und Ausfüllung der Interstitien annehmen.

Betrachten wir die Fähigkeit mit Jod zu reagieren, so finden wir bezeichnenderweise unter den völlig zurückkehrenden nur eine einzige mit Jodfärbung rot, nämlich *Ornithogalum.* Die anderen gehören zu den meist teilweise oder völlig optisch stehenbleibenden. Bei *Iris pallida* ist dies völlig der Fall. *Iris sibirica (v), Iris ensata (v), Iris lurida (v), Lilium Martagon (v)* und andere mehr, darunter besonders die violettgetönten (v) sind kaum oder nicht reversibel.

Es liegt der Verdacht nahe, einen amyloidähnlichen Zustand der Körper und damit eine echte Quellbarkeit durch Veränderung der Micellen anzunehmen.

Welche der einzelnen Ansichten nun zu Recht besteht, das möchte ich nicht entscheiden. Jedenfalls aber hat diese Betrach-

tung gezeigt, daß es zweierlei Quellbarkeit in den Membranen gibt: eine solche, welche durch die Lagerung der Micellen und der Aufsaugefähigkeit in die Micellarmaschen beruht, und eine andere, welche die Micellen selber verändert. Die Doppelbrechung der ersteren beruhte auf der Lagerung der Micellen, die andere auf Druck oder Zug bei der Anlage, möchte man glauben. Daß daneben die Micellen selber doppelbrechen können, ist unberührt.

Wir können diesen Teil unserer Betrachtungen folgendermaßen zusammenfassen:

Zusammenfassung

Außer der Kohäsion des Zellumens gibt es auch noch aller Wahrscheinlichkeit nach eine Kohäsion der Flüssigkeit in den Interstitien der Micellen. Diese Art von Hygroskopizität möchten wir als Porenkohäsionsmechanismen bezeichnen. Die Anordnung der Micellen bedingt die Richtung und die Ausmaße der Quellung.

Dieser Art von Quellung steht eine andere gegenüber, die auf einer Veränderung der Micellen selbst beruht. Die Polyone des Kolloides werden dabei in kleinere Teile zerschlagen. Zum Beispiel wäre nach dieser Ansicht die Porenquellung der Stärke reversibel, die Lösungsquellung beim Kochen nicht.

Wir haben absichtlich die Literatur in diesem Kapitel sehr wenig berücksichtigt, um die Arbeit nicht allzu sehr anschwellen zu lassen. Einer besonderen Erörterung bedarf der

Filtrationswiderstand der Membranen

auch gegen das Eindringen stark oberflächenaktiver Flüssigkeiten. Wir möchten immer wieder Hugo Fischer (63 a) hervorheben, dem es leider ebenso ergeht wie es Ambronn erging. Man hört nicht auf seine Arbeiten.

Wenn die Micellarzwischenräume leer wären, so dürfte es eigentlich keinen Filtrationswiderstand bei stark oberflächenaktiven Körpern mit geringer Viskosität geben. Besonders das hier und auch bei den Kohäsionsmechanismen von uns beobachtete schwere Eindringen von Chloroform und Äther und in geringerem Grade auch von Alkohol gibt zu denken. Wir möchten da Frey (65) zitieren: „Auch wäre es schwer erklärlich, durch welche Kräfte z. B. in einem anisotropen Schleime, der 100 bis 1000 % quillt, die Teilchen ihren Zusammenhang bewahren sollten, wenn sie bis auf das 10fache ihrer eigenen Ausmaße auseinanderweichen. Es ist daher wahrscheinlich, daß die intermicellaren Räume nicht leer,

sondern von quellbaren Kolloiden (in den Membranen z. B. von Pektinstoffen) erfüllt sind."

Daß tatsächlich solche Substanzen chemisch nachgewiesen werden können, gelingt auf die verschiedenste Weise. Wir erinnern nur an das oben erwähnte „Pektin", an das erhalten bleibende Stärkeskelett bei der Diastase-Einwirkung und anderes mehr. Diese Stoffe können wir zum Beispiel mit Alkohol zum Gerinnen bringen. Sie sind durch Alkohol aus ihren Lösungen ausfällbar. Der Unterschied im Eindringen verdünnten Alkohols und starken Alkohols beruht unserer Ansicht nach auf der Wirkung auf die Micellarzwischenkörper. Verdünnte Lösungen, auch solche von Äther in Wasser, sind stark oberflächenaktiv. Diese dringen rasch ein, oft rascher als Wasser, weil sie in diesen Konzentrationen nicht die Kolloide fällen. In den hohen Konzentrationen hingegen fällen sie Kolloide aus, nun ist ihr Eindringen schwer, obwohl sie stark oberflächenaktiv sind. Einen weiteren Einfluß übt fraglos die Löslichkeit in den Gelen aus. Was nicht löslich ist, dringt nur schwer durch die verkleinerten Interstitien durch. Wenn die Interstitien gar mit Wasser imbibiert sind, ist es wegen mangelnder Benetzung nur soweit möglich, als sie darin löslich sind. Es gelten dann die Gesetze wie bei der Osmose. Ich erinnere da an Kautschuk, Wasser und Alkohol.

Wir hatten im vorhergehenden reichlich Gelegenheit, auf diese Vorgänge hinzudeuten, die eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den Erfahrungen der Permeabilität des Protoplasten besitzen. Daß die Membran in Wirklichkeit semipermeabel ist, das zeigen unter anderem die Versuche von Rippel (89) und Klebs (89). Die Rolle der Plasmodesmen haben wir z. B. bei den Versuchen mit den Tulpenantheren gestreift, wo sich getötete Zellen und solche, die lange in Alkohol lagen, anders verhielten als lebende. Wir möchten auch auf die Zusammenstellung bei Benecke-Jost (30) verweisen. Die Selektion durch die Wand ist unserer Ansicht nach nicht nur auf der Größe der Widerstände der Micellarinterstitien infolge der Porenweite begründet, sondern der Kolloidcharakter spielt sowohl für die Micellen selbst wie für ihre Zwischensubstanz eine große Rolle.

Worauf beruht nun aber die Doppelbrechung der Membranen?

Das ist die nächste Frage, welche man sich vorlegen muß. Ich möchte da zunächst ein Experiment schildern, das die Natur selbst ausführt:

Die Epidermis von Viscum album (Abb. 18)

Seit den Untersuchungen von Damm (64) wissen wir, daß zunächst die Epidermiszellen die Fähigkeit haben, neue Kutikularschichten zu bilden. Sie teilen sich dann und erzeugen wieder neue Kutikularschichten, dabei wächst der Stengel in die Dicke. Die äußeren Schichten der Kutikula müssen unvermeidlich gedehnt werden. Wenn einzelne Zellen der Epidermis die Fähigkeit dieser Verdickung verlieren, so treten an Stelle dieser hinausgedrückten Zellen und der ebenso behandelten Schließzellen Zellen der Hypodermis. Dieser Vorgang setzt sich lange Zeit fort, so daß ein oft über 1 mm dickes Kutikular-Epithel entsteht. Infolge des Dickenwachstums müssen die äußeren Schichten immer mehr gedehnt werden. Sie folgen eine Zeitlang, dann aber bekommen die äußeren Schichten Risse und bröckeln ab. Es müßte daher außerordentlich interessant sein, mit dem Polarisationsmikroskop die Art der Doppelbrechung zu verfolgen. Im Anfang müssen die Stoffe in die vorhandene Zellulosewand oder doch durch diese hindurch auf deren Außenseite ergossen werden. Es muß ein ganz anderer Charakter der Doppelbrechung vorliegen, weil die Stoffe von der Innenfläche herangepreßt werden. Das Wachstum muß einen Zug ausüben, der von neuem Doppelbrechung erzielen muß, weil er die Teilchen in bestimmter Richtung in der Tangente auseinanderreißt. Da die Körper sehr lange unter dieser Einwirkung stehen, so muß eine Überdehnung auftreten. Das führt dazu, daß die alten Kutikularschichten beim Isolieren sich nicht einrollen. Entnimmt man dagegen die Kutikula sehr junger Stücke und der Blätter, so findet man ein starkes Einrollen der Lamelle nach innen, also auf die Seite der jüngsten Schichten.

Schneidet man während des Wachsens einen Schnitt aus dem jüngsten Internodium, so ist die Kutikula bei nicht zu großer Dicke des Schnittes zwischen den Nicols und Gipsblättchen Rot I gelb gefärbt, wenn die ihr anliegende Tangentialwand der Epidermiszelle aus Kohlenhydrat einen Indigoton aufweist. Die Radialwand hat dann rotorange. Daß bei anderer Stellung und Schnittdicke andere Farben da sind, versteht sich von selbst. Wir haben in Nachfolgendem immer die Anordnung so gewählt, daß in der nicht kutinisierten Schicht der Tangentialwand der Epidermis die Höchstfarbe in der Richtung des Blaus zeigte.

Nach dem Einsetzen eines nennenswerten tangentialen Zuges wollen wir etwa das dritte Internodium betrachten. Erstens ist die

Epidermiszelle selbst gedehnt worden. Daß Überdehnung stattgefunden hat, das erkennen wir am Farbwechsel der Tangentialwand aus Zellulose. Es ist jetzt der Farbwechsel hier orange bis blau geworden, dagegen hat bezeichnenderweise die Radialwand ihre alten Farben rotorange bis indigo behalten. Betrachtet man eine Rindenparenchymzelle unter der Epidermis, welche auf die Dehnung mit einer an der Wandrichtung kenntlichen Teilung geantwortet hat, so finden wir in Radial- und Tangentialwand rotorange bis indigo.

Das Interessanteste ist in den Kutikularschichten zu sehen. Sie haben jetzt teilweise ganz anderen Charakter angenommen. Je näher sie der Zellulosewand sind, desto mehr gleichen sie der Primärfarbe, also bei der angenommenen Stellung blau nach außen kann man deutlich die Farbe abnehmen sehen, es kommt eine Zone, wo keine Doppelbrechung vorhanden ist, also rotviolett I. Ordnung (die Farbe des Kompensators) erscheint. Nun kommt die Zone der am meisten gedehnten Außenschichten: die Farbe steigert sich bis zu hellgelb, ja weiß bis gelblichgrün. Wir können sagen, da, wo bei Imprägnation mit Teilchen zwischen die vorhandenen die Intussuszeption sich am stärksten auswirkt, da ist der Charakter einer Zusammenpressung gewahrt, oder da ist der „Kristallcharakter" der Imprägnation, die gerichtet gelagert wurde, vorhanden. Mit dem Einsetzen des tangentialen Zuges, der den Charakter der Wand ändern muß, wird zunächst die Farbe abnehmen, um dann ins Gegenteil umzuschlagen.

Betrachtet man an einer etwas weniger gedehnten Schicht die Farben, so sieht man ein etwas anderes Bild. Hierzu eignen sich die Mittelteile der Glieder des Stengels. Deutlich sind da die dünneren Wände, welche den Radialwänden genähert sind, viel mehr gedehnt als die stark verdickten Spitzen der Kuppeln der Epidermen.

Im fünften Internodium war bereits die erste Lamellenzone durch eine zweite ersetzt. Während die äußerste Zone außer an Kuppelspitze die Farbe der gedehnten Schichten besaß, war die neu angelegte Lamellenzone offenbar noch nicht gedehnt worden. Jene war bis gelbgrün, diese hingegen innen wenigstens gelb. Sehr merkwürdig ist die Beobachtung, wenn sich die Epidermiszelle geteilt hat. Dann ist die gedehnte (hier meist gleichmäßig gelbgrüne) Schicht auf der Unterseite mit zwei gelben Schichtenkomplexen versehen.

Kommt man nunmehr an noch ältere Schichten, wo etwa statt einer Zelle vier gelegen haben, so sind auch diese gerade noch ungedehnten Schichten in die Dehnung gekommen und haben die entsprechende Farbe angenommen. Deutlich kann man unter einer großen, sogar gelb bis orange II. Ordnung gefärbten Kappe zwei gelbgrün gefärbte sehen. Da unter jeder derselben sich wieder zwei neue Kutikularkappen gebildet haben, so umfaßt die erste zu innerst vier gelb I. Ordnung gefärbte Zonen.

Es ist oft sehr interessant, daß die Kuppelspitzen am wenigsten gedehnt wurden. Es kann vorkommen, daß sie inselartig in ihrer Gelbfarbe I erhalten bleiben. Ich brauche nicht zu erwähnen, daß ich auch später die Zellulosewände in der Tangentialwand infolge von Zug die Farbe habe ändern sehen. Stärker gedehnt pflegen die Schichten nicht mehr zu werden, sie zerreißen.

Untersucht man die Schnitte in Chlorzinkjod, so findet man den Etagenaufbau deutlich. Die innerste Schicht nimmt einen tiefbraunen Ton an.

Merkwürdig ist das Verhalten gegen Schwefelsäure. Die Doppelbrechung geht stark verloren. Nur die primäre Kutikula behält ihren gelben Ton. Betrachtet man die Schnitte, so sieht man, daß die eigentlich kutinisierten Zonen stark gebräunt sind, was die Doppelbrechung in Schwefelsäure nur verdeckt. Es müssen hier also andere Stoffe mit beigemengt sein, welche der Säure nicht widerstehen. Darauf ist hinten noch hinzuweisen.

Hingegen bleibt die Doppelbrechung bei Auflösung des Gewebes in Chromsäure erhalten. Man kann alsdann ganz vorzüglich die höhere Doppelbrechung der äußersten Schichten sehen; diese hatten z. B. gelblichgrün bis gelb II 850—910, während die Mittelschichten grün 750 führte. Die allerjüngste Membran dagegen nahm einen rotorangen (500) Ton an, war also entgegengesetzt. In anderer Stellung ist außen gräulichweiß 200, in der Mitte etwa lebhaft gelb 350, in der innersten Schicht dagegen kamen die indigoblauen Töne 600 zur Geltung. Die Zellulose war durch die Chromsäure 1 + 1 zerstört.

Ganz sonderbar verhielten sich die Stücke, wenn man sie in Glycerin nach Chromsäureeinwirkung und Auswaschen erhitzte. Zunächst schwand die Doppelbrechung völlig, wie das ja bekanntlich alle Korklamellen zeigen. Dann erhielten nach dem Erkalten die Schnittreste ihre Doppelbrechung wieder. Es war nun sehr charakteristisch, daß dabei die alte Stärke in den äußeren stark überdehnten Schichten nicht erreicht wurde. Es wurde dieselbe

Zelle wie oben beobachtet. Die Außenschicht hatte nur mehr indigoblau 600, die Mittelmembran etwa grün 750, die Innenschicht war kaum zu erkennen. In anderer Stellung war außen rotorange 500, die Mitte lebhaft gelb 350, die Innenmembran war auch kaum als brechend zu erkennen. Beim Erhitzen von mit Chromsäure isolierten, nicht aber beim Erhitzen von Präparaten aus Schwefelsäure in Glycerin hat man den Eindruck, als ob aus der Innenlamelle ölartige Körper ausschmelzen. Vorsicht ist hier aber geboten, da die Schnitte trotz Alkohol- und Eau de Javelle-Vorbehandlung in den Zellen Öl führen. Wenn man die Schnitte mit Chloroform vorher auszieht, kann man aber die Kügelchen auch sehen.

Der Farbumschlag ist beim Kochen unveränderter Schichten, wie gerade ausgeführt, sehr deutlich zu sehen. Die Intussuszeption muß eben zu einer Verdichtung der Micellarreihen führen, wie der Zug die Lamellen in radialer Richtung sie zusammenpreßt. Beide wirken in gleicher Weise. Wenn eine Membran jung ist, dann ist sie wenig imprägniert, dann muß sie eine niedere Interferenzfarbe haben. Mit steigender Imprägnation steigert sich die Farbe, da die Micellen näher aneinander heranrücken. Kommt diese Membran nun in die Zugwirkung, so werden die Micellen in tangentialer Richtung auseinander gezogen, dagegen in radialer zusammengepreßt.

Es muß das gleiche Bild erbracht werden, wenn man einen Querschnitt anschaut. Sobald man hingegen den Schnitt erhitzt, erlischt zunächst die Doppelbrechung des Korkes, beim Erkalten kommt sie wieder. Es ist dann sehr kennzeichnend, daß nur die Doppelbrechung voll wiederkehrt, welche auf der „Imprägnation" beruht, die andere nicht mehr.

Noch instruktiver als dieses Verfahren ist folgendes: Man schabt von einem Flächenstück das grüne Gewebe möglichst völlig ab. Dann legt man solange in Chromsäure 1 + 1, bis sich leicht alles nicht verkorkte Gewebe abschwemmen läßt. Darauf gibt man nochmals in eine Zerstörungslösung zurück. Nach kurzer Zeit (etwa 10 Minuten) gibt man das bereits reine Kutikularstück in Wasser. Nach gutem Wässern kommt es in Glycerin. Durch einen scharfen Schnitt entstehen zwei Hälften. Die eine legt man beiseite, die andere erhitzt man mit dem Glycerin zum Sieden. Wenn die Sache erkaltet ist, kommt der andere Abzug dazu und die Schnittflächen werden genau zusammen geordnet.

Beim Einschalten der Nicols und eines Gipsblättchens rot I oder auch ohne solches ist der Unterschied deutlich: Die nicht er-

hitzte Hälfte gibt hellgelb bis weiß gegen rotorange bis hellgelb und grün bis gelblichgrün gegen indigo bis grün bei der erhitzten. Wir finden also an der ganzen Lamelle die Irreversibilität der Zugdoppelbrechung nach dem Erhitzen von Kutinlamellen wieder.

Durch diese Untersuchung dürfte die Überdehnung und die dadurch bedingte bleibende Deformation bei so elastischen Membranen gezeigt sein, wie es im allgemeinen die Korklamellen und ähnliche Bildungen sind.

Das muß in gleicher Weise bei den zwar stark, aber weniger elastischen Zelluloselamellen stattfinden. Wir haben bereits diesen Vorgang, wenn auch nicht so deutlich, bei den tangentialen Wänden von Zellen gesehen, die dem Dickenwachstum unterworfen sind. Wir werden wohl kaum fehlgehen, wenn wir die Doppelbrechung der pflanzlichen Zellwände als zum Teil durch die

Tangentialdehnung beim Wachsen der Zellen

bedingt halten. Es gibt da einen wenig bekannten Ambronnschen Modellversuch. Man läßt Gelatinelösungen gefrieren. Aus dem Gel scheiden sich wabenartige Wasserkristalle aus. Das Gel wird dadurch entquollen. Gleichzeitig unterliegt es einem tangentialen Zug und radialen Druck in den Wandungen jeder „Zelle". Es ist sehr interessant zu hören, daß die Doppelbrechung so sehr der eines Parenchymgewebes ähnelt, daß man es bei oberflächlichem Betrachten verwechseln könnte.

So plausibel diese Gedankengänge sind, so wenig sind sie imstande, die Doppelbrechung restlos zu erklären. Es haben daher auch Ambronn und Frey in ihren späteren Arbeiten neben der durch Zug bedingten Doppelbrechung auch noch eine durch die „Kristallite" und den Stäbchenbau bedingte angenommen.

Daß tatsächlich eine Membran von Zellulosecharakter durch die Dehnung einen anderen Grad der Doppelbrechung annimmt, das kann man auf verschiedenen Wegen zeigen. Einen der bequemsten möchte ich kurz schildern. Es ist eine seit den Untersuchungen von de Vries (66) bekannte Tatsache, daß sich Wurzeln, besonders die von Monokotylen, dadurch kontrahieren, daß das Rindenparenchym seine Gestalt ändert. Die verschiedenen Seiten einer Wand werden verschieden beansprucht. Nimmt man eine Lamelle der Wurzel und untersucht sie in Olivenöl, so kann man die Gewebespannung sehr schön in den einzelnen Zellen nachweisen. Ein besonders geeignetes Objekt sind die Wurzeln von *Lilium Martagon*, die sich später kontrahieren. Die genaue Be-

schreibung des sehr eigenen Mechanismus wird in einer Arbeit von Berkemayer erscheinen. Stellt man eine bestimmte Zellgruppe ein, zeichnet sie und bestimmt die Interferenzfarben, so kann man dieselbe Gruppe nach der Beseitigung der Hemmung der Formänderung der Zellen durch einen Schnitt, der das äußere Gewebe entfernt, wiederfinden. Es wird dann sehr wertvoll, daß die Zellwände eine ganz andere Interferenzfarbe angenommen haben. Der gleiche Unterschied findet sich in natürlich kontrahierten Wurzeln. Als Beispiel können *Oxalis*-Arten dienen. Wir werden auf diese Dinge noch in der Berkemayerschen und Rhodeschen Arbeit zurückzukommen haben, welche demnächst erscheinen werden.

Ein Objekt, bei dem man in günstigen Schnittlagen und zu günstigen Zeitpunkten der Entwicklung ebenfalls eine Änderung der Zellform infolge von Gewebespannungen sieht, ist die Rinde von Gewächsen, bei denen bestimmte Markstrahlen eine starke Verbreiterung infolge sekundärer Wachstumsvorgänge als Folge des Dickenwachstums zeigen. Die Rinde der Linde gehört hierzu. Deutlich erkennt man die Steigerung der Interferenzfarben im Collenchym unter dem Kork. Auch die Markstrahlen selbst sind interessant. Es kann z. B. die Mitte in der radialen Richtung weniger tangential gedehnt sein als die an die Phloemkeile grenzenden Anteile. Die Gegend der Peripherie ist ebenfalls häufig stark gedehnt. Besonders beachtenswert sind die Markstrahlen, welche eben im Begriff sind, einen Bastkeil aufzuspalten.

Auch Holzmembranen können stark deformiert werden. Ein gutes Beispiel hierfür ist der Casparysche Streifen (und die Suberinlamelle) der Endodermis sich kontrahierender Wurzeln (67). Ich will nicht näher auf diese Wellung der Endodermis und Exodermis (Interkutis) eingehen, sondern auf Rimpach verweisen. Die Kompression ist in diesem Falle irreversibel. Mit dem Polarisationsmikroskop ist diese Membran schwer zu bearbeiten.

Ursache der Doppelbrechung der Membranen

Wir wollen nun einmal die Frage aufwerfen: Ist die Zellulose an sich doppelbrechend oder wird sie das erst infolge der Dehnung und der Intussuszeption beim Wachstum?

Der erste Weg, den man da einschlagen könnte, wäre die Untersuchung von Membranen, welche durch „Apposition" wachsen. Zu diesem Zwecke nahm ich die Zäpfchen einer *Caulerpa clavifera*. Ich konnte keine Doppelbrechung bei ihnen finden. Doch möchte ich

nicht allzu viel auf dies Ergebnis bauen, da die Zapfen doch sehr fein sind und eine Doppelbrechung in sehr geringem Ausmaße bekanntlich trotz der Kompensatoren nicht gut zu beobachten ist.

Andere Körper, die ebenfalls durch „Apposition" wachsen, wie die Zäpfchen von *Marchantia*-Rhizoiden, haben diese, aber hier liegt nicht einfache Zellulose vor. Zwar ist ja die Lamelle oder das Zäpfchen aufgelagert und dennoch kann die Lamelle selbst durch Intussuszeption gewachsen sein.

Die Verdickungen auf Sporen und Pollenkörner wie *Lycopodium, Pinus, Aneimia, Centaurea, Arnica, Aster, Doronicun* usw. sind ebenfalls doppelbrechend. Es handelt sich aber nicht um Zellulose. Sie werden auch nicht so ganz sicher ohne eigene Imprägnation aufgelagert. Wir möchten daher nicht allzu viel darauf geben.

Das Gleiche gilt von den Hüllen um die Kristalle der Kristallkammerfasern. Auch sie leuchten nach Herauslösen der Kristalle mit Salzsäure *(Quercus)*.

Ich versuchte einen anderen Weg: Ich stellte mir „Zellulose-lamellen" her. Auf einem Objektträger gab ich eine konzentrierte Lösung von Baumwolle in Schweitzers Reagenz, die frisch bereitet war. Das ist nötig, da in der Länge der Zeit eine Verwandlung der Zellulose in der Lösung stattfinden soll (Heuser, 68). Der Objektträger wird nun sehr vorsichtig in ein schwaches Essigsäurebad gelegt. Dadurch fällt die Zellulose in Form einer Lamelle aus. Diese ist ohne Einwirkung auf das polarisierte Licht.

Überträgt man diese Häutchen mit aller Vorsicht in Glycerin oder in eine konzentrierte Ammonsulfatlösung, so entziehen diese Medien der Zellulose Wasser. Wenn man das ausführt, bevor die Zellulose völlig erhärtet ist, so wird diese doppelbrechend, und zwar ist gelb oben rechts und unten links vom Kreuze, wenn man die Bertrand-d'Amicische Linse einschaltet. Bei Verwendung des ¼-Glimmerblättchens ist links oben und rechts unten die dunkle Farbe.

Bringt man diese Blättchen nun nach völligem Erstarren in Wasser, so ist die Doppelbrechung geblieben. Dabei macht man die wertvolle Beobachtung, daß die sehr stark osmotisch wirkende Ammonsulfatlösung eine höhere Doppelbrechung erzeugt und auch viel rascher wirkt. Ja man kann eine Membran in verdünntem Glycerin kaum zur Doppelbrechung bringen. Nimmt man nun diese kaum brechende Haut und überträgt sie in Ammonsulfat, so erhält sie starke Doppelbrechung.

Die Versuche wurden noch weiter modifiziert. Ich gab in eine Lösung von Zellulose in Schweitzers Reagenz einen Kristall von Ammonsulfat. Es erfolgte die Ausfällung von Zellulose und diese war doppelbrechend infolge der wasserentziehenden Wirkung und des Zusammenschrumpfens beim Erstarren.

Wiederholt man den Versuch mit Glycerin, das man in die Mitte hineingibt, so vermag dieses zu diffundieren, es kann sich kein so energisches Schrumpfen einstellen. Die Zellulose fällt zwar aus, aber sie ist inaktiv (oder so schwach aktiv, daß es nicht zu bemerken ist).

Ich ließ nun einen Lösungstropfen vorsichtig in eine Petrischale gleiten, die konzentrierte Ammonsulfatlösung erhielt. Der Zelluloseraum, der an Stelle des Tropfens entstand, war optisch doppelbrechend.

Ich fällte nun meine Lamellen in verdünnter Salzsäure aus und ließ einige Zeit liegen, sie waren nicht aktiv. Ein Einlegen der völlig ausgefällten Zelluloselamelle in konzentriertes Ammonsulfat erzeugte nun keine Doppelbrechung.

Dagegen führte ein anderer Weg zu einer Doppelbrechung: Ich fällte auf einem etwas angefetteten Objektträger die Zellulose ganz schonend in verdünnter Säure aus. Die Lamelle hatte keine Doppelbrechung. Faltete ich nun, bevor die Lamelle völlig erstarrt war, um, so wurde sie dauernd doppelbrechend. Eine völlig erstarrte Lamelle wird, wenn keine gewaltsame Biegung erfolgt, nur vorübergehend doppelbrechend, d. h. nach dem Umlegen verschwand diese wieder. Ein gewaltsames Einfalten dagegen erzeugte in dem Knick eine dauernde Doppelbrechung.

Es könnte nun der Fall sein, daß auf diese Art und Weise die Einzelkristalle des Geles oder die „Stäbchen" zu unregelmäßig gelagert wären, um eine Brechung zu zeigen. Bekanntlich sind die Monone eines Geles häufig aus unlöslichen Kristallen gebildet (Zsigmondy, 69). Ich betrachtete die Haut daher mit dem Mikroskop. Man bekommt bei starker Vergrößerung den Eindruck, als ob die Haut aus lauter kleinen Körnchen bestände. Ich versuchte nun die Reaktion „des Zustandes" mit Jodjodkali. Ich bekam eine Violettfärbung. Diese war nicht dichroidisch, was mit der Nicolmethode und mit dem Dichroskopokular geprüft wurde. Beim Betrachten des mikroskopischen Bildes bemerkte ich ein deutliches Raster aus violetten Körnchen und gelben Teilchen. Amyloidische

Substanzen sind also einer anderen Substanz beigemengt. Mit Hilfe von Jodsalzsäure bekam ich ein viel dichteres Raster, aber es war immer noch eine Beimengung von ungefärbten Teilen vorhanden. Es ist also auch Collose vorhanden. Endlich mit Chlorzinkjod bekam ich ein ganz dichtes Raster. Viele Amyloide verlieren hier bekanntlich die Färbung.

Die Häute waren demnach ein Gemenge aus drei oder vier verschiedenen Stoffen oder sagen wir vielleicht vorsichtiger drei bis vier Zuständen von Zellulosen.

Während die anderen Färbungen keine Spur von Dichroismus zeigten, muß ich einen solchen allerdings in sehr schwachem Maße für die Chlorzinkjodfärbung zugeben. Dieser kann nun einerseits durch die „Kristallnatur" der Zellulose bedingt sein, andererseits aber ist nicht zu verkennen, daß dabei eine starke Quellung mit verbunden ist, welche Widerstände erleidet.

Wir können aus dieser Versuchsreihe nicht mit Sicherheit auf eine Kristallnatur der gefällten Zellulose oder ihre Anordnung zu gerichteten Stäbchen schließen, hingegen eine solche nicht mit Sicherheit verneinen. Dagegen ist ganz sicher bewiesen, daß die Zelluloselamellen, wenn sie beim Erstarren eine Deformation auf mechanischem Wege oder durch osmotischen Wasserentzug erleiden, doppelbrechend werden. Das ist aber sicher in einer wachsenden Zellwand der Fall. Die accesorische Doppelbrechung ist vorhanden.

Versuche mit „kristallisierter" Zellulose

Das Verfahren stammt von Gilson (70). Wir wollen dieses als bekannt voraussetzen, indem wir auf Tunmann (71) hinweisen. Die Arbeit enthält einige bemerkenswerte Punkte.

Gilson teilt nach Schulze die Zellulosen in Dextro- und Mannozellulosen. Bei der einen entsteht Dextrose, bei der anderen Mannose durch Hydrolyse. Beide sind unlöslich in Alkalien und verdünnten Säuren beim Kochen und geben die Jodschwefelsäureprobe. Die Hemizellulosen lösen sich in 'H und 'OH beim Kochen. Sie stimmen oft mit obigen in der Jodschwefelsäure- und Chlorzinkjodreaktion überein.

Er stellte sich nun die Fragen: 1. Welche Stoffe kristallisieren beim Versetzen der Lösung in Kupferoxydammon mit Ammonik aus? 2. Ist die Zellulose ein chemisches Individuum oder geben verschiedene Substanzen die gleiche Reaktion? 3. Ist die Zellulose

mit anderen Substanzen in der Wand gemischt oder 4. Ist sie an bestimmte Schichten geknüpft oder in der ganzen Wand?

GILSON definiert nun die Zellulosen als in 'H und 'OH unlösliche Kohlenhydrate der Wandungen, die mit Jodschwefelsäure Bläuung geben.

Es folgt nun eine genaue Beschreibung der Darstellung der kristallisierten Zellulose, die wir bei TUNMANN nachzulesen bitten. Das Verfahren ist gut und es gelang uns sehr gut, aus *Dahlia*-Knollen, wie aus der Lösung von Baumwolle in SCHWEITZERS Reagenz sie darzustellen.

Die gefällten Substanzen haben das Aussehen von Kristalldrusen. Besonders tritt die „Kristallgestalt" nach Klärung in verdünnter Salzsäure deutlicher hervor. Auch die Färbung mit Congorot und Chlorzinkjod fördern das Bild. (Wir möchten darauf hinweisen, daß diese Stoffe zum Teil gewisse Zustände elektiv färben, zum Teil Stoff herauslösen.)

Nach dem Ausfällen der Zellulose bleibt ein Teil der Wandung, die Pektinlamelle, unverändert. Es ist nun sehr interessant, wo GILSON überall die „kristallisierte Zellulose" fand: Die meisten Angiospermen, *Chara, Spirogyra,* 6 Moose, 6 Farne und 2 Gymnospermen. Bei Pilzen gelangen die Versuche nicht. Schon der Ausfall bei den Moosen ist verdächtig, da diese keine so richtige Zellulose besitzen sollen (WINTERSTEIN, WEILAND!). Vollends anderer Meinung werden wir beim Lesen der Angaben: Samen von *Coffea* und *Strychnos nux vomica,* sowie bei den Tunicaten.

Man kann sehr wohl den Schluß ziehen: es sind Körper verschiedener Zusammensetzung, welche einen bestimmten kolloiden Zustand gemeinsam haben, der unter anderem auch die Fähigkeit einschließt, aus Kupferoxydammonlösungen mit Ammon und anderen Fällungsmitteln in „Sphäriten" auszufallen.

GILSON kam zu folgenden Schlüssen: Nur Gewebe, das die Chlorzinkjodreaktion gab, vermag Kristalle zu bilden. Diese sind reine Zellulose („The crystals are of pure cellulose"). Alle Zellwände führen die Zellulose. Während die Innenlage meist ganz von ihr gebildet wird, besitzt die Mittellage nur eine geringe Menge und die Intercellularsubstanz vollends nur eine Spur. Daß man die Zellulose innerhalb der Zelle vorfinden kann, liegt an dem Mangel von Diffusion der Lösung in SCHWEITZERS Reagenz durch das Pektin. Das gibt zugleich den Beweis, daß sie aus der inneren Lamelle stammt.

Am besten kann man die Zellulose mit CO_2 fällen. Dabei bleiben die Mannose gebenden Membranen in Lösung. Diese Paramannane geben kleinere Sphärite.

Eine Überarbeitung ist nur von Duncan Johnson (72) vorgenommen worden. Die Zuckerrübe ergab erst nach längerer Zeit gute Sphärite, die nach 3 Stunden sehr fein waren. Gute Ergebnisse bekommt man mit *Dahlia*-Knollen, Salat, *Typha, Ceratozamia, Equisetum* und *Chara.*

Die Lösung gleicht in ihrer schlechten Diffusion eher einer nicht kristallinen, kolloidalen Substanz als einer kristallisierten. (Wir möchten bemerken, daß es damals noch nicht bekannt war, daß auch Kristalle kolloidale Lösungen geben können. Diese Eigenschaft ist bei Sacchariden sehr verbreitet, z. B. Arabinosehydrazon, Cheirolin u. a. m.)

Er glaubt nicht an die Kristallnatur der Sphärite. „This together with the appearance of the bodies themselves in some cases led me to think, that the things wich Gilson called crystals were not really such. In no case did they have any effect on polarized light, showing thas that they were not true crystals." Gilson hatte die Unfähigkeit, auf das polarisierte Licht zu wirken, übrigens selbst erkannt: „Les formes sous lesquelles se présentent le paramannane et la cellulose sont sans action sur la lumière polarisée; ce sont donc plutot des crystallites que des crystaux".

Sehr wertvoll sind die Ergebnisse von Johnson, daß er auch bei *Agaricus, Mucor, Saprolegnia* und mehreren Flechtenhyphen wohl Chlorzinkjodreaktion, aber keine Kristallite bekommen habe. Da die Reaktion noch nach zwei Wochen langem Liegen in Schweitzers Reagenz auftrat, so hat sie nicht unbedingt mit der Gegenwart von Zellulose zu tun. Die Salpen-Zellulose gab Bläuung mit Chlorzinkjod vor und nach dem Behandeln mit Schweitzers Reagenz, auch vielen anderen Tunicaten ist diese Reaktion eigen. Die tierische Zellulose ist eben etwas anderes als die der höheren Pflanzen. — Czapek (77) glaubt an eine Zersetzung bei dem Gilsonschen Verfahren.

Eigene Versuche

bestätigen nun die Unfähigkeit der Sphärite, auf das polarisierte Licht einzuwirken. Ich arbeitete mit *Dahlia*-Knollen, die bei vorsichtigem Arbeiten ganz ausgezeichnete Bilder abgeben. Ich stellte mir weiterhin durch Fällen mit Ammoniak Häute dar. Auf eine Glasbank legte ich in einer Petrischale einen Objektträger mit der

Zelluloselösung nach unten. Ganz vorsichtig, ohne das geringste Erschüttern oder gar Aufrühren durch zu rasches Zugeben der Ammonlösung zur Schale, fällte ich meine „Kristalle" aus. Ich ließ sie sowohl einige Zeit „wachsen" als auch nicht. Sphärite sind sehr schön und groß so zu bekommen. Eine Doppelbrechung fand ich nicht. Auch Auswaschen und Trocknen konnte diese nicht erzeugen. Beim Beobachten in meinen Lösungen (Jodjodkali, Jodsalzsäure und Chlorzinkjod) konnte ich die gleichen Erfahrungen wie mit den anderen Häuten machen. Alle drei Zustände oder Substanzen waren da. Der Ausspruch der partiellen Hydrolyse ist richtig.

Es handelt sich demnach um eigenartige Aggregate von gefällten Gelen. Von eigentlichen „Kristallen" kann man nicht reden.

Ich versuchte nunmehr an die Beobachtung der Quellung und Lösung der Baumwollfasern in Kupferoxydammon im Dunkelfelde heranzugehen. Zur Beobachtung verwandte ich eine Quarz- oder Glaskammer von Leitz (dessen Liste Nr. 4 + 1 v. 1926, Nr. 5507—5508).

Sehr praktisch für diese Untersuchungen erwies sich entweder ein bizentrischer Kondensor für Hellfeld und Dunkelfeld (obige Liste Nr. 5500), den man allerdings etwas umbauen muß, um das polarisierende Nicol einzuschalten. Oder aber man nimmt auf ein völliges Dunkelfeld verzichtend einen aplanatischen Immersionskondensor, in dessen Blende man entweder die Zentralblende oder das Nicol einhängt. Daß man hierbei einen aufsetzbaren Analysator mit auf das Okular gelegten Glimmerplättchen gebraucht, versteht sich von selbst. Will man die Polarisationserscheinungen studieren, so muß man eine Glaskammer wählen, da der Bergkristall doppelt bricht.

Man kann so den Vergleich zwischen Doppelbrechung und Quellungsgrad mit dem Bilde des Dunkelfeldes kombinieren. Die Beobachtungen ergaben: Die Doppelbrechung nimmt bekanntlich bei der Quellung ab. Sie ist so lange da, als die feinsten Teile der Faser noch nicht aufgelöst sind. Man kann im Dunkelfelde bei gerade noch vorhandener schwacher Doppelbrechung sehr nahe gelegene Längsfäserchen sehen. Sobald diese auseinanderrücken, hört die Doppelbrechung auf.

Die Fäserchen lösen sich in Punktreihen auf. Zunächst sind die Grenzen der Fäserchen scharf, die Zusammensetzung aus ein-

zelnen Punkten wird immer deutlicher. Die einzelnen Micellen verlieren die regelrechte Anordnung und die Grenzen der Fäserchen verschwinden. Die einzelnen Punkte lösen sich nun (träge Molekularbewegung zeigend) aus dem Verbande der Fasern. Genau die gleichen Fäserchen (die „Trichiten") konnte ich mit Schwefelsäure sehen. Hier gibt es ebenfalls vorübergehende Körner, aber diese verschwinden zuletzt.

Besser als mit Baumwollfasern konnte ich die Beobachtungen mit *Vinca*-Fasern durchführen. Die Bilder gleichen völlig denen der Quellung von Stärke. Das läßt sich am besten bei Weizenstärke und Maisstärke sehen, schlechter bei der Kartoffelstärke oder dem Arrowroot.

Ich beobachtete die Quellung in Kalilauge. Es geht hier das Auftreten der „Trichite" und das Schwinden der Polarisation zusammen. Wenn die „Trichiten" noch gut im einfachen Lichte zu sehen sind, dann hat die Doppelbrechung gerade aufgehört. Die „Trichite" zerfallen in einzelne Micellkörner. Diese werden kleiner. Es bildet sich ein allgemeiner Schimmer und nun löst sich das Korn auf. Gut beobachten kann man die Stadien durch Zugabe von Kalilauge von der Seite zu Stärkekörnern, die jetzt unter einem Deckglas auf gewöhnlichen dünnen Objektträgern liegen. Ich gebe hier Schemata für Membranbau (Abb. 19) und Stärkekörner (Abb. 20) bei.

Nicht so gut konnte ich den „Trichiten"-Aufbau bei *Strychnos*, *Phytelephas* und Dattelkernen sehen. Die Schnitte müssen hier peinlich von Eiweiß und Fett gereinigt und hauchdünn sein. Ich arbeitete: Alkohol, Äther; Alkohol, Wasser; Eau de Javelle, Wasser; verdünnte Essigsäure, Alkohol, Äther, Alkohol, Wasser. Die Körnelung kommt am besten heraus, wenn man Chlorzink zum Quellen nimmt. Die Kügelchen lassen sich mit Chlorzinkjod färben. (Ob das wirklich Kugeln sind, ist nicht zu sagen, denn es stand mir keine Azimutblende zur Verfügung.)

Wenn man aus diesen Untersuchungen einen Schluß ziehen will, so kann man sagen: Die Membranen sowohl wie die Stärkekörner haben einen Aufbau aus faserigen Elementen, welche ihrerseits aus Körnern bestehen, die in ihnen genähert gelagert sind. Die Lagerung der faserigen Elemente ist nicht so dicht wie die der Körner. Solange die „Trichite" erhalten sind und sich nahe liegen, ist eine Doppelbrechung vorhanden. Wenn die Trichite verschwinden, so hört diese auf. Ob die Körner ihrerseits aus echten

Kristallen bestehen, kann ich nicht mit völliger Sicherheit entscheiden. Ich möchte aber das nicht glauben.

Die „Trichite" sind meiner Ansicht nach die Micellarreihen. Ihre Interstitien quellen nach dem Schema der Kohäsionsmechanismen. Daneben ist aber auch eine Quellung von Intermicellarkolloiden nicht von der Hand zu weisen. Dabei gibt die Annäherung eine Erhöhung, die Entfernung der „Trichite" ein Sinken der Interferenzfarbe. Die Körnchen sind eigentlich Micellen. Sie schaffen indirekt die Stäbchen-Doppelbrechung der Membranen. (Daß die „Stäbchen" selbst doppelbrechen, möchte ich eher ablehnen als bejahen.)

Es muß nun unsere Aufgabe sein, etwas bei den Ambronnschen Ansichten (74) zu verweilen, welche wohl geeignet sind, unserer Ansicht als Stütze zu dienen. Ambronn unterscheidet sehr richtig zwischen Stäbchendoppelbrechung und Eigendoppelbrechung. Ordnet man, wie Wiener gezeigt hat, isotrope Stäbchen in einem anderen Medium von ungleichem Brechungsexponenten parallel an, so erhält man eine Doppelbrechung wie bei einem einachsigen Kristall. Wir haben oben diese Ansichten bereits gestreift. Beim Überführen in ein Medium mit gleichem Brechungsexponenten verschwindet die Doppelbrechung. Derlei Erscheinungen kann man bei manchen Diatomeenschalen und geglühten Kieselepidermen sehr gut studieren. Waren jedoch die Stäbchen selbst anisotrop, so bleibt die Doppelbrechung bestehen. Das ist bei der Zellulose der Fall. Die Zellulose soll demnach aus Stäbchen bestehen, welche eine eigene Doppelbrechung haben. Nitriert man die Zellulose, so schlägt die positive Doppelbrechung in negative um. Beim Denitrieren wird alles wieder, wie es war.

In allerneuester Zeit hat Frey (74) uns eine Reihe von Arbeiten geliefert, welche uns tiefe Einblicke gewähren. Wir wollen daher aus der Zusammenfassung in den „Naturwissenschaften" die diesbezügliche Stelle wörtlich wiedergeben: „Es ist das Verdienst von Ambronn, die Arbeiten Wieners zur Prüfung der Micellartheorie herangezogen zu haben. Tränkt man Membranen sukzessive mit Flüssigkeiten steigender Brechungsindizes (Wasser, Alkohol, Glycerin, Anilin), so kann man beobachten, wie die Doppelbrechung nach den Gesetzen der Stäbchendoppelbrechung variiert. Viel schöner wird die Kurve noch, wenn man stark mineralisierte Membranen vorsichtig verascht, so daß an die Stelle der Zelluloseteilchen submikroskopische Hohlräume in den inkrustierenden Inter-

micellarsubstanzen entstehen. Dieses System stellt gleichsam das Negativ des vorigen Versuches vor; es läßt sich aber viel leichter imbibieren" (und ist unserer Ansicht nach einheitlich zusammengesetzt, was von Zellulose nicht gilt!), „vor allem auch mit hochbrechenden Flüssigkeiten, in denen die Zellulosemembranen verquellen."

„Aus diesen Versuchen geht einwandfrei hervor, daß die Zellmembranen einen Mischkörper darstellen, dessen eine Komponente aus Stäbchen besteht, deren Durchmesser klein sind im Verhältnis zu den Wellenlängen des Lichtes und die wir mit den Micellen identifizieren. Die Imbibitionsmethode hat somit erlaubt, die von Nägeli geforderte längliche Form der Micelle nachzuweisen. Sie leistet aber noch mehr."

„Wenn die Stäbchen isotrop sind, muß die Doppelbrechung im Minimum der Stäbchendoppelbrechungskurve vollständig verschwinden, da dort die Formdoppelbrechung gleich Null wird. Während dies nun für Kieselskelette von Diatomeenschalen und die veraschten Härchen der Gerstengrannen zutrifft, bleibt der tiefste Punkt der Kurve bei gedehnten Zellulosegelen und Zellwänden noch über der X-Achse. Dies kann nur so gedeutet werden, daß die Teilchen selbst eine Doppelbrechung besitzen, da ja die durch ihre Anordnung und Form bedingte Stäbchendoppelbrechung nun durch die Imbibitionsflüssigkeit ausgeschaltet ist. Ambronn konnte so beweisen, daß die Zellulosemicellen tatsächlich doppelbrechend sind."

Die Frage ist nun bei der Sache, ob die Zellulose wirklich von den Medien anderer Brechungsexponenten so durchsetzt wird. daß eine gleiche Brechung entsteht. Ich verweise da vor allen Fällen auf das weiter hinten Auszuführende. Die pflanzlichen Zellwände sind alles andere als einheitlich. Es kann infolge der Überführung in Medien gleicher Lichtbrechung niemals gelingen, für die verschiedenen Komponenten den gleichen Brechungsexponenten zu finden. Die Versuche des Vergleiches von Doppelbrechung und Ultramikroskopie, die wir ausgeführt haben, sprechen jedoch für den Stäbchenaufbau und dafür, daß bei Umordnung oder weiterer Entfernung der Stäbchen die Doppelbrechung verschwindet. Da eine Nitrifikation in dem Gefüge der Zellulose eine Änderung vornimmt, genau so wie jede Imprägnation der Zellulose auch, so kann der Charakter dadurch geändert werden. Wir möchten daher die Stäbchennatur von Ambronn völlig übernehmen, jedoch das Er-

gebnis der Doppelbrechung der Stäbchen selbst als etwas fraglicher hinstellen.

Ein zweites Moment ist bei diesen Dingen auch vergessen worden, nämlich die Zirkularpolarisation. Es ist bekannt, daß Zellulose in ihren Lösungen den Strahl dreht. Ob diese Erscheinung aber bei der festen Zellulose auch so stark ist und ob diese Zirkularpolarisation bei der Aufhebung der Stäbchenbrechung stark störend einwirkt, das müßte von seiten eines Physikers untersucht werden. Ich halte mich dafür nicht für zuständig. Es müßte versucht werden, ob die Doppelbrechung nicht durch das Drehen des Nicols sich ausschalten ließe, wenn die Brechung durch die Stäbchen ausgeschaltet ist. Aber gerade das muß infolge der ungleichen Brechung der Teile der Stäbchen und der Intermicellarsubstanz meiner Ansicht nach scheitern.

Daß die Kolloide wie der Kautschuk durch Dehnung die Eigenschaften von Kristallen gegen Röntgeninterferenz annehmen, ist durch Katz (75) erwiesen. Nur kurz will ich auf die neueren Röntgenuntersuchungen eingehen. Ich will nur die Versuche von Herzog, Jahnke und Polanyi anfügen (76).

Wirft man ein schmales Bündel monochromatischer Röntgenstrahlen senkrecht auf ein zu einem Stäbchen geformtes Kristallpulver und umwickelt es mit Film oder lichtempfindlichem Papier, so zeichnen sich reflektierte Strahlen auf dem Film ab. Diese liegen auf dem Kegelflächenmantel um den Einfallstrahl als Achse. Aus dem Ablenkungswinkel der Interferenzstreifen und den Dimensionen des Apparates lassen sich das „Kristallsystem" sowie die Achsen des Elementarparallelepipeds berechnen. Bei amorphen Stoffen entsteht nur ein nebelartiger Hof um den einfallenden Röntgenstrahl.

Baumwolle wurde zerknüllt und in einer Glaskapillare zu einem Fädchen gepreßt, es erschienen die Interferenzfarben des rhombischen Systems. (Die Micellreihen verlaufen schief!) Genau so verhielt sich die Ramie-Faser und der Holzzellstoff. Der Schluß, daß es sich deshalb um „ein und dieselbe Zellulose in kristallinischer Form" handelt, ist noch nicht so sicher ausgemacht, möchten wir zufügen.

Daneben wurde eine Kombination von Laueschem Verfahren mit Debye-Scherrer vorgenommen. Sie arbeiteten mit einem parallelen Bündel von Ramie und Flachsfasern. „Die Interferenzen bilden Vierpunktgruppen, die an den Ecken von Rechtecken liegen,

deren Mittelpunkt der Durchlaßpunkt des Röntgenstrahles ist." „Wie Herr Polanyi in unserem Institute gefunden hat und a. a. O. ausführen wird, kommen solche Bilder zustande, wenn das Faserbündel Elementarkristalle" (unsere Micellreihen!) „in einer Mannigfaltigkeit von Lagen enthält, die man sich durch Dehnung der Kristalle um die Faserachse entstanden denken kann." Viscose-Fasern verhalten sich anders als Zellulose. Es finden sich ausgesprochene konzentrische Ringe. Das soll einer „ungeordneten Kristallstruktur" entsprechen.

Auch die Stärken sind ähnlich (Mais, Reis, Weizen); sie gehören dem rhombischen System an. Glycogen ist amorph. Wenn wir an die Stelle der „Kristalle" unsere Micellarreihen setzen, haben wir unser Bild. Sollte es da nicht möglich sein, daß ähnlich wie bei den gedehnten Kautschukfäden die „Kristallnatur" nur eine Annäherung der Einzelmicellen ist? Ich möchte glauben, daß hierdurch ebenso wie durch die Polarisationsmethoden nur eine geordnete Lage der Teilchen bewiesen ist. Dabei muß es immer offen bleiben, ob nicht die Eigenart der Entstehung das hervorgerufen hat. Ein Kristall hat die Anordnung bekanntlich aus sich selbst heraus.

Unser des öfteren zitierter Autor Steinbrinck (76a) hat über diesen Punkt sehr eingehend berichtet. Es möge dabei nur der Nachweis angeführt werden, daß die eingequollenen Flüssigkeiten in die Micellarinterstitien eingelagert werden. Damit ist diese Art Quellung als Kohäsionsmechanismus deutlich gezeigt (Katz, Quellung). Auch der Nachweis von Silberkriställchen in den Micellarinterstitien kann als Beweis herangezogen werden. Man müßte dabei allerdings eine Dehnung der Micellen unter Umständen beobachten können.

Obwohl es scheinbar überflüssig ist, auf die ältere Literatur zurückzugehen, möchte ich doch noch auf diese etwas zurückgreifen.

Einer der ältesten Forscher, welche der Zellulose eine kolloide Natur zuschrieben, ist Hofmeister (Flora 1862).

Wirklich klare Vorstellungen aber hat erst Nägeli und mit ihm Schwendener entwickelt. Wir wollen die vollkommenste Darstellung im „Mikroskop" herausnehmen: Man kann ein Haar eine Bastfaser und dergleichen nach Belieben strecken, ohne deren Farbencharakter zu ändern. (Wir möchten darin einen Beweis sehen, daß die Zellulose in Wirklichkeit eine Streckung an sich durch das

Wachsen der Zellen resp. des Gewebes erlitten hat, auf die eine weitere Streckung natürlich im gleichen Sinne wirkt.) Eine Quellung eines Membranstückes in H_2SO_4 oder Kupferoxydammon, wobei die Dicke auf das Fünffache steigt, indes die Länge und Breite nur wenig zunehmen, bewirkt keine wesentliche Veränderung der optischen Eigenschaften. (Das ist richtig, aber die Interferenzfarbe sinkt dabei ganz erheblich. Die Fasern haben in den nicht mehr gestreckten Richtungen infolge tangentialen Zuges eine Ausdehnung erlitten. Die Teilchen sind hier schon entfernt, dagegen in der stark quellenden Richtung sind die Teilchen durch die tangentiale Dehnung komprimiert. Es ist nun klar, daß beim Aufheben dieser Annäherung der Charakter noch erhalten bleibt, bis die Quellung fertig ist, dann ist die Doppelbrechung und die Annäherung beendet.)

Die Folgerung stimmt danach nicht ganz. „Daraus folgt aber, daß die optischen Eigenschaften in jenen Atomgruppen, die man als Moleküle zu bezeichnen pflegt, ihren Sitz haben, dagegen mit der Entfernung voneinander und mit Spannungen, die sich auffällig zwischen ihnen entwickeln, in keinem Zusammenhange stehen." Der Sitz der Polarisation liegt nach ihm „in den Micellen selbst".

Die Ellipsen, welche wir beobachten, sind das Ergebnis einer Resultante aus der Micellarsubstanz und den sie durchdringenden Stoffen.

„Eine weitere Eigentümlichkeit, die mit dem inneren Bau und mit der Wachstumsweise der organisierten Substanzen zusammenhängt, ist der ungleiche Wassergehalt der dichteren und weicheren Schichten und die dadurch bedingte Ungleichheit der doppelbrechenden Kraft. Querschnitt und Längsschnitt sind daher nicht zu vergleichen, um die relative Exzentrizität der wirksamen Elastizitätsachsen zu erschließen."

Nägeli-Schwendener kommen nun auf die Quellung zu sprechen: „Streckung, Biegung usw. ändern die Anordnung der kristallinen Moleküle nicht merklich, es werden somit bloß die Entfernungen der Moleküle unter sich vergrößert oder verkleinert. Andererseits ist bekannt, daß das Wasser in imbibierten Membranen mit großer Kraft zurückgehalten wird, und die mikroskopische Beobachtung lehrt, daß dasselbe durch Biegen oder Drücken des Objektes sich nicht herausdrücken läßt. Es bleibt demzufolge nichts anderes übrig als anzunehmen, daß der Wassergehalt einer Membran im gespannten Zustand derselbe sei, wie im neu-

tralen. Die Wasserteilchen werden durch die äußeren Kräfte bloß verschoben, aber nicht verdrängt. Sie bewegen sich zum Beispiel beim Biegen des Objektes von der konkaven nach der konvexen Seite hinüber, füllen aber nach wie vor die Molekularinterstitien der Substanz vollständig aus und nehmen, da die Summe ihrer Spannungen nur wenig geändert ist, auch nahezu denselben Raum ein."

Wie erklärt sich nun aber die Änderung der Doppelbrechung in der Höhe der Interferenzfarben, wenn der Sitz der Doppelbrechung in den Molekülen (Micellen) sitzt? Gibt uns nicht das Zusammenfallen der optischen Achsen mit den Quellungsachsen zu denken, daß hier noch Beziehungen bestehen? NÄGELI-SCHWENDENER glauben doch an eine kolloide Einlagerung „von Wasser oder Flüssigkeiten zwischen ihre kleinsten Teile".

Wie wenig die Vorstellungen von den heutigen abweichen, das bezeugt eine andere Stelle: „Die Atome gruppieren sich zu kleinen mikroskopisch nicht wahrnehmbaren Kristallen, die Moleküle. Diese ordnen sich nach ähnlichen Gesetzen zu größeren Massen zusammen, nur daß hierbei eine etwas größere Freiheit zur Geltung kommt, indem die Moleküle sich bald in ebene, bald in krumme Flächen ordnen. Überdies können die Moleküle, ohne ihre Anordnung zu verändern, sich so weit voneinander entfernen, daß Atome anderer Substanzen, zu denen sie Affinität haben, sich zwischen dieselben einschieben und eine förmliche Hülle um sie bilden."

„Die Gestalt der Moleküle ist polyedrisch, regelmäßig bei den Eiweißkristallen, unregelmäßig keilförmig bei den konzentrisch, krummflächigen Stärkekörnern." Wenn wir an die Stelle der Atome: die Moleküle der Zellulose usw. setzen, an Stelle der Moleküle: die Micellen und an Stelle der Molekülereihen: die Micellarreihen, dann werden unsere Ansichten denen von NÄGELI viel ähnlicher. Die Doppelbrechung ist aber, wie wir sicher gesehen haben, nicht in ihrer Hauptmenge durch die Micellen bedingt, sondern durch die Micellarreihen. Das Wesen der Zwischenräume hat NÄGELI aber hinsichtlich der Quellung richtig erkannt.

NÄGELI glaubt nun seinen Molekülreihen dieselben Eigenschaften zuteilen zu müssen, wie den Molekülen selbst.

Sehr wertvoll sind nun folgende Betrachtungen: „Eine weitere Eigentümlichkeit der organisierten Substanz besteht in dem Aufbau aus verschiedenen Stoffen. Das gegenseitige Durchdringen kann so sein, daß beide geordnet liegen, wenn beide Teile etwa gleich groß

sind, oder daß das eine geordnet lagert, das andere als Füllmittel dazwischen liegt wie der Mörtel zwischen den Steinen des Mauerwerkes." Wir werden auf diese Gedankengänge zurückkommen müssen, wenn wir vom Wachstum reden. Nägeli kommt nun nochmals auf die Quellung zu sprechen. Diese Dinge sind für uns ebenfalls wertvoll. Es gibt eine Quellung mit und eine ohne Änderung der „Molekularkonstitution". Wir sagen unter Beibehalten oder Auflösen der Micellarreihen. Letztere ist irreversibel, die andere reversibel. „Da angesäuertes oder schwach alkalisches Wasser mehr aufgenommen wird als reines Wasser, so ziehen sich solche Körper beim Auswaschen wieder zusammen (*Euphorbium*-Stärke)." Wir können hinzufügen: die Größe der Interferenz sinkt oder steigt dabei. Es liegt das an der Oberflächenspannung. Gerade der Einfluß der PH-Zahl zeigt die Wirkung einer Intermicellarsubstanz.

Dieser reversiblen Porenquellung im Sinne A. Meyers steht die irreversible Quellung gegenüber, bei der wahrscheinlich die „Moleküle aufgeteilt werden". Wir sagen: bei der mindestens die Micellarreihen zerstört werden. Die Einwirkung stärkerer Säuren oder Alkalien auf Stärke z. B. läßt diesen Stoff in der Kälte unter Umständen (Lindnersches Stärkebestimmungsverfahren mit rauchender Salzsäure, Mayerhöfersches Verfahren mit Natronlauge) so unverändert, daß er die Jodbläuung weitergibt. Es kann sich also nur um eine Auflösung der Micellarreihen, höchstens der Micellen handeln; denn die Moleküle sind ziemlich intakt geblieben. Nach neueren Ansichten müßten auch die Molekülgruppen, welche durch Nebenvalenzen zusammengehalten werden, intakt geblieben sein.

Vielleicht manche ganz wertvolle Angabe enthält das Kapitel „Menge und Verteilung der Imbibitionsflüssigkeit". Der Gehalt eines Körpers daran ergibt sich aus der Volumenänderung beim Quellen und Austrocknen. Die Verteilung richtet sich nach der Molekularkonstitution. Daher ist eine Ungleichheit in verschiedenen Richtungen möglich. Aber umgekehrt aus der verschiedenen Änderung auf den Molekularbau zu schließen, ist nicht ohne weiteres erlaubt. Die Membranen bestehen aus dichten und weniger dichten Stellen. Die Quellung ist in tangentialer Richtung gehemmt, nicht aber in radialer. (Hier könnte man hinzufügen, die Micellarreihen seien durch den tangentialen Zug genähert.) Wenn Streifung vorliegt, dann ist auch in radialer Richtung eine Hemmung vorhanden.

Der Gegensatz von dichten und weniger dichten Stellen muß Spannungen erzeugen. Daher kommen die Trockenrisse der Stärke.

Bei der Stärke ist die Wasseraufnahme in tangentialer Richtung größer als in radialer. (Hier könnte ein Zusammendrücken durch das Plastid bei der Bildung auch die Teile in tangentialer Richtung neben der radialen zusammengedrückt haben.) Die Bastfasern der Chinarinde sind sehr verwickelt. Da sie in der Peripherie mehr radial als tangential quellen, so müssen Faltungen beim Quellen in H_2SO_4 auftreten. Da die äußerste Lamelle hier besonders widerstandsfähig ist, so muß zugleich auch eine Verkleinerung des Lumens erfolgen. Wir möchten darauf hinweisen, daß hier in den sekundären Verdickungsschichten, um die es sich handelt, vornehmlich ein radialer Druck ausgeübt würde. Die Randlamelle war ja schon vorhanden, bevor die Schichten aufgelagert wurden. Wir möchten die Art der Quellung vielfach durch die Art der Entstehung durch die Druckverhältnisse während des Erstarrens der Membranen hervorgerufen halten. Auf dieses Moment sind Nägeli und Schwendener hier nicht eingegangen.

In diesem Sinne ist die „Verschiebung kleinster Teilchen in trajektorischen Kurven infolge des Wachstums" von Schwendener (78) zu behandeln. Er geht hierbei von dem Wachstum der Zellmembran und Stärkekörner aus. Das Intussuszeptionswachstum führt zu gleichartigen trajektorischen Kurven wie die Meristeme. Die Anordnung in Schichten und darauf senkrecht stehenden Reihen unterliegt dem Gesetze der rechtwinkeligen Schneidung.

Im Mikroskop finden sich dann noch einige Angaben, die wir uns zu bringen nicht versagen können: „Die Risse" (in Stärkekörnern) „geben uns einen Maßstab über die Verteilung der Ausdehnung der Spannungen. Wenn in einer Kugel oder Halbkugel Risse auftreten, welche sich nach außen und innen verlieren, so ist das ein Zeichen, daß außen tangentiale, innen radiale Dehnung vorliegt."

Streifung und Schichtung führen Nägeli-Schwendener auf verschiedenen Wassergehalt zurück. Ein Kreis kann durch verschiedene Quellung in den einzelnen Richtungen zur Ellipse werden.

Eine ganze Reihe von Arbeiten über die

kolloide Auffassung

der Zellwand und ähnlicher Kohlenhydrate hat H. Fischer (79) ausgeführt. Wenn die Untersuchungen auch nur bedingt mit den

Membranen zu tun haben, so enthalten sie eine ganze Reihe von wertvollen Hinweisen.

Fischer schildert für das Inulin den geringen osmotischen Druck und die geringe Diffusionsfähigkeit. Echte Sphärokristalle haben keinen tingierbaren Kern und können nicht quellen. Das Inulin hat das. Die Quellung beruht nicht auf einer Porosität. (Es wird hier kein scharfer Unterschied der zwei Arten der Quellung gemacht.)

Fischer wendet sich nun gegen die A. Meyersche Trichitentheorie (80). Die Stärke soll nach ihr aus Trichiten aufgebaut sein. Zwischen diesen ist Imbibitionswasser, das die Lücken erfüllt und erweitert. Es sollen nur radiale Poren vorhanden sein. Bereits Rothert (81) hat die Frage aufgestellt, wie dadurch radiale Vergrößerung denkbar sei. Diese ist vorhanden. Mit Kobaltchlorür getränkte Stärke ist blau beim Austrocknen, obwohl noch 20 % Wasser austreibbar ist. Es kann sich nicht um ein rein mechanisches Festhalten handeln. (In dieser Menge wohl nicht, aber man darf nicht vergessen, daß die Rötung und Bläuung auf einer chemischen Nebenvalenz-Reaktion beruht. Wäre es da nicht denkbar, daß dabei eine Schutzkolloidwirkung einträte? Doch würde auch das wieder die kolloide Natur der Stärke bezeugen. Zum mindesten ist eine kolloide Intermicellarsubstanz nötig.)

Die trocken spröde Stärke ist feucht elastisch und weich. Genau so steht es mit dem Inulin. Die echten Sphärokristalle, wie Calciummalophosphat, sind auch feucht spröde. Beim Lösen des Inulins scheinen Nadeln aufzutreten. Das hat seinen Grund in dem Abschmelzen der Keile an der Außenseite.

Beim Eintritt von Farbstoffen in die Inulinsphärite scheinen gewisse Verschiedenheiten der Permeabilität vorzuliegen. Nigrosin wasserlöslich, Hessisch-Purpur, Diamin-Echtrot und Karmin trocknen krustenförmig auf. Die anderen Farbstoffe färben diffus. Echte Sphärokristalle lassen sich nur in einem etwa vorhandenen Kern färben, der Kristallmantel nicht. „Die Sphärite lassen sich dagegen mit Farbstoffen durchtränken und speichern diese auf." Echte Sphärokristalle mit deutlicher Kristallstruktur lassen Farblösungen auf sich eintrocknen. Das Inulin dagegen löst die Farben in seiner Substanz auf. Fischer vergleicht das mit dem Ausäthern. Während das Inulin nicht anreichert, macht das die Stärke. Nicht oder in kurzer Zeit nicht aufgenommen werden: Kongorot, Anilinblau, Cyanin. Er zählt nun die Farbstoffe auf, die leicht eindringen,

und diejenigen, welche gespeichert werden. Da Methylenblau sehr langsam eindringt, so scheinen hier wie beim Plasma außer der Größe der Teilchen noch andere Umstände, vielleicht Löslichkeit in den Micellen, eine Rolle zu spielen. Es muß hier tatsächlich eine Lagerung in den „Kristallreihen" stattfinden, dafür spricht die unter anderen von Ambronn oft betonte dichroidische Natur der Färbungen. Wozu bekanntlich auch die Jodstärkefärbung gehört. Es scheint, als ob diese Erscheinung doch etwas gegen Fischer spräche, dem sie nicht bekannt ist.

Fischer führt nun aus, wie dieselben Farbstoffe, die in wässerigen Lösungen so gespeichert werden, daß sie nach dem Eintrocknen nicht mit Nelkenöl oder Alkohol herausgelöst werden, durch Nelkenöllösungen oder Alkohollösungen nicht in die Körner zu bringen sind. (Wenn wir das ziemlich schwere Eindringen dieser Stoffe bedenken, so wird uns das gar nicht so unverständlich. Wir bitten die Versuche mit den Spannungsverhältnissen und die Betrachtungen über die Permeabilität zu vergleichen.)

Das Jod wird, wie bekannt, von der Stärke nur bei Gegenwart von Wasser unter Bläuung aufgenommen. Jodhaltige Stärke sieht bei wenig Wasser braun aus, bei viel dagegen blau. Die wasserführende Stärke hat andere physikalische Eigenschaften als die davon freie.

Während man diesen Vorgang mit Recht nach Fischer als an die Micellen oder vielleicht Moleküle gebunden sich vorstellen kann, ist der Schluß, daß die Quellung ebenso ein molekularer oder micellarer Vorgang ist, nicht völlig richtig. Es ist sehr wohl denkbar und wohl auch richtig, daß es zweierlei Quellungen gibt: eine solche, die nur in die Interstitien geht, und eine, die im Sinne Fischers ein rein molekularer Vorgang ist, d. h. die Micellarreihen, ja selbst die Micellen verändert. Gerade die Stärkelösungen bezeugen, daß die Färbungen vielfach nicht an den Trichitenbau geknüpft sind. Es ist hier sehr interessant, daß Stärkekörner, welche stark gequollen, aber noch nicht gelöst sind, eine nicht mehr dichroidische Färbung zeigen. Hier sind aber die Micellarverbände der kolloiden Micellen nicht mehr vorhanden. Es ist also doch noch etwas optisch Richtendes in den natürlichen Körnern.

Die Angabe von Nägeli, Schwendener und Ambronn über die Lage des Elastizitätsellipsoides stimme nicht, auch hier hätten die Interferenzfarben dieselbe Lage, möchten wir hervorheben. (Das

muß eine Verschiedenheit sein, welche mit der Darstellung des Inulins zusammenhängt?)

Fischer bringt die Gedankengänge mit den erstarrenden Flüssigkeiten (Glas, Kanadabalsam). Wenn beim Erstarren ein Druck ausgeübt wird, dann kommt die Doppelbrechung. (Es wäre möglich, daß das Inulin sich zunächst schollenartig als Gel niederschlägt und daß dann erst ein weiterer Wasserentzug während des Erstarrens die Doppelbrechung erzeugt.) Er bringt dann die uns bekannten Schleimballen von Orchideen (*Xylobium squalens, Lycaste gigantea*). Es kann das Aufhören der Doppelbrechung beim Quellen nur leicht und zwanglos durch die Schrumpfungsspannung erklärt werden. In wasserfreien Medien ist die Anordnung unregelmäßig, bei Wasserzutritt ordnet sie sich zunächst, um dann zu verschwinden. Das müßte sehr verwickelte Annahmen nötig machen, wenn man an die Kristallnatur glauben würde.

Bei seinen Versuchen mit Inulin in Gummilösungen gelang ihm unter anderen die Beobachtung der Entstehung der Inulinsphärite. Es entstehen Stäbchen und Häkchen. Jedes wird durch Substanzanlagerung zum Sphärit. Diese wachsen heran und bekommen Spalten und Doppelbrechung, Zonen entstehen von der Oberfläche entfernt. Die Hauptursache ist die Ausscheidung von Wasser.

Das Wasser kann durch „Luft" ersetzt werden. Daß die „Luft" auch ein Vakuum oder dampfgesättigter Raum sein kann, könnte vielleicht unserer Meinung nach daraus hervorgehen, daß beim Quellen keine Luft entweicht. Die Zonen der Inulinsphärite sind unregelmäßig. (Könnte es sich hier nicht um eine Art von Liesegangschen Ringen handeln?)

Die Ähnlichkeit mit der Stärke ist da, diese entsteht im Innern einer zähflüssigen Eiweißlösung, das Inulin in einer Gummilösung. Auch bei der Stärke soll die Schichtung durch Wasserabgabe, nicht durch Intussuszeption erklärt werden. (Doch wäre es unserer Ansicht nach auch denkbar, daß in der Stärke genau so wie beim Inulin nicht dieses selbst als Gel ausgeschieden wird, sondern daß zunächst eine Vorstufe gebildet würde, welche sich dann erst zu der eigentlichen Stärke bzw. Inulin kondensierte. Das würde eine Art von Intussuszeption von selber ergeben, weil in den dichteren Körper nun das neue Gel eindringen würde, welches dann im Innern wieder sich umwandelnd die Liesegangschen Ringe erzeugen würde. Eine Entstehung im zähflüssigen Sol könnte die Ein-

dringungsgeschwindigkeit verzögern und damit die Ringe begünstigen.)

Eine Versilberung erzeugt wie bei der Stärke auch beim Inulin Ringe. Man kann das selbst in der Korrosionsfigur ausgekeimter Gerstenkörner erhalten. Das ist fraglos ein gewichtiger Grund für die Kolloidnatur von Stärke und Inulin.

Fischer konnte in Stärke mit Pikrinsäure radial gestellte Nadeln erzeugen, nachdem er sie vorher mit verschiedenen Farbstoffen getränkt hatte. Es ist das ein Zeichen dafür, daß die Radialstreifung vorgebildet war

Beim Trocknen der Stärke schwinden zunächst die Zonen und dann kommen Sprünge. Wir möchten das mit den Micellarinterstitien erklären. Diese sind in den einen Zonen weniger umfangreich. Die Annäherung in Nadeln dürfte wohl ein Druck von außen hervorgebracht haben. Wir hätten dann ein Kolloid, das durch die Eigenart seiner Entstehung eine Anordnung zu nadelartigen Micellarreihen (Micellite) aufweist, welche es Kristalleigenschaften annähert. Wir möchten also Fischer in seinen Kolloidbetrachtungen völlig recht geben, aber gleichzeitig die Gedankengänge von Nägeli nicht völlig aufgeben. Nur ist der Teil der Ansichten des letzteren, der die Kristallnatur der Micellen behauptet, nur bedingt richtig. Bei einem Kristall erfolgt die gerichtete Annäherung der Teilchen aus sich selbst heraus durch die Eigentümlichkeit der Moleküle nach Gittervalenzen usw. Hier ist die ordnende Kraft von außen hereingebracht.

Fischer hat noch eine ganze Reihe von Arbeiten zu diesem Thema geschrieben, sie bringen an sich wenig Neues. Es handelte sich auch für ihn mehr sich „durchzusetzen". In einer seiner späteren Arbeiten zeigt er, daß durch langes Liegen auch Kongorot eindringt. Es ist nach ihm schwer löslich und vielleicht auch befähigt, nur langsam in Stärke einzudringen.

Von dem Gedanken ausgehend, daß ein gefärbtes Korn gerade so schnell quillt wie ein ungefärbtes, lehnt er die Nägelischen Gedanken der Porenfüllung ab. Es ist eben eine Löslichkeitsfrage. Es stecken sicher richtige Gedanken in den Ansichten Fischers. Auf jeden Fall deuten sie sowohl auf eine kolloide Natur der „Micellite" wie der Intermicellarsubstanz.

Ich möchte nun noch die Ansichten von A. Meyer vorbringen, da diese wenigstens in der späteren Form viel gemeinsame Züge mit unserer Ansicht haben. Ich verweise da besonders auf die

spätere Fassung, welche er in den Anmerkungen zu seinem „Praktikum" gegeben hat, die mehr enthalten, als man eigentlich in einem Praktikum sucht (80).

„Die Stärkekörner besitzen alle Eigenschaften von Sphärokristallen der Kohlenhydrate und sind als Sphärokristalle der Amylose aufzufassen. Eine Substanz, welche in zwei Formen auftritt, der in kochendem Wasser unlöslichen sich mit Jod nur rötenden α-Amylose und der leichter löslichen und angreifbaren mit Jod sich bläuenden β-Amylose. Der Unterschied beider soll in dem verschiedenen Kristallwassergehalt oder an Polymerie liegen, insofern als die α-Amylose entweder in wasserfreien Kristallen vorkommt oder ein Polymer der β-Amylose ist."

Sphärokristalle sind nichts weiter als kugelige Kristallgruppen mit zentralem Stützpunkt, deren Kriställchen in typischen Fällen fein nadelförmig (trichitisch) ausgebildet sind. Sie sind aus zu Büscheln vereinigten Trichiten aufgebaut und sehr häufig konzentrisch geschichtet. Die Schichten können sich durch verschiedene Dicke, verschiedene Länge, dickere und lockere Anordnung und durch reichere oder weniger reiche Verzweigung (siehe die „Kristalle" der Zellulose dendritischer Gestalt!) der Büschel der sie zusammensetzenden Trichite unterscheiden. Die Stärke verhält sich wie ein Sphärokristall, dessen Trichite dem monoklinen System angehören, so daß die Längsachse mit der Symmetrieebene dieses Systems zusammenfällt und dieses radial gestellt ist.

„Die Stärkekörner sind Sphärokristalle, die aus Trichiten eines Kolloides bestehen" (hier liegt ein völliger Widerspruch!), „die meist dünner als 0,2 μ und deshalb meist nicht direkt sichtbar sind." Sie sind deshalb porös und enthalten in den schwächer lichtbrechenden Schichten mehr Hohlräume als in den stärker brechenden. Sie können bis 50% Glycerin oder Wasser in die Hohlräume aufnehmen. Beim Eintrocknen schrumpfen sie und schwellen beim Befeuchten wieder an. Diese Quellung ist die Porenquellung. Die leichte Trennbarkeit der Körper liegt in der Richtung der Längsachse der Trichite. Optisch verhält sie sich wie ein Sphärokristall aus radialgestellten Trichiten, welche gerade auslöschen und deren kleinere optische Elastizitätsachse in die Längsrichtung fällt."

„Die zur Kleisterbildung führende Quellung, die Lösungsquellung, kommt durch Umwandlung der Trichite zu zähen Tröpfchen zustande, die miteinander verkleben infolge der Quellung der einzelnen Trichiten. Die Kristalle werden zu Tröpfchen kolloidaler Lösung." (Es hätte sich also ein Wechsel des Zustandes

vollzogen. Doch ist das wirklich nötig? Könnte nicht die Anordnung von Gel-Komplexen in geordnet gelagerten Reihen, in Micelliten, die Kristallnatur vortäuschen?)

„Die Stärkekörner des Mais werden in heißem Wasser zu Blasen, deren Wand im Anfang noch deutliche Schichtung und Struktur zeigt. Diese Blasen bestehen, wenn alle Trichite verquollen sind, aus äußerst kleinen mehr oder minder zusammenfließenden Tröpfchen, sind also anfangs auch porös und strukturiert. Durch Schütteln verteilt man die Tröpfchen in Wasser zu einer Suspension ultramikroskopischer Tröpfchen in Wasser, einer kolloiden Emulsion."

Künstliche Stärkekörner waren nicht zu erzeugen. Die vermutliche Stärke künstlicher Provenienz macht nicht den Eindruck von Sphäriten, sondern von verklebten, frei schwebenden Tropfen. Eine ganz schwache Doppelbrechung war zu sehen. Beim Kochen verquellen sie nicht auf dem Objektträger, sie werden dabei weicher, ohne sich zu lösen. Ebenso wie A. Meyer glaubt auch Czapek nicht an die künstlichen Stärkekörner.

Die Wisselinghsche Zusammenstellung

In der neueren Zusammenstellung der Ansichten über den Zellulosebau von van Wisselingh (82) findet sich die Fischersche Denkrichtung nicht. Es sollen hier aber nach Möglichkeit die wesentlich neuen Gedanken anderer Forscher wiedergegeben werden. Correns (92) hat sich vielfach bemüht, die Nägelischen Gedankengänge zu stützen auf Grund der Möglichkeit, die Zellulosefasern mit Hilfe von Schultzeschem Macerationsgemisch in einzelne Teile durch Druck zu zerlegen. Die herausgelöste Substanz soll außer einem größeren Wassergehalt sich nur so unterscheiden, daß sie „eine andere physikalische Modifikation sei". Das sagt unserer Ansicht nach bei Kolloiden gar nichts aus. Die helleren Stellen sollen einer Infiltration mit einer unbekannten Substanz ihre größere Lichtbrechung verdanken. Correns hat dann sehr deutlich die Längsfäden bei der Lösung in Schwefelsäure gezeigt.

Schon Strasburger hat den Schichtenaufbau an feinen Mikrotomschnitten von 5 μ Dicke gezeigt. Besonders durch mannigfaltige Quellungsmittel ist das deutlich zu sehen. Die Membranen bestehen aus feinen Lamellen. Daneben gibt es aber, wie besonders Correns gezeigt hat, noch spiralige Streifung und Querlamellierung. (Wir gehen hier auf das Original zurück.) Diese Differenzierungen gehen auf zwei Momente zurück: auf einen verschiedenen Wassergehalt

oder verschiedene chemische Zusammensetzung. Diese beiden Momente können sich kombinieren, wir würden sagen, auf eine verschieden dichte Lagerung der Micellen und der dadurch verschiedenen Fähigkeit, das Wasser in die Interstitien auf dem Wege der Kohäsionsmechanismen einzusaugen, oder auf eine ungleiche Verteilung der Interstitiensubstanz oder gar auf die chemische Differenz der Micellen oder der Imprägnationssubstanz.

Membrandifferenzierungen, die allein durch den Wassergehalt, also die Dichte der Micellen bedingt sind, können durch Austrocknen bei 60—100° zum Schwinden gebracht werden. Wasserentziehende Flüssigkeiten wie Alcohol abs. führen nicht völlig zum Ziele. Es kann dies daher kommen, daß er vielleicht selbst eindringt. Das Aufsaugen von Silber- und Eisensalzen und deren Fixierung durch NaCl oder das Berlinerblau und eventuelles Belichten zeigt diese größere Aufnahme der Hohlräume. Ob bei diesen Versuchen nicht auch eine größere Absorption mitspricht, muß doch noch fraglich sein.

Chemische Unterschiede bleiben nach dem Eintrocknen bestehen. Wir können hier leider nicht auf alle Einzelheiten der sehr interessanten Arbeit eingehen, möchten aber auch hier auf Tunmann verweisen.

Wir möchten die Wiesnersche Ansicht noch anführen, die nur scheinbar so unüberbrückbar von den anderen verschieden ist. Die Membran besteht nach ihm aus kleinen Hautkörperchen (Dermatosomen); diese vereinigen sich zu Fibrillen oder zu Schichten. Man hat immer gegen Wiesner angekämpft, um diese Dermatosomen als Körper zu bezeichnen, welche ein Kunstprodukt sind. Das Bindemittel zwischen den Dermatosomen und ihren Reihen sollen Eiweißkörper oder deren Abkömmlinge sein. Über die letzte Ansicht kann man streiten. Es ist ungeheuer schwer nachzuweisen, daß diese Substanzen nicht den Plasmodesmen entstammen, welche ja doch jede Wand durchsetzen. Nehmen wir statt Eiweiß ein bindendes Kolloid, so haben wir fast unsere Ansicht.

Wisselingh bringt nun seine eigene Ansicht. Die Zahl der Schichten in einer Membran ist viel größer, als man meist gemeinhin annimmt. Die einzelnen Schichten kann man aber nicht ausschließlich auf einen verschiedenen Wassergehalt zurückführen. Er lehnt mit Correns (und wohl mit Recht) das Eiweißbindemittel ab. Die Verschiedenheit der Membran ist nach ihm eine chemische Verschiedenheit. Die chemischen Unterschiede in den einzelnen

Lamellen bedingen auch zugleich physikalische und damit die Wasserzuführung.

Wir stimmen ihm darin völlig bei, nur möchten wir vornehmlich betonen, daß gerade die chemische Verschiedenheit ungeheuer schwer feststellbar ist. Es kann hier vielfach nur eine verschiedene Kolloidgröße usw. vorliegen, die man sehr schwer als rein chemisch nachweisen kann. Da wir einen allmählichen Aufbau der Zellulose innerhalb der Lamellen in chemischer wie in kolloider Hinsicht annehmen, so ist es uns sehr sympathisch, daß in der einen Lamelle dieser Aufbau von der anderen different ausgefallen ist. Das eine Mal ist er völlig zu Ende geführt, das andere Mal nicht.

Van Wisselingh hat die Zellwände mit einer Glycerinmethode und mit Kupferoxydammon ausgezogen und dabei tatsächlich verschiedene Stoffe und verschiedene Stufen herausgelöst. Ich glaube, daß van Wisselingh hierin unbedingt recht hat. Dadurch werden unsere Ansichten zwar etwas komplizierter, aber sie ändern nicht allzu viel an den Vorstellungen vor physikalischem Bau. Es ist sehr wohl möglich, daß die Micellreihen ein kolloidale Zwischensubstanz haben.

Bedenken wir nämlich die Vorstellungen über die Gele, so kommen wir immer wieder zu den Vorstellungen von Bütschli und erhalten eine Art Schaumstruktur und damit ist die Kohäsion der Micellar-Interstitien ebenfalls ermöglicht.

Zusammenfassung

Unsere Gedanken haben sich nun etwas mehr verdichtet. Die Zellulose, Stärke usw. besteht aus stäbchenförmigen „Micelliten". Diese haben selber nicht sicher Kristallnatur, sondern können Gelkongregationen durch teilweise Annäherung der entstehenden Stoffe sein. Zwischen diesen befindet sich eine Interstitiensubstanz von lyophilem Gel-Charakter. Dadurch ist eine zweifache Art der Quellung möglich: eine Porenquellung und eine Micellitquellung. Bei der ersten werden die Micellite durch lyophile Quellung der Interstitiensubstanz auseinander getrieben bzw. die im trockenen oder nahezu trockenen Zustande einander genäherten Micellite haben das Bestreben, sich zu entfernen. Ein reiner Kohäsionsvorgang kann die Porenquellung nicht sein, da nicht alle Flüssigkeiten gleiche Eintrittsmöglichkeit haben. Es entscheidet nicht nur die Viskosität, sondern auch die Lösungsfähigkeit der Interstitiensubstanz spricht mit.

Die Lösungsquellung zerstört die Micellite. Es liegt also reine Quellung vor. Es umhüllt nicht mehr die Substanz der Micellite die Wasserteilchen, sondern das Wasser die Polyone oder Monone der Micellitsubstanz. Die Doppelbrechung ist eine reine Stäbchendoppelbrechung. Accesorische Dehnungs-Doppelbrechung kommt oft vor. Die völlige Unmöglichkeit, die Stäbchenbrechung durch Imbibition zu beseitigen, liegt in der Schwierigkeit, die gleichen Brechungsindices für Interstitienstoff und Micellite zu bringen.

Die Gedankengänge der einzelnen Forscher lassen sich sehr gut miteinander in diesem Bilde vereinigen, wenn man jedes Extrem vermeidet.

Entstehung der Membranen

Es erhebt sich nunmehr die Frage, wie kann die Stäbchennatur der Zellulose und der meisten pflanzlichen Membranen entstanden sein, wenn sie nicht eine Eigenschaft der Zellulose resp. der anderen Stoffe an sich zu sein braucht. Wenn wir heute auch nicht mehr auf den einseitigen Standpunkt uns stellen können, daß wir alles Wachsen der Membran selbst auf Intussuszeption zurückführen, so können wir das wohl ebensowenig auf reine Apposition. Meine eigenen Vorstellungen habe ich öfters entwickelt, so daß ich nur kurz darauf eingehen möchte. Ich unterscheide dreierlei Wachstumsarten.

1. *Das Ergußwachsen:* Es wird bei ihm eine Vorstufe von Kohlenhydraten usw. durch die bereits fertige Membran ergossen und außerhalb der anderen Membranen werden die Fermente aktiviert. Dieses Wachsen kann nur zum Ausfüllen von Hohlräumen oder Auflagerung von Lamellen dienen.

2. *Das Imprägnationswachstum:* Es werden Stoffe in die bereits vorhandene Membran zum Teil durch besondere Poren ergossen. Da sie zunächst als eine wanderfähige Vorstufe aus dem Protoplasten abgeschieden werden, so können sie die Wände in den Micellarinterstitien ausfüllen. Hier verdichten sie sich und können dadurch die Micellarinterstitien spannen, wodurch eine Änderung des optischen Charakters bedingt sein kann. Auf das Wachsen durch Porenerguß wollen wir noch zurückkommen.

3. *Das intussuszeptionale Appositionswachstum:* Aus dem Protoplasten werden die Vorstufen der Membranstoffe ergossen. Diese verdichten sich außerhalb desselben. Sie bilden allmählich steigende Kondensationen. Dabei werden dann Hohlräume geschaffen, in welche immer neue Vorstufen nachgefüllt werden.

Diese verdichten sich wieder. Die Folge dieses Prozesses der Intussuszeption ist eine Verstopfung der feinsten Interstitien in der Nähe des Protoplasten. Es entstehen durch die Kondensationen Spannungen innerhalb der Membranen, welche zur Doppelbrechung an sich führen. Die dichtere Lagerung der Vorstufen wird eine Anordnung der Kondensationsherde in der Richtung des Lamellenlaufes mit sich bringen, sofern nicht Zugspannungen oder lokale Verschiedenheiten des Ergusses von Fermenten die Lage der Herde beeinflussen.

Wenn die Substanzen nicht völlig gleichartig sind, z. B. Zuckerkarbonsäuren mit ergossen werden, so müssen sich verschiedene Kondensationsherde bilden. Auch das führt zu einer Differenziation in Micellite und Interstitiensubstanz. Also etwa reine Zellulosemicellite würden mit einem Pektin-„Magma" abwechseln. Es kann eine solche Verschiedenheit selbst bei gleichem Ausgangsmaterial dadurch eintreten, daß die kleinen Baustücke durch Kondensationsherde aufgebraucht werden. Diese Betrachtungen führen zu einem Stäbchenaufbau der Membran.

In größerer Nähe des Protoplasten müssen die niederen Bausteine in größerer Menge vorhanden sein. Hier müssen die Fermente, welche die Kondensationen hervorrufen, dichter lagern als weiter entfernt. Wenn eine nur einigermaßen größere Dicke der Membran erscheint und das Wachsen nicht durch Dehnung gestört ist, müssen sich Lamellen ergeben. In der dem Protoplasten näheren Zone sind die Kondensationsherde dichter gelagert. Die Rohstoffe können hier sich zu höheren Komplexen aufbauen. Die Micellite sind dichter gelagert.

Die Membranen werden niemals einheitlich sein können. Es wird sich immer nach einigem Wachsen eine für die Vorstufen undurchlässige Zone ausbilden, welche in der Nähe des Protoplasten liegt. Die ferneren Anteile sind weniger dicht, wohl auch nicht so weit in der Kondensation fortgeschritten. Es entsteht eine Lamelle. Die ursprüngliche Membran ist undurchlässig geworden, es wird sich der Prozeß von neuem wiederholen. So wird Lamelle auf Lamelle gelagert.

Bei Verholzungen kann es so weit kommen, daß dieses Verstopfen, dieses Entstehen Liesegangscher Ringe nicht so lange wartet, bis die ganze Lamelle verholzt ist. Es entstehen dann die sonderbaren Bastfasern, z. B. wie im Cortex Cascarillae mit ihrem Wechsel von Holz und reinen Zelluloselamellen. Wird in irgend-

eine fertige Zelluloselamelle ein Stoff eingelagert, sei es, daß er nur imprägniert, sei es, daß er chemisch an die Zellulose sich anlagert als Ester, so muß eine Verstärkung der Doppelbrechung erfolgen. Wenn der Körper selber anisotrop ist, so muß er sich ändern und kann selbst den Charakter wechseln lassen. Ist der Körper schmelzbar, wie z. B. das Suberin, so muß diese Doppelbrechung beim Schmelzen verschwinden, um beim Erstarren wiederzukommen. War die Dehnung mit beteiligt, so muß die Doppelbrechung nachträglich nicht mehr so hoch sein. Wir haben einen solchen Fall bei *Viscum* kennen gelernt.

Diese Intussuszeption und damit auch die Imprägnation ist unserer Ansicht nach die Hauptursache der Doppelbrechung der Membran.

Erfolgt das Wachstum unter Membrandehnung, so werden die Micellarinterstitien auseinander gezogen. Die Intussuszeption muß auch hier gerichtete Teile erzeugen. Das Wachsen kann auch in der Membran durch einen lokalen Erguß erfolgen, dann bekommen wir Schachtelwuchs. (Vgl. Steinecke in Mez, Archiv XIII, 1926.) Wir verweisen hier auf unsere Amyloidarbeit.

Ich möchte hier eine Reihe von weiteren Beobachtungen und Erfahrungen anfügen, die seit meiner letzten Publikation über das Wachstum der Membran gemacht wurden.

Über den Lamellenaufbau der Membran als eine Folge der Liesegangschen Ringe und Intussuszeption

Daß die Membran in Wirklichkeit nicht in allen ihren Teilen gleichmäßig ist, sondern auch bei Membranen, denen man das auf den ersten Blick nicht ansehen würde, geschichtet ist, das ist von Wisselingh eingehend behandelt worden.

Dafür aber, daß die Membranen verschiedene Dichte besitzen, ist die Beobachtung der Endodermis von *Iris*-Arten im Polarisationsmikroskop sehr wertvoll. Ich arbeitete vornehmlich mit *Iris gigantea*.

Untersucht man ganz junge Stadien, so ist die Endodermis auf dem Zustand des Casparyschen Streifens. Sehr bald wird eine Suberinlamelle aufgelagert, wie das ja durch die Arbeiten der Marburger Schule des weitesten und breitesten gezeigt wurde. Die Interkutis ist hier mehrschichtig. Es ist kennzeichnend, daß die Radialwände zuerst verkorken. Das geschieht zu einer Zeit, wo die Wurzelhaare noch absorbieren.

Sehr bald erfolgt die Anlage der Tertiärlamellen. Diese sind durch einen Blauschimmer bei der Behanlung mit Jod-Jodkali ausgezeichnet. Es ist besonders hervorzuheben, daß in der Amyloidfärbung kein Unterschied besteht, sondern daß scheinbar mehrere Schichten gleichzeitig wachsen. Deutlich ist nur zu erkennen, daß die späteren, dichteren Schichten auch eine tiefere Farbe annehmen. Die höchsten Farben mit der Jodreaktion waren ein schmutziges Blau. Offenbar erfolgt hier eine gleichzeitige Verholzung, die das Amyloid nicht rein hervortreten läßt. Solche schmutzigen Töne aus der Kombination von gelb und braun mit blau habe ich oft bei sich entwickelnden verholzten Membranen gesehen. In älteren Stadien beobachtet man eine Beschränkung auf mehrere Innenlamellen. In ganz glücklichen Fällen sieht man die Töne in der innersten allein. Doch muß man dabei sehr vorsichtig sein, weil durch die Dispersion an der Membran gern solche Färbungen vorgetäuscht werden. Apochromate und eine gut geregelte Beleuchtung sind unbedingte Voraussetzung für ein annähernd brauchbares Resultat. Ich möchte hervorheben, daß es mir an günstigen Stellen gelang, die Innenmembranen durch kochendes Glycerin stark anzugreifen. Dies Ergebnis ergänzt die leichte Quellungsfähigkeit derselben Membran, welche Wisselingh beobachtet hat.

Geht man mit dem Polarisationsmikroskop an die Frage heran, so kann man an Querschnitten zunächst konstatieren, daß die Membranen doppelt brechen.

Aber das ist nicht gleichmäßig. So deutlich wie selten läßt sich hier die Differenz in der Dichte der einzelnen Schichten erkennen. Die dichten Schichten brechen viel stärker als die dünnen zwischen ihnen. Es ist gleichgültig, ob man in Wasser oder Glycerin untersucht. An günstigen Stellen, aber durchaus nicht immer, sieht man die geringere Brechung der innersten „dichten" Lamelle.

Es ist nötig, etwas bei der Betrachtung der Längsschnitte zu verweilen. Wisselingh (l. c. 157) hat auf der Radialansicht eine Streifung zufolge Wellung der Membran beobachtet und auch abgebildet. Das Betrachten der Zellen in Tangentialansicht, den Wisselingh gut abbildet, klärt uns über das Fehlen einer richtigen Streifung gut auf. Besonders die Betrachtung mit dem Polarisationsmikroskop und Gipsblättchen rotviolett I. Ordnung liefert ganz reizvolle Bilder.

Die Wurzeln der Iridaceen erleiden bekanntlich eine Kontraktion (von allerdings nicht sehr großem Ausschlage). Es ist das

Verdienst von Rimpach, diese Dinge hinsichtlich der Endodermis weitgehend geklärt zu haben. Als Folge dieser Verkürzung wird die Endodermis, die in diesem Falle auf dem sekundären Zustande angelangt, also mit einer Suberinlamelle versehen ist, fein gewellt. Werden nun auf diese gewellte Schicht die Tertiärlamellen aufgelagert, so kann dies nicht in ebenen Schichten erfolgen, sondern die Lamellen sind anfangs mehr, später weniger gewellt. Dadurch ergibt sich eine wechselnde Lagerung der Schichten in der Radialansicht, die eine Querstreifung vortäuscht, wie sie ja auch Wisselingh gedeutet hat.

Hat uns diese Betrachtung die wechselnde Dichte der Membran als Folge der Entstehung durch Liesegangsche Ringe wahrscheinlich gemacht, so wird uns die Beobachtung der

Spitze eines Wurzelhaares

das zur Gewißheit machen.

Ich fand in den Wurzelhaaren von *Todea rivularis* und anderer Farne ein vorzüglich geeignetes Objekt. Betrachtet man ein solches Haar, nachdem man genügend vorbehandelt hat, um die Farbstoffimprägnation zu beseitigen, im polarisierten Licht, so fällt sofort der Mangel einer Doppelbrechung der Spitze eines energisch wachsenden Haares mit Amyloidkappe auf. Auf diese Erscheinung will ich nicht näher eingehen, da sie oft beschrieben ist. Nur die alleräußerste Schicht nimmt eine Interferenzfarbe von niederem Grad an. Es ist die gleiche Schicht, welche auch mit Chlorzinkjod gefärbt ist und somit bereits aus „Zellulose" besteht. Ich verweise auf die beigegebene Abb. 21. Die ganzen inneren Schichten der wie angeschwollenen Spitze lassen das Licht unverändert. Die Anschwellung ist meiner Ansicht nach zumeist ein Kunstprodukt, dadurch hervorgerufen, daß das ausgedehnte Haar hier beim Abtöten des Protoplasten durch die Elastizität der äußeren Zelluloseschicht zusammenschnurrt. Das faltige Aussehen der Innenlage ist ein deutlicher Beweis für die dauernde Überdehnbarkeit der inneren Amyloidschichten.

Betrachtet man nun ein ungefärbtes Präparat, so sieht man in dem Haare bei sehr starker Vergrößerung und gut geregelter Lichtquelle, daß auf die dichtere äußere Zelluloseschicht noch eine das Licht mehr brechende dünne Zwischenschicht folgt. Die Bläuung der lichtbrechenden ist undeutlich; nun kommt wieder eine himmelblaue Schicht. Die nächste ist wieder dunkel und breit, nun kommt eine breite heller blaue, dann wieder eine dünnere dunkle.

Endlich gelang mir die Beobachtung eines verhältnismäßig jungen Haares, das sich nicht kontrahiert hatte und daher die Schichten in der Lage brachte, die annähernd der natürlichen entsprach. An der Spitze (Abb. 21 d) war zu innerst eine blaue Zone, dann kam eine breite hellblaue. Nun kam die stark amyloidische Zone. Darauf folgte nur eine hellblaue mit der Zelluloselamelle außen. Es war nun sehr deutlich zu sehen, wie die tiefblaue Zone nach hinten und innen bog und dadurch die innere hellblaue Zone verschmälert wurde. Die innerste blaue Lamelle verschwand. Nach der Ausmündung der dunklen Lamelle im Lumen kam abermals eine hellblaue Schicht. Außerhalb setzte zugleich eine neue dunkelblaue Zone ein, die blind zwischen einer dickeren Zellulose-Lamelle und einer sich nach hinten verlierenden hellblauen Lamelle endete. Diese Bilder zeigen deutlich das Wachsen der Membranen in einer pulsierenden Weise. Ich bitte auch Küster (84) zu vergleichen.

Damit ist die Brücke zu einer Reihe von Untersuchungen geschlagen, welche ich bisher nicht mit meinem Amyloid in Zusammenhang bringen konnte. Ich will diese Arbeiten in der Deutung wiedergeben, die man ihnen zumißt, und hierin Jost (3) II, Seite 8 folgen:

„Aber nicht nur beim Interkularwachstum, sondern auch beim Spitzenwachstum hat man im Prinzip ähnliche Dinge festgestellt" (er redete von dem Schachtelwachstum der Oedogonien usw.). „So wurde am Sproßscheitel der Floridee *Bornetia secundiflora* der eigenartige Schichtenverlauf beobachtet, der in Abb. 6 dargestellt ist." (Ich habe das Bild des Vergleichs wegen [Abb. 21 e] abgezeichnet.) „An der wachsenden Spitze werden hier Lamellen von geringer Dicke abgelagert, diese wachsen dann in die Fläche und zersprengen ältere Lamellen, die sich dementsprechend in einiger Entfernung von der Spitze auskeilen. Es gelang dann Noll (90) bei *Derbesia*, *Caulerpa* und anderen Meeresalgen, die Zellwände durch Einlagerung von Berlinerblau zu färben und sie so von dem hinzukommenden Zuwachs zu unterscheiden. Bei diesen Versuchen konnte mit Sicherheit festgestellt werden, daß an der wachsenden Spitze Anlagerung neuer Lamellen, sodann Flächenwachstum dieser unter Zersprengung älterer Lamellen stattfindet."

Noll hat seine Meeresalgen einige Sekunden in eine Mischung von Seewasser und Süßwasser 1:2 getan. Durch Zugabe von K_4FeCN_6 brachte er das spez. Gewicht auf das des Seewassers (1,026). Nach dem Abspülen in reinem Seewasser gibt er sie in ein Seewasser-Süßwassergemenge 2:1, das mit einigen Tropfen Liq.

Ferri sesquichlorati versetzt ist. Nach 2 Sekunden sind alle Membranen mit Berlinerblau imprägniert. Will man tiefere Töne, so macht man es öfters. Die während des Wachstums eintretende „Alkaliausscheidung" läßt die Färbung allmählich schwinden. Da jedoch das Eisen gespeichert bleibt, ruft Eintauchen in eine angesäuerte gelbe Blutlaugensalzlösung die Färbung wieder hervor. Die neu gebildeten Membranen sind farblos, daneben nehmen die alten durch Intussuszeption eine hellere Färbung an.

Wir kehren nach diesem Zurückgehen auf das Original und die Darstellung bei TUNMANN (71) wieder zu JOST zurück.

„Im Anschluß an NOLL zeigte dann ZACHARIAS (91) für Wurzelhaare von *Chara,* REINHARDT für solche bei höheren Pflanzen, daß durch einen künstlich hervorgerufenen Wachstumsstillstand die Anlagerung einer distinkten Verdickungsschicht an der Spitze herbeigeführt werden kann; mit dem Wiederbeginn des Wachstums werden dann die alten wachstumsunfähigen Membranteile durch die wachstumsfähigen jüngeren gesprengt. Solange diese Organe ohne Störung wachsen, konnte bisher von Schichtenlagerung nichts beobachtet werden: es kann also sein, daß in NOLLS Versuchen erst durch die Einlagerung des Berlinerblau die beobachtete Wachstumsweise der Zellhaut bedingt war."

Wir können diesen Einwand damit als erledigt betrachten. Aber auch das Schichtenwachstum ist nicht genau so, wie man es sich vorgestellt hat. Die Schichtung ist die Folge der Erzeugung von neuen Membranteilen innerhalb einer bereits etwas weiter vorgeschrittenen Lamelle. Die Intussuszeption bedingt die Schichtung durch LIESEGANGsche Ringe ebenso, wie durch Stäbchenbau die Doppelbrechung.

Aus der ZACHARIASschen Arbeit möchten wir das Verstopfen der Poren der Membranen von Wurzelhaaren von *Lepidium* und der Rhizoide von *Chara foetida* durch das hochkolloidale Kongorot hervorheben. Eine 30 Minuten lange Einwirkung von 0,001 % Kongorot zu einer sterilisierten Rohrzuckerlösung von 16—20 % störte die Lebenstätigkeit wenig. Das Flächenwachstum kommt zum Stillstand. Dagegen wird das Dickenwachstum vermehrt.

Wir wollen nun noch etwas weiter gehen und die Gedankengänge von JOST verfolgen. „Angenommen, das Spitzenwachstum vollziehe sich allgemein unter Anlagerung von Lamellen, Wachstum dieser und Sprengung älterer Lamellen, so wäre damit zweifellos erwiesen, daß die einzelnen Lamellen zur Zeit, wo sie zerrissen werden, kein Flächenwachstum mehr aufweisen oder

wenigstens nicht mit der gleichen Intensität wachsen wie junge Lamellen." Das Zerreißen ist nur scheinbar. Die Bildungsweise erzeugt die Lamellen, die Außenseite wird mehr gedehnt, aber sie geht beim Zerdehnen in die anderen Schichten über. Daß wirklich eine Dehnung stattgefunden hat, das beweisen die Kappen, welche nur deutlich an abgestorbenen Wurzelhaaren zu sehen sind. Sie sind eine Folge des Kollabierens der Protoplasten. Im übrigen möchte ich auf die „Schachtelmembranen" Steineckes (87) bei *Zygnemataceae* hinweisen, ein Zeichen für die Liesegangschen Ringe auch bei anderen Objekten.

„Die alten Lamellen werden also zweifellos passiv gedehnt: ob aber auch das Wachstum der jungen Lamellen passiv ist, läßt sich aus dem Versuch (von Noll) durchaus nicht entnehmen." Das Zusammenschnurren und das Faltenlegen bezeugt eine passive Dehnung durch den Zellinhalt. „Sollte es sich jedoch in diesen und ähnlichen Fällen wirklich um passive Dehnung auch der jugendlichen Membranen handeln, so wird man natürlich in dem osmotischen Druck das wirksame Agens erblicken dürfen. Da ist es nun aber von großem Interesse festzustellen, daß dieser Druck, obwohl er zu einer oft recht beträchtlichen Dehnung der Zellhaut führt, für sich allein niemals ausreichen kann, um die Membran plastisch zu dehnen; denn es ist erwiesen, das selbst ein wesentlich höherer Druck noch nicht imstande ist, die Zellmembran über ihre Elastizitätsgrenze hinaus zu verlängern."

„Es wird vielfach angenommen, daß das Protoplasma die elastischen Eigenschaften der Membran beeinflußt, doch fehlt es noch gänzlich an Anhaltspunkten, in welcher Weise das geschieht."

Ich möchte bemerken, daß ich bereits 1919 meine ersten Arbeiten über das Amyloid veröffentlichte. Es war dies vier Jahre vor Herausgabe der Physiologie. Durch diese Arbeiten dürften wohl die letzten Gedankengänge ihre Bestätigung durch die anderen mechanischen Eigenschaften der jugendlichen Membranen erlangt haben.

Die Anordnung der Micellen und die Art der Entstehung

Wenn wir die Arbeiten über die Lage der Micellen oder sagen wir Micellite durchlesen, finden wir immer die Frage offen: Warum liegen diese nun gerade so? Die Antwort hierauf kann meiner Ansicht nach nur die Entstehungsgeschichte geben. Ich kann hier nur einige Beispiele anführen und bin weit davon entfernt, irgend etwas Abschließendes zu bringen.

Zunächst möchte ich aus der Arbeit von Frey die „wahrscheinliche Anordnung der Micellen in der Spaltöffnung der Gramineen" wiedergeben (Abb. 22 a). Wir sehen hier die Längsachsen derselben genau parallel den Wandungen und auch den Auflageschichten liegen. Hier ist die Dehnung der ursprünglichen Wand genau tangential in der Richtung der Liesegangschen Ringe gelegen. Die ursprüngliche Lagerung der Micellen muß hier mit der des Dickenwachstums zusammenfallen.

Bei den Gefäßen ist das nicht der Fall. Hier liegt die Micellachse in der ursprünglichen Membran infolge des Ziehens beim Wachsen zur Längsachse parallel. Die Ringverdickungen dagegen werden nicht mehr gedehnt. Hier wird die Lagerung nur durch die Art der Anlage bestimmt. Die Längsachse liegt also in der Tangentewandung, die sagen wir kurz durch Desamidierung der primären Eiweißmembranen entstanden sein sollen. Es soll sich eine Art von Kalkseifen bilden, welche neben einer gewissen Durchlässigkeit für Wasser auch eine solche für Stoffe lipoiden Zustandes besitzen. Ob das richtig ist und ob tatsächlich die Phosphatide in den Zellmembranen, wie es Hansteen-Cranner behauptet, vorhanden sind, das möge dahingestellt bleiben.

Die erste Bildung nach dem Meristembau ist die Kutikula. Wir wollen aus der einen Arbeit (Lee and Priestley) möglichst wörtlich übersetzend wiederzugeben versuchen: „Die Meristeme enthalten unzweifelhaft immer Fettstoffe, welche während der Ausgliederung verteilt werden. Viele davon erscheinen in den Wänden. In den Wurzeln kommt es zur Bildung der Endodermis und häufig auch Interkutis. Die Sprosse der Gefäßkryptogamen führen ebenfalls eine Endodermis. Abgesehen von gewissen Arten und besonders von Sprossen, die in besonderer Umwelt gedeihen, lassen die Sprosse der Angiospermen die fetthaltige Endodermis vermissen, dafür ist aber die Kutikula jedenfalls vorhanden."

„Offenbar ist die Bildung der Kutikula von folgenden drei Faktoren begleitet:

„1. Die aufbauende Tätigkeit der meristematischen Protoplasten ist unabweislich mit dem Auftreten von Fettsubstanzen verknüpft. Diese umfassen Fette, Fettsäuren und Lipoide." (Ein Kritiker könnte nun einwenden, daß dies wohl nicht ein Entstehen ist, das eine Art Nebenprodukt sei, sondern daß es der Protoplast gerade auf die Bildung solcher Stoffe abgesehen hat, welche an die Orte kommen, wo es die funktionale „Zweckmäßigkeit" erfordert.)

„2. Bei der Erzeugung der Zentralvakuole und der späteren Zellgestalt wandern diese Fettstoffe zu den Plasmawänden (plasmatic interfaces)."

„3. Das Abwandern kann nun in der Folge in und entlang den Trennungswänden der Protoplasten erfolgen und bis zur Oberfläche der Sprosse gehen."

„Diese letzte Wanderung wird vornehmlich durch drei Umstände bestimmt: An erster Stelle bedingt die chemische Zusammensetzung der Wand eine Art von Absorption (methods of chemical attachment for substances) sowohl von Reagenzien wie Fettsäuren, und zwar vornehmlich ungesättigte Fettstoffe. Zweitens die Aufschwemmbarkeit der Lipoid-Mischung in wässerigen Flüssigkeiten ermöglicht ihre Beweglichkeit, so daß Natrium-, Kalium- und Magnesium-Fettseifen ziemlich rasch der wassergetränkten Wand entlang wandern, während Kalkseifen nicht bewegbar sind. Daher sind die Basenmengen des Bodens für die Dicke der Kutikula verantwortlich zu machen. Endlich führen manche Fettstoffe ungesättigte Säuren, welche sich bei Luftzutritt schnell verändern. Oxydation und Kondensation wandelt sie in firnisartige Körper, die in Wasser ebenso unlösbar sind wie in Fettsolventien. Die Luft der Intercellulargänge ist unbedingt nötig für die Ablagerung von solchen Fettstoffen im Gewebe. Das unvermeidliche Auftreten einer Kutikula bei den Angiospermensprossen, sobald die Differenziation beginnt, zeugt dafür, daß diese Fettstoffe ungezwungen in den Zellwandungen wandern und die Oberfläche erreichen. Hier erfolgt ihre Oxydation und Kondensation und ihre Schicht gibt den Ursprung einer steifen Lage."

Die Kutine sind keine chemisch einheitliche Substanz, sondern ein wechselndes Gemenge, das aber einige physikalische Eigenschaften gemein hat. Es entsteht aus Fettsäuren und anderen Stoffen, die beim Zusammenkommen mit Luft Kondensation und Oxydation erleiden.

Unter der Kutikula liegt die kutinisierte Schicht, eine Zellulose, die mit Fettsubstanzen imprägniert ist.

Die junge Kutikula ist weniger widerstandsfähig gegen kochende Alkalien. Diese Eigenschaft teilt sie mit den kutinisierten Schichten. In manchen Kutikulas finden sich Pektinstoffe.

Die Kutikula kann man über den Meristemscheitel des Sprosses verfolgen als eine dünne Schicht, aber sie ist in Fettlösungsmitteln noch löslich. Beim Wachstum des Stammes wird die Kutikula trotz des Zuges dicker, das kann nur durch Nachschub von innen ge-

schehen. Daneben macht sich die Faltung geltend. Je älter die Kutikula wird, desto weniger löslich wird sie. Es kommt dies von einem Verarmen an Nachschubfett. Gegen die kutinisierte Schicht kann man häufig solche Fettstoffe allein nachweisen. Es bilden sich die Pfröpfe, ja es kann sogar Fett in die Hypodermis eingelagert werden.

Ist die Wanderung wirklich so einfach?

Daß die Kutinstoffe als eine Vorstufe ergossen werden, ist somit ziemlich sicher, dagegen möchte ich nicht an die einfache Art der Wanderung glauben. Solange die Membranen noch sehr dünn sind, könnte man noch an sie glauben, aber bei so dicken Zellulosewänden, wie sie die kutinisierten Schichten haben, verliert diese Annahme die Wahrscheinlichkeit.

Wir möchten schon im Hinblick auf manche Wasserpflanzen, die keine, und andere, die eine Kutikula besitzen, glauben, daß der Vorgang der Bildung nicht ganz so einfach ist, sondern daß die Pflanze diese Stoffe dort erzeugt, wo die funktionale „Zweckmäßigkeit" sie bedingt. Die Pflanze ist kein Reagenzglas, sondern eben ein Lebewesen.

Daß nicht allein die Gegenwart von Calciumsalzen die Bildung einer Kutikula bei Wasserpflanzen bedingt, das bezeugt die Gegenwart einer solchen bei Hochmoorpflanzen wie manche Utricularien; in dem Wasser der Schlenken ist gewiß keine hohe Konzentration von Kalksalzen vorhanden.

Wir möchten also aus diesen Arbeiten die Bildung der Mutterstoffe des Kutins aus dem Protoplasten als eine wanderfähige, niedermolekulare Vorstufe annehmen. Diese gelangt als noch in Fettsolventien lösliche und leicht schmelzbare Schicht nach außen. Hier erleidet sie Oxydation und Kondensation zu firnisartigen Schichten. Da hier eine Imprägnation mit anderen Stoffen erfolgt und diese ebenfalls sich chemisch ändern, so werden sie die ursprünglichen Stoffe dehnen und es müßte eine optische Aktivität resultieren. Beim Erhitzen verschwindet unter teilweisem Schmelzen oder Erweichen der Stoffe die Doppelbrechung; wenn das Erstarren wieder vonstatten geht, so werden die Körper dabei entweder „kristallisieren" oder unter dem Drucke der Hüllsubstanz erstarren, also ihre optische Aktivität wieder erlangen. Es kann das nicht mehr unter dem gleichen Zuge vor sich gehen, wie bei der Bildung und sekundären Veränderung. Es kann z. B. die Doppelbrechung infolge von Dehnung verschwinden.

Wenn wir die Wanderung nun nicht in der Wand selbst annehmen, so müssen vorhanden sein

Poren oder Gänge

Wir wollen nun einige Untersuchungen anführen, die uns das Vorhandensein von solchen gezeigt haben. Schon die Betrachtung von Wellungen und anderen Leisten auf der Kutikula wird uns nachdenklich stimmen und uns die diffuse Ausscheidung aus dem Protoplasten und die Wanderung als feine Emulsion in der Wand etwas verdächtig erscheinen lassen.

Wir dürfen bei den Untersuchungen nicht die jungen Stadien an den Meristemen betrachten. Erstens ist die Kutikula hier nur sehr dünn und zudem aus Stoffen gebildet, die in Fettsolventien löslich sind. Es ist daher sehr schwierig, irgendwelche Poren oder Öltropfen in der an sich sehr feinen Wand nachzuweisen.

Zweitens gerade die Löslichkeit in Fettsolventien macht die Untersuchung so schwer; es ist kaum möglich, irgendwelche Fetttropfen, die aus dem Plasma stammen, von den aus Kutinschichten stammenden zu differenzieren.

Wir wollen uns daher mehr älteren Organen zuwenden, welche erfahrungsgemäß eine lange Zeit wachsende Kutinschicht besitzen. Hierzu eignen sich entweder Blätter von Succulenten oder aber die lange erhalten bleibenden Epidermen mancher Holzgewächse. Ich will daher mit

Drimys

beginnen. Zur Orientierung habe ich die Bilder in Abb. 23 beigegeben.

Betrachten wir einen Querschnitt unter den ersten entfalteten Blättern, so sehen wir die Epidermis des Stengels schwach vorgewölbt. Die Kutikula ist verhältnismäßig dünn. Die Kutikula färbt sich mit Sudan stark und gibt hohe Interferenzfarben mit dem Polarisationsmikroskop etwa mit rotviolett I: weiß bis gelbgrün. Unter der Kutikula liegen nun Kutinschichten. Während diese unterhalb der Kutikula eine einheitliche Schicht bilden, ist das gegen die Zellulosewand zu nicht der Fall. Es springen bis fast zum Protoplasten hin säulenartige Vorsprünge vor, die sich nach unten wie ein Baumstrunk wurzelartig verzweigen. Bei sehr genauem Hinsehen und bei sehr günstigen Schnitten erkennt man in dem „Stamme" feine Gänge. Es ist aber nicht ganz leicht, diese zu erkennen. Eine Sudanfärbung läßt die Zapfen sehr deutlich

hervortreten, nicht aber die Gänge. Ich benutzte zu diesen Färbungen nicht die gewöhnliche Sudan - Alkohol - Glycerin-Mischung, da ich das Erwärmen vermeiden wollte. Ich wandte folgende Lösung an: Sudan 1, Aceton 5, Alkohol 80%ig 94. Es wird etwa ¼ Stunde gefärbt. In 80%igem Alkohol abgespült und nur in Glycerin beobachtet.

Die Färbung mit Sudan ist dichroidisch gelbstichiges Rot bis blaustichiges Rot. Ebenfalls deutlich sind die Zapfen bei Beobachtung im Polarisationsmikroskop wahrzunehmen, da die Grundmasse, in die sie eingebettet sind, nur sehr schwach doppelbricht.

Besonders deutliche Bilder geben Abzüge der Epidermis. Ich habe einen solchen (Abb. 23, 2) bei mittlerer Einstellung gezeichnet.

Bei hoher Einstellung sieht man eine gleichmäßige Schicht, die Kutikula. Sobald man etwas tiefer hinabgeht, beobachtet man in der einheitlichen Schicht feine Poren, die sich bei binokularer Beobachtung als Gänge herausstellen. Bei Mitteleinstellung sieht man die einheitliche Kutinschicht in lauter Schollen zerteilt. In der Mitte sind diese am dichtesten, gegen den Rand zu nehmen sie ab. Nicht regelmäßig verteilt sind in ihnen die Poren zu sehen. Eine Scholle enthält meist mehrere. Am Rande der Zelle sieht man ein gefranstes Band von Kutinschichten die ganze Zelle innen umsäumen.

Bei tiefer Einstellung (Abb. 23, 3) sind die Schollen in feine Striche aufgelöst. Will man die Poren deutlich sehen, so empfiehlt sich ein Einlegen in Chlorzinkjodlösung. Auch die Querschnitte sind in dieser Hinsicht interessant. Es ist nämlich bereits VAN WISSELINGH aufgefallen, daß die am weitesten nach innen gelegenen (also am jüngsten ergossenen) Kutinschichten mit diesem Reagenz eine orange bis braune Färbung annehmen, während die äußeren Anteile meist nur gelb bis gelbbraun sich tönen.

Erhitzt man den Schnitt in Glycerin, so sieht man deutlich Öltropfen austreten. Die Gänge werden dann deutlicher. Gleichzeitig nimmt die Doppelbrechung ab.

Die besten Bilder erhält man, wenn man alle unverkorkten Schichten in Chromsäure (1 + 1) löst. Man wird dann nicht von anderen Wandstoffen gestört. Es kommt dabei deutlich zur Geltung, daß die Zapfen unten abschmelzen. In der Nähe der Poren ist in Präparaten, die mit Chromsäure gewonnen wurden, die Färbung etwas heller als weiter weg, was ein Zeichen größerer Dichte ist.

Weniger günstig ist die Beobachtung alter Internodien. Es macht den Eindruck, als ob hier die Korkbildung nicht mehr so intensiv verläuft wie in jungen. Ich habe in Abb. 23, 4 das Bild festgehalten. Es fällt sofort auf, daß die Schicht viel einheitlicher geworden ist. Die „Säulen" sind dick geworden und haben sich mit den Rändern einander genähert, dagegen gehen die Korkgänge nicht mehr bis fast zum Protoplasten. Immerhin sind noch ausschmelzbare Korkstoffe in der unteren Zone erhalten (Abb. 23, 5).

Beobachtet man den Schnitt im Polarisationsmikroskop mit dem Gipsblättchen rot I, so sieht man vor dem Ausschmelzen die Kutikula weiß bis gelbgrün. Die nächste Zone der Kutinschichten wäre weißgelb bis grüngelb. In dieser Zone sind schon die „Säulen" hellgelb bis himmelblau. Mit dem Dünnerwerden nehmen sie an Farbe ab. Die Grundmasse, in die sie eingebettet sind, wird rotorange bis indigo. Dagegen ist in der Zelluloseinnenlamelle hellgelb bis himmelblau zu beobachten. Diese Schichten sind deutlich gedehnt und haben höhere Farben als die anderen Zelluloseschichten. Die Grundmasse und die Zelluloseschicht sind natürlich mit anderen Vorzeichen versehen.

Schmilzt man aus, so sinkt die Doppelbrechung. Die stark gedehnt gewesene Kutikula sinkt auf hellgelb bis himmelblau. Auch die Kutinschichten nehmen etwas ab, besonders gilt das von den Zapfen, die unter Umständen wie verkürzt erscheinen.

Wir möchten noch einige Worte über die Präparation beifügen. Ich legte die Schnitte zunächst in Alcohol absolutus. Dadurch wird die Hauptmenge von ätherischem Öle beseitigt. Darauf kamen die Schnitte in Chloroform. Wenn auch damit die „allerersten Stadien" der Korkbildung beseitigt wurden, so hatte das den Vorteil, daß man eine Verwechslung mit Fett vermeidet. Durch Alkohol gelangen die Schnitte oder Abzüge wieder in Wasser und nun in Eau de Javelle. Dieses wurde durch völliges Sättigen von 15%iger Kalilauge in der Kälte von Chlorgas hergestellt. Es ist dadurch nur eine geringere Menge freien Alkalis als bei käuflichem vorhanden. Wenn die Schnitte vor Licht geschützt ausgebleicht und der Eiweißinhalt völlig gelöst war, wurde gewässert und dann durch sehr verdünnte Salzsäure gezogen. Nach dem Durchgang durch Alkohol wurde nochmals in Chloroform entfettet. Es kann nämlich das Fett in teilweise „maskierter", d. h. von Eiweiß dermaßen fest umhüllter Form vorgelegen haben, daß es nun erst nach der Beseitigung des Eiweißes herausgelöst wurde.

Des weiteren entstehen durch die Zerstörung des Eiweißes gern fettartige Substanzen. Nun erst wurden die Schnitte in Alkohol und Wasser überführt. Ich benutzte diese Präparationsart bei allen den folgenden Untersuchungen, ohne sie gesondert hervorzuheben.

Hatten wir hier einen Fall, bei dem die Ergußporen bis fast zum Plasma durchgeführt und mit „Korkvorstufen" gefüllt waren, so ist das nicht immer der Fall. Über die *Aloe-Arten* habe ich in einer oben zitierten vorläufigen Mitteilung bereits berichtet. Es soll daher hier nur ganz kurz darauf zurückgekommen werden.

Aloe-Arten

Kurz hinter dem Meristeme ist die sehr dünne Kutikula zwar schon fest geworden, aber bei ganz tiefen Schichten eines Blattes ist sie doch bei Isolierung durch Chromsäure nur als eine ungemein leicht deformierbare und schmelzbare Schicht zu erhalten. Auf der Epidermis machen sich eigenartige Wachstumsprozesse der Zellulosemembranen der Außenseite geltend, welche die Hörner an den Stomata und die Buckel auf der Epidermis hervorrufen. Es werden durch sehr schwer sichtbare Poren ölartige Tropfen ergossen, die immer mehr erhärtende Zapfen formieren. Diese sind zunächst noch schmelzbar und nehmen mit Chlorzinkjod braune Färbung an. Mit Hilfe dieses Reagenzes sind die Poren in den Buckeln und Zapfen besonders deutlich zu erkennen. Allmählich wandelt sich die Vorstufe in fertigen schwer schmelzbaren Kork bzw. Kutin um. Ich möchte nun noch kurz meine Beobachtungen an anderen Aloe-Arten bringen. Diesen Entstehungsuntersuchungen hatte ich *Aloe eru* zugrunde gelegt, was nur durch Zufall verursacht war.

Das Bild bei einer erwachsenen *Aloe soccotrina* habe ich in 8 auf Abb. 23 beigegeben. Die Kutinschichten sind hier nicht sehr dick. Die Zapfen sind sehr fein, nur an den Zellgrenzen an den Pfröpfen sind sie derber, was wohl durch die summierte Wirkung zweier Zellen bedingt sein mag. Die Zapfen sind sehr stark mit Chlorzinkjod färbbar. Ein Schmelzen ließ sie zu Kugeln werden. Nach dem Ausschmelzen kamen die Poren hier sehr gut zum Vorschein. Mit „sehr gut" ist natürlich ein relativer Begriff gemeint. Es kommt sehr auf die Art der Beleuchtung an, am besten arbeitet man mit seitlich verschobener Irisblende. An günstigen Stellen kann man deutlich die Änderung der Doppelbrechung nach dem Ausschmelzen beobachten. In den Kutinschichten hatte ich gelb

vorher, nachher in derselben Stellung ein schwaches rotorange. Beim Untersuchen in Schwefelsäure lösen sich alle Schichten außer den Kutinschichten auf. Die Doppelbrechung bleibt auf gleicher Höhe nach der Behandlung. Auch nach dem Ausschmelzen löst sich die Kutinschicht nicht. Aber dann bleibt sie auf der niederen Doppelbrechung stehen, die zu völligem Schwinden führen kann. Mit Plasmodesmen-Färbung ist keine Tinktion der Gänge zu erzielen. Die Zäpfchen färben sich mit Gentianaviolett, ebenso die Eingänge der Poren deutlich, aber der Gang selbst nicht. Die Färbung war nach Jod und Schwefelsäurequellung vorgenommen worden.

In Chromsäurehäuten und Querschnitten traten die Zapfen auf der Unterseite der Buckel und am Rande der Zellumrisse deutlich hervor. Die Zapfen wurden an manchen Stellen völlig durch Schmelzen in Tropfen umgewandelt. Besonders gut erkenntlich war das in der Nähe der Wülste um die Stomata. Auch in der Aufsicht ließ sich deutlich die Abnahme der Doppelbrechung an den Häuten nach dem Schmelzen beobachten. Die Interferenzfarbe sank von hellgrün bis weiß auf gelb bis blau. Die feinen nadelartigen Zapfen junger Stücke waren deutlich kenntlich.

Aloe horrida (siehe Abb. 24) verhielt sich sehr ähnlich. Die Zäpfchen waren hier undeutlich. Dagegen konnte ich die Gänge sehr gut sehen, ebenso die ausschmelzbaren Tropfen. Die Chlorzinkjodpräparate ließen die braungefärbten Innenschichten des Kutins und den Zusammenhang ihrer sehr kurzen Zäpfchen mit feinen Poren erkennen. Man muß den richtigen Moment der Einwirkung der Lösung abwarten. Der Unterschied bei der Doppelbrechung war nicht so deutlich wie bei *Aloe soccotrina*, immerhin sank diese von grünlichblau auf himmelblau. Die Präparate in Schwefelsäure und die Plasmodesmennachweise gaben die gleichen Bilder wie dort.

Bei *Aloe arborescens* ließ sich die Entwicklungsgeschichte genau so wie bei *Aloe eru* verfolgen. Die Zapfen sind hier sehr derb und nur wenige Poren nachweisbar. Ölkugeln sind natürlich genau so ausschmelzbar. Sehr gute Braunfärbung gibt Chlorzinkjod. Die Doppelbrechung sinkt ebenfalls.

Bei einer nicht näher bestimmten *Aloe*-Art war nicht eine Vielzahl von Buckeln auf jeder Zelle, sondern nur ein einziger. Es war interessant, daß die Zapfen unter diesem besonders dicht und die Kutinschicht besonders stark war. Auf der sonstigen Fläche

waren die Zäpfchen seltener. Nur am Zellrande wurden sie wieder häufiger. Große Ähnlichkeit mit den *Aloe*-Arten hat

Haworthia Radula (Abb. 23, 6)

Die Entwicklungsgeschichte ist hier nicht so gut zu verfolgen, da die Kutinschichten nicht so dick werden. Es wird sehr frühzeitig eine Fältelung angelegt. Ganz jung beobachtet man eine hauchdünne, leicht schmelzbare Kutikula. Da das Objekt für die Beobachtung nicht günstig ist, so wollen wir nur die erwachsenen Stücke beschreiben.

In der Zelluloselamelle kann man feine Gänge sehen. Auf der Innenseite der dünnen Kutinschicht sind feine Zähnchen zu sehen (6 auf Abb. 23). Die Zähnchen scheinen dem Plasma sehr nahe zu kommen. Die Stifte sind unten mit Chlorzinkjod braun. Öltröpfchen kann man ausschmelzen. Ein besseres Objekt zum Studium der fertiger Blätter ist

Gasteria subverrucosa

Die Epidermiszellen sind hier ziemlich hoch. Außen tragen sie eine sehr dicke Kutikula, welche sich tief hinein an den Zellgrenzen fortsetzt. Die Kutikula färbt sich weißgelb bis hellgrün, durch das Schmelzen sinkt die Farbe nur wenig. Ein Einlegen in konz. Schwefelsäure läßt nur in der Kutikula eine deutliche Doppelbrechung übrig.

An die Kutikula schließt eine starke auf dem Querschnitt U-förmige Kutinschicht an (Abb. 24). Die Doppelbrechung ist wesentlich niedriger als bei der Kutikula: hellgelb bis grünlichblau, gegen die Zellulosewand finden sich nur ganz feine Zähnchen. Diese und ihre nächste Umgebung färben sich mit Chlorzinkjod tiefbraun. Beim Schmelzen entstehen hier allein deutliche Ölkugeln. Die Doppelbrechung geht besonders an dieser Stelle dabei zurück. Weiter oben ist das nur gering der Fall. Beim Versetzen mit H_2SO_4 verliert die ganze Kutinschicht die Doppelbrechung fast völlig. Dagegen sind die Kanäle hier nicht zu erkennen. Die Zellulosemembran zeigt deutliche Einmündungsgänge, besonders, wenn man in Chlorzinkjod beobachtet.

Etwas durch Wachsgänge verwickelt, aber doch ganz wertvoll sind die Beobachtungen bei

Agave

Bei *Agave Maximowiczi*, die wir zuerst an erwachsenen Stücken abhandeln wollen, haben wir zu äußerst eine ziemlich

kontinuierliche Lage von Kutikula. Darunter befindet sich eine starke Kutinschicht, die an den Zellgrenzen nach unten als „Pfröpfe" gezogen ist. Die Zapfen sind hier kaum zu sehen. Aus diesen Schichten lassen sich Öltropfen ausschmelzen. Die Chlorzinkjodreaktion setzt hier intensiv ein. Mit dem Polarisationsmikroskop sind keine deutlichen Bilder zu erlangen. Beim Lösen in Schwefelsäure verschwindet die Doppelbrechung fast völlig. Es macht den Eindruck, als ob dadurch eine Art Entspannung einträte.

Die Zellulosemembran ist sehr dünn, so daß die Kutinschichten hier fast an den Protoplasten herantreten. Dagegen findet sich eine wulstartige Verstärkung der Radialwände der Epidermiszellen, so daß diese fast wie *Φ*-Zellen aussehen.

Agave xylonacantha und *A. horrida*

hatte bereits Dous seinen Untersuchungen mit zugrunde gelegt, wenn dieser auch seine Beschreibung für *A. mexicana* durchgeführt hat. Bekanntlich sind die jungen Blätter mit Wachsreif bedeckt, der sich später verliert. Um die Stomata jedoch bleibt er noch spät erhalten. Dafür bleiben deren Nachbarzellen weit zurück und die ganze Einrichtung ist wie eingesenkt.

An jungen Blättern ist die Kutikula noch fast ebenso wie man sie sonst bei anderen Liliifloren gewöhnt ist. Auf der Kutikula sieht man einen deutlichen körneligen Reif. Es werden die Wachsstoffe aus feinen Poren durch die bereits erhärtete Kutikula ergossen. Deutlich konnte Dous die Poren hier beobachten, welche die Zellulosewand und die Kutikula durchsetzen. Nach einiger Zeit werden die Mündungen in den Gängen nach außen verstopft. Durch das Wachstum des Blattes sind sie bereits verzerrt worden, so daß man sie auf Flächenpräparaten nicht mehr richtig oder gar nicht mehr sieht. Dagegen sind die Poren in der Zellulosewand weiter erhalten geblieben.

Es werden nunmehr die Kutinschichten ergossen; denn deutlich sind an ausgeschmolzenen Stücken die Kugeln und Gänge zu verfolgen. Unten auf diese ursprüngliche Zelluloseschicht werden neue Kohlenhydratlamellen aufgelagert. Es scheint sich vielfach um colloseartige Stoffe zu handeln. Man kann unter Umständen selbst Amyloid darin vorfinden. Die jüngsten Schichten sind stärker blau und leichter hydrolysierbar, wie das analog für die Endodermiszellen oben beschrieben ist. Die Verdickung ist U-förmig, häufig kann der Zwischenraum zwischen den Schenkeln

fast verschwunden sein. In diesen Schichten lassen sich sehr deutlich die Poren nachweisen. Besonders günstig sind dafür die Chlorzinkjodpräparate.

Auch wenn so mächtige Kohlenhydratlamellen innen aufgelegt sind, kann man die ausschmelzbaren Korkkügelchen an der innersten Lage der Kutinschichten und besonders an den nach unten vorgeschobenen Pfröpfen sehen. Die Zäpfchen sind hier sehr klein. Diese Schichten geben wieder die Bräuung mit Chlorzinkjod. Die Ausschmelzung ist hier besonders stark. Die Zelluloseschicht bleibt im polarisierten Lichte unverändert, dagegen verliert die Kutinschicht stark ihre Doppelbrechung. Von weißgelb bis hellgrünlich sinkt sie auf lebhaft gelb bis himmelblau. Die Kutikula verändert sich nur geringfügig. Beim Behandeln mit konzentrierter H_2SO_4 verschwindet die Doppelbrechung in den unlöslichen, aber gebräunten Kutinschichten, in Chromsäure dagegen nicht.

Wir müssen nun noch einige Worte über die Zellen in der Nachbarschaft der Spaltöffnungen beifügen. Beim Ausschmelzen gelangen hier die Kugeln auch auf die Außenseite. Die Wachsporen kann man sehr leicht erkennen. Diese bleiben auch nach Behandlung mit Chromsäure in der Kutikula erhalten. Sie sind besonders deutlich zu sehen, wenn ein so behandelter und ausgewaschener Abzug mit Sudan nachgefärbt wird. Die Gänge sind in der Nähe der Stomata sehr lang, sie sind aber mit Wachs erfüllt und setzen sich mit dieser Füllung als feine Linien auch in den Zelluloseschichten fort.

Um durch die Schilderung weiterer Fälle nicht zu ermüden, sei nur hervorgehoben, daß auch andere Epidermen untersucht wurden. Es waren aber die Ergebnisse nicht so gut wie hier. Die Jodbräunung konnte überall gesehen werden. Dagegen stand es nicht so gut mit den Zapfen und Poren, diese kamen seltener in Erscheinung.

Zusammenfassung

Wollen wir unsere Ergebnisse zusammenfassen, so finden wir, daß eine Vorstufe der „Kork"-Substanzen durch feine Poren ergossen wird. Diese kann eine gleichmäßige Schicht bilden oder sich in einer Art wenig dichter Zellulosewand ausbreiten. Durch Sauerstoffaufnahme erfolgt ein Verfestigen nach Art von Firnis, auch hier scheinen Zwischenstufen noch schmelzbaren Korkes erzeugt zu werden. Ich möchte dieses Wachstum der Zellwände als Porenergußwachstum bezeichnen. Die Doppelbrechung schwindet

in den Kutinschichten beim Erhitzen, um beim Erkalten der Präparate soweit wiederzukommen, als sie nicht durch Überdehnung der schon festen Membran erzeugt wurde. Auch hier scheint durch Imprägnation mit neuen Stoffen, die zwischen alten liegen, Doppelbrechung hervorgerufen zu werden. Dabei muß es allerdings offen bleiben, ob eine Dehnung fester Schichten durch erstarrende und sich dabei ausdehnende oder schrumpfende andere Schichten hervorgerufen wird. Eine Kristalldoppelbrechung wird durch die geringe Einheitlichkeit der Substanz und doch immer gleichsinnige Brechung sehr unwahrscheinlich gemacht. Es ist schwer zu verstehen, daß eine erstarrende Substanz alle ihre Kristalle in gleicher Richtung orientiert. Dagegen ist auch hier eine Art Stäbchendoppelbrechung beim Kutin denkbar. Wie diese Dinge beim Kork sind, der ohne „Zellulose" abgelagert wird, muß noch untersucht werden.

Anhang:

Einige nach dem Prinzip des Casparyschen Streifens gebaute Organe

In meiner Endodermisarbeit (12) habe ich seinerzeit auf den analogen Bau vieler Organe von Pflanzen hingewiesen, welche der Stoffaufnahme und der Stoffabgabe dienen. Es dürfte dieses Unterbinden der Wanderung in den Wandungen durch Worte schlechter wiedergegeben werden können als durch Zeichnungen. Ich will daher diese allein hier veröffentlichen (Abb. 14, 17, 25—27). Wenn man das Anhaften der Protoplasten an den elegierenden Wandstellen bedenkt, so wird alles völlig verständlich. Bei Farnen verlaufen deutliche Tüpfel im Caspary-Streifen. Während ich beim Casparyschen Streifen selber keinen „Kork" im landläufigen Sinne, d. h. einen in Chromsäure unlöslichen Körper finden konnte, ist das bei diesen Organen zum Teil der Fall. Der Casparysche Streifen ist verholzt, d. h. er hat Körper, welche Holzreaktion geben. Damit ist nicht gesagt, daß diese Stoffe nicht doch aus einem anderen Körper (selbst fettähnicher Natur) bestehen können. Erwiesen ist das aber noch nicht.

Über die Rolle dieser auch mechanisch widerstandsfähigen, also geringer dehnbaren Schichten möge man das in der Arbeit über die Orchideenwurzeln (51) Gesagte vergleichen.

Die Funktion dürfte in Elektion vom Protoplasten zur Außenwelt wie von der Außenwelt zum Pflanzenkörper bestehen. Die Verkorkung macht die Intercellularen unpassierbar für Wasser schlechthin. Es ist das von Bedeutung für die Hydathoden.

Auf der Kutikula kann man mit dem Oberflächenmikroskop bei Betrachten mit einer Wasser-Immersion oder auch einem Trockensystem feine Poren sehen. Es wird hierdurch die Passierbarkeit derselben auch verständlicher.

Auf diese Punkte wird in einer gesonderten Arbeit noch zurückzukommen sein.

Gesamtzusammenfassung der Hauptergebnisse

In den Cynareenfilamenten ist der Protoplast durch einen hohen Turgor gedehnt. Die Innenwand der Zellen besteht aus sehr elastischer Zellulose. Diese wird mit gedehnt. Die Intercellularsubstanz an der Längswand ist aus einer leicht deformierbaren Gallerte gebildet. Die horizontalen Querwände des Bewegungsgewebes hängen unverrückbar zusammen. Die Doppelhaare haben einen ähnlichen Bau, nur pflegen auf der gemeinsamen Wand sowohl Tüpfel zu sein, wie lokale Stellen von noch leichter deformierbarem, amyloidartigem Charakter. Bei Berührung wird der Protoplast gereizt. Infolge des Wundreizes kontrahiert er sich und die elastisch gedehnte Zelluloselamelle schnurrt zusammen. An den Längswänden des Fußes des Haares gleitet die Wand an der der benachbarten Filamentzelle vorbei. Hierdurch werden die Plasmodesmen gekniffen. Auch diese Zelle kollabiert infolge von Wundreiz. An den Querwänden im Fuße des Haares wird dagegen ein Zug auf die anstoßenden Zellen ausgeübt, weil die Zellulosewände hier unverrückbar verbunden sind. Es muß eine bestimmte Anzahl von Haaren gereizt werden, sonst erfolgt kein Ausschlag. Auffällig ist die Unfähigkeit, die ihrer Korolle beraubten Filamente elektrisch zu reizen.

Die Urticaceen-Filamente haben ähnlichen Bau. Hier aber wirken ausgelöste Spannungen. Die in eine labile Form gebrachten Zellen gehen, wenn die Widerstände gerade überwunden werden, in die Ruhelage über. Der auslösende Faktor des Relais kann sehr verschiedenartig sein.

Wenn der Staubfaden von *Berberis* in der reizbaren Lage ist, sind die Zellen des Bewegungsgewebes der Oberseite durch Turgor gespannt. Die Rückseite, welche nicht wie die andere Seite aus Amyloid besteht, ist dadurch in eine Zwangslage gebracht. Ihr Bestreben, sich nach innen zu bewegen, scheitert an dem Widerstand der Vorderseite. Dieser wird durch die Protoplasten getragen. Die Wände sind nachgiebig. Wenn die ebenfalls turgescenten Zellen des Sinnesepithels, durch Wundreiz veranlaßt, erschlaffen,

so zerren sie an den benachbarten Wänden, wie bei *Centaurea*. Dadurch verliert das Gewebe der Vorderseite seine Turgescenz und die Hinterseite bewegt sich nach vorne und oben. Auch hier wird der Reiz durch Zug an den Plasmodesmen fortgeleitet. Die abgegebene Zellflüssigkeit wird von Intercellularen aufgenommen und kann so auch nach Bünning als Leiter des Wundreizes dienen. Bei oftmaligem Reize gibt es Ermüdung.

Es folgt nun eine Entgegnung auf die Angriffe von Guttenberg gegen eine von mir geübte Kritik bezüglich *Dionaea*.

Die Öffnung der Valvenränder von Antheren erfolgt durch Wachstumsprozesse. Hier konnte ich Amyloid und Sparstärke an den Trennungsflächen vom Konnektiv und den Valven nachweisen. Nicht verwechselt werden dürfen diese Vorgänge mit dem Öffnen der Fächer, welche ein Kohäsionsmechanismus sind. Doch möchte ich diesen als für die Auslösung der Wachstumsspannung bedingend halten.

Es wird dann die Anschauung der Trennungsflächen nach dem Prinzip des Zusammenfallens von Kittflächen aus Intercellularsubstanz entwickelt.

Daran anschließend werden die Kohäsionsmechanismen einem eingehenden Studium der Literatur und eigener Versuche unterworfen. Die Kohäsion des Füllwassers oder auch der lebenden Füllung ist sehr wohl im Sinne Steinbrincks imstande, die mannigfaltigsten Bewegungen zu bedingen. Die Membranen dieser Zellen sind selektiv permeabel. Sie lassen Wasser leicht durch, dagegen schwer Alkohol, Glycerin, Rohrzucker und Magnesiumchloridlösungen. Stoffe wie Nelkenöl, Zedernöl usw. gehen im alkoholdurchtränkten Zustande ebenfalls schwerer hinein als der Alkohol heraus. Dadurch sind die Kohäsionsmechanismen auch im völlig wasserfreien Zustande auslösbar. Wenn Alkohol oder Äther als Füllflüssigkeit gesetzt wird, so ist dem größeren Dampfdrucke entsprechend keine so weite Öffnung bewerkstellbar. Für Luft sind die meisten Wände in gasförmigem Zustande tatsächlich undurchgängig. Dagegen gelingt es, durch bestimmt gerichtete Luftpumpenversuche (Steinbrinck) oder auch auf chemischem Wege die Zellen mit Luft zu füllen. Dann sind sie unfähig geworden, das Wasser einzusaugen und die Mechanismen wirken zu lassen. Die Zellumina sind im ausgetrockneten Zustande mit Dämpfen gefüllt. Es muß sich ein Gleichgewicht zwischen dem Dampfdruck plus Filtrationswiderstand gegen die Außenluft einstellen. Sinkt der Filtrationswiderstand durch Einlegen in Wasser, so füllen sich die Zellen

rasch, in Glycerin, Alkohol usw. dagegen sehr langsam. In Luft beim Farnannulus auch nach 40 Jahren nicht. Die „Luft"-Blasen, welche beim Lösen in Schwefelsäure entstehen, dürften durch chemische Einwirkung auf die Pektine entstanden sein. Nicht alle Wandungen aller Apparate sind gleich dicht. Bei Antheren kann die Dichte durch langes Liegen in Alkohol abnehmen. Die lebenden Zellen verstopfen die Plamodesmen, an toten fällt das weg. Besonders interessant sind die Versuche mit *Selaginella lepidophylla*. Hier ist in der CASPARY-Scheide um den Grund der Ligula ein Organ der Auslese vorhanden, das den Unterschied zwischen lebenden und toten jungen Teilen bedingt.

Diese Auslese der Membran mußte auf Untersuchungen über den Membranbau selbst hinführen. Es wurde der von JOST geäußerte Gedanke einer Micellarkohäsion als Ursache von Quellung und Hygroskopizität untersucht. Die Versuche mit der Reversibilität der Quellung und mit dem Polarisationsmikroskop zeigen, daß dieser Gedankengang für die Porenquellung anwendbar ist, nicht dagegen für die Lösungsquellung. Es müssen aber die Interstitien nicht reine Flüssigkeiten enthalten, sondern zum Teil wenigstens eine kolloidale echt quellbare Substanz, sonst wäre die Auslese zu schwer verständlich.

Worauf beruht nun die Doppelbrechung der Membranen? Es ließ sich zunächst an der *Viscum*-Kutikula zeigen, daß eine Überdehnung beim Wachstum der Pflanze zu einer Doppelbrechung führen muß. Aber dieser Umstand ist nicht imstande, die großen auftretenden Wirkungen zu erklären. Die „kristallisierte Zellulose" bricht nicht, Zellulosehäute (vorsichtig dargestellt) ebenfalls nicht. Sie können aber durch Deformationen auf mechanischem Wege während des Erstarrens oder auch durch osmotische Mittel in den Zustand des Doppelbrechens gebracht werden. Die gefällte Zellulose besteht aus einem Gemenge von Kohlenhydraten, nämlich von Amyloid, Collose und Zellulose. Es wurden Versuche durch Quellung von Zellulose unter Beobachtung von Doppelbrechung und Dunkelfeld ausgeführt. Diese führen zu der Ansicht, daß eine Stäbchendoppelbrechung vorliegt. Die Micellite sind aber selbst nicht doppelbrechend, sondern vielleicht durch ihre Zirkularpolarisation, sicherer aber wegen der Gegenwart einer echt kolloidalen Intermicellarsubstanz nicht auf die Auslöschung nach dem Imbibitionsverfahren zu bringen. Sonst teilt der Verfasser völlig die FREY-AMBRONNsche Ansicht. Die Micellite werden aus Körnchen auf-

gebaut, die ihrerseits wieder zu kleineren Anteilen zerfallen können.

Wie sind nun diese Micellite entstanden? Die Ursache ihrer Bildung ist vornehmlich die Intussuszeption, d. h. die Bildung von neuen Teilen innerhalb einer schon vorhandenen Membran. Die Anteile werden an Kondensationszentren verballt. Dazwischen bleiben Anteile auf einem niederen Zustande der Kondensation stehen.

Die Folge dieser Intussuszeption ist des weiteren der lamellöse Aufbau der Membranen. Wenn die Interstitien bei der Bildung neuer Stoffe verstopft sind, kann die Bildungssubstanz nicht mehr einwandern. Da das in der Nähe des Protoplasten am energischsten erfolgt, so werden sich dichte Lamellen ausbilden. Wenn das Eindringen nicht mehr geht, so muß eine neue Lamelle aufgelegt werden. Die Lamellen sind also eine Art Liesegangscher Ringe. An der Spitze eines wachsenden Wurzelhaares ließen sich die Lamellen an der Färbung mit Jod allein deutlich zeigen. Damit erhalten die Nollschen Versuche eine wichtige Bedeutung.

Neben diesem Wachstum der Zellenwand gibt es noch ein Ergußwachstum (Amyloidzwickel) und ein Porenwachstum. Die Entwicklungsgeschichte von Kutinlamellen wurde an günstigen Fällen untersucht. Die Muttersubstanz wird in einer in Fettlösungsmitteln löslichen Form durch Poren ergossen oder bei Suberinlamellen in der Endodermis (Priestley) und dem Periderm (z. B. bei *Oxalis Deppei* beobachtbar) direkt auf die alte Kohlenhydratlamelle gelagert; Oxydations- und Kondensationsvorgänge lassen sie zunächst zu ausschmelzbaren, dann auch zu unschmelzbaren Stoffen erstarren.

Im Anhang werden noch eine Anzahl von Abbildungen von nach dem Prinzip des Casparyschen Streifens der Endodermis gebauten Organen gebracht. Für dessen Auslesefunktion ließ sich auch bei *Selaginella lepidophylla* ein weiterer Beweis erbringen. Für die Drüsen der Insektivoren außen und innen in der Blase erbrachte den Beweis bereits Czaja.

Abstract

In the Cynareae-filaments the protoplast is expanded by a high turgor. The inner cell-wall consists of very elastic cellulose. This is stretched simultaneously. The intercellular substance on the longitudinal wall is made of an easily deformable gelatinous

substance. The horizontal transverse walls of the motor system cling fixedly together. The double hairs show a similar structure, but on the common cell wall there appear pits as well as local spots of a still easier deformable amyloidlike character. In consequence of a contact the protoplast is stimulated. Owing to the traumatic stimulus it contracts and the stretched elastic cellulose-lamella slides together. The cell wall glides along the longitudinal walls on the basal part of the hair, past the adjacent filamental cell. Hereby the plasmodesmes are pinched. This cell also collapses in consequence of the traumatic stimulus. In return a draught is exercised from the transverse walls in the foot of hair on the adjoining cells, because the cellulose walls are here very fixedly connected. It is necessary to stimulate a distinct number of hairs, or else no action follows. Remarkable is it that the filaments deprived of their corolla can not be stimulated by electricity.

The *Urticaceae*-filaments possess a similar structure. Here relaxed tensions are acting. The cells brought into a labile form, return to the resting-position as soon as the resistance has been overcome. The loosening factor of relay may be of a very different kind.

If the filament of *Berberis* is in the irritant position, the cells of the motor system are on the surface stretched by turgor. The dorsal sides which do not consist of amyloid, like the other side, are brought therefore into a forced position. Their efforts to move to the inside are made inefficient by the resistance of the adaxial side. This is supported by the protoplastes. The cell walls are yielding. If the cells of the sensory-epithel which are likewise turgescent, owing to the traumatic stimulus, are relaxing, they tear on the adjacent walls, as may be seen on *Centaurea*. For this reason the tissue of the adaxial side looses its turgescence, and the back side moves to the front and upwards. The stimulus is here also led reason the tissue of the adawards. The stimulus is here also led on by draught on the plasmodesmes. The lost cell sap is received by the intercellulars and may, also after Bünning, serve as leader of the traumatic stimulus. If the stimulus is repeatedly exercised, exhaustion is setting in.

It follows now a reply on Guttenbergs attacks against one of my critiques relative to *Dionaea*.

The opening of the marginal valves of anthers is caused by growth processes. Here it has been possible to point out amyloid

and spare-starch on the section plains of the connective and the valves. These processes must not be confounded with the opening of the anther sacs which represents a cohesions mechanism. Still I take this to be a condition for the loosening of the growth-tension.

The theory of dehiscence-plains according to the principle of the accordance of binding-plains of the intercellular-substance has been explained.

The cohesions mechanisms have been subject to a thorough study of literature and own trials. — The cohesion of the filling water and of the living filling is according to STEINBRINCK very well able to stipulate the most various movements. The membranes of these cells are selective permeable. The water is easily let through but alcohol, glycerine, cane sugar and magnesium chlorid solution pass through it more difficultly. Oil of cloves, oil of cedars are in an alcohol soaked state, more difficult to get in than the alcohol is to be got out. For this reason are the cohesions mechanism may be loosened also in a state absolutely free of water. If alcohol or ether are used as a filling liquid, it is not possible, corresponding to the greater steam pressure, to obtain such a wide opening. Most cell-walls are really impenetrable for air in a gasious state. In return it is possible, to fill the cells with air by distinctly directed air pump trials (STEINBRINCK), or in a chemical way. After that they are unable to suck the water and to let the mechanism act. The cell lumina are in a dreyed state filled with vapours. An equilibrium must exist between the steam pressure plus filtration resistance against the outer air. If the filtration resistance is sinking by placing them into water, the cells fill quickly, but very slowly in glycerine, alcohol etc. In air in Fern-annulus they do not fill even after 40 years. The „air" bubbles which result from the dissolution in sulphuric acid, probably orginate of the chemical influence on the pektine.

Not all walls of all apparatusses are equally tight. The closeness of the anthers may decrease by lying a long time in alcohol. The living cells stop up the plasmodesmes, this does not happen on the dead one's. The investigations with Selaginella lepidophylla are especially interesting. Here exists in the CASPARYan strip, in the ligular pores an organ of selection which stipulates the difference between living and dead young parts.

This selection of the membrane necessarely leads to investigations into the structure of the membrane itself. The notion expressed by JOST, of a micellar cohesion as the cause of the swelling and hygroscopicity has been examined. The tests with the polarisation-microscope show that this idea may be applied on the pore-swelling but not on the solution-swelling. The interstices surely do not contain pure fluids only, at least they partly contain a substance which really swells, otherwise the selection would hardly be intelligible.

What is the cause now of the double breaking of the membrane? It has been pointed out on the Viscum cuticula that an overstretching during the growth of a plant is sure to lead to a double breaking. This circumstance alone does not explain the appearing great effects. The „cristallised cellulose" does not break, neither does the plasma membrane if carefully treated. It is possible however to bring them to the state of double breaking by deformations in a mechanical way, during rigor, or also by osmotical means. The precipitated cellulose consists of a mixture of carbohydrates, viz. of amyloid, collose and cellulose. Trials on swelling of cellulose have been carried on, under observation of double breaking and darkfield. These lead to the opinion that a double breaking of the little rods is happening. The micellites themselves are not double breaking, they are, owing to their circular polarisation and more certainly through the presence of a real colloidale intermicellar-substance, probably not to bring to extinction by the imbibition treatment. Otherwise author agrees with the notions of FREY-AMBRONN. The micellites are build up of little grains which again may fall into small particles.

Which is now the origin of the miscellites? The cause of their formation is principally the intussusception i. e., the forming of new parts within an already existing membrane. The particles conglobate in the centres of condensation. Between them some parts remain in a state of lower condensation.

The consequence of this intussusception is further the lamellose structure of the membrane. If the insterstices are blocked during the formation of new material, the formation-substance can not penetrate. As this happens most energetically nearest to the protoplast, thick lamellas will be formed. As soon as the penetrating becomes an impossibility, a new lamella is being added. The lamellas therefore are a kind of LIESEGANGS rings. The lamellas on

the point of a growing root hair were clearly to be seen only in a colouring with iodine. This gives an important signification to NOLLS trials.

Besides this growth of the cell-wall there exists an effusions-growth, (amyloid-corners) and a pore-growth. The developmental history of kutin-lamellas has been examined on favorable objects. The mother-substance is discharged through the pores in a form, soluble in a fat dissolving remedy, or in the suberin-lamellas in the endodermis (PRIESTLEY), and the epiderm (e. g. observed on *Oxalis Deppei)* directly laid on the old carbohydrate-lamella. At first they are melted out by oxidation and condensation ocurrences, but later on they become rigor and unmeltable.

Supplementary a number of illustrations of organs, built after the principle of the CASPARIAN strip, have been furnished. Its function of selection has been further proved on *Selaginella lepidophylla.* For the glands of the insectivores outside and inside of the bladder this proof was already brought by CZAJA.

Literatur-Verzeichnis

1. PFEFFER, Physiologische Untersuchungen. — 2. FITTING, Untersuchungen über die Auslösung von Plasmaströmung. Pringsh. Jahrb. 1925. 54. 281—388. — 2a. BEIKIRCH, Die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung von Licht und Temperatur und ihre Bedingtheit durch andere Faktoren, in Mez, Archiv 1925 (XII) 389. — 3. JOST, in BENECKE-JOST, Pflanzenphysiologie, Band II, 1923. — 3a. BENECKE in BENECKE-JOST, Pflanzenphysiologie, Band I. 1924. — 4. HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl. 1909 und 6. Aufl. 1924. — 5. GOEBEL, Entfaltungsbewegungen, 1920. — 6. KABSCH in Botanische Zeitung 1861, S. 33. — 7. MÜLLER, Hermann, Alpenblumen. Leipzig 1881. — 8. COHN, in Abh. d. schles. Ges. für vaterl. Kultur 1861, Heft I. — 9. HABERLANDT, Sinnesorgane im Pflanzenreich. 1901, Leipzig. — 10. ZIEGENSPECK, Über Zwischenprodukte des Aufbaues von Kohlenhydrat-Zellwänden und deren mech. Eigenschaften, in Mez, Archiv IX, 1925. — Mez, Echo I, 1925, Besprechung über URSPRUNG und Mez, Echo über GUTTENBERG. — Amyloid jugendlicher Organe, Ber. d. D. Bot. Ges. 37, 1919, 273. — Amyloid in jugendlichen Organen, ebenda 38, 1920, 328. — Durch Jod gebläute Wandstoffe in Sporophyten der Laubmoose, in Mez, Archiv XV, 1926. 424. — Lage des Zellkernes in Wurzel-

haaren von Hydrocharis, in Mez, Archiv XIX, 1927, 344. — 11. Kny, Wandtafeln zu Centaurea Nr. 108. — 12. Ziegenspeck, Über die Rolle des Casparyschen Streifens und analoger Organe. in Ber. D. Bot. Ges. 1921, 39, 302. — Behrisch, Zur Kenntnis der Endodermiszelle, in Ber. D. Bot. Ges. 1926, 44, S. 162. — 13. Ziegenspeck, Schleudermechanismen von Ascomyceten, in Mez. Archiv XIII, 1926, 341. — 14. Goebel, Entfaltungsbewegungen. S. 332. — 15. Juel, Botaniska Studier, Upsala 1906, S. 1—20. — 16. Linsbauer, K. u. L., Zur Kenntnis der Reizbarkeit der Centaurea-Filamente, in Sitzb. Ak. Wien. Math.-nat. Kl. 115, Abt. I. 1906, 1741—1756. — 16a. Stern, Kurt, Zur Elektrophysiologie der Berberisblüte, Zeitschr. f. Bot. 1922, 14, 234 und 1921 Ber. D. Bot. G. 39, 3. — 17. Guttenberg, in Flora 1925, 118—119. — Guttenberg, Zur Kenntnis lebender Bewegungsmechanismen, Planta 1926. 666—677. — Ziegenspeck, Referat hierüber in Echo I, 1925, 61—66. — 18. Mühldorf, Über den Ablösungsmodus der Gallen von ihren Wirtspflanzen nebst einer kritischen Übersicht über Trennungsgewebe im Pflanzenreich, Beih. z. Bot. Centr. 1925, Bd. 42, Abt. I, S. 68. — 19. Goebel, Organographie III. Bd. 1923, 1691 und 1703. — 20. Goebel, Archegoniatenstudien IX. in Flora 1901. — 21. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl. 1909, 6. Aufl. 1924. — 22. Prantl, Die Mechanik des Ringes am Farnsporangium, 1879, Just Jahrber. VII, Abt. I. 417; Prantl, 1886, Ber. D. Bot. Ges. 4, S. 42. — 23. Schrodt, Der mech. Apparat zur Verbreitung d. Farnsporen, 1885, Ber. D. Bot. Ges. 3, 396. — Das Farnsporangium und die Anthere, 1887, Flora. — Neue Beitr. zur Mechanik der Farnsporangien, 1887, Flora. — Beiträge zur Öffnungsmechanik der Cycadeen-Antheren, 1888, Flora. — 24. Steinbrinck, Grundzüge der Öffnungsmechanik von Blütenstaub- und einigen Sporen-Behältern, Dodonaea, Gent 1895. — Zur Öffnungsmechanik der Blütenstaubbehälter, 1895, Ber. D. Bot. Ges. 13, 55—61. — Über die Abhängigkeit hygroskopischer Spannkräfte von der Zellwandstruktur, 1888, Ber. D. Bot. Ges. 6, 381—398. — Über die anatomisch-phys. Ursache d. hygrosk. Bewegungen pflanzlicher Organe, 1891, Flora. — 25. Schrodt, Die Bewegungen der Farnsporangien von neuen Gesichtspunkten aus betrachtet, 1897, Ber. D. Bot. Ges. 15, 100—106. — 26. Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Zellmembran, 1897, Bot. Centr. 72. S. 49—54, 85—91. — Oberflächenspannung und Kohäsion. 1898, Bot. Centr. 73, Dito, 1898, Flora 85. — 27. Steinbrinck, Der

Öffnungs- und Schleudermechanismus des Farnsporangiums, 1897, Ber. D. Bot. Ges., 15, 29—33 und 86—90. — Ist die Kohäsion des schwindenden Füllwassers? Ber. D. Bot. Ges., 1898, 16, 97—102. — 28. Schrodt, Sind die Annuluszellen der Farnsporangien luftleer? Ber. D. Bot. Ges. 16. 322. — 29. Schrodt, Zur Öffnungsmechanik der Staubbeutel, Ber. D. Bot. Ges., 1901, 19, 483—488. — 30. Steinbrinck, Zum Bewegungsmechanismus des Compositenpappus, 1901, Ber. D. Bot. Ges. — Zum Öffnungsmechanismus der Antheren, ebenda, 1901, 19, 552. — Über Auftreten und Wirkungen negativer Flüssigkeitsdrucke in Pflanzenzellen (Phys. Zeitschr. 190). — Über den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren, Schwendener-Festschrift 1899. — Über elastische Schwellung (Entfaltung) von Geweben und die mutmaßliche Saugwirkung gedehnten Wassers, 1899, Ber. D. Bot. Ges. 17, 99—112. — Zum Vorkommen und zur Physik der pflanzlichen Kohäsionsmechanismen, 1899, Ber. D. Bot. Ges. 17, 170—178. — Über die Verdrängung der Luft angeschnittener Pflanzenzellen durch Flüssigkeiten, 1899, Ber. D. Bot. Ges. 17, 326—330. — Ist die Luftdurchlässigkeit einer Zellmembran ein Hindernis für ihre Schrumpfelung? 1900, Ber. D. Bot. Ges. 18, 275—285. — Zur Frage der elastischen Schwellung von Pflanzengewebe, 1900, Ber. D. Bot. Ges. 18, 48—53. — Zur Terminologie der Volumenänderung pflanzlicher Gewebe und organischer Substanzen bei wechselnden Flüssigkeitsgehalten, 1900, Ber. D. Bot. Ges. 18, 217—224. — Über die Grenzen des Schrumpfelns, 1900, ebenda, 386—396. — Schwendener, Über den Öffnungsmechanismus der Antheren, Sitzber. Ak. Berlin 1899, S. 101—107. — 31. Steinbrinck, Schleudermechanismus der Selaginellasporangien, 1902, Ber. D. Bot. Ges. 20, 117—128. — Schwendener, in Sitzber. Akad. Berlin, 1902, 1086—1095. — 32. Steinbrinck, Kohäsion oder hygroskopischer Mechanismus, 1903, Ber. D. Bot. Ges. 21, 217—229. — 33. Steinbrinck, Versuche über die Luftdurchlässigkeit der Zellwände von Farn- und Selaginella-Sporangien sowie Moosblättern, 1903, Flora 91, 102—131. — 34. Steinbrinck, Zur Kohäsionstheorie des Saftsteigens, 1904, Ber. D. Bot. Ges. 22, 526. — 35. Ursprung, Der Öffnungsmechanismus der Pteridophytensporangien, 1904, Pringsh. Jahrb. 38, 635—666. — Beiträge zum Bewegungsmechanismus einiger Pteridophyten-Sporangien, 1904, Ber. D. Bot. Ges. 22, S. 73—84. — 36. Steinbrinck, Über den Kohäsionsmechanismus der Roll- und Faltblätter von Polytrichum commune und einigen Dünengräsern,

1908, Ber. D. Bot. Ges. 26, 399—412. — Steinbrinck, Einführende Versuche zur Kohäsionsmechanik von Pflanzenzellen nebst Bemerkungen über den Saugmechanismus der Wasser absorbierenden Haare von Bromeliaceen, 1905, Flora, 94, 464—477. — Colling, Das Bewegungsgewebe der Angiospermen-Staubbeutel. Diss. Berlin 1906. — Steinbrinck, Über den Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismus von Pflanzen, 1906, Biol. Centr. 26, 657, 721. — Ursprung, Über den Bewegungsmechanismus der Trichia-Capillitien, 1906, Ber. D. Bot. Ges. 24, 394—398. — 37. Schneider, Öffnungsmechanismus der Tulpenanthere, 1908, Ber. D. Bot. Ges. 26, 394—398. — Ebenso Diss. Freiburg i. Schw. — 37a. Steinbrinck, Zur Mitteilung von Schneider, 1909, Ber. D. Bot. Ges. 27, 1—10. — 38. Schneider, Zur ersten und zweiten Hauptfrage der Antherenmechanik, 1909, Ber. D. Bot. Ges. 27, 196. — 39. Steinbrinck, Über den ersten Öffnungsvorgang der Antheren, 1909, Ber. D. Bot. Ges. 27, 300. — 40. Lorch, Erwiderung auf Steinbrincks Polytrichumarbeit, 1909, Ber. D. Bot. Ges. 27, S. 51 u. 460. — 41. Steinbrinck, Zum Kohäsionsmechanismus der Polytrichumblätter, 1909, Ber. D. Bot. Ges. 27, 169. — 42. Steinbrinck, Weiteres über den Kohäsionsmechanismus der Laubmoosblätter, 1910, Ber. D. Bot. Ges. 28, S. 12. — 43. Steinbrinck, Über die Ricinusanthere 1910, Ber. D. Bot. Ges. 28, 2. — 44. Steinbrinck, Über die Ursache der Krümmung einiger lebender Achsenorgane infolge von Wasserverlust, 1910, ebenda S. 542. — 45. Hannig, Öffnungsmechanismus der Antheren, 1910, Pringsh. Jahrb. 47, 187. — 46. Ziegenspeck, Speichertracheiden, 1927, Ber. D. Bot. Ges. — 47. Steinbrinck Krümmung lebender Pflanzenorgane, 1911, Ber. D. Bot. Ges. 334—337. — 48. Seyd, Zur Biologie von Selaginella, 1910, Diss. Jena. — 49. Ziegenspeck, Über die Rolle des Casparyschen Streifens der Endodermis und analoger Organe, 1921, Ber. D. Bot. Ges. 39. S. 302—310. — 50. Rudolph, Epidermis und epidermale Transpiration, Mez, Archiv 1925, IX, 49—94. — 51. Behrisch, Zur Kenntnis der Endodermiszellen, Ber. D. Bot. Ges. 1926, 44, S. 162. — Fuchs und Ziegenspeck, Bau und Form der Wurzel einheimischer Orchideen im Hinblick auf ihre Aufgabe, Mez, Archiv 1925, XIV, 290—379. — 52. Schneider, Über das Öffnen des Nahtgewebes der Antheren, 1911, Ber. D. Bot. Ges. 29, 406. — 53. Schips, Zur Öffnungsmechanik der Antheren, Beih. z. Bot. Centr. 1910, 31, Abt. I. S. 119—208. — 54. Czaja, Ein allseitig geschlossenes selektiv permeables System, 1922, Ber. D. Bot. Ges. 40, 381—385. — Die

Fangvorrichtung der Utriculariablasen, Zeitschr. f. Bot. 1922. Heft 11. — 55. Mayr, Hydropoten, Beih. Bot. Centr. 1915. — 56. Fuchs und Ziegenspeck, Die Wurzeln der Orchideen, Mez, Archiv 1926, XIV, 290—379. — 57. Steinbrinck, Bemerkung zu Schips Veröffentlichung, 1913, Ber. D. Bot. Ges. 31, 448—457. — 58. Schips, Zu den Bemerkungen Steinbrincks über meine Antherenarbeit, 1914, Ber. D. Bot. Ges. 32, 167. — 59. Steinbrinck, Das Verhalten ausgetrockneter und wieder benetzter Antheren im Vacuum, 1914, Ber. D. Bot. Ges. 33, 367—372. — 60. Steinbrinck, Über den Nachweis von Kohäsionsfalten in geschrumpfelten Antherengeweben, 1915, Ber. D. Bot. Ges. 33, 66—72. — 61. Steinbrinck, Zu den Kohäsions- u. Osmosefragen, dass. 451—460. — 62. Ursprung, Über die Kohäsion des Wassers im Farnannulus. 1915, Ber. D. Bot. Ges. 33, 153. — Renner, Die Naturwissenschaften, 1915, 33, 153. — Pringsh. Jahrb. 1915, 56, 617. — Weitere diesbezügliche Literatur ist mehr auf die Kohäsion bei der Wasserleitung gerichtet und wird deshalb hier nicht angeführt. — 63. Ambronn, Das Zusammenwirken von Stäbchen- und Eigendoppelbrechung, Kolloidzeitschr. 1916, Bd. 18, S. 90 u. 273, dass. 1917, Bd. 20, S. 173. — Möhring, Über das Wesen der Doppelbrechung der org. Substanz. Wiss. und Industrie, Hamburg 1922. — Weinschenk, Das Polarisationsmikroskop, 1919, Herder, Freiburg. — 63a. H. Fischer, Eigenschaften organischer Kolloide, Naturwissenschaften 1926, Bd. 14, S. 391. — 64. Damm, Über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dikotylen, Beih. Bot. Centr. 1902, 11. — 65. Ambronn, Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskopes bei histologischen Untersuchungen, Leipzig 1891. — Ambronn und Frey, Das Polarisationsmikroskop, Bd. 5, Sammlung Zsigmondy, Leipzig 1926. — 66. De Vries, Über Kontraktion der Wurzeln, Landw. Jahrbücher von Thiel, Bd. 9, Berlin 1880, S. 37 ff. — 67. Rimpach, Die kontr. Wurzeln und ihre Tätigkeit, 1898, Fünfstücks Beitr. zur wiss. Bot. — Über die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis, 1893, Ber. D. Bot. Ges. 11, S. 94. Dasselbe in der Exodermis, 1893, Ber. D. Bot. Ges. 11, S. 467. — 68. Heuser, Zellulosechemie. — 69. Zsigmondy, Kolloidchemie I., Allgem. Teil, 1925. Leipzig. — 70. Gilson, La cristallisation de la cellulose et la composition chimique de la membrane cellulaire végétale, 1893 , IX. La Cellule, S. 397. — 71. Tunmann, Mikrochemie, 1913. Berlin; Bemerkungen über einige Kryptogamen-Drogen. Schweiz. Wochensch. f. Ch. und Ph. 1910, 46, Nr. 43. —

72. Duncan und Johnson, The cristallisation of Cellulose, Botanical Gazette 1895, 20. Band, S. 16. — 73. Czapek, Biochemie der Pflanzen, I. Band. — 74. Ambronn, Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 3; Kolloidzeitschr. 1913, 2, S. 20. — Wiener, Ber. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1909, S. 61. — Frey in Pringsh. Jahrb. 1926, 65, S. 195—223. — Die Naturwissenschaften 1927, 15. S. 760. — 75. Katz, Quellung, Ergebnisse der ex. Natw., 1923. — Über das Kristallisieren bei der Dehnung und die Dispergierbarkeit hochmolekularer Substanzen, 1926, Die Naturwissenschaften 14, S. 881. — 76. Herzog und Jancke in Ber. D. Chem. Ges. 1920, Bd. 53, 2162; Naturwissenschaften 1921, 9, 320. — Polanyi, ebenda 337. — 76a. Steinbrinck, Der heutige Stand der Micellartheorie, Biol. Centrbl. 1925, 45. — 77. Nägeli-Schwendener, Das Mikroskop, Leipzig 1867. — 78. Schwendener, Über die durch Wachstum bedingte Verschiebung kleinster Teilchen in trajektorischen Kurven, Monatsber. Berl. Akad. d. Wiss. 1880, S. 408—433 oder Schwendener, Ges. Arbeiten 1898, I. 3. — 79. H. Fischer, Das Inulin, Cohns Beitr. 1902, VII, 5. — Beih. Bot. Centr. 1905, XVIII. — Ber. D. Bot. Ges. 1903, Bd. 21, 107—109. — dito 1904, 22, 484—487. — dito 1905, 23, 361—364. — 80. A. Meyer, Untersuchungen über Stärkekörner, Jena 1895. — Botanisches Praktikum, 2. Aufl. 1907, vergleiche auch Gaidukow, Ber. D. Bot. Ges. 1906, Bd. 24; Kraemer, Am. Journ. Pharm. 1907, S. 212; Ehrlich, Chemikerzeitung, 1917; Fellenberg, Bioch. Zeitschr. 1918, 85, 118; Samec und Haerdtl, Kolloidch. Beitr. 1926, 12, 281. — 81. Rothert, Ber. D. Bot. Ges. 1897, Bd. 15. — 82. Wisselingh, Zellmembran, Linsbauers Handbuch, Bd. 15. — Vergleiche auch Aisslinger, Diss. Zürich; Rosenthaler Ber. Pharm. Ges. 1916; Herzog, Zeitschr. f. Kolloidch. 1909, 5, 246. — 83. Dops, Wachsausscheidungen bei Pflanzen, Mez, Archiv, 1927, 19, S. 461 bis 473. — 84. Küster, 1913, Ber. D. Bot. Ges. 31, 339. — 85. Ziegenspeck, Porenwachstum der Kutinschichten von Aloe-Arten. 1928, Mez, Archiv Bd. 21. — 86. Priestley, Suberin and Cutin, The new Phytologist 1921, Vol. 20, S. 1—29. — Lee and Priestley, The plant cuticle, Annals of Botany 1924, Vol. 38. — Lee, dasselbe, II. Teil, daselbst 1925, Vol. 39. — Tupper Carey and Priestley, The composition of Cellwall at the apical Meristem of Stem and Root, Proc. of the Royal Soc. 1923, Vol. 45, S. 109. — 87. Steinecke, Die Zweischaligkeit im Membranbau von Zygnemalen und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Conjugaten, Mez, Archiv 1926, Bd. 13, 328—339. — 88. Bünning, Untersuchungen

über die Koagulation des Protoplasmas bei Wundreizen, Mez, Archiv 1926, Bd. 14, 148—164. — Untersuchungen über Reizleitung und Reizreaktion bei traumatischer Reizung von Pflanzen, 1926, Mez, Archiv Bd. 15, Seite 4—60. — 89. Rippel, Ber. D. Bot. Ges. 1918, Bd. 36, Seite 202. — Klebs, Heidelb. Akad. d. Wiss. Biolog B, Abt. 18. — 90. Noll, Exper. Untersuchungen über das Wachstum d. Zellmembranen. Schr. u. Abh. Senckenberg. Ges. 1887. 15. 101. — 91. Zacharias, Wachstum der Zellhaut bei Wurzelhaaren. Flora 1891, 74. 467. — 92. Correns, Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembranen 1891, Pringsh. Jahr. 23, S. 331.

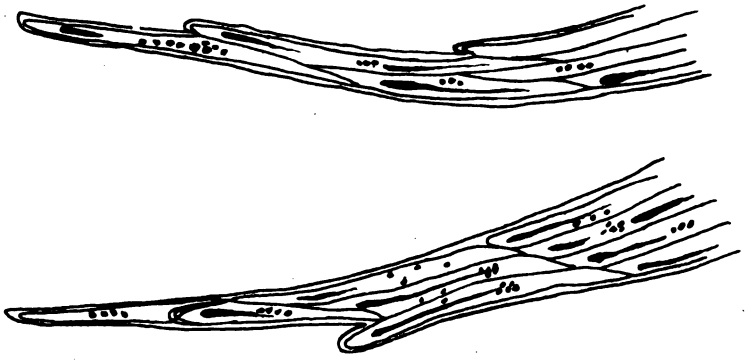

Abb. 1

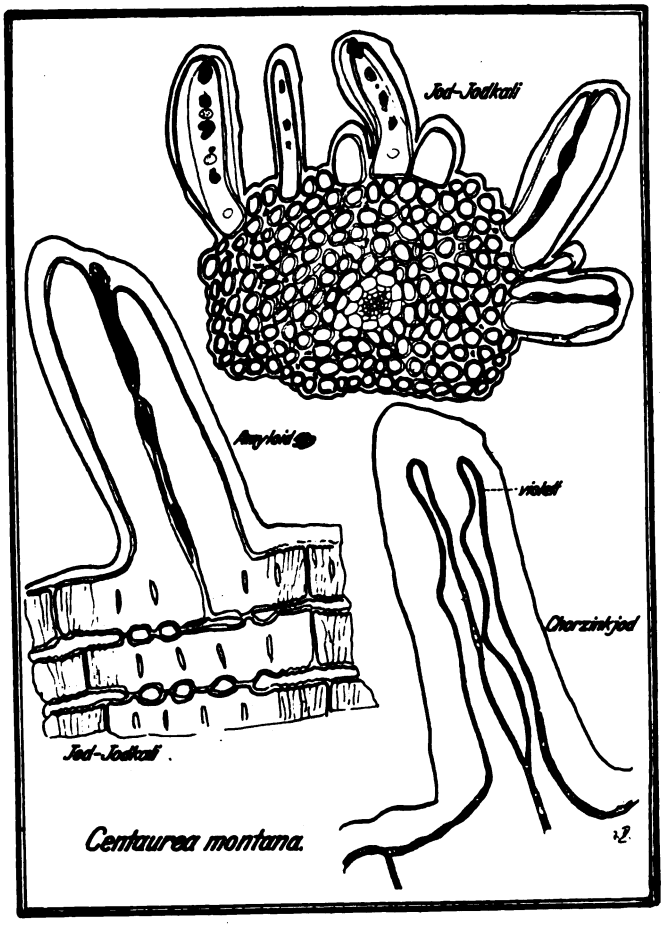
Jod-Jodkali
violett
Chlorzinkjod
Jod-Jodkali
Centaurea montana.

Abb. 2

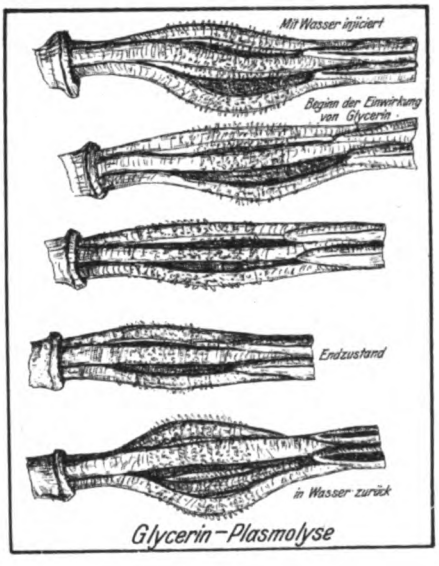
Mit Wasser injiziert
Beginn der Einwirkung von Glycerin
Endzustand
in Wasser zurück
Glycerin-Plasmolyse

Abb. 3

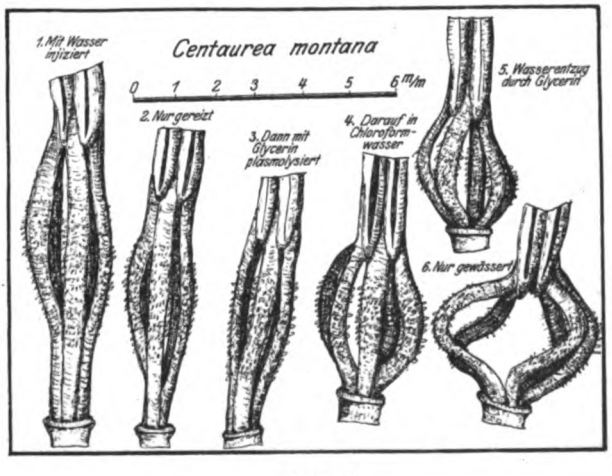
Centaurea montana
1. Mit Wasser injiziert
0 1 2 3 4 5 6 m/m
2. Nur gereizt
3. Dann mit Glycerin plasmolysiert
4. Darauf in Chloroformwasser
5. Wasserentzug durch Glycerin
6. Nur gewässert

Abb. 4

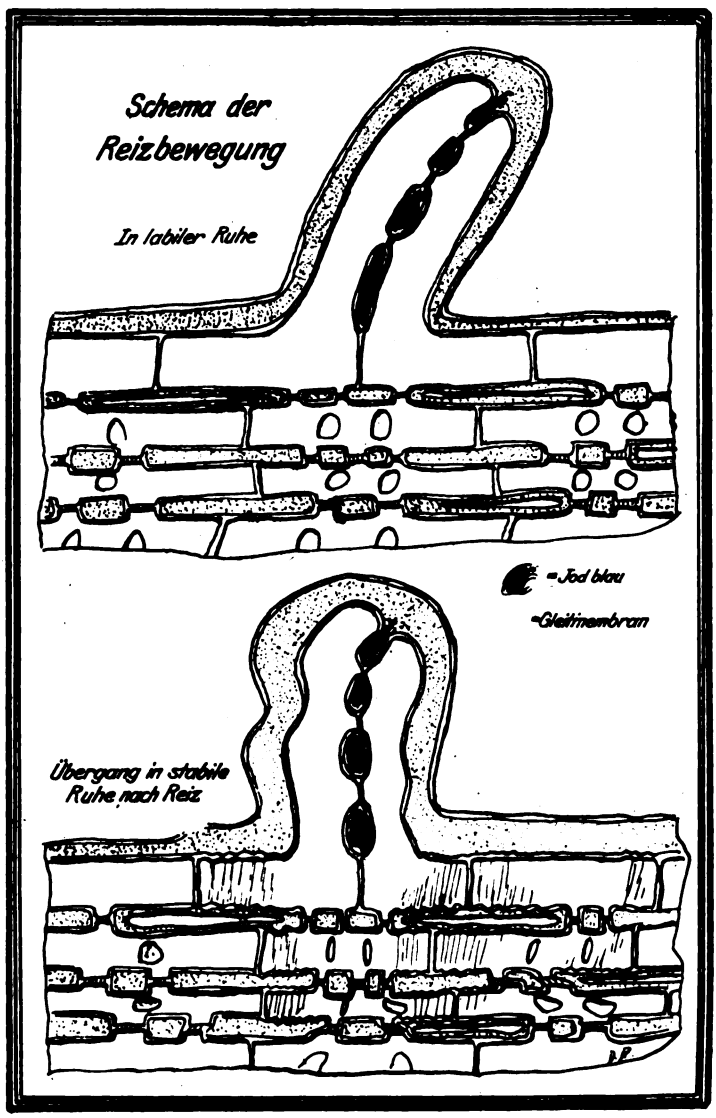
Schema der
Reizbewegung
In labiler Ruhe
= Jod blau
= Gleitmembran
Übergang in stabile
Ruhe nach Reiz

Abb. 5

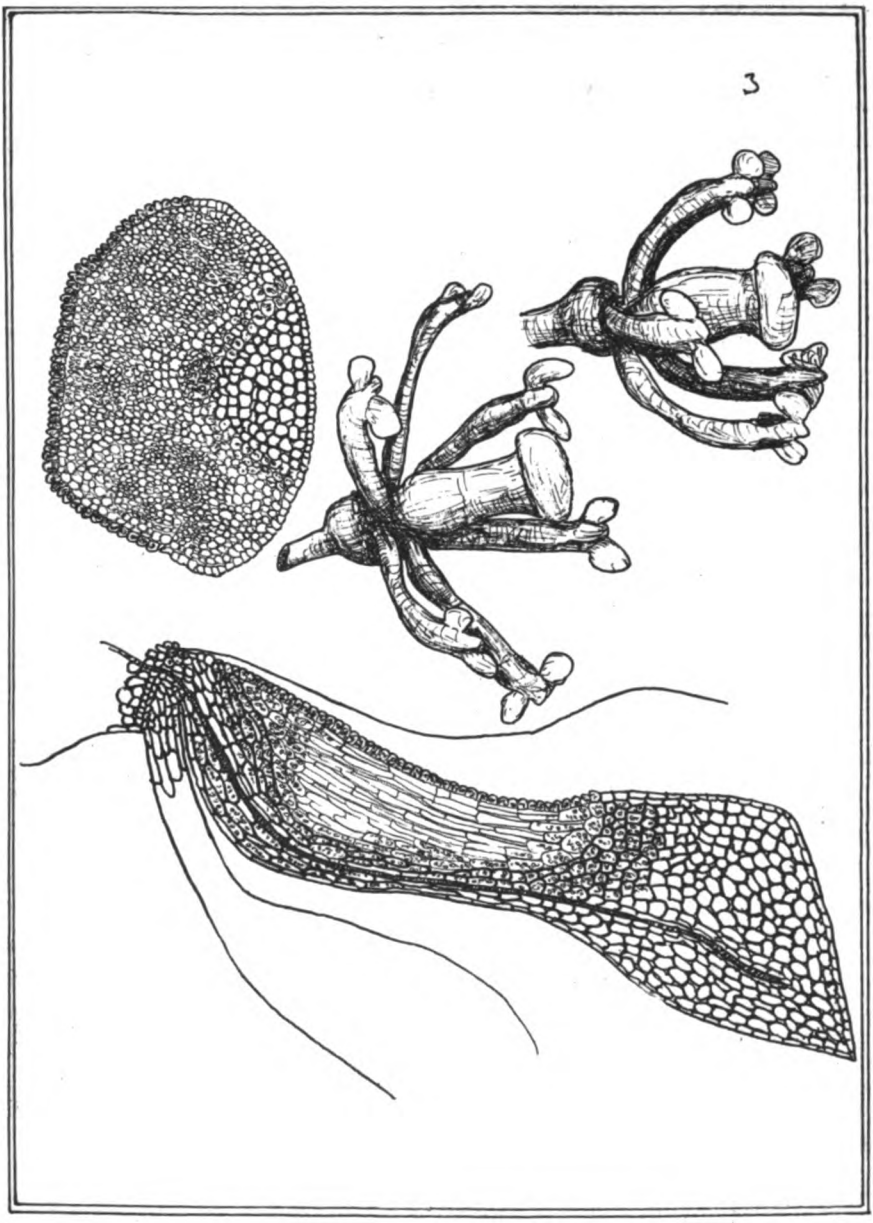

Abb. 6

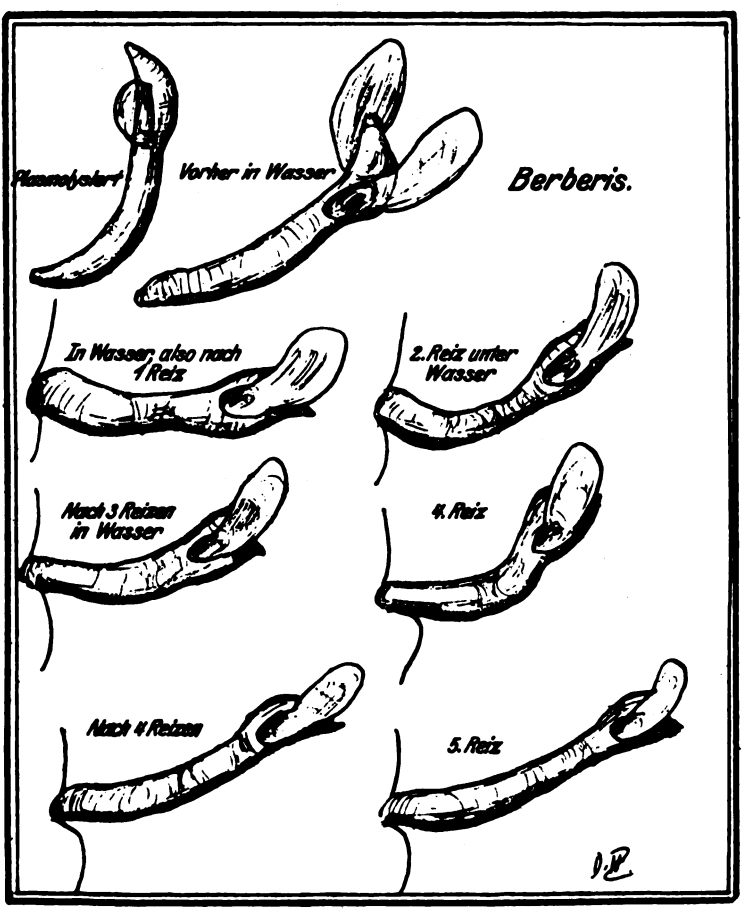
Flammefolart
Vorher in Wasser
Berberis.
In Wasser also nach 1 Reiz
2. Reiz unter Wasser
Nach 3 Reizen in Wasser
4. Reiz
Nach 4 Reizen
5. Reiz

Abb. 7

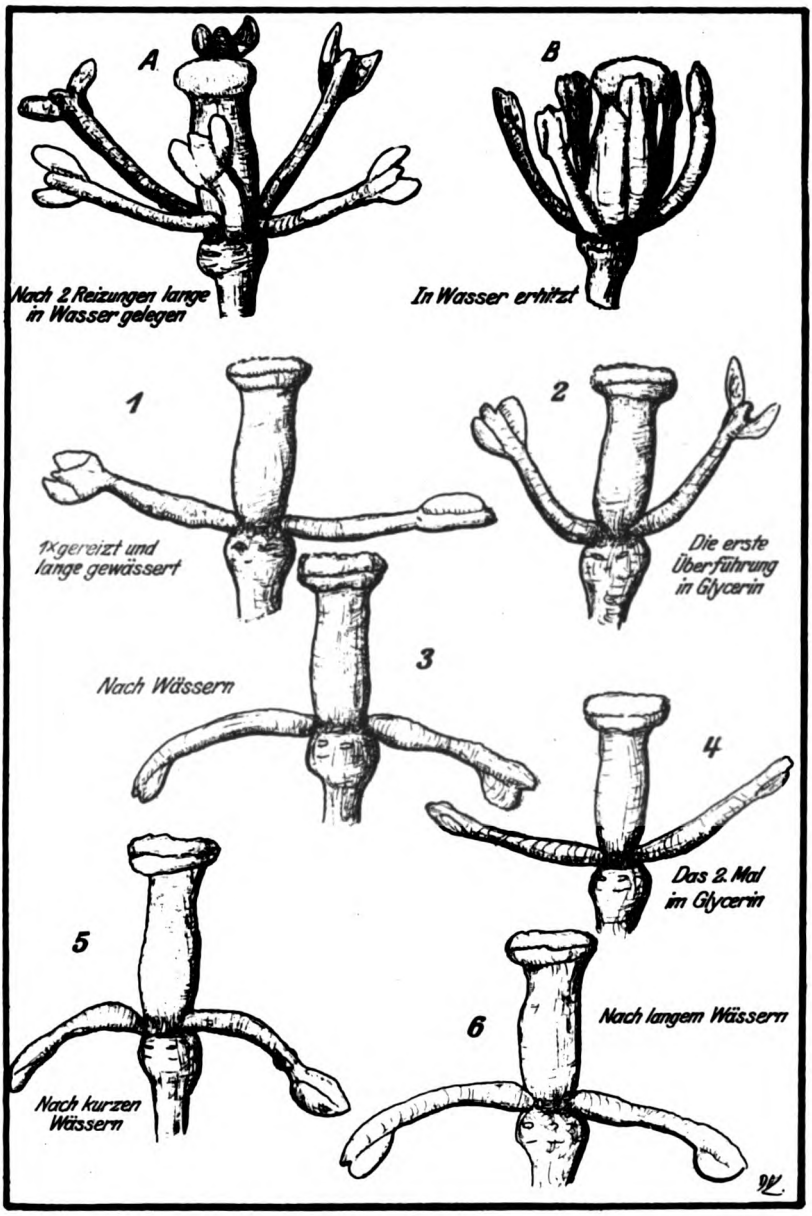

Abb. 8

Helioplandruck von F. A. Brockhaus, Leipzig

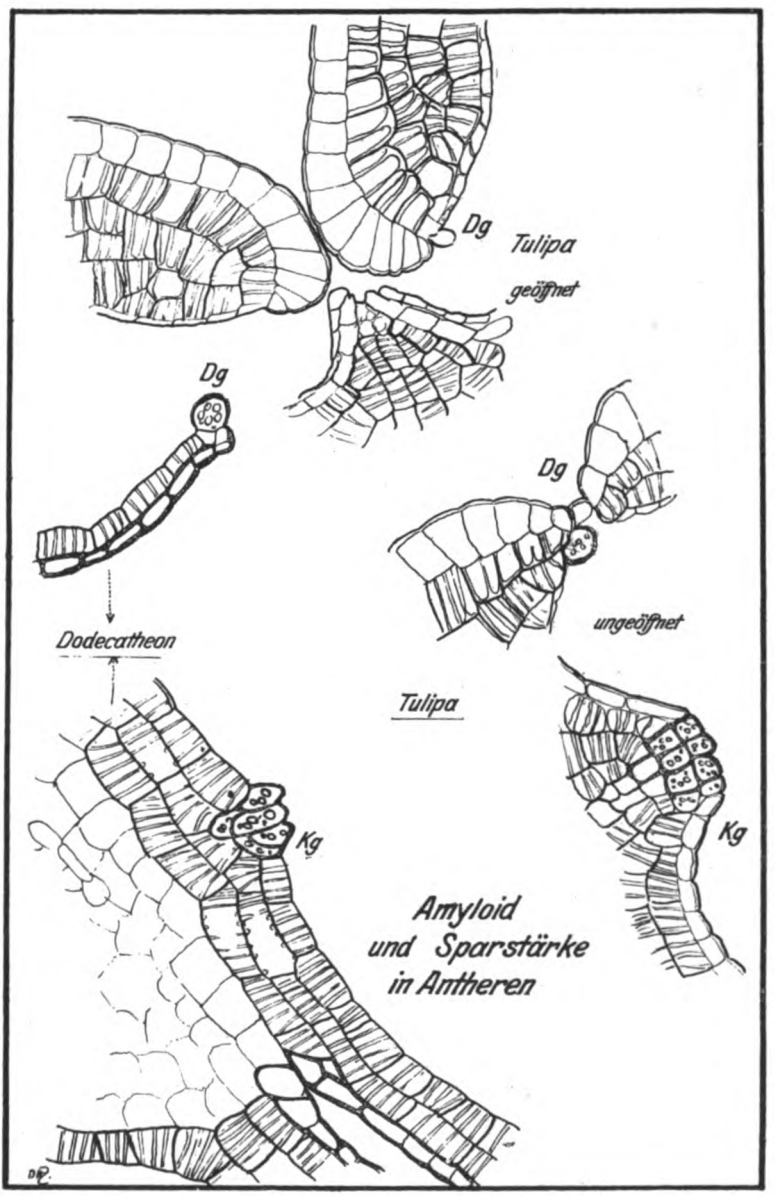
Dg
Tulipa
geöffnet
Dg
Dg
ungeöffnet
Dodecatheon
Tulipa
Kg
Kg
Amyloid
und Sparstärke
in Antheren

Abb. 9

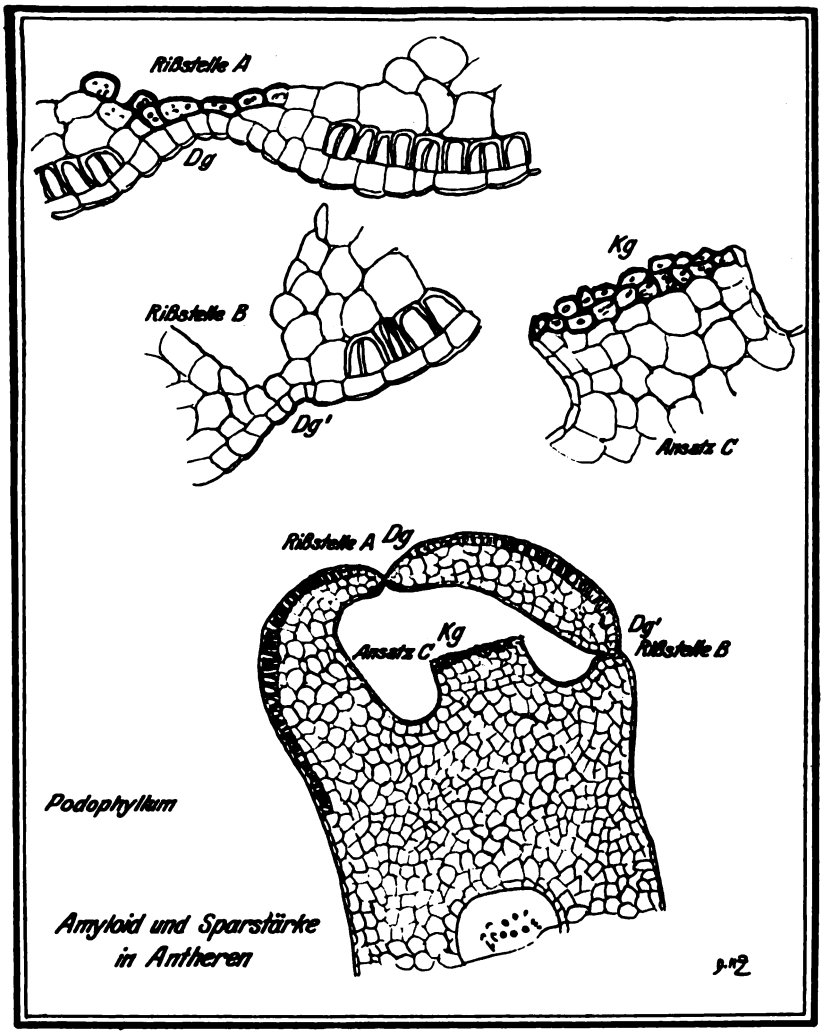
Rißstelle A
Dg
Rißstelle B
Dg'
Kg
Ansatz C
Rißstelle A
Dg
Ansatz C
Kg
Dg'
Rißstelle B
Podophyllum
Amyloid und Sparstärke
in Antheren

Abb. 10

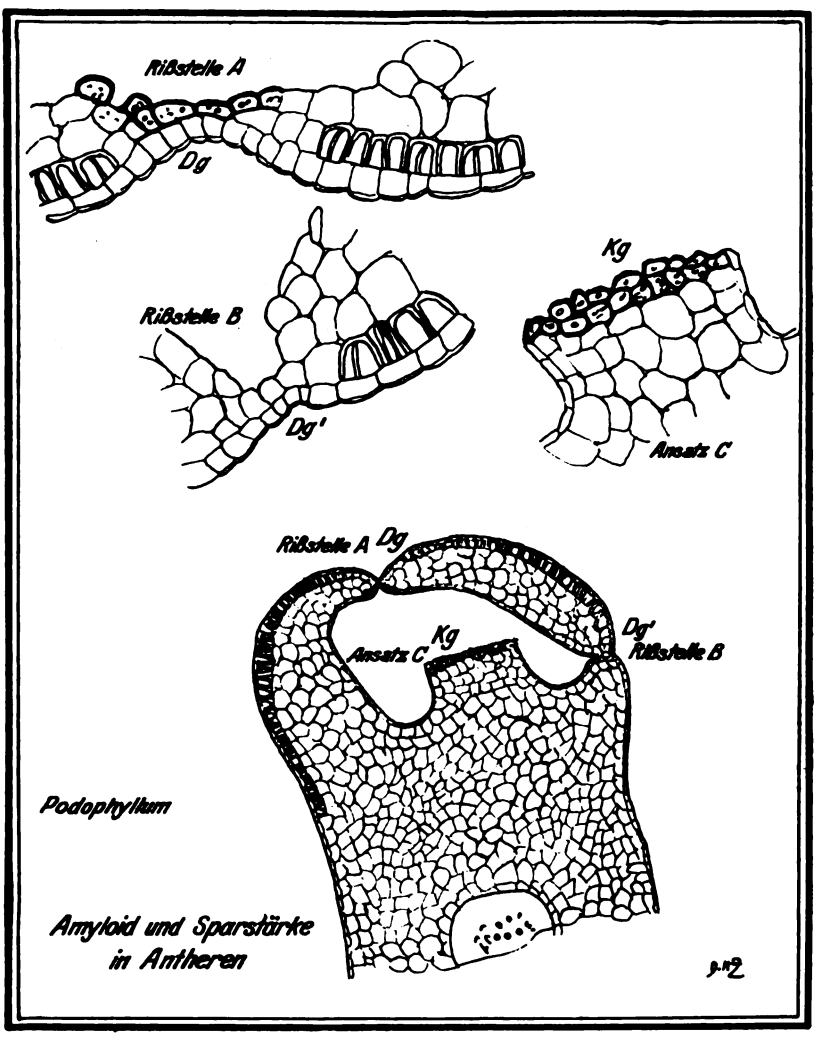
Rißstelle A
Dg
Rißstelle B
Dg'
Kg
Ansatz C
Rißstelle A
Dg
Ansatz C
Kg
Dg'
Rißstelle B
Podophyllum
Amyloid und Sparstärke
in Antheren

Abb. 10

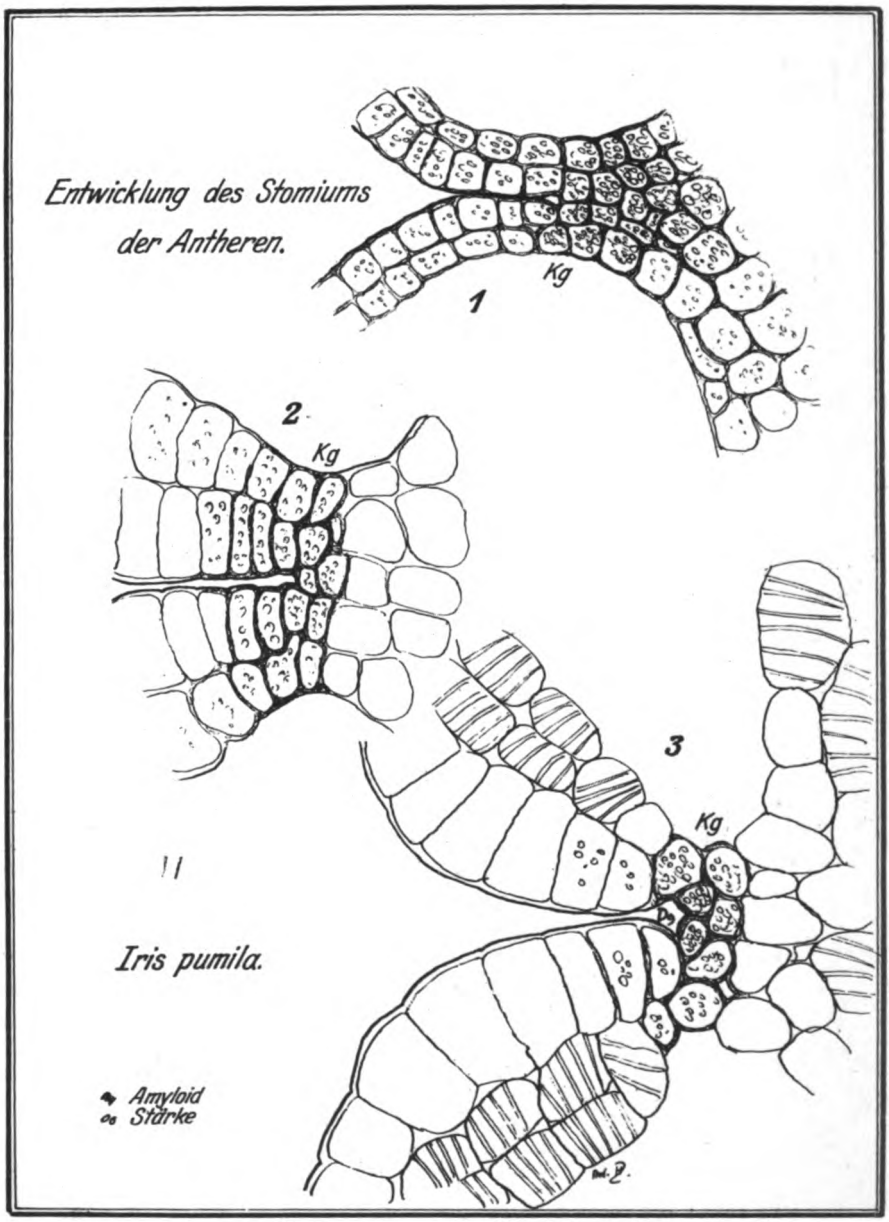
Entwicklung des Stomiums
der Antheren.
Kg
1
2
Kg
3
Kg
11
Iris pumila.
Amyloid
Stärke

Abb. 11

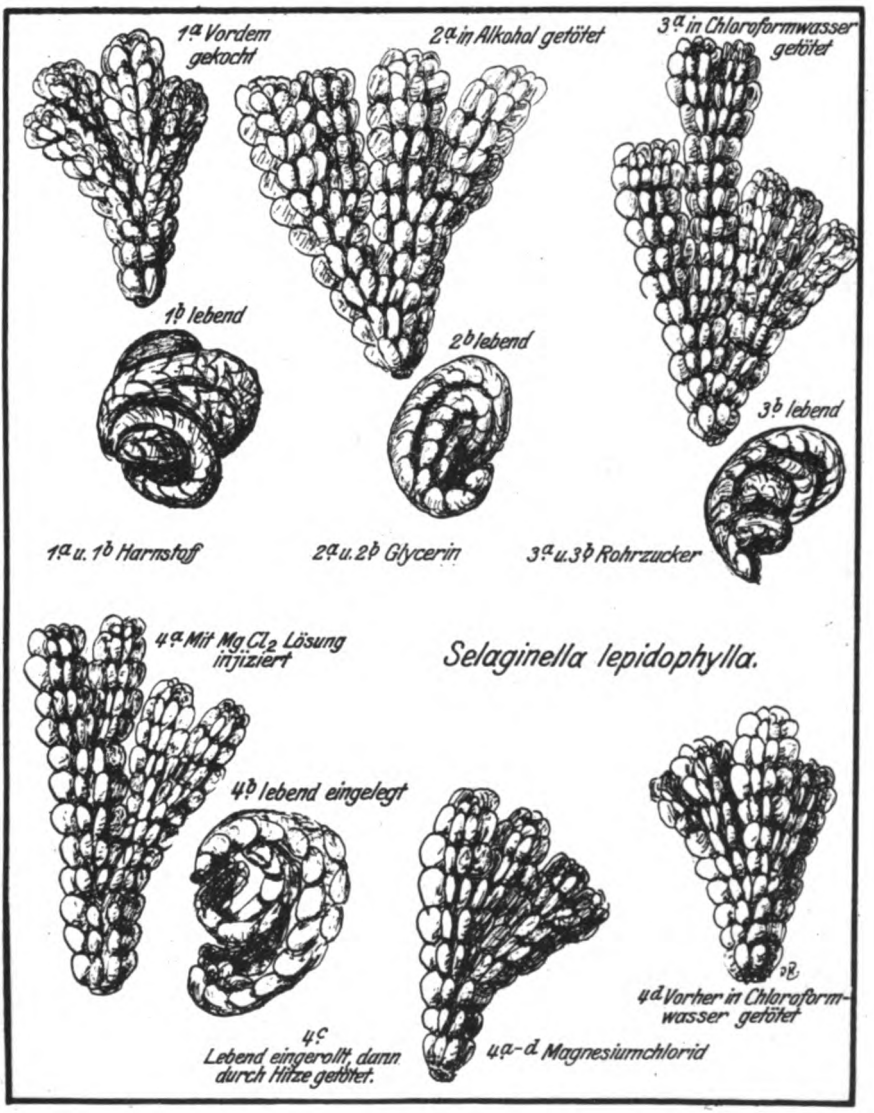
1a Vordem gekocht
2a in Alkohol getötet
3a in Chloroformwasser getötet
1b lebend
2b lebend
3b lebend
1a u. 1b Harnstoff
2a u. 2b Glycerin
3a u. 3b Rohrzucker
4a Mit $MgCl_2$ Lösung injiziert
Selaginella lepidophylla.
4b lebend eingelegt
4d Vorher in Chloroformwasser getötet
4c Lebend eingerollt, dann durch Hitze getötet.
4a-d Magnesiumchlorid

Abb. 12

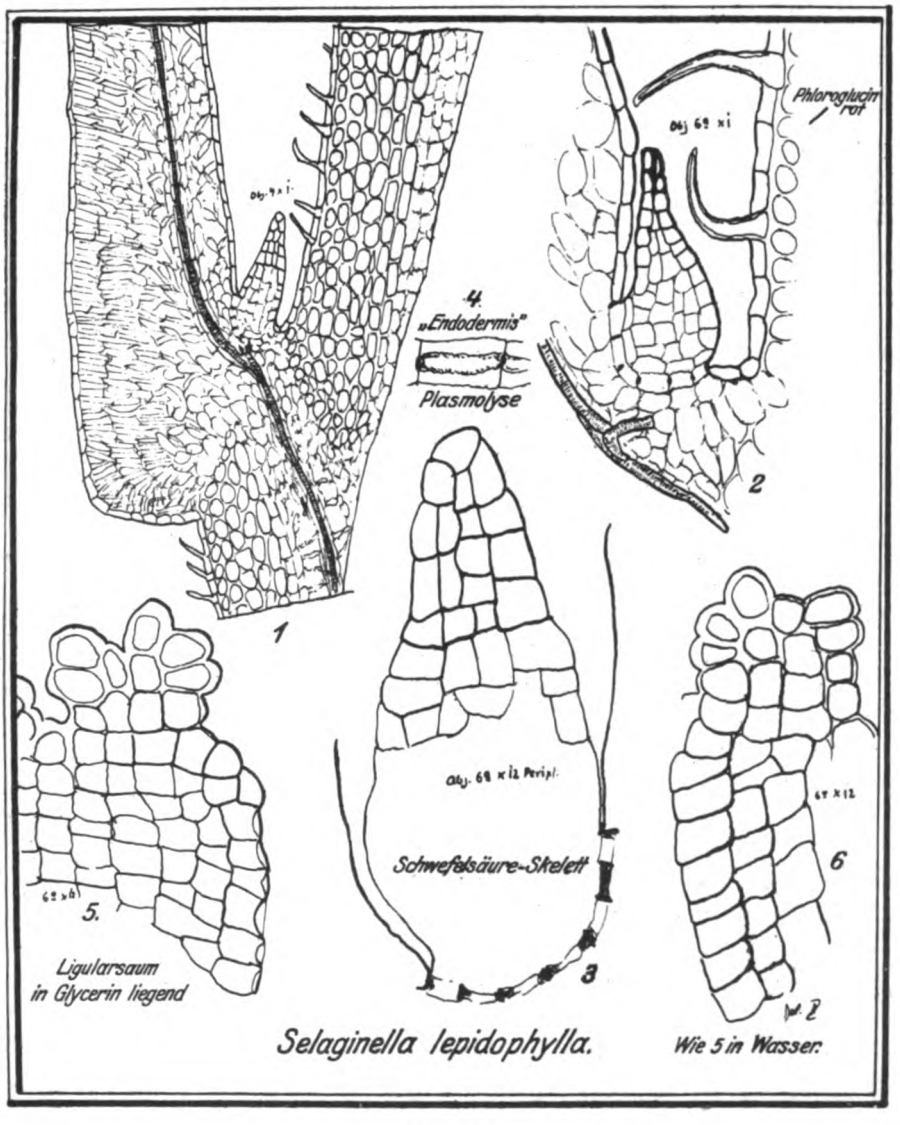
Phloroglucin rot
4.
„Endodermis"
Plasmolyse
1
2
Schwefelsäure-Skelett
3
5.
Ligularsaum
in Glycerin liegend
6
Selaginella lepidophylla.
Wie 5 in Wasser.

Abb. 13

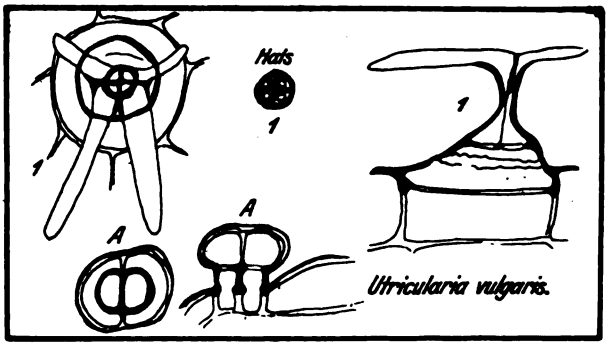
Hals
1
1
1
A
A
Utricularia vulgaris.

Abb. 14

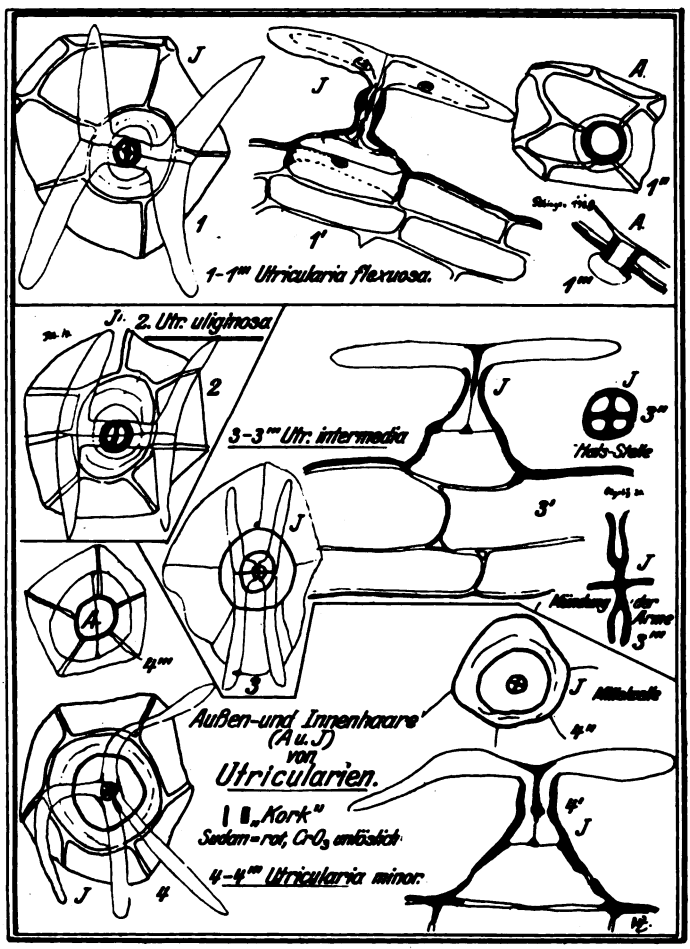
J
J
A.
1
1'
1"
A.
1'''
1-1''' Utricularia flexuosa.
J. 2. Utr. uliginosa
2
3-3''' Utr. intermedia
J
J
3''
Hals-Stelle
3'
J
J
Mündung der Arme
3'''
A
4'''
3
J
Mittelwelle
4''
Außen-und Innenhaare
(A u. J)
von
Utricularien.
„Kork"
Sudan=rot, CrO3 unlöslich
4-4''' Utricularia minor.
4'
J
J
4

Abb. 15

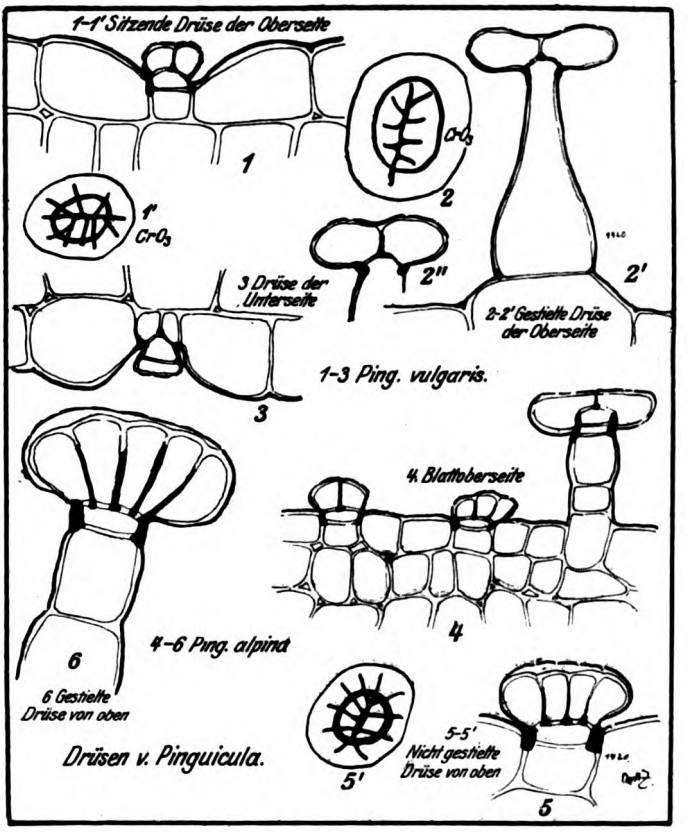

Abb. 16

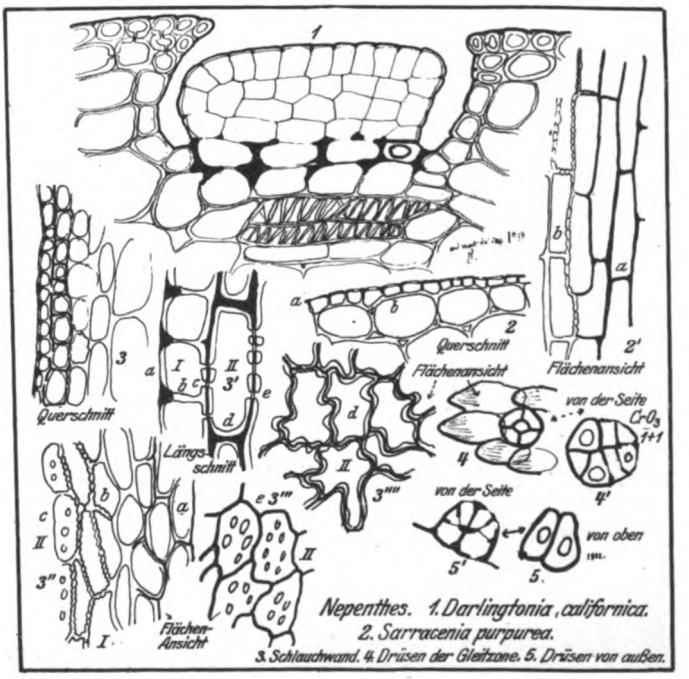

Abb. 17

t m. b. H., Leipzig

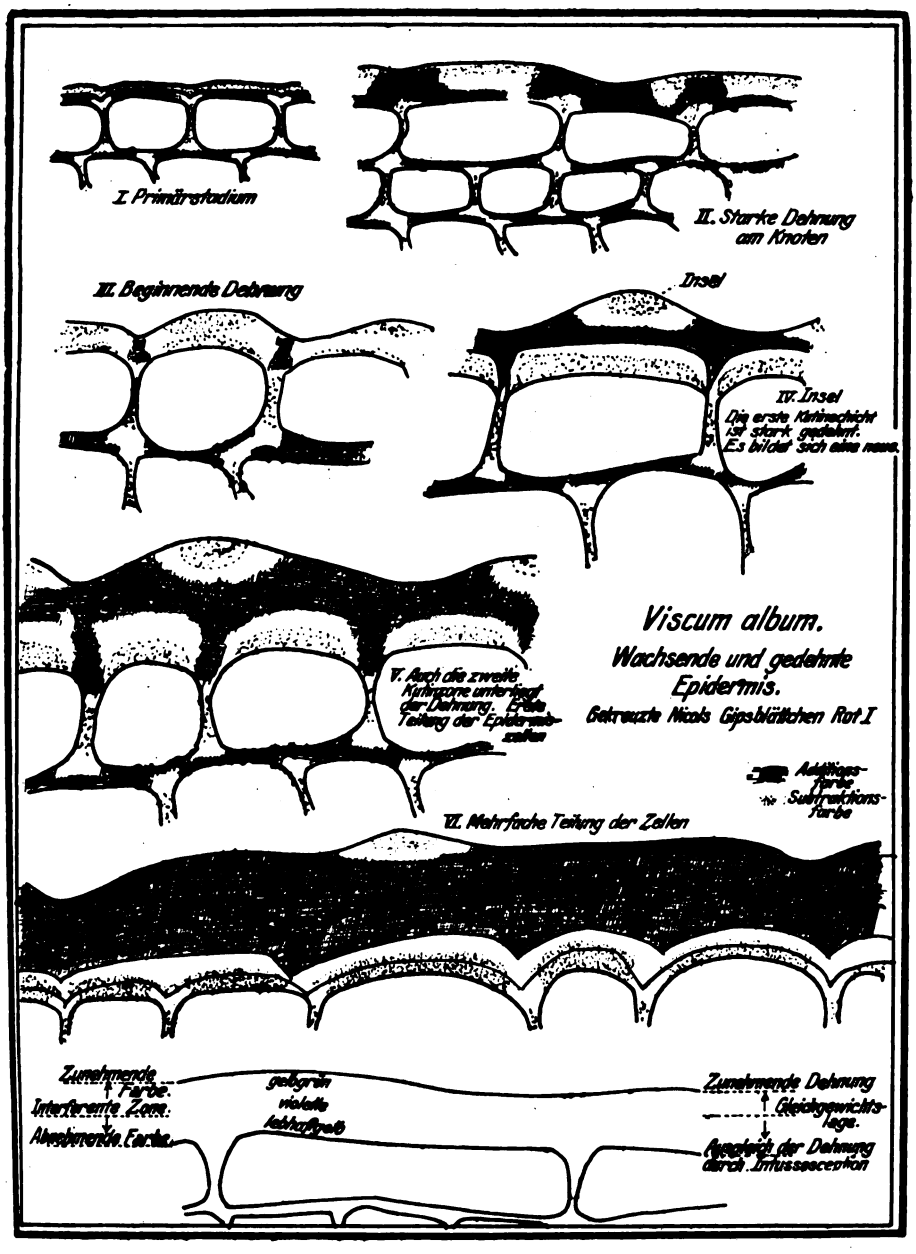

Abb. 18

Helioplandruck von F. A. Brockhaus, Leipzig