

Zur Theorie der hygroskopischen Flächenquellung und -schrumpfung vegetabilischer Membranen, insbesondere der durch sie hervorgerufenen Windungs- und Torsionsbewegungen.

Von

Dr. Carl Steinbrinck,

Oberlehrer am Realgymnasium zu Lippstadt.

(Hierzu Tafel V, VI und VII.)

Vorwort und Einleitung.

Die vorliegende Abhandlung ist auf Anregung des Herrn Prof. Schwendener entstanden, welcher eine eingehende mechanische Begründung der durch die Austrocknung hervorgerufenen Windungsbewegungen gewisser asymmetrisch gebauter Zellen, sowie eine theoretische Erörterung des hygroskopischen Verhaltens von Komplexen gleichartiger tordirender Elemente als wünschenswerth bezeichnete. Ich kann nicht umhin, dem genannten Forscher auch öffentlich meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für die Theilnahme, die er der Arbeit während ihres Entstehens gewidmet hat, und für die Förderung, die mir aus seinen brieflichen kritischen Aeusserungen zu einzelnen Theilen des Entwurfes erwachsen ist.

Bei der Behandlung der angezeigten Aufgabe konnte ich mich nun, ausser auf eigene Beobachtungen, vornehmlich auf Arbeiten von Schwendener¹⁾ selbst, sowie von Zimmermann²⁾ und Eichholz³⁾ stützen, aus denen her-

1) „Ueber Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen.“ Sitzgsber. d. K. Pr. Akad. der Wiss. zu Berlin, 1887, pag. 659 ff.

2) „Ueber mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte“ Pringsheims Jahrb. 1881, pag. 542 ff. sowie: „Ueber den Zusammenhang zwischen Quellungsfähigkeit und Doppelbrechung.“ Ber. der Deutsch. Bot. Gesellsch. 1883, pag. 533.

3) „Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Ver-
Verh. d. nat. Ver. Jahrg. XXXXVII. 5. Folge. Bd. VII.

vorgeht, dass das Minimum der Flächenquellung genau oder mindestens sehr nahe mit der Streifen- und Porenrichtung der Zellwände zusammenfällt. Zur Inangriffnahme des gedachten Problems bot jedoch diese Erfahrungsthatsache an sich noch keine vollkommen ausreichende theoretische Grundlage. Es bedarf zu derselben noch einer besonderen Hypothese über die Art der Verschiebungen, welche die kleinsten Theilchen der Membran bei der Quellung und Schrumpfung erleiden. Rein geometrisch betrachtet sind nämlich durch die Lage und Form der Ellipse, in welche eine kreisförmige homogene Membran in Folge der Quellung übergeht, die Verschiebungsrichtungen ihrer kleinsten Theilchen durchaus noch nicht bestimmt. Vielmehr könnte man von diesem Gesichtspunkte aus dieselbe Ellipse aus derselben Kreismembran durch unzählige Arten von je 2 oder mehreren Parallelverschiebungen hervorgehen lassen. (Vgl. p. 119 ff.). Die Frage, welches specielle Gesetz die Ortsveränderungen der Membranpartikelchen thatsächlich beherrscht, mag allerdings ohne Belang sein, so lange man es nur auf die äussere Quellungsförmigkeit einer Einzelmembran abgesehen hat. Soll aber die hygroskopische Gestaltänderung eines Systems aus mehreren Wänden von verschiedener Streifenlage auf theoretischem Wege ermittelt werden, so wird es nöthig, auch die besonderen Vorgänge im Innern, durch welche die Umgestaltung jeder Einzelmembran herbeigeführt wird, in Betracht zu ziehen. Man erkennt dies leicht, wenn man sich der Einfachheit halber einen Komplex von nur zwei Parallelwänden vorstellt, die an den Rändern verbunden sind, und eine Reihe gegenüberliegender Randpunkte ins Auge fasst. Bei der Wasseraufnahme oder -abgabe rücken diese Punkte, falls die beiden Streifensysteme nicht übereinstimmen, auseinander, und die Formänderung des Systems wird in hohem Grade davon abhängen, welcher Lage jeder von zwei entsprechenden unter diesen Punkten zustrebt, wenn die Platte, welcher er angehört, unbehindert quellen oder schrumpfen könnte.

breitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen.“ Pringsheims Jahrb. 1885, pag. 543 ff.

Die allereinfachste und nächstliegende Vorstellung über diese Lagenänderungen ist offenbar die, dass die Verschiebungsrichtungen innerhalb einer homogenen Membran mit den Linien des Quellungsmaximums und -minimums zusammenfallen, und die Flächenquellung, soweit die festen Theilchen in Betracht kommen, lediglich in dieser zweifachen Verschiebung besteht. Auf Grund dieser Voraussetzung wurde nun zuerst das Problem der windenden Zellen behandelt. Es ergab sich durchweg eine zufriedenstellende Uebereinstimmung der solcher Weise gewonnenen theoretischen Folgerungen mit den Erfahrungsthatfachen. Ueberdies gelang es, an künstlichen Nachahmungen solcher Membrankomplexe mit den beobachteten übereinstimmende Schrumpfbewegungen hervorzurufen. Ferner zeigte sich, dass auch die für Aggregate tordirender Zellen auf derselben Grundlage abgeleiteten Schlüsse mit der Erfahrung nicht im Widerspruch stehen, vielmehr geeignet sind, auf einzelne bisher noch nicht aufgeklärte Verhältnisse des anatomischen Baues von Organen mit starker hygroscopischer Bewegung, sowie auf das auffällige Fehlen dieser bei anderen Geweben ein helles Licht zu werfen.

Erhielt nun schon hierdurch die gedachte Annahme eine gewisse Stütze, so musste sie doch noch von einem allgemeineren Gesichtspunkte aus einer Prüfung auf ihre Zulässigkeit unterworfen werden. Es ist nämlich sehr auffällig, dass sich diese Vorstellung mindestens in der älteren Literatur, bis in den Beginn der achtziger Jahre hinein, nirgendwo klar und bestimmt ausgesprochen findet. Namentlich die Schriften Nägelis, der doch zahlreiche Beobachtungen über das Verhalten der Membranen gegenüber Quellungsmittein angestellt hat, habe ich in dieser Hinsicht durchsucht; jedoch ohne Erfolg. Man gewinnt bei der Lektüre der Originalarbeiten dieses Forschers sowie auch des von ihm gemeinschaftlich mit Schwendener herausgegebenen „Mikroskops“ geradezu den Eindruck, als ob es absichtlich vermieden worden sei, über die Quellungsverschiebungen innerhalb der Pflanzenmembran bestimmtere Ansichten zu äussern, weil dies Gebiet zu dunkel und unsicher erschienen ist. In späteren Abhandlungen anderer Forscher findet sich zwar

häufig der Ausdruck, dass die Membran nach bestimmten Richtungen vorzugsweise „quelle“; es ist aber oben schon betont worden, hiermit könne noch nicht ohne weiteres ausgesprochen sein, dass die Wandtheilchen gerade nach diesen Richtungen auseinanderweichen, und dass die Quellung ausschliesslich in dieser Veränderung bestehe. Für die bisher im einzelnen zu allermeist beobachteten Quellungsvorgänge wäre diese Auffassung im Gegentheil anerkanntermassen nicht einmal zutreffend. — Bei mikroskopischen Untersuchungen pflegt man ja gewöhnlich zur Herbeiführung des Quellungszustandes nicht reines Wasser, sondern Natronlauge, Schwefelsäure, Chromsäure u. dgl. Agentien zuzusetzen, da diese „energischer“ wirken. Es ist aber seit lange bekannt, dass, während bei Benutzung von Wasser das Wechselspiel des Quellens und Schrumpfens beliebig oft in derselben Weise wiederholt werden kann, das durch obige Mittel bewirkte Quellungsresultat, falls diese Agentien nicht stark verdünnt waren, durch ihre nachträgliche Beseitigung ebensowenig rückgängig gemacht werden kann, wie die Dehnung eines über die Elasticitätsgrenze hinaus belasteten Stabes durch die Wegnahme des streckenden Gewichtes.

Der Verlust der Fähigkeit, zu dem ursprünglichen Zustande zurückzukehren, beweist, dass eine Strukturänderung in der Membran vor sich gegangen ist. Nägeli hat bekanntlich wahrscheinlich gemacht, dass die kleinsten individualisirten Wandtheilchen, die Micelle, dabei zertrümmert werden und ihre Bruchstücke sich gegeneinander verschieben¹⁾. Von Schwendener, der bei dieser Art der Quellung ganz allgemein eine Verkürzung der Zellhäute in der Streifenrichtung konstatarie, wurde dieser Prozess dann noch genauer dahin präcisirt, dass die Micelle sich vorzugsweise quer (normal zur Streifung) spalten und ihre Theile an einander vorbeigleiten lassen²⁾.

Mit solchen unter Zerkleinerung der Micelle stattfindenden Vorgängen der nicht-zurückführbaren Quellung,

1) Vergl. z. B. Sitzgsber. d. Münch. Akad. Juli 1864, pag. 160.

2) l. c. pag. 701.

die man füglich kurz als „Ueberquellung“ kennzeichnen sollte, haben wir es nun in der Natur im allgemeinen nicht zu thun. Abgesehen von den verschleimenden Membranen ist an eine Strukturänderung bei der natürlichen, durch Aufnahme dampfförmigen oder flüssigen Wassers von gewöhnlicher Temperatur bewirkten Quellung nach allen Erfahrungen nicht zu denken¹⁾. Nur auf diese Art der Quellung, die fortan in dieser Mittheilung als hygroskopische Quellung charakterisirt werden soll, bezieht sich aber die gedachte Verschiebungshypothese. Wenn auch in den neueren Arbeiten von Zimmermann und Eichholz eine präzise Formulirung derselben vermisst wird, so erklärt sich dies wahrscheinlicher Weise daraus, dass sie als Anhänger der Micellartheorie dieselbe für die hygroskopische Quellung als natürliche Konsequenz der Nägelischen Vorstellungen angesehen haben. In Schwendeners Abhandlung bildet die gedachte Annahme über die Art der Quellungsverschiebungen, wenn auch unausgesprochen, offenbar die Grundlage seines Nachweises für die Quellungstorsion eines schraubig-gestreiften Cylinders (s. Fig. 2 der cit. Abh. sowie den zugehörigen Text pag. 665).

Die Voraussetzung dieser stillschweigenden Uebereinstimmung überhebt uns aber nicht der Aufgabe, die Berechtigung jener Verschiebungshypothese vom Standpunkte der heute vertretenen Ansichten über die Konstitution der Zellwandung nochmals eingehend zu prüfen. Ausser der Micellarhypothese Nägelis und im Gegensatz zu derselben sind nun neuerdings bekanntermassen von Strasburger, von Höhnel und Wiesner verschiedene Anschauungen über den inneren Bau der Pflanzenzellhäute verfochten worden. Eine Untersuchung der Konsequenzen, die sich aus der Dermatosomenhypothese des letztgenannten Botanikers ergeben, zeigt jedoch sofort, dass dieselbe mit unseren bisherigen Erfahrungen über die Quellungsvorgänge unvereinbar ist. Die von Strasburger

1) Vgl. Schwendener l. c. pag. 664.

aufgestellte Molekularnetz-, sowie die von Höhnel'sche Spannungshypothese sind aber bereits von Schwendener widerlegt worden. Somit musste sich die weitere Erörterung darauf zuspitzen, ob die Micellartheorie Nägelis in der That einen genügenden Anhaltspunkt für die vermuthete Eigenart der Quellungs- und Schrumpfungverschiebungen biete, oder umgekehrt gesprochen, welche speciellen Annahmen über die Form und Anordnung der Micelle nothwendig sind, wenn die angegebene Weise der Ortsveränderungen nicht eine vereinzelt auftretende, sondern allgemeiner herrschende sein sollte.

Eine derartige Untersuchung erscheint um so mehr angezeigt, als gewisse specielle Anschauungen Nägelis über den feineren Bau der Pflanzenmembran, die in den Sitzungsberichten der Münch. Akad. von 1862 und 1864 niedergelegt sind und noch im „Mikroskop“ von 1876 wiederkehren, in neuerer Zeit an Wahrscheinlichkeit sehr eingebüsst, und seine Gegner auf Grund dessen bereits den Umsturz seiner ganzen tiefdurchdachten Theorie proklamiren zu dürfen geglaubt haben. Es war daher die Nägelische Hypothese bez. der Zellwand gewissermassen in ihrer ursprünglichen Reinheit wieder herzustellen und, unter Benutzung der „Anmerkung betreffend die Molekülvereinigungen“ in Nägelis „Theorie der Gährung“ von 1879, auf Nägelis grundlegendes Werk über die Stärkekörner von 1858 zurückzugreifen. Die umstrittene Frage, ob die Micelle selbst doppelbrechend seien, fällt dabei ausser betracht; dagegen ist die Annahme festzubalten, dass dieselben „in regelmässiger Anordnung nebeneinander liegen“ (Sitzgsber. d. Münch. Ak. 1862, pag. 311), dass sie selbst für Wasser undurchdringlich¹⁾, und dass die Micelle, resp. ihre Verbände „im benetzten Zustande von

1) Pfeffer hat früher (1877) in den „Osmotischen Untersuchungen“ pag. 150 die Ansicht aufgestellt, dass von der „Forderung, Wasser solle nur intertagmatisch, nicht in die „Tagmen“ selbst aufgenommen werden, Abstand genommen werden“ müsse. Nach seiner 1881 herausgegebenen „Pflanzenphysiologie“ zu urtheilen, hat er seinen Widerspruch jedoch in Folge der in der Theorie der Gährung dargelegten Rechtfertigung Nägelis fallen lassen.

Wasserhüllen nahezu gleicher Mächtigkeit umgeben, also überall durch Wasserschichten von ungefähr gleicher Dicke getrennt sind“¹⁾).

Hiernach ist die Lage und Grösse der Quellungsaxen sowie die Richtung der Verschiebungslinien als in erster Linie durch die Anordnung und Form der Micelle (und ihrer Verbände) bedingt anzunehmen²⁾. Umgekehrt wird sich aus der beobachteten Lage dieser Linien, sowie aus den Kohäsionsverhältnissen der Membran (im Zusammenhang mit ihren optischen Eigenschaften) in ähnlicher Weise auf ihre Micellarstruktur ein Schluss ziehen lassen müssen, wie dies für die Stärkekörner von Nägeli schon 1858 durchgeführt ist. Nun ist in der Streifenrichtung nicht bloß die Quellung ein Minimum sondern nach Zimmermanns Vermutung³⁾ und Schwendeners Beobachtung⁴⁾ auch der Dehnungswiderstand ein Maximum; zudem fällt eine der optischen Elastizitätsaxen mit ihr zusammen⁵⁾. Dies erklärt sich alles sehr einfach, wenn man supponirt, dass die Streifenrichtung die längste Axe der Micelle in sich aufnimmt. Die besprochene Eigenart der Quellungsverschiebungen würde nunmehr am leichtesten verständlich werden, wenn man sich die Micelle als rechtwinkelige Parallelepipede vorstellen dürfte, deren grösste Seitenflächen der Membranfläche parallel laufen müssten. Eine ebenflächige Begrenzung der Micelle erachtet aber Nägeli als mit dem Intussusceptionswachsthum nicht vereinbar; dem

1) Nach dieser Formulirung Nägelis können wir wohl der Einfachheit halber von der in den „Stärkekörnern“ abgeleiteten Bedingung, dass den grösseren Micelldurchmessern die dünnere Wasserhülle entspreche (Stärkekörner, pag. 355), absehen.

2) Reinke hat in seiner Abhandlung: „Untersuchungen über die Quellung einiger vegetabilischer Substanzen“ (Bot. Abhandlgg. aus d. Gebiete d. Morph. u. Phys. von Hanstein Bd. IV, Heft 1. 1879) diese Faktoren nicht berücksichtigt und ist daher zu bestimmten Aufstellungen über die Lage der Quellungsaxen nicht gelangt.

3) Pringsheims Jahrb. 1881, pag. 560.

4) l. c. pag. 667.

5) Dies behauptete Dippel schon 1872 im „Mikroskop.“ Siehe z. B. Theil II. pag. 318.

entsprechend wird auch allgemein in der neueren Litteratur die Form der Micelle als eine complicirtere angenommen. Dadurch ist also im speciellen eine Erörterung darüber geboten, wie die Form der Micelle wechseln kann, ohne dass sich die angegebene Lage der Quellungs- und Verschiebungssachsen ändert.

Als Resultat derselben stellte sich folgendes heraus. Wird zunächst die Forderung festgehalten, dass die Verschiebungssachsen in mathematischer Genauigkeit mit den Linien der Streifung und ihrer Normale zusammenfallen, so muss entweder die Form der Micelle und Micellverbände selbst zu diesen sich rechtwinklig schneidenden Linien symmetrisch sein, so dass sie etwa mit parallel gelagerten Krystallaggregaten des rhombischen Systems verglichen werden dürfen, oder es muss doch jedes grössere Membranstückchen, indem sich die Unregelmässigkeiten im Bau der einzelnen Micelle ausgleichen, einen solchen „rhombischen“ Charakter tragen.

Nun war aber zweitens zu berücksichtigen, dass unsere Erfahrungen uns darüber keinen sicheren Aufschluss geben, ob nicht etwa das Quellungs- und Verschiebungs-Minimum und Kohäsions- und Längenmaximum¹⁾ von der Streifenrichtung um geringe Winkelbeträge abweicht. Lässt man die Möglichkeit einer solchen Divergenz zu, so genügt zur Erklärung des Verhaltens der Membran bei der hygroskopischen Quellung die Annahme, dass die Länge der in die Streifung fallenden Durchmesser der Micelle den kürzesten Micelldurchmesser um ein erhebliches übertrifft, dass also die individualisirten Wandtheilchen fibrillenartig geformt sind; auf die besondere Form dieser stabförmigen Körperchen kommt es in diesem Falle nicht an. Bei den spezifisch-statischen Zellen, den Stereiden Schwendeners, ist diese Bedingung nun, ihrer ungemeinen Festigkeit nach zu urtheilen, sehr wahrscheinlich erfüllt (Nägeli, Theorie der Gährung). Dasselbe lässt sich für die spezifisch-dynamischen Zellhäute²⁾ aus dem hohen Werthe des

1) Der Micelldurchmesser.

2) Nachdem i. J. 1884 (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. II

Verhältnisses zwischen dem grösseren und kleineren Flächenquellungskoeffizienten schliessen. Beiderlei Membranen sind aber gemeinsam dadurch charakterisirt, dass sie entweder deutlich gestreift oder doch mit langgestreckten, z. Th. schmal-spaltenförmigen Poren ausgestattet sind. Für solche Zellhäute wenigstens kommt also der bezeichneten Verschiebungshypothese schon ein hoher Grad innerer Wahrscheinlichkeit zu.

Immerhin blieb noch ein Einwand gegen dieselbe zu beseitigen. Wenn sie ganz allgemein richtig ist, so muss eine beliebige auf der Membranfläche gedachte Gerade, die zu der Streifung senkrecht steht, auch nach der Quellung oder Schrumpfung mit ihr stets denselben (ev. sehr annähernd denselben) Winkel bilden. Das scheint aber bei geschlossenen Zellenmänteln nicht immer der Fall zu sein. Darum musste darauf hingewiesen werden, dass unsere Hypothese nur für die unbehinderte Quellung Gültigkeit beansprucht. Die Formänderungen eines Komplexes mehrerer Membranplatten mit ungleicher Streifung hängen nämlich nicht von den in jeder solchen Platte wirksamen Quellkräften allein, sondern auch von den elastischen Widerständen ab, die der ganze Komplex den

pag. 396) von mir der allgemeine Ausdruck „dynamisch-wirksame Zellen“ gebraucht worden war, hat Eichholz 1885 (l. c. pag. 551) eine bestimmte Form derselben durch den Namen der „spezifisch-dynamischen“ ausgezeichnet. Er versteht darunter die von Zimmermann entdeckten Elemente mit langgestreckten, genau oder nahezu quer zur Längsaxe verlaufenden Poren, welche durch ihre starke Längsschrumpfung charakterisirt sind. Eichholz irrt aber, wenn er glaubt, dass ihre Zellhüllen sämmtlich aus ebenen Ringen zusammengesetzt seien. Im Inneren der Granne von *Avena sterilis*, wo Zimmermann diese Elemente zuerst auffand, kommen auch solche Zellen vor, deren Porenverlauf einer sehr niedrigen Schraubenlinie entspricht, bei anderen derartigen Elementen müsste man Halbringe verschiedener Neigung annehmen, und bei verwandten Gebilden zeigt nur eine von 2 opponirten Wandungen die starke Längsschrumpfung. (Vgl. Näheres in d. Ber. der deutsch. Bot. Ges. von 1888 pag. 385 ff.) Man wird daher für die spezifisch-dynamischen Zellen die einschränkende Bestimmung der Ringstruktur fallen lassen müssen und ev. lieber von spezifisch dynamischen Zellhäuten reden.

von den Quellkräften erstrebten Verschiebungen entgegengesetzt. Durch solchen seitlichen Druck kann möglicher Weise jener Winkel Veränderungen erleiden, die nicht eintreten würden, falls die betreffende Membran frei wäre.

Hiermit ist der ursprüngliche leitende Gedanke der Untersuchung gekennzeichnet. Nachträglich habe ich nun versucht, die angeführte Deduktion durch die Einführung eines einfachen Princips noch sicherer zu stellen. Im Gegensatz zu den Auffassungen einiger älterer Botaniker hat von Höhnel neuerdings (Bot. Zeitg. 1862 pag. 595 ff. u. Ber. der Deutsch. Bot. Ges. Bd. II pag. 41 ff.) behauptet, dass die Quellung unter keinen Umständen eine Membranverkürzung nach sich ziehen könne. Schwendener hat die Gültigkeit dieser Behauptung für die allgemeine Quellung zurückgewiesen, für die freie hygroskopische jedoch gutgeheissen (l. c. pag. 664). Verdichtet man dieses Princip zu dem noch bestimmteren, dass auch durch keine einzelne Verschiebungskomponente, durch welche die Theilchen parallel zu einer beliebigen Richtung verrückt werden, eine Verkürzung der Zellhaut entstehen könne, so lässt sich nun aus demselben ebenfalls der Schluss, dass die hygroskopische Quellung lediglich in dem Auseinanderweichen der Wandpartikeln längs den Axen der Quellungsellipse bestehe, ohne Schwierigkeit ableiten.

Da durch diese Erörterung der ganze allgemeine Theil über die Quellungsverschiebungen einen mehr in sich abgeschlossenen Charakter erhält, und die speziellen dynamischen Untersuchungen, die ursprünglich den Ausgangspunkt der Arbeit gebildet haben, doch nur auf geringes Interesse rechnen dürfen, so habe ich es schliesslich vorgezogen, das betreffende allgemeintheoretische Kapitel an die Spitze der Abhandlung zu stellen und demzufolge überhaupt bei der Darstellung den deduktiven Weg einzuschlagen. — Die Hauptresultate der speziellen Untersuchungen sollen am Schlusse zusammengestellt werden, die Disposition derselben findet sich auf pag. 156 angegeben.

I.

Allgemeiner Theil.

Ueber die Art der Ortsveränderungen, welche die Membrantheilchen bei der hygroskopischen Quellung und Schrumpfung erfahren.

§ 1.

Allgemein-theoretische Betrachtungen über die inneren Vorgänge bei der hygroskopischen Flächenquellung.

Wir gehen von einer kreisförmigen, homogenen Membran aus, stellen zunächst bedingungslos ihre generelle Quellungsform fest (*a*) und legen dar, dass dieselbe Ellipse aus derselben Kreismembran durch unzählige Gruppen von zwei oder mehreren Parallelverschiebungen der Theilchen erzeugt werden kann (*b*). Wenn wir aber von diesen Verschiebungen alle diejenigen ausschliessen, die eine theilweise Verkürzung der Membran herbeiführen würden, ergiebt sich, dass die Resultante der übrigen stets durch ein System zweier senkrecht zu einander gerichteter Verschiebungskräfte dargestellt werden kann (*c*). Hieran schliesst sich die Frage, welche Form den Micellen zukommen muss, wenn die eine dieser Bewegungsaxen mathematisch genau oder sehr nahe mit der Streifenrichtung zusammenfällt, wobei diese als die Hauptrichtung der Micellarreihen aufgefasst wird (*d*). Weitere Bemerkungen betreffen die Lösung der Aufgabe, die Verschiebungsaxen namentlich an nicht-gestreiften und -porösen Zellhäuten nach Grösse und Lage mikroskopisch zu bestimmen (*e*), ferner das unter Umständen abweichende Verhalten geschlossener Wandmäntel von dem freier Membranen (*f*), und endlich die Beschränkung der speciellen Untersuchung an diesen auf die Qualität ihrer Formänderungen (*g*).

a) Die Ellipse als bedingungslose Quellungsform einer freien homogenen anisotropen kreisförmigen Membran.

Die Bedingung, dass die zu betrachtende Membran, wenn auch anisotrop, so doch homogen ist, zieht unmittel-

bar die andere nach sich, dass sämmtliche Strecken der Zellhaut, welche einer und derselben Geraden parallel sind, durch die Quellung gleichmässige, d. h. ihrer Länge proportionale, Verlängerungen erleiden. Hierdurch berührt sich unsere Quellungsangabe aber mit solchen eines Kapitels der angewandten Mathematik, nämlich der Parallelperspektive. Parallele Strecken einer beliebigen zu projicirenden Figur sind ja an dieselbe Bedingung gebunden, mag nun die Parallelprojection derselben recht- oder schiefwinklig vorausgesetzt sein. — Nun besagt ein bekannter Satz der Parallelperspective, dass die Projection eines Kreises oder einer Ellipse unter allen Umständen wiederum durch eine Ellipse (einschliesslich des Kreises) dargestellt wird. Daraus folgt aber für unsere Membran die obige Behauptung unmittelbar, falls diese sich nur nach einer Richtung vergrössert, oder die Volumzunahme zwar nach mehreren Richtungen hin, aber, wie z. B. bei rechtwinklig gekreuzten Verschiebungen, derart stattfindet, dass das Resultat dasselbe bleibt, ob man nun alle Dehnungen gleichzeitig oder eine nach der anderen vor sich gehen lässt. Ist die letztgenannte Bedingung nicht erfüllt, indem nämlich bei der einen Verschiebung die Axe der anderen ihre Lage ändert, so würde man zu einem unrichtigen Resultate gelangen, wenn man die Einzeldehnungen sich in vollem Masse nacheinander vollziehen lassen wollte. Wie man aber eine Kurve annähernd aus geradlinigen Stücken zusammengesetzt denken kann, so darf man auch diesen ganzen Vorgang der Volumvermehrung in unzählige Stufen zerlegen, innerhalb welcher die Einzelverschiebungen in entsprechend geringerer Grösse und wechselnder Reihenfolge nach einander vorgenommen werden. Da jede solche Elementardehnung eine Ellipse hervorbringt, so muss schliesslich auch die Summe aller eine solche Kurve liefern. — Es mag hinzugefügt werden, dass eine derart entstandene Ellipsenfläche, wie auch die Streckungen bei der Wasseraufnahme gerichtet sein mögen, homogen sein muss, wenn die ursprüngliche Kreisfläche homogen war. Denn nach einem anderen elementaren Satze aus der Projectionslehre ändert sich das Verhältniss der Inhalte zweier Flächen-

elemente der ursprünglichen Figur bei einer solchen Umformung nicht. Flächenelemente, die vor der Quellung inhaltsgleich waren, sind also auch nach der Quellung von gleicher Grösse, und wenn sie vorher eine gleiche Anzahl fester Substanztheilchen enthielten, so ist das somit nach der Quellung wiederum der Fall.

b) Erste Einschränkung der Annahmen über den Modus der Quellungsverschiebungen.

Die vorhergehenden Betrachtungen würden auch gelten, wenn die Ausdehnung der Membran durch Temperatursteigerung oder bei geeigneter Versuchsanordnung durch äussere mechanische Kräfte hervorgerufen wäre. Im letzteren Falle könnte trotz der Volumvergrösserung ev. nach gewissen Richtungen eine Verkürzung stattfinden. Frühere Pflanzenphysiologen haben es nun für möglich gehalten, dass die hygroskopische Quellung an Zellen und Zellgeweben ebenfalls einseitige Verkürzungen verursachen könne. Das Straffwerden gespannter Seile beim Befeuchten wurde wenigstens mehrfach damit erklärt, dass die gestreckten Elemente bei der Wasseraufnahme ihrer Wandungen an ihrer Länge eine Einbusse erlitten¹⁾. Neuerdings hat indess von Höhnel gegen diese Auffassung, soweit die Fasern in ihrem natürlichen Zustand in Betracht kommen, entschieden opponirt und ihr die ganz allgemeine Behauptung gegenübergestellt: „Bei keinem gleichmässigen, d. h. in jedem einzelnen Punkte in gleicher Weise stattfindenden Quellungsvorgang kann eine Verkürzung in irgend einer Richtung stattfinden“.²⁾ In einer früheren Abhandlung³⁾ hat von Höhnel denselben Gedanken folgendermassen ausgesprochen: „Die Quellung ist ein Vorgang, bei welchem sich jeder Punkt des quellenden Objectes vergrössert, bei welchem also das Object nach allen Richtungen an Aus-

1) Vgl. Nägelis Bemerkungen hierüber in den Sitzgsber. d. Münch. Akad. Juli 1864, pag. 161 und 162, wo Nägeli selbst eine hygroskopische Verkürzung für denkbar oder gar wahrscheinlich erklärt.

2) Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. II pag. 41.

3) Bot. Zeitung 1882 pag. 596.

dehnung zunehmen muss. Denkt man sich auf ein in jedem einzelnen Punkte quellendes Membranstück eine kurze Linie gezeichnet, so muss diese, nehme sie was immer für eine Richtung ein, länger werden bei der Quellung“. Die letztere Fassung weicht offenbar von der reservirten jüngeren nur insofern ab, als bei jener die Möglichkeit nicht berücksichtigt ist, dass die Membran vielleicht bisweilen nach einer Richtung ihre ursprüngliche Ausdehnung bewahre. — Nach der gegen die ältere der beiden citirten Abhandlungen gerichteten, bereits mehrmals angeführten Vertheidigungsschrift Schwendeners aus dem Jahre 1887 zu urtheilen, stimmt dieser Forscher mit seinem Gegner darin überein, dass auch er eine Verkürzung bei der hygroskopischen Quellung für ausgeschlossen erachtet. Diese Ansicht bedingt aber eine erhebliche Einschränkung der vom allgemein-theoretischen Standpunkt aus als zulässig zu betrachtenden Vorstellungen über die Art und Weise der den Membrantheilchen zukommenden Quellungsverschiebungen.

Um dies zu zeigen, gehen wir von der in Fig. 1 dargestellten rhomboidischen homogenen ebenen Membran $ABCD$ aus. Ihre Flächenzunahme möge sich auf die Verlängerung der dem einen Seitenpaare AD und BC parallelen Strecken beschränken, und zwar sollen diese dabei auf die doppelte Länge wachsen. Bei oberflächlicher Erwägung könnte man leicht auf die Vermuthung kommen, der Effect eines solchen Quellungs Vorganges werde der sein, dass das Rhomboid $ABCD$ einfach ohne Winkeländerung in das andere $A_1B_1C_1D_1$ mit doppelter Seitenlänge A_1D_1 und C_1B_1 übergehe. Die Ortsveränderungen, denen die materiellen Theilchen bei einem derartigen Vorgange unterliegen müssten, wären aber die folgenden. Während die der Mittellinie EF angehörig ihre Lage unverändert bewahrten, würden die übrigen materiellen Punkte des Zellhautstückes sämmtlich in der Richtung AD derart verschoben, dass ihre Abstände von EF sich verdoppelten. Der Fusspunkt G_1 des vom Mittelpunkte O aus auf A_1D_1 gefällten Lothes gäbe beispielsweise den Ort an, welchen der die Strecke EG_1 halbirende Punkt G der ursprüng-

lichen Membran $ABCD$ nach der Quellung inne hätte. OG_1 ist aber als Kathete des Dreiecks OGG_1 kleiner als die Hypotenuse desselben. Demnach würde OG bei einer solchen Deformation eine beträchtliche Verkürzung erfahren. Und nicht allein diese Strecke, sondern auch alle ihr parallele, sowie ferner die sämtlichen Linien, welche zwischen E und G gelegene Randpunkte der ursprünglichen Membran mit O verbinden, und endlich auch ihre Parallelen, würden einer Verkürzung unterliegen müssen. Diese springt allerdings bei der angenommenen Begrenzungsfigur der ursprünglichen Membran nicht unmittelbar in's Auge. Um so deutlicher tritt sie aber schon äusserlich hervor, wenn man den Umriss, wie in Fig. 2, kreisförmig gewählt hat. In dieser entspricht der Durchmesser EF der in ihrer Länge und Richtung unverändert bleibenden gleichbezeichneten Mittellinie des Parallelogramms $ABCD$. Der Durchmesser ST gebe die AD entsprechende Richtung an, in welcher die Theilchen von EF aus verschoben werden sollen. Seine Endpunkte T und S werden alsdann nach T_1 und S_1 , die Endpunkte von zwei durch E und F zu ihm gelegten parallelen Sehnen EH und FJ in derselben Linie nach H_1 und J_1 geführt, so dass $OT_1=2OT$, $OH_1=2OH$ u. s. w. ist. Beachtet man ferner, dass die im ursprünglichen Zustande der Membran auf einer und derselben Parallele zu EF liegenden Theilchen auch nach der Quellung eine zu EF Parallele zusammensetzen müssten, die von EF den doppelten Abstand wie vorher hätte, so ergibt sich leicht auch die Construction aller übrigen Randpunkte der Quellungsfigur. Aus ihrer in Fig. 2 gezeichneten Gestalt $ELFM$ leuchtet die Verkürzung nach gewissen Richtungen, die unter den angenommenen Umständen eintreten müsste, unmittelbar ein.

Allerdings ist bei dieser Betrachtung vorausgesetzt, dass die Verschiebung der Membrantheilchen nur nach einer Richtung vor sich gehe. Es ist jedoch leicht einzusehen, dass das Mass der Verschiebung nach einer zweiten Richtung eine gewisse Minimalgrenze überschreiten müsste, um die Verkürzung, die durch die erste verursacht wäre, auszugleichen. Soll also die Möglichkeit einer Quellungs-

verkürzung, unabhängig von der Grösse der wechselnden Quellungskoeffizienten, prinzipiell ausgeschlossen sein, so sind solche Vorstellungen über die Ortsveränderungen der Membrantheilchen, wie sie soeben im Anschluss an die Figg. 1 und 2 erörtert sind, unzulässig.

Diese besprochenen Lageveränderungen sind aber dadurch charakterisirt, dass die materiellen Punkte von einer festen Linie aus schiefwinkelig zu dieser verschoben gedacht sind. Auf diese Vorstellung müsste man vielleicht zurückgreifen, wenn wider Erwarten durch spätere Messungen das Vorkommen von Quellungsverkürzungen konstatiert werden sollte.

Nach dem jetzigen Stand unserer Erfahrungen in dieser Beziehung jedoch ist es wahrscheinlich, dass die Parallelverschiebungen, aus denen sich die Ortsveränderungen der kleinsten Theilchen einer Membranfläche zusammensetzen, nur von einer ihre Richtung unter rechtem Winkel schneidenden Linie aus erfolgen. Nur bei dieser Annahme sind Quellungsverkürzungen unter allen Umständen ausgeschlossen¹⁾.

Im Anschluss hieran ist noch zweierlei zu bemerken. In Fig. 2 ist noch eine breitere Ellipse punktirt gezeichnet. Sie stellt die Dehnungsform des ursprünglichen Kreises dar, wenn dieser sich nicht blos parallel zu ST von EF aus, sondern auch parallel zu EF von ST aus streckte, und ist erhalten worden, indem man die beiden Theile einer Anzahl der zu FF parallelen Sehnen der ersten Ellipse von ST aus in einem gewissen konstanten Verhältniss (1:2) verlängert hat. Auf genau dieselbe Endform würde man übrigens gekommen sein, wenn man die Reihenfolge der Dehnungen umgekehrt hätte.

1) In den Figg. 1 und 2 wäre demnach, wenn die Quellungsrichtung und das Quellungsmass dasselbe bleibt, statt EF , die durch O zu der Dehnungsrichtung normal gelegte Strecke als fest anzunehmen. Aus dem Kreise der Fig. 2 entsteht dann eine Ellipse mit der grossen Axe S_1T_1 , aus dem Parallelogramm $ABCD$ der Fig. 1 ein anderes, das mit diesem in den Winkeln nicht übereinstimmt. Näheres über dessen Konstruktion im speziellen Theil.

Nun beachte man, dass man äusserlich zu derselben Endform noch auf unzählige andere Weisen durch zweifache Dehnungen analoger Art gelangen könnte. Man darf nämlich, ohne dies Ziel zu verfehlen, die erste feste Ausgangslage EF in der Kreismembran ganz willkürlich wählen und hat die Membran dann nach einer nun nicht mehr beliebigen Richtung soweit zu dehnen, bis die derart entstandene Ellipse die zu EF parallelen Tangenten der punktirten Ellipse berührt. Lässt man darauf die erstere Ellipse von der neuen Schnittlinie S_1T_1 aus parallel EF sich in dem Maasse $E_2E:EO$ weiter strecken, so erhält man immer wieder dieselbe punktirte Ellipse als schliessliche Dehnungsfigur¹⁾.

1) Um dies zu erkennen, gehe man von der punktirten Ellipse aus rückwärts. Ist einmal der Durchmesser E_2F_2 beliebig gezogen, so ist dadurch, dass die aus ihr, in Folge Verkürzung ihrer zu E_2F_2 parallelen Sehnen, entstehende Ellipse durch die Punkte E und F gehen soll, zwar das Verkürzungsverhältniss gegeben, jedoch noch nicht sofort die Lage der Linie S_1T_1 , welche die feste Ausgangslage der Verkürzung und somit eine gemeinsame Sehne beider Ellipsen bilden muss, festgelegt. Je nach der Wahl der letzteren würde man unzählige Ellipsen erhalten, die sämmtlich EF als Durchmesser und die zu EF parallelen Tangenten der punktirten Ellipse ebenfalls zu Tangenten hätten. Die Lage dieser festen Ausgangslinie bestimmt sich aber eindeutig dadurch, dass die schmalere Ellipse bei ihrer nachträglichen Verkürzung längs dieser Geraden (im Verhältniss $TT_1:OT_1$) wiederum den Kreis liefern muss.

Dies wird nur dann eintreten, wenn die Verbindungslinie UR des Berührungspunktes R mit dem Endpunkt U des zu EF senkrechten Kreisradius OU zu S_1T_1 parallel ausfällt. Denn bei der parallelprojektivischen Umformung eines Kreises zur Ellipse gehen Σ zu einander senkrechte Kreisdurchmesser in konjugirte Durchmesser der Ellipse, in unserem Falle also OU in OR über, und umgekehrt. Der Punkt U entsteht also bei der gedachten Verkürzung parallel S_1T_1 aus dem Punkte R ; daher jene Bedingung des Parallelismus.

Diese Bedingung gestattet uns nun, den Punkt R und somit auch den Schnittpunkt V der gemeinsamen Tangente QR mit der verlängerten S_1T_1 aufzufinden. Bezeichnen wir noch den Schnittpunkt derselben Tangente mit dem verlängerten Radius OU mit P und führen für PQ , PR und PV die kürzeren Bezeichnungen e , x und y , sowie für die Längen PU und OP die Werthe d und D und endlich für die Strecken EO und E_2O die Werthe r und R ein, so

Diese auf so verschiedenen Wegen erlangten Dehnungsfiguren sind jedoch bloss ihrer äusseren Form nach identisch. Um dies darzuthun, wollen wir nur zwei Entstehungsarten derselben mit einander vergleichen. Einmal nehmen wir an, die punktirte Ellipse werde dadurch erzeugt, dass sich die Kreisfläche in der Richtung der Ellipsen-Axen JK und GH ausdehne. Dann würden die Endpunkte der in diese Axen fallenden Kreisdurchmesser, nämlich die Punkte A, B, C und D einfach auf den Verlängerungen ihrer Radien nach den entsprechenden Endpunkten dieser Axen, nämlich G, H, K und J verlegt werden. Bei der in Fig. 2 angenommenen Entstehung der punktirten Ellipse jedoch gelangt A durch die Verschiebung parallel ST zu einem Orte A_1 der schmaleren und durch die nachfolgende Bewegung längs EF nach dem Orte A_2 der punktirten Ellipse. Die Richtung seiner thatsächlichen Verschiebung wird somit durch die Linie AA_2 angedeutet. Ebenso gäben BB_2, CC_2 und DD_2 (vgl. die Fig. 2) die wirklichen Verschiebungen von B, C und D nach Grösse und Richtung

ergeben sich zur Bestimmung der beiden Unbekannten x und y zwei Proportionen.

Wegen des angegebenen Parallelismus ist nämlich:

$$1) x : y = d : D.$$

Weil ferner der Punkt R aus dem Berührungspunkte Q dadurch entsteht, dass VQ von V aus in dem oben angegebenen Verhältniss verkürzt wird, ist:

$$2) y - x : y - e = r : R.$$

Aus beiden Proportionen folgt für y der Werth:

$$3a) y = \frac{re}{\frac{d}{D}R - (R - r)}.$$

Wenn der Nenner dieses Bruches positiv ist, so muss die Strecke y von P aus über Q hinaus abgetragen werden. Ist dieser Nenner aber negativ, so hat man die positive Strecke

$$3b) y = \frac{re}{(R - r) - \frac{d}{D}R}$$

von P aus nach der zu Q entgegengesetzten Seite auf der Tangente abzutragen, um in ihrem Endpunkte V zu finden. In beiden Fällen ist OV die gesuchte Verkürzungsrichtung S_1T_1 , und die zu ihr Parallele UR liefert stets eindeutig den Punkt R .

an. Bei anderer Lage der Verschiebungsaxen würden natürlich ganz andere Punkte der punktirten Ellipse den ursprünglichen Lagen *A*, *B*, *C* und *D* entsprechen.

Somit ist also die Behauptung durchaus gerechtfertigt, dass die Lage des Quellungs-Maximums und -Minimums allein keinen Aufschluss über die wirklichen inneren Vorgänge in der Membran gewähren könnte, so lange Schrägschiebungen noch zugelassen wären. Noch viel weniger würde der Ausdruck, dass die Zellhaut nach dieser oder jener Richtung vorzugsweise quille, ein klares Bild der tatsächlichen Quellungsvorgänge liefern, wenn obendrein noch wie bei der „Ueberquellung“ Spaltungen der Micelle und Gleitbewegungen ihrer Bruchstücke zu berücksichtigen wären.

Alle diese Komplikationen fallen aber, wie gleich gezeigt werden soll, weg, wenn man, den vorhergehenden Auseinandersetzungen entsprechend, nur Verschiebungen zulässt, die zu der festen Ausgangslinie senkrecht gerichtet sind. Vom Standpunkte der Micellartheorie aus ist aber diese Einschränkung ohnehin durchaus einleuchtend und wahrscheinlich. Denn es ist klar, dass die Richtung, in der zwei Reihen parallel gelagerter Micelle durch Wassertheilchen, von einander entfernt werden, die zwischen diese Reihen eindringen, mit derjenigen der Reihen stets einen rechten Winkel bilden muss, falls der freien Verschiebung der Wandtheilchen keine Hindernisse entgegenstehen. —

Damit eine Membran nun allseitig in die Fläche quille, ist es nöthig, dass die Membrantheilchen nicht blos nach einer, sondern mindestens nach zwei Richtungen, von zwei sich schneidenden Ausgangslinien aus, Parallelverschiebungen erleiden. Ob die Richtungen dieser ursprünglichen Verschiebungskomponenten und ihrer Ausgangsachsen aber rechte oder schiefe Winkel mit einander bilden, ob solcher Axen ferner nur zwei oder mehrere vorhanden sind, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

Dieselben würden z. B. schief zu einander verlaufen, wenn eine Membran die in Fig. 3 dargestellte Micellarstruktur besäße¹⁾. Die rhomboidischen schraffirten Feld-

1) Es sei bemerkt, dass diese Figur nur den Zweck hat, für

chen derselben sollen in Reihen geordnete Micelle darstellen, die im trockenen Zustande der Membran enge an einander gedrängt sind. Saugt diese nun Wasser auf, so wird die Quellung darin bestehen, dass die Micelle erstens von der Mittelreihe S_1S_1 aus nach ihrer Normale N_1N_1 , zweitens von der Mittelreihe S_2S_2 aus nach deren Normale N_2N_2 verschoben werden. Würden bei der erstgedachten Verschiebung die S_1S_1 zunächst benachbarten Parallelreihen um eine Strecke k nach N_1N_1 bewegt, so würde jede n -te Parallelreihe von S_1S_1 um nk entfernt werden. Entsprechendes ist für die Richtung N_2N_2 der Fall. Auf jedes Micell wirken also gleichzeitig zwei nach N_1N_1 und N_2N_2 gerichtete Kräfte, die seinen Abständen von S_1S_1 und S_2S_2 proportional sind. Die nach dem Parallelogramm der Kräfte ermittelte Resultante beider liefert seine wirklich zu Stande kommende Ortsveränderung.

Sind die Micelle im Flächenschnitt nicht bloß von zwei, sondern von mehreren Paaren paralleler Seiten begrenzt, so sind entsprechend viele Elementarkomponenten zu einer Resultante zusammzusetzen. Wie gross aber auch ihre Zahl sei, immer gilt für die resultierende Verschiebung der folgende wichtige Satz:

c) Wenn die in der vorigen No. stipulirte Einschränkung gerechtfertigt ist, so besteht die hygroskopische Quellung einer freien homogenen ebenen Membranfläche lediglich darin, dass die Wandpartikel¹⁾ nach zwei sich rechtwinklig schneidenden Richtungen auseinanderweichen.

Die angegebene Verschiebungsweise ist selbstverständlich, wenn die Micelle rechteckige Querschnitte besitzen sollten. Sie soll aber zunächst auch für den Fall nachgewiesen werden, der durch Fig. 3 illustriert wird, der also, wenn wir ihn unabhängig von der Micellform charakterisiren, dadurch gekennzeichnet ist, dass die Aus-
die Vorstellung der Parallelverschiebungen eine anschauliche Grundlage zu bieten. Von dem engeren Zusammenschluss der Micellarreihen zu Streifen sowie von Unregelmässigkeiten in der Form der Micelle konnte daher abgesehen werden.

1) Nämlich die Micelle und ihre engsten Verbände selbst, oder doch weitere Komplexe derselben (vgl. pag. 128).

gangsaxen der ursprünglichen Verschiebungskomponenten in der Zweizahl vorhanden sind und schiefe Winkel einschliessen. Von der Gültigkeit des angegebenen Satzes kann man sich zunächst überzeugen, indem man die Konstruktion nach den oben angegebenen Grundsätzen für beliebige Masse k_1 und k_2 der elementaren Parallelverschiebungen wirklich ausführt. In Fig. 4 ist dies geschehen, und zwar sind die Quellungskoeffizienten k_1 und k_2 , um eine grössere Deutlichkeit der Zeichnung zu erzielen, verhältnissmässig gross angenommen worden. Die einzelnen Punkte des Kreisumfanges O , wie z. B. L , sind nämlich bezüglich S_1S_1 um ihre doppelte, bez. S_2S_2 um ihre einfache Entfernung von diesen Axen verschoben worden. Durch die erstere Verschiebungskomponente würde L nach M gelangen; der gemeinsame Angriff beider treibt ihn nach L' . Wie die Linie LL' , so geben auch die übrigen mit Pfeilspitzen versehenen, in derselben Weise konstruirten Geraden die wirkliche Verschiebung einzelner Kreispunkte nach Grösse und Richtung an.

Nachdem derart die Quellungsellipse durch eine Reihe von Einzelpunkten gefunden war, wurden ihre Axen $A'B'$ und $C'D'$ auf dem bekannten Wege dadurch bestimmt, dass die Ellipse durch einen konzentrischen Kreis geschnitten und dann die Durchmesser gezogen wurden, welche den beiden Paaren der gemeinsamen Sehnen parallel liefen. Untersucht man nun in der oben angegebenen Weise, wohin die Endpunkte A , B , C und D der in diese Axen fallenden Kreisdurchmesser bei dem Quellungs Vorgange geführt worden sind, so findet man, dass sie genau in der Richtung ihrer Radien nach A' , B' , C' und D' gelangten. In den Richtungen der Ellipsenaxen haben also Verschiebungen und Dehnungen im Verhältniss $AA' : OA$ und $CC' : OC$ stattgefunden. Durch proportionale Verschiebungen in denselben Richtungen kann man sich aber auch alle anderen Kreispunkte an ihre späteren Plätze gelangt denken, den Punkt E z. B. nach E' durch eine Verschiebung parallel AB um EF und eine zweite parallel CD um EJ , wobei für EF und EJ die Proportionen gelten: $EF : EH = BB' : OB$ und $EJ : EG = DD' : OD$.

Uebrigens lässt sich auch leicht der analytische Beweis für unsere Behauptung erbringen. In Figur 5 sei O der Mittelpunkt und P ein Punkt des Umfanges der ursprünglichen Kreismembran; die Entfernung OP sei der Einfachheit halber als Längeneinheit gewählt. Die Linien OS_1 und OS_2 entsprechen den festen Ausgangsaxen der Figg. 3 und 4. Die Geraden OX und OY mögen die positiven Richtungen eines rechtwinkligen Koordinatensystems darstellen, welches wir später so bestimmen wollen, dass es mit 2 Halbaxen der Quellungsellipse zusammenfällt. Durch die Quellung normal zu OS_1 wird P nach P_1 , durch die Quellung normal zu OS_2 nach P_2 , durch beide gleichzeitig also nach dem Diagonalendpunkt Q gelangen. Die Koordinaten von P seien x und y , die von Q dagegen seien ξ und η . Wenn nun OP mit der Abscissenaxe den Winkel ε bildet, ist $x = \cos \varepsilon$ und $y = \sin \varepsilon$.

Durch die Verschiebung nach P_2 vermehrt sich x um PT und y um P_2T . Wenn aber OS_2 mit OX den spitzen Winkel β bildet, und die Verlängerung von P_2P die Linie OS_2 in U schneidet, so ist $PU = \sin(\varepsilon + \beta)$, also $PP_2 = n \sin(\varepsilon + \beta)$, falls n den Quellungskoeffizienten normal zu OS_2 anzeigt. Da nun auch $\sphericalangle PP_2T = \beta$, so ist weiterhin:

$$PT = n \sin(\varepsilon + \beta) \sin \beta,$$

$$P_2T = n \sin(\varepsilon + \beta) \cos \beta.$$

Zweitens nimmt durch die Quellung normal zu OS_1 die Grösse x um die Strecke PS ab, während y um $P_1S = VQ$ zunimmt. Ist nun der Winkel zwischen OS_1 und OX gleich α , und m der Quellungskoeffizient normal zu OS_1 , so ergibt sich auf analogem Wege:

$$PS = m \sin(\varepsilon - \alpha) \sin \alpha,$$

$$P_1S = m \sin(\varepsilon - \alpha) \cos \alpha.$$

Mithin erhält man für ξ und η die Gleichungen:

$$1) \quad \xi = \cos \varepsilon - m \sin(\varepsilon - \alpha) \sin \alpha + n \sin(\varepsilon + \beta) \sin \beta,$$

$$2) \quad \eta = \sin \varepsilon + m \sin(\varepsilon - \alpha) \cos \alpha + n \sin(\varepsilon + \beta) \cos \beta.$$

Wenn nun Q einer Ellipse mit den Halbaxen a und b angehört, und diese mit den Koordinatenaxen OX und OY zusammenfallen sollen, so müssen sich die Gleichungen für ξ und η auf die Form bringen lassen:

$$3) \quad \xi = a \cos \varepsilon \quad \text{und} \quad 4) \quad \eta = b \sin \varepsilon.$$

Entwickelt man aber in den Gleichungen 1) und 2) die trigonometrischen Functionen der Summen und Differenzen, so wird

$$\left\{ \begin{array}{l} 5) \xi = (1 + m \sin^2 \alpha + n \sin^2 \beta) \cos \varepsilon, \\ 6) \eta = (1 + m \cos^2 \alpha + n \cos^2 \beta) \sin \varepsilon, \end{array} \right.$$

sobald zwischen α und β die Gleichung besteht:

$$7) \quad m \sin \alpha \cos \alpha - n \sin \beta \cos \beta = 0.$$

Für diese beiden Winkel gilt zudem ferner die Beziehung:

$$8) \quad \alpha + \beta = \varepsilon.$$

Aus 7) und 8) lässt sich aber α und β stets so bestimmen, dass 5) und 6) erfüllt ist. Damit ist unsere Behauptung für den Fall zweier ursprünglicher Quellungsrichtungen $N_1 N_1$ und $N_2 N_2$ erwiesen. Die Faktoren der Gleichungen 5) und 6), die in Klammern eingeschlossen sind, geben die Länge der Ellipsenhalbaxen, ihre um 1 verminderten Werthe $m \sin^2 \alpha + n \sin^2 \beta$ und $m \cos^2 \alpha + n \cos^2 \beta$ mithin die Quellungskoeffizienten längs dieser Axen an.

Diese Betrachtung lässt sich nun auch leicht auf den allgemeinen Fall ausdehnen, dass auf die Membrantheilchen bei der Zwischenlagerung von Wasser nicht bloß nach zwei, sondern nach beliebig vielen Richtungen Verschiebungskomponenten wirken. Um diesen zu behandeln, zählen wir die Winkel der Ausgangsaxen OS alle nach derselben Richtung wie α , nämlich von OX aus nach links und bezeichnen sie mit $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$ etc. und die zugehörigen Quellungskoeffizienten mit m_1, m_2, m_3 u. s. w. Wenn wir im übrigen dieselbe Bezeichnung beibehalten, so ergibt sich:

$$\text{I) } \xi = \cos \varepsilon - \sum m \sin (\varepsilon - \alpha) \sin \alpha,$$

$$\text{II) } \eta = \sin \varepsilon + \sum m \sin (\varepsilon - \alpha) \cos \alpha,$$

oder wenn wir die trigonometrischen Functionen der Winkeldifferenzen wiederum zerlegen,

$$\text{III) } \xi = \cos \varepsilon - \sum m \sin \varepsilon \sin \alpha \cos \alpha + \sum m \cos \varepsilon \sin^2 \alpha,$$

$$\text{IV) } \eta = \sin \varepsilon + \sum m \sin \varepsilon \cos^2 \alpha + \sum m \cos \varepsilon \sin \alpha \cos \alpha.$$

Setzen wir jetzt:

$$\text{V) } \sum m \sin \alpha \cos \alpha = 0,$$

so wird:

$$\text{VI) } \left\{ \begin{array}{l} \xi = (1 + \sum m \sin^2 \alpha) \cos \varepsilon, \\ \eta = (1 + \sum m \cos^2 \alpha) \sin \varepsilon. \end{array} \right.$$

Sind nun p Ausgangsaxen der Verschiebung vorhanden, so bestimmen diese $(p - 1)$ nebeneinanderliegende Winkel. Daher sind zur Bestimmung von $\alpha_1, \alpha_2 \dots \alpha_p$ ausser der Gleichung V) noch $(p - 1)$ Gleichungen von der Form:

$$\text{VII) } \alpha_n - \alpha_{n-1} = \omega_{n-1}$$

vorhanden.

Die Gleichungen V) und VII) genügen zur eindeutigen Bestimmung aller dieser Winkelgrössen, die so gewählt sind, dass die Halbaxen a und b der Quellungsellipse, nach denen ausschliesslich die wirkliche Verschiebung der Membrantheilchen vor sich geht, durch die Werthe:

$$\text{VIII) } a = 1 + \Sigma m \sin^2 \alpha \quad \text{und} \quad b = 1 + \Sigma m \cos^2 \alpha,$$

sowie die Quellungskoeffizienten nach denselben durch:

$$\text{IX) } k_a = \Sigma m \sin^2 \alpha, \quad k_b = \Sigma m \cos^2 \alpha$$

ausgedrückt werden.

d) Schluss aus den Quellungserscheinungen auf die Konstitution der Zellwände.

Die soeben nach ihrer Lage und Grösse unter gewissen Voraussetzungen allgemein bestimmten Ellipsenaxen geben das Quellungs-Minimum und -Maximum der Membranfläche an. Nach den im folgenden § näher zu besprechenden Erfahrungen fallen diese Richtungen bei gestreiften oder gestrecktporigen Membranen mit denen der Streifen und Poren¹⁾, resp. ihrer Normale, wenigstens sehr nahe zusammen. Wir gehen nun wohl kaum fehl, wenn wir mit Schwendener und Eichholz die Streifen- und Porenrichtung als die der stärkst hervortretenden Micellarreihen ansehen (vgl. p. 109 u. 140). Ist diese Ansicht rich-

1) Es sei an dieser Stelle betont, dass nicht bloss nach Nägelis (vgl. Sitzgsber. d. Münch. Akad. Mai 1864, pag. 305), sondern auch nach Dippels Zeugnis (vgl. dessen „Mikroskop“. Theil II v. 1872 pag. 318) die Poren, wenn sie gestreckt sind, stets den Streifen parallel laufen. Der Kürze halber ist in folgendem meist von gestreiften Wänden die Rede, gleichgültig, ob deren Streifen wirklich sichtbar sind, oder die entsprechende Struktur aus der Porenrichtung zu erschliessen ist.

tig, so gestatten nun unsere bisherigen Ergebnisse Rückschlüsse auf die feinere Struktur der Zellhaut zu ziehen.

Im folgenden § wird noch ausführlicher entwickelt werden, warum von den über diese bisher aufgestellten Hypothesen nur die Nägelische Micellartheorie Anspruch auf eingehende Berücksichtigung in dieser Beziehung verdient (vgl. pag. 145). In der Einleitung ist zudem dargelegt worden, dass die Quellungsvorgänge Anhaltspunkte für die Art der Ausgestaltung der Micelle liefern müssen (vgl. pag. 109). Suchen wir nun solche zu gewinnen.

Zu dem Ende gehen wir wieder von der Fig. 3 aus, in der S_1S_1 die Hauptlinie der Micellarreihen angeben soll. Eine einfache geometrische Ueberlegung lehrt, dass das Quellungsmaximum bei einem dieser Figur analogen Aufbau stets, wie sich in Fig. 4 zeigt, an den Bereich der spitzen, das Minimum stets an denjenigen der stumpfen Winkel N_1ON_2 gebunden ist. Sind die Quellungsmaße normal zu S_1S_1 und S_2S_2 einander gleich, so werden die Axen der Quellungsellipse diese Winkel halbieren. Je mehr aber der nach N_1N_1 genommene Quellungskoeffizient den zweiten nach N_2N_2 übersteigt, je mehr mit anderen Worten die Länge der Micelle in der Richtung S_1S_1 diejenige in der Richtung S_2S_2 übertrifft, um so mehr rückt das Quellungsmaximum der Linie N_1N_1 von links her näher. Wäre das kürzere in S_2S_2 fallende Seitenpaar zu S_1S_1 entgegengesetzt geneigt, wie in Fig. 3, so würde das Quellungsmaximum in demselben Winkelabstande von N_1N_1 , jedoch auf der rechten Seite liegen. Daraus lässt sich schliessen, dass das Maximum mit der Streifennormale N_1N_1 genau zusammenfallen würde, falls, wie in Fig. 6a, beide Seitenpaare, ausser dem zu S_1S_1 parallelen, gleichzeitig an dem Micell aufträten. Dasselbe wird aber auch der Fall sein, wenn das letztgenannte Paar, wie in Fig. 6b, ganz verschwände, oder wenn umgekehrt noch eine Reihe anderer Doppelpaare symmetrischer Seiten am Flächenschnitt des Micells aufträte, oder wenn dieses, wie in Fig. 6c, ellipsoidisch geformt wäre, oder endlich die Gestalt eines Stabes besässe, dessen Enden gleichmässig gerundet sind (Fig. 6d).

Alle diese Formen kann man dadurch characterisiren, dass sie sowohl zur Streifung als auch zu ihrer Normale symmetrisch bleiben. Offenbar würde aber diese Lage der Quellungs- und Verschiebungssaxen auch gewahrt bleiben, wenn die Micelle zwar mehr oder weniger von der angegebenen streng-doppelsymmetrischen Gestalt abwichen, wenn diese Abweichungen aber derart variirten, dass trotzdem keine, die Streifung schief schneidende Richtung der Micellseiten bevorzugt wäre. Wir haben bisher keine Erfahrungen darüber, ob das eine oder andere der Fall ist. Soviel ist aber auf anderem Wege bereits wahrscheinlich geworden (vgl. p. 110), dass die Micelle, wie auch ihre Begrenzung im übrigen geartet sein mag, sehr häufig faserartig gestreckt sind. Für diesen Fall ergibt nun die Gleichung 7) der p. 125 noch eine interessante Folgerung. Berücksichtigen wir, dass $2 \sin \alpha \cos \alpha = \sin 2 \alpha$, so lässt sich dieselbe in der Form schreiben:

$$9) \quad \sin 2 \alpha = \frac{n}{m} \sin 2 \beta.$$

Hierin bedeutet $\frac{n}{m}$ den Quotienten aus den beiden Koefficienten der Flächenquellung. Sind die Micelle in der That langgestreckt und schmal, so ist dieser Quotient ziemlich gross. Wir wollen ihn blos zu 10 annehmen (wobei wir noch erheblich unter der beobachteten Maximalgrenze zurückbleiben) und der Bequemlichkeit halber ferner voraussetzen, die fraglichen Micellstäbchen hätten die in Figur 3 dargestellte Form, nur dass das zu $S_2 S_2$ parallele Seitenpaar mit dem nach $S_1 S_1$ gerichteten einen Winkel von genau 45° bildete. Es wäre dann: $\alpha + \beta = 45^\circ$, also $2\beta = 90^\circ - 2\alpha$ und $\sin 2\beta = \cos 2\alpha$.

Aus 9) folgte nunmehr:

$$\operatorname{tg} 2\alpha = 10; \quad 2\alpha = 84^\circ 17'; \quad \alpha = 42^\circ 9'.$$

Wäre $\frac{n}{m} = 20$, so ergäbe sich ähnlich $\alpha = 44^\circ 43'$.

Bei der ersteren Voraussetzung würde also die Lage des Quellungsmaximums von der Streifennormale trotz der supponirten unsymmetrischen Micellgestalt um weniger als 3° , bei der letzteren sogar um kaum $\frac{1}{4}$ Grad abweichen.

Erwägt man nun, dass die Annahme, die Endigungen der Micellfasern wären sämmtlich nach derselben Richtung unter 45° abgeschnitten, äusserst unwahrscheinlich ist, und nimmt diese Endigungen beispielsweise unregelmässig und beliebig variabel an, so wird man zugeben müssen, dass die langgestreckte und schmale Faserform der parallel gelagerten Micelle allein die Nothwendigkeit der rechtwinkeligen Quellungsverschiebungen genau nach dem Winkelkreuz der Streifung und ihrer Normale, oder doch mit verschwindend geringen Abweichungen von demselben, nach sich zieht.

Nach den bisherigen Quellungsbeobachtungen spricht des weiteren nichts gegen die Annahme, dass auch die dritte Axe des Quellungsellipsoids auf der Streifung (Membranfläche) senkrecht steht. Hiernach hätten wir unter Vernachlässigung der angedeuteten sehr fraglichen geringen Abweichungen den homogenen Zellhautlamellen allgemein rhombische Struktur zuzuschreiben, während dagegen Nägeli noch einen dem monoklinen und triklinen Krystallsystem ¹⁾ entsprechenden Bau derselben annehmen zu müssen glaubte ²⁾.

1) Sitzgsber. der Münch. Akad. Mai 1864. pag. 298.

2) Selbstverständlich findet das Vorkommen optisch getrennter gröberer Faserzüge und breiterer Bänder innerhalb der natürlichen Membran durch die parallele Lagerung von Fasermicellen keine volle Erklärung. Der Streit darüber, ob solche Streifen organisch durch weichere Substanz verbunden oder thatsächlich isolirt sind und seitlich nur in „Kontaktflächen“ zusammenstossen, lässt sich natürlich nur auf anatomischem Wege schlichten. An dieser Stelle möchte ich nur hervorheben, dass die Richtigkeit der einen Ansicht für gewisse Einzelfälle die Gültigkeit der zweiten für andere nicht ausschliesst. Gelegentlich später zu erwähnender Untersuchungen an Fruchtepidermen von Caryophyllaceen und Juncaceen habe ich in dieser Hinsicht bemerkenswerthe Uebergänge beobachtet. So findet man an morphologisch und physiologisch gleichwerthigen Membranen bei einer Gattung weit von einander getrennte, frei in das Zelllumen vorspringende Verdickungsscheiben, bei einer anderen dagegen dicht gedrängte Verdickungsbänder, die im Schnitt an die ausgestreckt aneinandergelegten Finger einer Hand erinnern, und deren gerundete Enden noch frei hervorragen, während die Fortsetzungen ihrer Ränder sich hin und wieder als feine Spalten in die Membran hinein verfolgen lassen. Bei anderen Zellen derselben Lage scheint es, als ob die

**e) Ueber ein allgemeines Verfahren des Nägeli-Schwendener-
schen „Mikroskop“ zur Feststellung der Form und Orientirung
der Flächenquellungs-Ellipse.**

Gelegentlich einer Erörterung über die Quellung eines unendlich dünnen Hohlcylinders findet sich im „Mikroskop“ die Bemerkung¹⁾, dass die Quellungsform desselben durch die Ausdehnung „nach zwei beliebig gegen die Längsaxe geneigten Richtungen“ noch nicht bekannt sei, vielmehr noch abhänge „von dem Einlagerungsverhältniss in einer dritten Richtung, welche die beiden ersten unter beliebigem Winkel schneidet“. Ueberhaupt habe man es, fahren die Verfasser fort, wenn man die durch die Quellung bedingten Formänderungen bestimmen wolle, immer mit den 3 Seiten eines Dreiecks zu thun. — Durch von Höhnel ist diese Stelle lebhaft angegriffen worden²⁾, da er sie mit der Ansicht im Widerspruch fand, dass das Quellungsresultat durch die Ausdehnung nach zwei rechtwinklig gekreuzten Richtungen schon vollständig gegeben sei. Schon Schwendener hat zwar diesen Angriff mit Entschiedenheit zurückgewiesen³⁾. In anbetracht der knappen Fassung seiner Erwiderung dürfte es jedoch nicht überflüssig sein, im Anschluss an unsere bisherigen Erörterungen das Verfehlete des Angriffs nochmals darzuthun. Der Irrthum von Höhnels scheint hauptsächlich in der Auffassung zu liegen, als ob das Quellungsresultat durch die Ausdehnung

spaltähnlichen Linien von kollenchymatischer Substanz erfüllt seien; bei noch anderen ist die Innenfläche der Membran schon nahezu geradlinig begrenzt, oder das Grenzhäutchen erscheint, wenn es auch noch gefältelt ist, wie eine einzige zusammenhängende Lamelle, während die Streifen in tieferen Lagen noch sichtbar sind. Wiederum giebt sich in ferneren verwandten Fällen die Lage der Streifen äusserlich nur noch durch die Richtung der Poren oder auch durch solche nicht mehr zu erkennen; das analoge Verhalten bei der Quellung und Schrumpfung verräth dann allein das Vorhandensein einer entsprechenden Micellarstruktur.

1) l. c. p. 431.

2) Bot. Zeitg. 1882, p. 595.

3) Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin 1887, p. 663.

nach zwei beliebigen, ursprünglich rechtwinkelig gekreuzten, Richtungen bereits bekannt sei.

Gehen wir auf die Frage, wie sich die Quellungsellipse praktisch nach Form und Orientirung genau bestimmen lässt, sobald die Streifen- oder Porenlage keinen sicheren Anhaltspunkt gewährt, näher ein. Bei der mikroskopischen Aufsuchung der Quellungsmasse hat man es in Wirklichkeit nicht mit freien Membranen, sondern mit geschlossenen Wandungen zu thun. Aber setzen wir auch den Fall, dass eine freie ebene Membran vorläge, so ist es doch nicht thunlich, auf derselben ein kreisförmiges Flächenstück sichtbar abzugrenzen, aus dessen Quellungsform man ohne weiteres die Lage und Grösse der in das Quellungsmaximum und -Minimum fallenden Ellipsenaxen ablesen könnte. Man wird diese also auf anderem Wege auffinden müssen. Zu diesem Behufe würde es aber nicht genügen, wenn man etwa blos die Ausdehnung zweier beliebiger senkrecht zu einander stehender Kreisradien, d. h. zweier gleicher von einem Punkte ausgehender rechtwinklig zu einander gerichteter Strecken bestimmen wollte. Denn wenn ein Kreis durch Dehnung nach zwei zu einander senkrechten Richtungen zur Ellipse umgeformt wird, gehen, wie schon einmal erwähnt, zwei sich unter rechtem Winkel schneidende Kreisdurchmesser in konjugirte Durchmesser der Ellipse über. Diese bilden aber sämmtlich mit einziger Ausnahme des Axenpaares schiefe Winkel von ungleicher Grösse mit einander. Es würde also mindestens nöthig, ausser den beiden Längenmessungen noch die Bestimmung der Winkeländerung, oder statt deren, wie Nägeli vorschlägt, eine dritte Längenmessung vorzunehmen, nämlich die Aenderung der Grundlinie des durch jene Strecken angedeuteten gleichschenkeligen Dreiecks aufzusuchen. Aus der Länge und Lage der konjugirten Halbmesser liessen sich dann durch Konstruktion oder Rechnung auf bekannte Weise die Axen nach Grösse und Richtung ableiten. — Wie Schwendener bemerkt, sind aber zwei solche Strecken im allgemeinen nicht so genau anatomisch vorgezeichnet, um sie zur Messung zu benutzen; man wird also in der Regel zwei passend gewählte schiefwinkelige

und ungleiche Strecken der Messung zu Grunde legen müssen. Hiermit ist man aber bei dem ursprünglichen trigonometrischen Verfahren Nägelis und des „Mikroskop“ angekommen¹⁾.

f) Die Quellungsform geschlossener Membranen ist nicht allein von den aktiven Quellkräften, sondern auch von den elastischen Widerständen²⁾ der Zellhülle abhängig.

Wir haben uns bisher nur mit den Dehnungen beschäftigt, welche in die Fläche der Zellmembran fallen, und uns zudem auf den Fall beschränkt, dass die Membran frei, d. h. in ihrem Ausdehnungsstreben völlig unbehindert sei. Sobald wir aber zu geschlossenen Zellhüllen übergehen, haben wir nicht bloss die Radialquellung zu berücksichtigen, sondern auch noch andere Umstände in Betracht zu ziehen. Von Höhnel erledigt diese Frage sehr rasch, indem er das Quellungsresultat eines solchen Membrankörpers einfach durch die Quellung nach 3 sich rechtwinkelig schneidenden Richtungen gegeben sein lässt³⁾. Wenn von Höhnel aber unter dem Ausdruck der „Quellung

1) Von Höhnel scheint den Sinn desselben überhaupt nicht erfasst zu haben, sonst hätte er Nägeli nicht die Unterstellung zugeschrieben können, dass er zur Bestimmung der Quellungsform eines n -Ecks die Messung von n Längenänderungen verlange.

2) Gemeint sind mit diesem kurzen Ausdruck die Widerstände, welche gegenüber beliebigen Formänderungen durch die Elasticitätskräfte geleistet werden: Widerstände also, die herrühren von der Eigenschaft der Substanz, dass ihre Theilchen nach mässigen Verschiebungen die frühere Lage wieder zu erlangen suchen. — Vergl. die Ausdrücke: elastische Linie, el. Fläche, el. Nachwirkung, el. Ausdehnung (Weisbach), sowie andere analoge wie elektrische Strahlen, elektrische Wellen (Hertz).

3) Ich weiss nicht, ob ich von Höhnel darin recht verstehe, dass er solche hohle „Körper“ auf ein einziges rechtwinkeliges Koordinatensystem beziehen will. Das scheint unvortheilhaft; mich dünkt es viel naturgemässer, dass man zunächst die Quellungsbewegung jeder einzelnen der die Zellhülle zusammensetzenden, als eben zu betrachtenden Membranplatte auf Grund ihres besonderen Koordinatensystems zu ermitteln und dann deren Gesamtwirkung für den ganzen Membrankomplex nach mechanischen Grundsätzen zu bestimmen sucht.

nach einer Richtung“ das Mass der Ausdehnung verstanden wissen wollte, welches die Membran bei ganz unbehinderter Quellung nach dieser Richtung erfahren würde, so wäre seine Behauptung entschieden unrichtig. Denn die Quellungsform eines Zellwandmantels von irgend erheblicher (nicht unendlich geringer) Dicke ist nicht allein von der Grösse und Richtung der Wasser anziehenden Kräfte, sondern auch von den elastischen Widerständen abhängig, welche der Gesamtkomplex der den Mantel zusammensetzenden Membranstücke den von der Gesamtheit der Quellkräfte, die in jedem dieser Theile thätig sind, erstrebten Formänderungen entgegenstellt. Um dies nachzuweisen, sehen wir der Kürze halber von der Radialquellung ab und beschränken uns wiederum auf ein einfaches Beispiel. Man denke sich zwei von kongruenten Rechtecken begrenzte ebene dickwandige Membranstücke im trockenen Zustande an den Rändern gewissermassen verlöthet. Selbst wenn die Quellungsellipsen ihrer Oberflächen kongruent sind, werden die Quellungsformen, die sie im isolirten Zustande annehmen würden, nicht identisch sein, sobald jene Ellipsen in der Lage nicht übereinstimmen. Die auf dieselbe Richtung bezüglichen Dehnungsgrössen werden also im allgemeinen in beiden Platten von einander abweichen. Während diese im freien Zustande eben bleiben würden, muss demnach jede derselben infolge ihres Verbandes Krümmungen erleiden, denen sie umsomehr Widerstand leistet, je dickwandiger sie ist. Beachtet man nun, dass der Dehnungswiderstand innerhalb jeder anisotropen Membran der Erfahrung gemäss mit der Richtung variirt, so erkennt man, dass derselbe die durch die freie Quellung erstrebten Verschiebungen vielfach beeinträchtigen wird. Es ist z. B. sehr wohl denkbar, dass der Winkel zwischen den beiden der freien Quellung entsprechenden Axen der Flächenellipse in Folge der elastischen Widerstände dickerer Membranplatten durch seitliche Pressung ein schiefer werden kann. — Im allgemeinen ist es unmöglich, so lange über die Unterschiede in den Dehnungswiderständen der Membran nach den verschiedenen Richtungen, sowie über den Gleichgewichtszustand zwischen

den elastischen und den Quellkräften nichts Näheres erfahrungsmässig bekannt ist, das Quellungsresultat für einen bestimmten Fall theoretisch quantitativ festzustellen.

g) Beschränkung der theoretischen Erörterungen auf die Qualität der Quellungsformen und -bewegungen.

Glücklicher Weise ist diese quantitative Bestimmung der Formänderung quellender Zellen und Zellkomplexe nicht die nächste Aufgabe der Theorie. Dieselbe fragt vielmehr in erster Linie nach der Qualität der Bewegung einer quellenden oder schrumpfenden Zelle.

Die theoretische Untersuchung darf sich demnach vorerst mit der Lösung der Frage begnügen, ob überhaupt eine quellende oder schrumpfende, gestreckte Zelle etwa eine Längs- oder Querkrümmung eingeht, ob ihre hygroskopische Bewegung in einer einfachen Torsion oder Windung besteht, oder ob diese Bewegungen mit einander verknüpft, und wie dieselben im allgemeinen gerichtet sind. — Die Beantwortung dieser Fragen kann dadurch erleichtert werden, dass man anfänglich die Zellwandmäntel unendlich dünn voraussetzt. Diese Annahme bietet nämlich nicht allein den Vortheil, dass man die Wirkung der Radialquellung ausser Acht lassen darf, sondern auch den anderen, dass man die elastischen Widerstände des Wandmantels gegenüber den tangentialen Quellkräften verschwindend klein annehmen kann, das Quellungsresultat für diesen idealen Fall somit durch die Quellkräfte (wie von Höhnel allgemein anzunehmen scheint) ausschliesslich bedingt ist. Wir werden im speziellen Theil von dieser Vereinfachung Gebrauch machen.

§ 2.

Die bisherigen Erfahrungen über die Lage und Form des Ellipsoids der hygroskopischen Quellung und dessen Bedeutung für die Theorien von der inneren Struktur der pflanzlichen Zellhaut.

Bei der Deduktion des Abschnittes d) im vorigen Paragraphen sind namentlich in Betreff der Lage der

Quellungssaxen, sowie hinsichtlich der Theorien über den inneren Bau der Zellmembranen bestimmte Ansichten zu Grunde gelegt worden, welche dort, um den Fluss der theoretischen Entwicklung nicht durch historische und kritische Auseinandersetzungen zu unterbrechen, ohne nähere Begründung geblieben sind. Die eine der daselbst vertretenen Anschauungen fusst auf der anderen, die erwähnte Behauptung über jene Theorien nämlich, insbesondere das über die Wiesnersche Dermatosomenhypothese gefällte Urtheil, auf den bisherigen Erfahrungen über die Orientirung des Ellipsoids der hygroskopischen Quellung. Da die Beobachtungsergebnisse hinsichtlich dieses Ellipsoids überhaupt die Grundlage der ganzen vorliegenden Arbeit bilden, so erscheint es angemessen, zunächst auf die Entstehung unser heutigen Kenntnisse in dieser Beziehung einzugehen und den Grad ihrer Sicherheit zu erörtern. — Von untergeordneter Bedeutung für unsere Entwicklungen ist die Frage nach der Richtung und Grösse der „radialen“ Quellungssaxe; dennoch darf diese nicht vollständig mit Still-schweigen übergangen werden.

a) Die radiale Quellungssaxe.

Eine Reihe von Gründen sprechen dafür, dass die Axe der Dickenquellung zur Fläche der Membran und ihrer Schichten senkrecht steht. Für diese Lage ist erstens der allbekannte lamelläre Bau der dickwandigen Häute anzuführen, mit einer Schichtung, die mit der Oberfläche der Zellhülle gleichläuft, sowie der Umstand, dass die Grenzflächen der Streifenbänder, soweit es die oft unregelmässige Gestalt der Zellen gestattet, die Schichtflächen annähernd rechtwinklig schneiden¹⁾. Zu demselben Schlusse führt aber, nachdem neuerdings namentlich von Zimmer-

1) Vgl. die Abbildungen in Krabbes „Beitrag zur Kenntniss der Struktur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute“. Pringsheims Jahrb. 1887, Heft 3.

Es darf jedoch nicht verschwiegen werden, dass Nägeli auch von Streifensystemen redet, die zur Schichtung schief gerichtet sein sollen. (Sitzgsber. d. M. Akad. Mai 1864, p. 297, sowie p. 298 u. 315.)

mann¹⁾ und Schwendener²⁾ der Zusammenhang zwischen der optischen Reaktion und der Quellung für eine Reihe von Fällen aufgedeckt ist, auch die schon ältere Erfahrung, dass eine der optischen Axen zur Schichtung lothrecht steht. — Die experimentelle Untersuchung hat ferner kaum einen Zweifel darüber gelassen, dass diese Radialaxe im allgemeinen die längste des Quellungsellipsoids darstellt. Schon Nägeli gelangte durch Quellungsversuche an Bastfasern zu dem Ergebniss³⁾: „Alle Lamellen haben das Bestreben, stärker in die Dicke als in die Fläche aufzuquellen“. Später hat Schwendener die bezügliche Untersuchung auf eine Reihe verschiedenartiger Zellgebilde ausgedehnt und nur bei Korkzellen eine Ausnahme von der angegebenen Regel konstatiren können⁴⁾. Allerdings beziehen sich die Beobachtungen Nägelis nach seiner eigenen Angabe, und wahrscheinlich auch diejenigen Schwendeners, zunächst nur auf die „Ueberquellung“. Jedoch lassen die bisherigen Erfahrungen an hygroskopischen Organen mit grosser Sicherheit darauf schliessen, dass jene Regel auch für die hygroskopische Quellung ihre Gültigkeit bewahrt. Die Einrichtung, dass die Natur an solchen Organen so häufig normal zu den Linien, in welchen starke Schrumpfungen stattfinden, auffallend viele und verdickte Wandungen einschaltet, würde sonst kaum verständlich sein. Von stärkerer Beweiskraft ist aber die besonders an dickwandigen Zellen grosser Quellbarkeit leicht anzustellende Beobachtung, dass sich die Grösse ihres Lumens bei der Wasseraufnahme und -abgabe nicht in gleichem Sinne und Verhältniss wie deren Umfang ändert, sondern im Vergleich zu diesem bei der Schrumpfung wächst, bei der Quellung abnimmt⁵⁾.

1) „Ueber den Zusammenhang zwischen Quellungsfähigkeit und Doppelbrechung“. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1883, p. 533 ff.

2) „Ueber Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen“. Sitzgsber. d. Berl. Akad. 1887, p. 673 ff.

3) Sitzgsber. d. Münch. Akad. Juli 1864, p. 167.

4) l. c. p. 677.

5) Diese Beobachtungen veranlassten mich i. J. 1873 die These aufzustellen: „Es ist wahrscheinlich, dass die Molekularkomplexe der pflanzlichen Zellhaut in der radialen Richtung am kürzesten sind“,

Recht auffällig tritt diese Eigenthümlichkeit dann hervor, wenn Querschnitte, die in konzentrirtem Alkohol liegen, kurz vor dem völligen Verdunsten der Flüssigkeit eine energische Dehnung zeigen (wie sie durch starke Wasseraufnahme bewirkt wird), auf welche dann unmittelbar die Schrumpfbewegung erfolgt¹⁾. Der rasche Wechsel beider Zustände bringt das angegebene Verhalten der Zellwandung recht deutlich zur Anschauung. —

Mehr Schwierigkeiten als diese Frage hat nun die Erforschung der anderen bereitet, wie die in die Membranfläche fallenden Hauptquellungslinien orientirt sind. Man kann wohl sagen, dass ein Haupthinderniss für ihre Lösung lange Zeit die eigenartige Anschauung über den gröberen Aufbau der Membranen gebildet hat, welche von Nägeli in den vielfach citirten Sitzungsber. d. Münch. Akad. von 1862 und 1864 niedergelegt worden ist.

b) Die Ellipse der Flächenquellung und die Annahme der Doppelstreifung.

Erwägt man die grosse Anzahl von Einzelbeobachtungen, die Nägeli seiner Zeit über die Quellungs Vorgänge angestellt hat, so liefert, abgesehen von den Komplikationen der Ueberquellung, nur der Umstand, dass dieser Forscher in der Vorstellung befangen war, alle Lamellflächen seien durch ein doppeltes Streifensystem par-kettirt, eine ausreichende Erklärung dafür, dass er den wirklichen Zusammenhang der Quellungsaxen mit der Wandstruktur nicht erkannte, vielmehr die Schwierigkeiten ihrer Auffindung überschätzt und wiederholt erklärt hat, die Orientierung der einzelnen Tangentialaxen des Quellungs- und optischen Elastizitätsellipsoids sei anatomisch nicht

oder wie es an anderer Stelle heisst: „dass die Dicke der Zellhaut bei Wasserverlust durchgängig am meisten abnimmt“. (S. d. Dissertation „Ueber die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte“. Bonn 1873. These I und p. 49 Anmerkung.)

1) Vgl. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1888, p. 396 Anmerkung. — Die Erscheinung zeigt sich z. B. recht deutlich bei Schnitten aus dem untersten Theil der Erodium-Granne.

vorgezeichnet. Nur hinsichtlich des Falles, in welchem die beiden Streifensysteme derselben Fläche auf einander senkrecht stehen sollten, findet sich im „Mikroskop“ eine bestimmtere Angabe über die Lage jener Axen. Diese sollen nämlich mit den Streifen zusammenfallen; jedoch ist auch dort unentschieden gelassen, welche der beiden Axen, ob die grössere oder die kleinere, bei ungleicher Schärfe der Streifensysteme, der stärkeren Streifung parallel gedacht ist. Die Andeutungen über die Orientirung der Quellungsaxen für den Fall, dass die Streifensysteme schief zu einander vorausgesetzt sind, lauten noch unbestimmter; jedenfalls schliessen sie aber das Zusammenfallen einer Quellungsaxe mit einer der Streifenrichtungen aus¹⁾.

Die Theorie der Doppelstreifung hat sich nun gegenwärtig wohl als unhaltbar herausgestellt, und die Lösung des Problems sich dadurch bedeutend vereinfacht. Spüren wir der Grundlage der lange Zeit hindurch fast allgemein acceptirten Vorstellung von der Membranparkettirung nach, so ergiebt sich, dass dieselbe wesentlich theoretischer Natur gewesen ist. Zwar glaubte Nägeli dieselbe auch auf die mikroskopische Durchforschung einiger der Fälle stützen zu können, wo in derselben Zelle in der That verschiedene Streifensysteme zu beobachten sind²⁾. Für die Annahme aber, dass auch in den Membranen, in welchen thatsächlich ein zweites Streifensystem nicht zu sehen ist, ein solches vorhanden sei, das nur nicht mit genügender Deutlichkeit hervortrete, ist erstens maassgebend gewesen die Parallele, die Nägeli zwischen den drei Blätterdurchgängen der Krystalle einer- und der Schichtung und Streifung anderseits zog, und sodann die Ausdehnung seiner Deduktionen über die durch Intussusceptionswachsthum hervorgerufene Entstehung der Schichten des Stärkekorns auf die Verhältnisse der Zellmembran. Er bemerkt hierüber z. B. in dem Sitzungsber. d. M. Ak. Mai 1864, pag. 294:

1) S. Nägeli-Schwendener, „Das Mikroskop“. II. Aufl. p. 429, 431.

2) Sitzgsber. d. Münch. Akad. Mai 1864, p. 292 ff. u. 308 ff.

„Die gestreifte Struktur, die eine vollkommene Analogie mit der Schichtung aufweist, macht es wahrscheinlich, dass beim Flächenwachsthum ganz analoge Vorgänge stattfinden wie beim Dickenwachsthum. Wie bei dem einen junge, weiche Schichten, so werden bei dem andern junge weiche Streifen eingelagert. Da aber das Flächenwachsthum eine Vergrößerung nach zwei Richtungen in sich schliesst, so muss auch die Streifung nach zwei Richtungen verlaufen.“ — Meines Wissens war es zuerst Dippel, der die gedachte Ansicht Nägelis, wenn auch lange ungehört, mit aller Entschiedenheit bekämpfte. Später sind andere Anatomen wie Strasburger und Krabbe auf seine Seite getreten; in der Abhandlung von 1887 hat auch Schwendener den Standpunkt Nägelis aufgegeben. Es lässt sich gegenwärtig wohl behaupten, dass kein einziger Fall bekannt ist, für welchen die Doppelstreifung innerhalb derselben Lamelle nachgewiesen wäre. Für unsere spezielle Untersuchung ist es übrigens von Wichtigkeit, darauf hinzuweisen, dass an dynamischen Zellhäuten nur ausnahmsweise, und jedenfalls nur untergeordnet, Lamellen von abweichender Streifung innerhalb derselben Membranplatte gefunden sind. Wir dürfen uns daher im Folgenden unbedenklich auf die Besprechung homogener Wandplatten beschränken.

c) Die Lage der tangentialen Quellungsaxen nach den bisherigen Beobachtungen an hygroskopischen Organen.

Trotzdem nach dem eben Gesagten die Vorstellung der Doppelstreifung den nächstliegenden Schluss auf die Art der Abhängigkeit der Quellungsrichtungen von der Wandstructur zu ziehen verwehrt, so hatten die Beobachtungen Nägelis immerhin zur Genüge gelehrt, dass ein gewisser Zusammenhang derart bestehe (vgl. z. B. Fig. 9 auf Taf. I der Sitzungsber. der Münch. Akad. vom Juli 1864). Infolge dessen sprachen 1876 fast gleichzeitig F. Darwin¹⁾, sowie die Verfasser des „Mikroskop“ in dessen 2. Auflage²⁾, die Vermuthung aus, dass die hygroskopischen Drehungs-

1) Transact. of the Linnean Soc. Sec. Ser. Vol. I. 1876, p. 162 ff.

2) l. c. p. 416.

bewegungen gewisser Pflanzentheile auf die streifige Struktur ihrer Zellelemente zurückzuführen seien. Durch diese Fingerzeige wurde ich im folgenden Jahre veranlasst, die Erodiumgranne in dieser Hinsicht einer Untersuchung zu unterwerfen. Die Ergebnisse derselben drängten schon zu dem erst später von Zimmermann, Eichholz und Schwendener mit wachsender Bestimmtheit ausgesprochenen Schlusse hin, dass die kleinere Axe der tangentialen Quellungs-, oder was dasselbe ist, die grössere Axe der entsprechenden Schrumpfungsellipse mit der Richtung der Poren und einfachen Streifen zusammenfalle. Diese Folgerung wirklich zu ziehen, hinderte jedoch damals die Autorität der herrschenden Theorie.

Wie oben angedeutet, brachte Zimmermann im Jahre 1881 das erste Licht in dies dunkle Gebiet, indem er zuerst die vorwiegende Verlängerung der tangentialen Streifen-Normalen an quellenden querporigen Zellen mit Sicherheit constatirte. Er fasste schon seine Beobachtungen allgemeiner als einen Beleg dafür auf, es dürfte „zwischen Quellung und Richtung der Poren eine derartige Beziehung bestehen, dass die erstere in der Richtung senkrecht zum Verlaufe der Poren stärker ist, als in der Richtung der Poren selbst“¹⁾. Dennoch ging er bei seinem Beweise für die Nothwendigkeit der Torsion einer quellenden schraubiggestreiften Zelle wieder von der Annahme der Doppelstreifung aus und suchte in der Folge über die Quellungsverhältnisse durch Erforschung der optischen Erscheinungen Aufschluss zu erlangen²⁾. Bei Eichholz, der im Jahre 1884 namentlich Zimmermanns Entdeckung des Verhaltens querporiger Zellen mit Erfolg auswerthete, findet sich die Doppelstreifung mit keinem Worte mehr erwähnt. Er denkt sich die Membran aus stabförmigen Micellen zusammengesetzt, die parallel den Poren in Reihen geordnet sind; der Gedanke, dass die stärkste Flächenquellung nicht blos bei den querporigen Zellen, sondern durchweg senkrecht zur Axe dieser

1) Pringsheims Jahrb. 1881. XII. Band, 4. Heft, p. 569, vgl. auch p. 561.

2) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1883, p. 533 ff.

Stabmicelle gerichtet ist, leuchtet überall hervor, ohne irgendwo förmlich ausgesprochen oder eingehend erwiesen zu sein. Im Jahre 1887 wiederholte Zimmermann¹⁾ die frühere Schlussfolgerung, „zwischen der Richtung der Tüpfel und der Quellungsfähigkeit scheine eine derartige Beziehung zu bestehen, dass stets senkrecht zur ersteren die stärkste (Flächen-) Quellung stattfindet“. Aber erst in Schwendeners vielfach citirter Abhandlung vom selben Jahre wurde diese Abhängigkeit der Quellung von der Porenlage auch an schief- und längsporigen Zellen durch zahlreiche Messungen mit Sicherheit constatirt. Im Jahre darauf war es mir vergönnt, einen weiteren Beitrag zu dieser Frage zu liefern, indem ich, unter weiterer Ausführung der früheren Beobachtungen an *Erodium*, den Kreis der Untersuchung auf solche Zellen ausdehnte, bei denen die Streifung zwischen verschiedenen Wandungen wechselt, und, während Schwendener vorzugsweise die Ueberquellung studirt hatte, die verschiedenartig wechselnde Ausnutzung der Streifenlage bei den Vorgängen der hygroskopischen Quellung und Schrumpfung nachwies. Ich erlaubte mir zu behaupten, dass mit der nunmehr erlangten Erkenntniss des Zusammenhanges zwischen den Richtungen der Streifen und der Schrumpfungslinien das lange vergeblich gesuchte Hilfsmittel zur Erklärung der bisher noch theilweise oder gänzlich dunkel gebliebenen hygroskopischen Mechanismen, wenigstens der die Aussaat der Samen vermittelnden, gewonnen sei.

d) Weitere mikroskopische Beobachtungen als Beitrag zur Kenntniss des Quellungsellipsoids.

Da die besagten Mechanismen selbstverständlich einen werthvollen Prüfstein auf die Richtigkeit der dargelegten Vorstellungen über das Quellungsellipsoid bilden, so ist es von Interesse, sich darüber zu vergewissern, in wie weit diese in Wirklichkeit im Stande sind, jene Schwierigkeiten zu beseitigen. Um hierüber ein Urtheil zu gewinnen, empfiehlt es sich, von den einschlägigen Untersuchungen

1) Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Breslau, Trewendt p. 190.

Leclercs¹⁾ auszugehen, weil diese der Zahl der in Betracht gezogenen Objekte nach die umfassendsten, und weil sie ferner veröffentlicht sind, ehe ihr Verfasser die Bedeutung der Streifung kannte. Von ca. 60 Gattungen finden wir nun bei Leclerc einige 40 auf Grund der überwiegenden Radialschrumpfung („erstes Bauprinzip“) erklärt. Sie fallen für unsere Betrachtung aus. Bei den übrigen etwa 18 versuchte Leclerc eine Deutung, die ich im Jahre 1884²⁾, ebenso wie 1885 Eichholz³⁾, als nicht stichhaltig zurückwies, ohne dass es mir damals gelang, allgemein eine zutreffendere an ihre Stelle zu setzen. Leclerc behauptete nämlich, dass dickwandige Membranen sich auch nach ihrer Fläche stärker kontrahirten als dünnere, und theilte mit Rücksicht hierauf die den erwähnten 18 Gattungen angehörigen Früchte in 2 Gruppen. Bei der ersten⁴⁾ sollte das Spiel des hygroskopischen Mechanismus auf der ungleichen Wandmächtigkeit verschiedener Zellkomplexe, bei der anderen auf dem Dickenunterschied von Wandungen beruhen, die je einer Zelle derselben Schicht angehören. Von den 10 Nummern der ersten Gruppe sind nun theils von Eichholz, theils von mir nachträglich 8 von Neuem untersucht worden; bei allen hat die Streifenlage die ausreichende Erklärung geliefert. Ueber die zur zweiten Gruppe gehörigen liegen bisher noch keine weiteren Veröffentlichungen vor. Leclerc rechnet zu ihr *Antirrhinum*, *Linaria*, *Helianthemum*, *Juncus* und 4 Caryophyllen-Gattungen, nämlich *Dianthus*, *Saponaria*, *Silene*, *Agrostemma*. Die Kapseln derselben habe ich daher neuerdings einer bezüglichen Prüfung unterworfen und kann kurz mittheilen, dass die Mechanismen aller zu ihrer Erklärung der Leclercschen Annahme nicht bedürfen. Sie beruhen zum Theil auf der überwiegenden Radialschrumpfung, und, so-

1) Recherches sur la déhiscence des fruits à péricarpe sec. Ann. des sciences nat. 6. Série. Bot. Tome 18.

2) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. II, p. 401.

3) l. c. p. 553.

4) Leclerc zählt hierher: *Picea*, *Geranium*, *Erodium*, *Avena*, *Campanula*, *Primula*, *Acanthus*, *Buxus*, *Scandix*, Hartschicht der Papilionaceen.

weit Unterschiede in der Tangentialschrumpfung zu constatiren sind, tritt die Thatsache der stärksten Abnahme normal zu den Streifen auch hier wieder massgebend hervor¹⁾. Somit kann es kaum noch einem Zweifel unter-

1) Ueber den speciellen Befund soll an anderer Stelle Mittheilung gemacht werden. Hier nur einige Bemerkungen allgemeinerer Natur. In einer früheren Publikation (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. VI, p. 388 Anm.) habe ich als unter das erste Bauprincip fallend die Einrichtung bezeichnet, dass in einem Bündel paralleler Zellen nach irgend einer Richtung eine Schrumpfkümmung entsteht, weil normal zu dieser auf einer Seite des Bündels zahlreichere oder dickere Wände eingeschaltet sind, als auf der entgegengesetzten. In analoger Weise kann die Natur auch innerhalb einer einzigen Zelllage das erste Bauprincip zur Anwendung bringen, indem sie, z. B. zur Erzielung einer Auswärtskrümmung in gewisser Richtung, die Aussenpartieen der Wände, die zur ihr senkrecht stehen, erheblich stärker verdickt als die inneren (und ev. zugleich die Quellbarkeit entsprechend erhöht). Einen solchen Fall scheint mir Fig. 22 zu veranschaulichen, die einen Schnitt durch eine Hart-schichtzelle der *Linaria*-Kapsel darstellt. Man bemerke in ihr die ungleiche Mächtigkeit der Radialwände bei r und R ; eine Zunahme der Schrumpfung in der Richtung von r nach R , wie sie nach dem vorigen zu erwarten ist, lässt sich leicht constatiren. Wenn man in ähnlichen Fällen den Verlauf der Schichtung nicht beachtet, kann man allerdings leicht dem Irrthum verfallen, die Verdickungsmassen von R der äusseren Tangentialwand zuzuschreiben und so zu dem Schlusse verführt werden, den Leclerc gezogen hat. Man vergleiche aber nur den Schichtenverlauf der Fig. 23 (eines Querschnittes durch eine Epidermiszelle aus der Kapsel von *Dianthus chinensis*), um den Unterschied der beiderlei Ausbildungsweisen in seiner Bedeutung zu begreifen. — Es darf aber ferner nicht vergessen werden, dass bei Zellen von der Gestalt der Fig. 22 nicht nur der Gegensatz zwischen den Wandpartieen r und R wirksam, sondern, vielleicht in noch höherem Masse, der Verlauf der Schichten auf der Innenwand i in Betracht zu ziehen sein wird. Da diese parallel der Pfeilrichtung streichen, so muss bei gleicher Quellfähigkeit ihr Schrumpfkoeffizient in dieser Richtung geringer sein, als der entsprechende bei r oder R . Wir finden also hier obendrein die Kreuzung der Schichten innerhalb derselben Zelle verwerthet, wie so häufig an verschiedenen Zelllagen die der Wandflächen — In solcher Weise lassen sich die Mechanismen der Kapseln von *Linaria*, *Antirrhinum* und *Helianthemum* erklären, deren hauptsächlichste dynamische Zellen darin über-

liegen, dass die Oeffnungsmechanik der Trockenfrüchte im Grossen und Ganzen klargelegt und zwar in einfachster Weise auf die Differenzen der 3 Quellungskoeffizienten der pflanzlichen Zellwand zurückgeführt ist, oder, wenn man die Folgerung lieber umkehren will, dass die Durchforschung jener Objekte sehr wichtige Belege für die Richtigkeit der von *Zimmermann*, *Schwendener* u. A. vertretenen Anschauung über die Lage und Form des Quellungsellipsoids geliefert hat.

einstimmen, dass sie in der Schrumpfrichtung stark tafelartig verkürzt und der Fig. 22 ziemlich analog gebaut sind. — Es sei übrigens darauf aufmerksam gemacht, dass nach den Figg. von *Schinz* (Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke, Inaug.-Diss. Zürich 1883, Taf. II, Figg. 10 und 14) und *Schrodt* (Beiträge zur Oeffnungsmechanik der Cycadeen-Antheren, Flora 1888, Taf. IX, Figg. 4 und 5) zu urtheilen, das Verhalten der äussersten Lage der Cycadeen-Sporangien beider Typen sich vermuthlich in ähnlicher Weise wie oben, wenigstens grossentheils, auf den Schichtenverlauf und ev. die Streifung (über diese liegt dort keine Andeutung vor) zurückführen lassen wird.

Was nun noch die übrigen Früchte der zweiten *Leclercs*chen Gruppe betrifft, so beruht ihr Oeffnungsmechanismus grossentheils auf tangentialen Austrocknungsdifferenzen ihrer meist in der Schrumpfrichtung gestreckten Aussenepidermiszellen. Untersucht wurden von Sileneen: *Lychnis*, *Dianthus*, *Saponaria*, *Gypsophila*, *Silene*, von Alsineen *Spergula*, von Juncaceen *Luzula*. Ihre dynamischen Zellen erinnern z. Th. an ein bereits von *Nägeli* beschriebenes Vorkommniss (Sitzgsb. d. M. Ak. Mai 1864, p. 321 und Figg. 16 und 17). Bemerkenswerth ist, dass *Nägeli* in diesem Beispiel schon die starke Flächenquellung normal zu den Streifen beobachtet hat. — *Schinz*' Beschreibung der „Bankzellen“ gewisser Antheren erweckt die Vermuthung, dass auch bei ihnen die Berücksichtigung der Streifung (und ev. Schichtung) das Räthsel ihres hygrokopischen Verhaltens lösen würde. Sollte sich dieses nicht dadurch erklären lassen, dass sich die verdickten Partien der Radialwände beim Wasserverlust, in Folge ihres Schichten- und Streifenverlaufs, nach der Normale dieser Wände stärker kontrahiren, als die anstossenden Verdickungsmassen der die Tangentialwand besetzenden Leisten, und namentlich als die peripherischen Schichten derselben in derselben Richtung? Dieser Deutungsversuch fusst selbstverständlich auf der Annahme, dass die lange Axe der Micellstäbchen wie bei den Leisten der Caryophyllenkapselfn überall in die Längslinie dieser Gebilde fällt.

e) **Beurtheilung der neueren Hypothesen über die Konstitution der pflanzlichen Zellmembran vom Standpunkte der Quellungserscheinungen aus.**

Da Schwendener die von Strasburger und von Höhnel aufgestellten Ansichten über den inneren Bau der Pflanzenmembran bereits zurückgewiesen hat, so mögen hinsichtlich ihrer wenige Bemerkungen genügen. Dass sich hingegen bisher jemand mit der Kritik der Wiesnerschen Dermatosomenhypothese im Lichte der Quellungs Vorgänge beschäftigt hätte, ist mir nicht bekannt. Daher haben wir auf diese später ausführlicher einzugehen.

Was zunächst Strasburgers in seinem Buche: „Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute“ niedergelegte Anschauungen anbetrifft, so hat sich schon Nägeli über die Zulässigkeit der Annahme einer netzförmigen Verkettung der Wandtheilchen, wie sie der genannte Forscher supponirt, in den Stärkekörnern pag. 342 folgendermassen ausgesprochen: „Schon die Thatsache allein, dass die organischen Substanzen durch Wasseraufnahme ihr Volumen bedeutend vergrössern, genügt, um zu zeigen, dass dieselben nicht nach Art eines Maschenwerks, in welchem die festen Theilchen unmittelbar zusammenhängen und undurchdringlich wären, organisirt sind.“ Derselbe Gedanke hat Schwendener geleitet, wenn er auf das Schwellgewebe der Balsaminen-Frucht hinweist (l. c. p. 700), um zu erläutern, dass bei der Erfüllung der Strasburgerschen Molekularmaschen mit Wasser die Dehnung derselben etwa nach 2 Richtungen (sagen wir z. B. nach denen der beiden ausgezeichneten Streifennormalen) nothwendig mit einer entsprechenden Verkürzung, statt mit einer Dehnung, in der dritten Raumesrichtung (nach unserer spez. Voraussetzung der der Streifen) verbunden sein müsste.

Nach von Höhnel sollen in der Dickenrichtung die Zellwandungen infolge unbekannter Wachsthumsvorgänge stark negativ gespannt, d. h. ihre Theilchen radial übermässig genähert sein, sodass sie das Bestreben zeigen, sich in diesen Richtungen von einander zu entfernen. Die Deformationen bei der Aenderung des Wassergehaltes sollen

nun dadurch hervorgerufen sein, dass den Theilchen hierbei Gelegenheit gegeben ist, die Spannungen durch Ortsveränderungen einigermaßen auszugleichen. Nun zeigen die Membranen aber bekanntlich bei Wasserverlust das entgegengesetzte Verhalten; sie schwinden in der angegebenen Richtung am meisten. Bei von Höhnels Spannungstheorie kämen wir also vom Regen in die Traufe! Oder soll etwa der Spannungsausgleich nur bei stärkerer Wasserzufuhr stattfinden? Woher rührt dann aber die unvermeidliche Spannungsvermehrung beim Wasserverlust, da doch die „Wachstumsursachen“ nicht mehr wirken?

Gehen wir nun zu Wiesners Vorstellungen über.

Wiesner perhorrescirt bekanntlich für die organisirten Substanzen Nägelis Annahme, dass die kleinsten selbständigen Theilchen derselben durch die einfache physikalische Kraft der Massenanziehung verkettet sind. Nach ihm sind die kleinen kugeligen¹⁾ Körperchen (Dermatosomen), aus welchen die Zellmembran zusammengesetzt ist, durch protoplasmatische Verbindungsstränge zu einem Ganzen vereinigt. Der Weg, welchen er einschlägt, um auf Grund dieser Vorstellung die Quellungserscheinungen der Zellhaut zu erklären, findet sich nun schon bei Nägeli angedeutet. Derselbe sagt²⁾: „Die Thatsache, dass sich eine Substanz mit Wasser imbibirt, lässt zunächst zwei Erklärungen zu. Die erste ist die, dass die Flüssigkeit überall zwischen die festen Theilchen hineintrete und dieselbe von einander trenne, die zweite aber die, dass die festen Theilchen im aufgequollenen Zustand in unmittelbarer Berührung seien und nur stellenweise zwischen sich grössere oder kleinere, mehr oder weniger zahlreiche Lücken lasse, die mit Wasser erfüllt sind.“ Während die erstere Annahme bekanntlich die ist, welche Nägeli zur Grundlage seiner Micellartheorie gemacht hat, fällt die zweite, soweit die Quellungsvorgänge in Betracht kommen, mit derjenigen von Wiesner zusammen. Der genannte

1) Wiesner nennt sie „rund“ (Sitzgsber. d. Wien. Ak. 1886, p. 78) und zeichnet sie kugelig.

2) Stärkekörner p. 342.

Forscher äussert sich selbst über diesen Gegensatz der beiderseitigen Anschauungen folgendermassen¹⁾: „Während die Nägelische Theorie fordert, dass die im lebenden Zustand mit Wasserhüllen umkleideten Micellen bei vollständiger Wasserentziehung sich gegenseitig berühren, geht aus meiner Untersuchung hervor, dass die Zellwand ein Gerüst bildet, welches reichlich mit Hohlräumen durchsetzt ist, die im lebenden Zustande mit Flüssigkeit erfüllt, im trockenen Zustande leer sind und sich gewöhnlich mit Luft füllen.“ Gleich darauf nennt Wiesner die Dermatosomen selbst quellbar; das in der Zellwand enthaltene Wasser scheidet er daher in „Quellungswasser, welches von den Dermatosomen aufgenommen ist“ und in „kapillares, welches die Dermatosomen und ihre Verbindungsstränge umspült.“ Aus dem Gesagten geht schon hervor, dass Wiesner die beim Quellen und Schrumpfen auftretenden Volumänderungen aus der Zu- resp. Abnahme des Durchmesser der Dermatosomen und nicht etwa aus Längenänderungen der Verbindungsstränge ableitet. Noch deutlicher ist diese Anschauung gelegentlich einer Mittheilung über Fichtenholz ausgedrückt, das er bei einer Temperatur von etwa 110 ° hat austrocknen lassen. Von diesem heisst es nämlich: „Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Dermatosomen durch Wasserverlust sich kontrahirt haben und infolge dessen ihre Peripherien sich von einander entfernten, wodurch diese Körperchen, obgleich kleiner geworden, als solche deutlicher hervortreten“²⁾. Hiernach müssten sich offenbar die Verbindungsstränge beim Wasserverlust ev. sogar z. Th. verlängern; die Volumenabnahme bei der Schrumpfung kann nach ihm also **nur** dadurch zu Stande kommen, dass die sich kontrahirenden Dermatosomen ihre Nachbarn mittelst der Verbindungsstränge an sich heranziehen. Nach dieser Annahme müsste aber unter allen Umständen die Schrumpfung nach irgend einer Richtung um so grösser sein, je dichter innerhalb dieser die Dermatosomen gestellt sind. Umgekehrt: Wenn

1) l. c. p. 71.

2) l. c. p. 70.

bei der Schrumpfung eine 10 mal stärkere Kontraktion senkrecht zu den Streifen (Fibrillen Wiesners) als parallel zu denselben beobachtet wäre, so würde die Wiesnersche Theorie der Quellung verlangen, dass die Dermatosomen nach jener Richtung 10 mal enger zusammengedrängt stehen als längs der Streifen. Prüfen wir nun aber die weiteren Angaben Wiesners in dieser Hinsicht, so finden wir, dass er, um den optischen Anforderungen gerecht zu werden, genau die entgegengesetzte Anordnung der Dermatosomen stipulirt hat. Als Beleg hierfür möge nur die eine Stelle¹⁾ angeführt werden: „Die optische Differenzirung der Schichten, beziehungsweise Fibrillen, der Zellhaut kommt im Wesentlichen durch regelmässigen Wechsel genäherter Dermatosomen (welche zu Schichten oder Fibrillen vereinigt erscheinen) und Gerüstsubstanz zu Stande.“ Die Schwierigkeit liegt somit für Wiesner darin, dass in die Linien, denen er die grösste Dichtigkeit zuerkennt, statt des Quellungsmaximums umgekehrt das Quellungsminimum fällt. Diese Koincidenz ist nur auf Grund der Nägeli'schen Hypothese verständlich.

§ 3.

Uebergang zur specielleren theoretischen Untersuchung; Begrenzung und bemerkenswerthe Einzelfragen des Themas. Bemerkung über Nägelis mathematische Theorie der Imbibition mit Rücksicht auf die Wirkung der radialen Quellung und Schrumpfung.

Aus dem vorigen Abschnitt wird zur Genüge erhellen, dass die Eigenschaften des Quellungsellipsoides über den Rahmen der hygroskopischen Erscheinungen hinaus von erheblichem Interesse sind. Bei solcher Tragweite ist es wünschenswerth, unsere Kenntnisse von demselben auf eine möglichst breite und sichere Basis zu stellen. Im ersten Paragraphen ist nun schon angedeutet, dass direkte Beob-

1) l. c. p. 78; Nr. 10 der Zusammenfassung.

achtungen an quellenden und schrumpfenden Objekten eine Förderung in dieser Hinsicht nicht immer mit Zuverlässigkeit versprechen. Sie müssten, wie erwähnt, vorzugsweise darauf gerichtet sein, festzustellen, ob der Winkel zwischen den Streifen und ihren in die Membranfläche fallenden Normalen sich bei der unbehinderten Quellung in der That nicht ändert. An Zellen mit queren Poren, die bei dem Wechsel des Wassergehalts keine Drehung und Krümmung erfahren, liesse sich dies zwar mit Leichtigkeit verificiren. Dickwandige Elemente mit schiefer schraubiger oder wechselnder Streifung dagegen sind zur Entscheidung dieser Frage nicht geeignet, da ja die elastischen Widerstände (und ev. die radiale Quellung) jenen Winkel unabhängig von der Flächenquellung zu ändern vermögen; man müsste schon ebene Einzelwandungen herauslösen, um deren freie Formänderung zu beobachten. Aus diesen Gründen dürfte es sich empfehlen, den Gang der Untersuchung im Sinne eines indirekten Beweisverfahrens umzukehren, indem man die zu prüfende Behauptung (die hygroskopische Quellung bestehe lediglich in einer Verschiebung der Theilchen parallel und normal zur Streifung) zur Voraussetzung wählt und die sich aus derselben für Zellformen beliebigen Baues ergebenden Konsequenzen hinsichtlich ihrer hygroskopischen Bewegungen auf mathematischem Wege ableitet. Der Vergleich dieser Folgerungen mit der Wirklichkeit dürfte einen Schluss auf die Allgemeingültigkeit der Voraussetzung selbst gestatten; voraussichtlich würden die Einzelergebnisse einer solchen theoretischen Untersuchung auch der weiteren Erforschung der hygroskopischen Mechanismen zu Gute kommen und namentlich für die trotz mehrseitiger Bearbeitung immer noch nicht ganz klargestellte Mechanik der Antheren und Sporangien verwerthbar sein.

Theoretische Erörterungen ähnlicher Art liegen nun für den schraubig gestreiften Hohleylinder bereits vor. An diesem haben bekanntlich Zimmermann¹⁾ und Schwendener²⁾ die Nothwendigkeit der Torsion bei Aenderung

1) Pringsheims Jahrb. 1881. Bd. XII, Heft 4, p. 551 ff.

2) l. c. p. 664 f.

seines Wassergehaltes nachgewiesen, indem sie sich seinen Mantel zum Rechteck abgewickelt dachten. Diese Methode ist aber nicht allgemein anwendbar, z. B. nicht auf den Fall der „dorsiventralen“ Zellhüllen, d. h. solcher, deren hygroskopische Bewegung vorzugsweise auf dem Antagonismus zweier opponirter Wandungen mit ungleicher Streifenlage beruht. Als allgemein brauchbar empfiehlt sich dagegen das Verfahren, das vorübergehend bereits im § 1 Erwähnung gefunden hat (vgl. p. 132, Anm.). An prismatischen Zellmänteln mit ebenen Wandungen hat man bei demselben zunächst jede einzelne Membranplatte für sich zu betrachten und die Formänderung aufzusuchen, die sie zufolge ihrer Streifung¹⁾ erleiden würde, wenn sie sich ungehindert ausdehnen (resp. zusammenziehen) könnte, um dann zu bestimmen, welche Formänderung aus diesen im Einzelnen erstrebten Veränderungen für den ganzen Komplex resultirt. Derselbe Weg lässt sich aber auch bei cylindrischen Mänteln verfolgen, wenn man sich diese aus sehr vielen ausserordentlich schmalen ebenen Seitenflächen gebildet vorstellt und dann zur Grenze übergeht. Durch diesen Uebergang wird der Vergleich mit dem Resultat der Ableitungen *Zimmermanns* und *Schwendeners* ermöglicht.

Als Zellformen, die in dieser Beziehung zur Untersuchung geeignet sind, bieten sich die in ihrem Verhalten schon ziemlich genau bekannten hygroskopischen Elemente der Organe dar, welche die Samenaussaat vermitteln, namentlich die windenden und tordirenden, sowie die aus denselben gebildeten Zellkomplexe.

Hinsichtlich dieser harren überdies noch eine Reihe von Einzelfragen der Erledigung. Als besonders bemerkenswerth seien folgende hervorgehoben.

Erklärt sich die Windung ungleichmässig gestreifter dorsiventraler Zellen schon allein durch die verschiedene Streifenlage, oder ist zu ihrem Zustandekommen eine ungleiche Quellbarkeit der antagonistischen Wandungen er-

1) Selbstverständlich sind dabei die den Einzelwandungen zukommenden Quellungsellipsen zunächst als kongruent, m. a. Worten diese als gleichmässig quellbar, anzunehmen.

forderlich? Welchen Einfluss auf die Lage der Windungsaxe hat bei solchen die Grösse des Neigungswinkels der entgegenstehenden Streifensysteme zu einander und zur Längsrichtung der Zelle? Welchen Einfluss ferner eine ungleichmässige Verdickung jener Wandungen auf die Grösse der Windung? Wie sind mehrere Lagen hinter einander gelegener windender Zellen zu konstruiren, damit als Gesamtwirkung eine kräftige Windung in vorgeschriebener Richtung resultirt? — Weitere Fragen knüpfen sich an die tordirenden Zellen.

Wird ein Komplex gleichmässig gebauter schraubig gestreifter Zellen stets eine merkbliche Drehung erleiden? ¹⁾ Kann statt der centrischen Drehung auch Windung im Schwendenerschen Sinne ²⁾ erfolgen? Könnte ev. die Drehbewegung auch in der dem Torsionsbestreben der Einzelelemente entgegengesetzten Richtung eintreten? Wie ist ein Organ aus einer bestimmten Anzahl tordirender und nicht-tordirender Zellen aufzubauen, damit die stärkste Torsion erfolgt; ist dieser Aufbau etwa dem der zug- oder dem der biegungs- resp. torsionsfesten Organe analog?

Wenn ich es nun wage, im Folgenden einen ersten Versuch zur elementaren Lösung des hiermit in einigen Details skizzirten Problems dem Urtheil der sachverständigen Fachgenossen zur Prüfung zu unterbreiten, so muss ich ausdrücklich betonen, dass ich hiermit nicht eine Darstellung der jedesmal durch den gesammten Quellungs- bez. Schrumpfungsprozess verursachten tangentialen Dimensionenänderungen zu geben beabsichtigt habe. Vielmehr ist die radiale Längenänderung in ihrem Ein-

1) Diese Frage ist von besonderem Interesse, weil es so viele Gewebe giebt, die mindestens zum grossen Theil aus schraubig gestreiften (spezifisch-statischen) Zellen bestehen, von denen jede einzelne isolirt tordiren muss, während doch die ganzen Gewebe höchstens bei starken Austrocknungsgraden Anzeichen von Torsion zeigen (Baumstämme, Holzplatten, Bastfaserstränge). Das Faktum könnte ja den Anschein erwecken, als ob der Zusammenhang zwischen Streifung und Wassergehalt etwa nur Elementen einzelner Organe zukäme, aber nicht eine allgemeine Eigenschaft der Membran wäre.

2) S. Nägeli-Schwendener, Mikroskop, II. Aufl. p. 417.

fluss auf dieselben nur soweit in Betracht gezogen, als sie an Grösse der tangentialen des Zellquerschnitts gleich kommt. Thatsächlich ist sie ja stärker gefunden worden; jedoch ist es mir nicht möglich gewesen, diesen Umstand mit genügender Sicherheit bei der Betrachtung in Anschlag zu bringen; ich habe mich daher auf die Wirkung der Tangential-Quellung und -Schrumpfung (vgl. den Titel) beschränken müssen.

Was die Wirkung der überwiegenden Radialquellung anbetrifft, so ist dieselbe zuerst von Zimmermann gelegentlich der Torsion dickwandiger tordirender Hohlzylinder erörtert worden. Sein Gedankengang ist etwa der folgende. Da die Theilchen bei Wasserzufuhr in der Dickenrichtung des Wandmantels stärker auseinanderrücken, als der Flächenzunahme der äusseren Schichten entspricht, so werden diese Schichten mechanisch gedehnt, die inneren dagegen zusammengepresst. Ist nun der Dehnungswiderstand der äusseren concentrischen Lamellen in der Streifenrichtung grösser als in jeder anderen tangentialen Dimension, so werden die Micelle nach jener in geringerem Masse auseinanderweichen als in jeder der anderen. Ist die Kohäsion nach der Streifennormale am kleinsten, so wird jede der betreffenden äusseren Schichten eine ähnliche Formänderung erfahren, als wenn ein grösseres Wasserquantum eingelagert worden wäre; die Wirkung der Tangentialquellung wird also dort verstärkt und in den inneren, dem Lumen benachbarten, Zonen vermindert werden. Die Folge davon ist, dass die Zelle äusserlich eine erheblich stärkere Torsion zeigt, als sie die Tangentialquellung für sich bewirkt hätte. — Später hat Schwendener, wie schon pag. 109 erwähnt wurde, aus seinen Messungen den Schluss gezogen, dass die von Zimmermann supponirte Vorstellung hinsichtlich der ungleichen Dehnungswiderstände thatsächlich begründet sei. Denn er beobachtete an solchen dickwandigen Zellen Torsionen von so bedeutender Winkelverschiebung, dass dieselben unmöglich durch die Tangentialquellung allein hätten hervorgerufen werden können.

Leider fehlt jede Grundlage, um zu ermessen, in wie weit die der radialen Quellungs- und Schrumpfkraft

entsprechenden radialen Verschiebungen der einzelnen konzentrischen Zonen durch die, mit der Entfernung von der neutralen Zone wachsenden, Kohäsionswiderstände beeinträchtigt werden. Stellen wir uns eine dicke, allseitig freie, ebene rechteckige Membran vor, deren Dicke durch Austrocknung abnimmt, so werden allerdings ihre sämtlichen Lamellen nach der mittleren hin rücken, und zwar um Strecken verschoben, welche ihrer Entfernung von der Mitte proportional sind. Denkt man sich aber diese selbe Membran zu einem kontinuierlichen Cylindermantel zusammengeschlossen, so ist nicht wohl anzunehmen, dass die Grösse jener Verschiebungen trotz der nunmehr auftretenden Widerstände dieselbe bleiben sollte¹⁾. Welcher Gleichgewichtszustand aber eintritt, ist bei dem völligen Mangel der nöthigen physikalischen Daten nicht zu ermitteln gewesen. Ich habe daher die Radialquellung im allgemeinen ausser Acht gelassen und sie nur einmal gelegentlich der windenden Zellen herangezogen, um durch sie die auffällige Thatsache mit zu begründen, dass bei manchen derselben die Schrumpfung weit auffälligere Formänderungen und stärkere Krümmungen hervorruft, als die Quellung.

Die nachfolgenden Deduktionen sind, wenn auch gelegentlich die Micellartheorie herangezogen ist, unabhängig von einer bestimmten Vorstellung über die Molekularstruktur. Sie würden beispielsweise auch die Annahme zulassen, dass die Membran aus quellbaren „Dermatosomen“ bestehe, falls man diese in den Streifennormalen am dichtesten gedrängt denken dürfte.

Da diese Unterstellung aber aus optischen Rücksichten schwerlich statthaft ist, die bezüglichen Erscheinungen der Tangentialquellung dagegen durch Nägelis Micellarhypothese eine so einfache Erklärung finden, so dürfte die Frage noch am Platze sein, ob diese auch über die nach Zimmer-

1) Reinke hat ja vielmehr den experimentellen Nachweis erbracht, dass das Mass der Quellung durch Widerstände sehr erheblich beeinträchtigt wird. (S. Bot. Abhandlgn. aus dem Gebiete der Morphologie und Physiologie von Hanstein, Bd. IV, Heft 1, p. 35 ff. und p. 131, Nr. 18.)

manns und Schwendeners Mittheilungen berichteten Wirkungen der radialen Quellung und Schrumpfung in eben so ungezwungener Weise Aufschluss zu geben im Stande ist. Es handelt sich hierbei zunächst um die Erklärung der ungleichen Dehnungswiderstände der Membran in den verschiedenen Richtungen ihrer Fläche.

Die Kohäsion der Membran beruht nämlich nach Nägeli auf der Massenanziehung der festen Substanztheilchen. Diese Massenanziehung stellt sich nun, auf die Flächeneinheit berechnet, schon bei der Annahme ursprünglich gleicher Abstände der Micelle, längs des grössten Micelldurchmessers als erheblich stärker heraus, als längs jedes der beiden kleineren. Somit ist also nach Nägeli ein grösserer Kraftaufwand erforderlich, wenn zwei Micellschichten, die zu den Streifen senkrecht streichen, um eine gewisse Strecke von einander entfernt werden sollen, als wenn zwei Micelllagen, die den Streifen parallel laufen, in demselben Masse auseinander gezerzt werden sollten. Hierzu kommt aber noch ein zweiter Umstand. Die Grösse der zu einer vorgeschriebenen Dehnung nöthigen Kraft wächst nämlich bekanntermassen innerhalb der Elastizitätsgrenze mit dem zu erzielenden gegenseitigen Abstand der Molekularschichten; zur Erreichung der fünffachen Entfernung der Micelle in einer gewissen Richtung würde es somit *cet. par.* des fünffachen Kraftaufwandes bedürfen. Nun ist aber klar, dass zur Hervorbringung eines bestimmten Dehnungsmasses die an sich undehnbar gedachten Micelle in einem parallel zu den Streifen orientirten Micellfaden nach dessen Längsaxe weiter auseinanderrücken müssen, als in einem normal zu den Streifen gerichteten, da ja die Längslinie des ersteren die grössten Micelldurchmesser in sich aufnimmt. Somit ist also der beträchtlichere Dehnungswiderstand der Membran in der Streifenrichtung nach Nägeli wohl erklärlich, zumal dann, wenn man, Nägelis mathematischen Darlegungen folgend, die Dicke der Wasserhüllen mit der Erstreckung der Micelldurchmesser veränderlich annimmt¹⁾.

1) Durch diese Eigenart der Kohäsionsverhältnisse dürfte auch

Auf eine Schwierigkeit stösst man jedoch, wenn man sich, Zimmermanns und Schwendeners Darlegungen folgend, über die tangentialen Dehnungen und Pressungen, welchen die concentrischen Lamellen dickwandiger Cylindermäntel, je nach ihrer Lage, bei der Aenderung des Wassergehaltes, in Folge der überwiegenden Aenderung in radialer Richtung, unterliegen, an der Hand von Nägelis mathematischen Darlegungen in den „Stärkekörnern“ Rechenhaft abzulegen sucht. Dass die überwiegende Radial-Quellung und-Schrumpfung bei diesen Mänteln solche negative oder positive Dehnungen nach sich ziehen muss, ist allerdings zweifellos. Welches sind aber nach Nägelis Theorie die inneren Kräfte, die dies bewirken?

Bleiben wir bei dem Fall der Schrumpfung stehen und fassen die dem Lumen benachbarten Lamellen ins Auge, so müssten ihre Theilchen in tangentialer Richtung auseinandergetrieben werden, damit die radial hinter einander gelegenen inneren Zonen sich auf die neutrale mittlere concentrische Zone zurückziehen können. Nun ist es aber eine unausweichliche Folgerung aus Nägelis Entwicklungen, dass die Anziehung der Micelle unter einander im wassergesättigten Zustand der Membran in radialer Richtung am geringsten und, dem Unterschiede des Schrumpfkoeffizienten entsprechend, jedenfalls weit

die, Manchem vielleicht anfänglich überraschend und unverständlich erschienene, Eigenschaft der Skelet- (specifisch-statischen) Zellen ihre Erklärung finden, dass ihre Poren durchweg der Längsaxe parallel laufen oder von dieser um weniger als 45° abweichen.

Dieselbe durch die angegebene Porenlage gekennzeichnete Anordnung der Micellreihen macht jene Zellen aber auch für den Aufbau der hygroskopischen Organe so sehr geeignet. Indem diese Elemente ihren Querdurchmesser in die Schrumpfrichtung legen, wirken sie aktiv nicht allein durch ihre starke Radialschrumpfung, sondern auch durch die Grösse der entsprechenden Komponente ihrer Flächenkontraktion. Andererseits macht die Streifenlage diese Zellen, wenn umgekehrt ihre Axen in die Schrumpfrichtung fallen, auch als Widerstandselemente sehr brauchbar. Ihre von Eichholz vorgeschlagene Bezeichnung als „dynamostatischer“ ist somit recht passend gewählt.

kleiner ist als in tangentialer. Und dennoch sollen die geringeren Anziehungskräfte der Micelle in der Richtung der Radien die beträchtlicheren innerhalb der Schichtflächen überwinden? Sollte sich vielleicht der angezeigte Widerspruch dadurch lösen, dass die Anziehung der Theilchen in der Radialrichtung beim Schwinden des Imbibitionswassers rascher wachse, als in den tangentialen? Den Entwicklungen Nägelis ist hierüber direct nichts zu entnehmen, da sie sich nur auf den Zustand voller Sättigung mit Wasser beziehen. Es wäre aber jedenfalls wünschenswerth, ihre Konsequenzen in dieser Beziehung genauer zu prüfen.

Zur Orientirung über den Inhalt des zweiten Theils.

Der nachfolgende Theil zerfällt in drei Abschnitte, nämlich:

Abschnitt a), bestehend aus § 1.

Abschnitt b), „ „ §§ 2—4.

Abschnitt c), „ „ §§ 5—9.

a) bringt die Konstruktion der Quellungsformen freier Einzelmembranen von kreisförmigem und rechteckigem Umriss.

b) handelt über die hygroskopische Bewegung von Membrankomplexen mit zwei opponirten Hauptwänden, und zwar § 2, falls diese ausserordentlich dünn gedacht, § 3 und 4, falls sie gleichmässig, resp. ungleichmässig verdickt sind.

c) betrifft Membrankomplexe aus mehr als zwei Wandplatten mit gleichmässiger Schrägstreifung, und zwar bezieht sich § 5 auf das hygroskopische Verhalten isolirter derartiger Zellen, § 6—9 auf Gewebe, die solche Elemente enthalten. — Von diesen letzten beschäftigt sich § 6 mit der Auseinandersetzung des Principis ihrer theoretischen Behandlung; § 7 mit cylindrischen Zellbündeln idealer Konstruktion; § 8 und 9 mit Bündeln verschiedenen Querschnitts und beliebigen Baues.

II.

Specieller Theil.

Zur Mechanik der hygroskopischen Bewegungen von pflanzlichen Zellen und Zellcomplexen.

§ 1.

Formänderung einer freien, ebenen, einheitlich-gestreiften Membran infolge der Flächenquellung.

Wir werden im folgenden stets voraussetzen eine Ausdehnung der quellenden Membranfläche:

$\left\{ \begin{array}{l} \text{in der Streifenrichtung im Verhältniss } s-1:1 \\ \text{normal zur Streifung „ „ „ } n-1:1. \end{array} \right.$

Der gesammte Vorgang der Flächenquellung lässt sich nun offenbar in 2 Stadien zerlegen. Im ersten soll die Membran die vollständige ihr in der Streifenrichtung zukommende Verlängerung ($s-1:1$) erfahren, diese jedoch nicht bloß in der angegebenen Richtung, sondern eine gleich grosse auch nach der Streifennormale. Im zweiten Stadium bleibt dann die Länge jeder den Streifen parallelen Strecke ungeändert, während alle dazu senkrechten die Verlängerung $n-s:s$ erleiden.

a) Betrachtung des ersten Stadiums.

Wir legen folgenden Satz zu Grunde: „Wenn in einem freien Membranstücke die Quellung dadurch bestimmt ist, dass parallel zu zwei beliebigen sich schneidenden Linien und von diesen aus eine gleiche Ausdehnung stattfindet, so wird jede beliebige Strecke innerhalb der Membran in demselben Masse verlängert.“ Zum Beweise sei in Fig. 7 der Punkt A als fester Endpunkt einer beliebigen Strecke AD angenommen; AB und AC seien die Richtungen, für welche das gleiche

Quellungsmaass $s-1:1$ bestehe. Durch die nach AC erfolgende Quellung werde die zu AC Parallele ED bis zur Länge EF gedehnt, durch die nach AB erfolgende Quellung die Parallele GF auf die Länge GH gebracht. Wird noch die Linie $DJ//BA$ gezogen, so verhält sich

$$1) \quad AJ:AG = ED:EF = 1:s,$$

$$2) \quad JD:GH = GF:GH = 1:s,$$

folglich ist: $AJ:AG = JD:GH$; da nun die Winkel AJD und AGH als korrespondirende gleich sind, so sind die durch die Verbindungslinien DA und HA entstehenden Dreiecke ähnlich, d. h. die Punkte A , D und H liegen auf einer Geraden, und es ist: $AD:AH = 1:s$.

Der Satz lässt sich auch folgendermassen aussprechen: „Wenn man in einer ebenen freien Membran, die von zwei sich schneidenden Linien aus parallel zu diesen gleichmässig quillt, einen beliebigen Punkt als fest annimmt, so erleiden die sämmtlichen übrigen Punkte lediglich eine ihrer Entfernung von dem festen Punkte proportionale Verschiebung in der Richtung dieser Verbindungslinie.“

Aus der kreisförmigen Scheibe O (Fig. 8) vom Radius 1 wird daher, wenn der Mittelpunkt als fest gilt, in Folge einer derartigen Quellung die konzentrische vom Radius s ; aus dem Rechteck $ABCD$ (Fig. 9) unter derselben Voraussetzung das roth gezeichnete $A_1B_1C_1D_1$.

Sind die Voraussetzungen über den festen Punkt andere, so ändert sich damit zwar die Lage, jedoch nicht die Form der gequollenen Membran. Wird z. B. bei dem Rechteck $ABCD$ der Punkt A als fest angenommen, so wird er anstatt O Aehnlichkeitspunkt (s. Fig. 11). Tritt an Stelle von O in Fig. 8 der Halbierungspunkt H einer Sehne, so ist die neue Lage durch Fig. 10 gegeben, in welcher der grössere konzentrische Kreis der Fig. 8 um den Abstand der einander entsprechenden Sehnen AB und A_1B_1 verschoben ist.

b) Betrachtung des zweiten Quellungsstadiums.

Da bei diesem innerhalb der Streifenrichtung keine Verschiebungen mehr auftreten, so bietet die durch den festen Punkt in dieser Richtung gezogene Linie die feste

Basis zur Konstruktion der Quellungsfigur, in welcher die Längen aller zu dieser Basis Normalen (l_2) zu den Längen derselben vor dem Eintritt des zweiten Stadiums (l_1) im Verhältniss $n:s$ stehen müssen. So resultirt aus der Kreisscheibe vom Radius s der Fig. 8, die aus derjenigen vom Radius 1 hervorgegangen ist, nunmehr die Ellipse von den Halbaxen n und s (Fig. 12), denn es verhalten sich bekanntlich die sämtlichen Ellipsenordinaten CE zu den zugehörigen Kreisordinaten CD wie $OG:OF = n:s$.

Um die endgültige Quellungsfigur des Rechtecks $ABCD$ (Fig. 13) zu erhalten, das im ersten Stadium in $A_1B_1C_1D_1$ übergegangen ist, und von dem vorausgesetzt wird, dass die Diagonale AC die Streifungsrichtung darstelle, verfahren wir folgendermassen: Wir fällen die beiden Lothe D_1G und B_1F auf AC und verlängern beide über D_1 und B_1 bis D_2 und B_2 , so dass $D_2G:D_1G = B_2F:B_1F = n:s$. Dann ist $A_1D_2C_1$ die gesuchte Quellungsform des Dreiecks ADC , und $A_1B_2C_1$ diejenige von ABC , da nach einem bekannten planimetrischen Satze für sämtliche zu AC normale Strecken HJ und HK beider Dreiecke die Proportion gilt: $K_2H:JH = B_2F:B_1F = D_2G:D_1G = n:s$. Das aus beiden Dreiecken zusammengesetzte Parallelogramm $A_1B_2C_1D_2$ ist somit die gesuchte Quellungsfigur des Rechtecks $ABCD$.

Wie im vorigen Falle lässt sich die Konstruktion der Quellungsfigur auch dann auf die Umformung dreieckiger Flächen zurückführen, wenn die äussere Gestalt der imbibirenden Membran komplizirter, oder wenn bei rechteckigem Umriss derselben die Lage der Streifen oder des festen Punktes eine andere ist. In Fig. 14 ist zunächst der Fall dargestellt, wo der Mittelpunkt des Rechtecks noch fixirt gedacht ist, der durch denselben gehende Streifen jedoch nicht mit der Diagonale zusammen, sondern in die Linie ST fällt. Der Einfachheit halber stelle $ABCD$ sofort die Membrankontour nach Ablauf der ersten Quellungsstufe dar. Wir denken uns das Trapez $STBA$ zum Dreieck TGB ergänzt und konstruiren mittels der Höhe ($B_1F:BF = n:s$) die Quellungsfigur TB_1G dieses Dreiecks. Wenn wir nun noch durch S zu TB_1 die Parallele SA_1

ziehen, so giebt das Trapez TB_1SA_1 die endgültige Form des erstgenannten Trapezes nach der vollständigen Quellung, mithin das aus zwei solchen kongruenten Trapezen zusammengesetzte Parallelogramm $A_1B_1C_1D_1$ die Quellungsfigur des Rechtecks an.

Nach der angeführten Konstruktion ist nämlich G Aehnlichkeitspunkt der Dreiecke TBB_1 und SAA_1 , also $AA_1 \parallel BB_1$ und $A_1H : AH = B_1F : BF = n : s$. Also würde aus dem Dreieck GSA , falls es ein Stück der Membran darstellte, das Dreieck GSA_1 , und aus der Differenz beider Dreiecke GTB und GSA , nämlich dem fraglichen Trapez $STBA$, unter denselben Umständen die Form STB_1A_1 hervorgehen. An diesem Ergebniss wird aber nichts geändert, falls auch das dreieckige Stück GSA in Wirklichkeit der Membran nicht angehört. Um dies direkt zu erweisen, kann man das Trapez $STAB$ in das Parallelogramm $STAJ$ und das Dreieck AJB zerlegen. Da das zweite Quellungsstadium darin besteht, dass die auf ST lothrechten Strecken sich im Verhältniss $n-s : s$ verlängern, während die zu ST parallelen in ihrer Länge ungeändert bleiben, so stellt die der ST gleiche und parallele Linie A_1K die schliessliche Lage der Parallelogrammseite AJ , mithin $STKA_1$ die Quellungsform von $STJA$ vor. Das Dreieck AJB muss aber bei der Quellung in ein anderes übergehen, dessen den Streifen parallel verbleibende Grundlinie ihre Ausdehnung bewahrt, dessen Höhe B_1L_1 dagegen ¹⁾ im Vergleich zu der von ABJ (nämlich BL) um $\frac{n-s}{s}$ derselben zugenommen hat. Es

ist leicht einzusehen, dass das Dreieck A_1B_1K diesen Bedingungen entspricht, denn $A_1K \parallel AJ$ und $B_1L_1 : BL = n : s$. Die letzte Proportion folgt nämlich aus den beiden anderen

1) $B_1F : BF = n : s$ und 2) $L_1F : LF = A_1H : AH = n : s$ durch Gleichsetzen ihrer linken Seiten und darauf folgende korrespondirende Subtraktion :

$$3) B_1F : L_1F = BF : LF,$$

$$4) B_1F - L_1F : BF - LF = B_1F : BF = n : s.$$

In den Figg. 15 und 16 sind die vorhergehenden Voraussetzungen nur insoweit abgeändert, als nicht der

1) Die Fig. 14 ist nicht ganz genau gezeichnet. L_1 ist in ihr mit B zusammenfallend angenommen.

Mittelpunkt des Rechtecks, sondern ein Eckpunkt desselben (A), bezw. der Halbirungspunkt (S) einer seiner Seiten als der festliegende Punkt betrachtet ist. $ABCD$ stellt beide Male wiederum den Umriss der Membran nach Ablauf des ersten Quellungsstadiums, AT resp. ST die Streifenrichtung dar. Die Konstruktion von Fig. 15 ist kurz folgende: Füle DE und $BF \perp AT$, verlängere FB und ED bis B_1 und D_1 , so dass $B_1F : BF = D_1E : DE = n : s$. Ziehe AD_1 , AB_1 und TB_1 , verlängere B_1T bis C_1 , so dass $B_1C_1 = AD_1$, und verbinde C_1 mit D_1 , so ist $AB_1C_1D_1$ die verlangte Quellungsform.

In Fig. 16 ist folgendermassen verfahren: Auf ST sind die Lothe BE und DF gefällt und diese wie vorher bis B_1 und D_1 im Verhältniss $n-s : s$ verlängert worden. Dann wurde B_1S bis A_1 um sich selbst und B_1T bis C_1 derart verlängert, dass $B_1C_1 = A_1D_1$. Damit sind die 4 Eckpunkte der Quellungsfigur gefunden. Man würde natürlich in beiden Fällen dieselben Figuren $A_1B_1C_1D_1$ erlangt haben, wenn man das Viereck $ADCT$ bez. das Fünfeck $ADCTS$ zu Dreiecken ergänzt und diese umgestaltet hätte.

§ 2.

Formänderung eines Komplexes zweier paralleler, ebener, sehr dünner Membranen,

die an den Rändern verbunden sind und gekreuzte symmetrische Streifensysteme mit kongruenter Quellungsellipse aufweisen.

Wir gehen nunmehr dazu über, ein System aus zwei Membranen zu betrachten. Die nur am Umfang gleichsam durch „Nähte“ mit einander verbundenen Wände seien zunächst so zart vorausgesetzt, dass ihre elastischen Widerstände bei Krümmungen ausser Betracht gelassen werden dürfen. Die Fig. 17a stelle einen Durchschnitt durch ein Paar solcher Lamellen AB und CD dar; ihre Verbindungswände AC und BD mögen der Bedingung unterliegen, dass ihre Länge unveränderlich ist. Nun verkürze sich durch Wasserverlust CD auf die Länge C_1D_1 der Fig. 17b. Es fragt sich, ob das System, falls die elastischen Widerstände der Lamellen A_1B_1 und C_1D_1 vernachlässigt werden

dürfen, in der Form Fig. 17b im Gleichgewicht sein kann. Offenbar müssten bei Beibehaltung dieser Gestalt die Seitenwände A_1C_1 und B_1D_1 eine starke Dehnung, und ausserdem die materiellen Punkte innerhalb der Ecken C_1 und D_1 eine starke Zerrung, die Partien bei A_1 und B_1 eine Verquetschung erfahren. Indem sich nun, sobald das System ABC_1D_1 aus der Zwangsform Fig. 17b erlöst und sich selbst überlassen wird, die Wände AC und BD wieder zusammenziehen und, um die Eckverschiebungen aufzuheben, wiederum rechtwinklig zu den Membranen A_1B_1 und C_1D_1 sich zu stellen suchen, nöthigen sie diesen eine Krümmung mit C_1D_1 als konkaver Seite auf (Fig. 17c), wobei diese Membranen die Längen AB und C_1D_1 der Fig. 17a nahezu bewahren werden. Bezeichnen wir nun den Radius OD_1 mit r und den Winkel C_1OD_1 in Bogenmass mit α , sowie die Breite $AC=BD=B_1D_1$ mit d , so ist r aus den beiden Gleichungen:

$$1) A_1B_1 = (r+d)\alpha \quad \text{und} \quad 2) C_1D_1 = r\alpha$$

zu bestimmen. Es ergibt sich

$$3) A_1B_1 : C_1D_1 = r+d : r; \quad \text{also} \quad 4) A_1B_1 - C_1D_1 : C_1D_1 = d : r.$$

Daraus folgt

$$5) r = \frac{C_1D_1}{A_1B_1 - C_1D_1} d; \quad \text{oder} \quad \frac{1}{r} = \frac{A_1B_1 - C_1D_1}{C_1D_1} \cdot \frac{1}{d},$$

d. h. in Worten: „Die Krümmung der kontrahirten Lamelle ist der Entfernung der beiden antagonistischen Lagen umgekehrt und dem Quotienten aus der Längendifferenz und der Länge der verkürzten Lage direkt proportional.“ — Für den Krümmungsradius $OM = \rho$ der idealen Mittellinie beider Lamellen (Fig. 17c) ergibt sich in analoger Weise die Beziehung: $\frac{1}{\rho} = \frac{AB - C_1D_1}{AB + C_1D_1} \cdot \frac{2}{d}$. Entsprechende Beziehungen gelten natürlich für den Fall der Quellung.

a) Nach dieser Vorbereitung betrachten wir nun zunächst das System zweier sich deckender kreisförmiger Membranen von den in der Ueberschrift angegebenen Eigenschaften (s. die Figg. 12 und 24). Denken wir den Mittelpunkt O unbeweglich und lassen beide Flächen zunächst das erste der im vorigen Paragraphen besprochenen Quellungsstadien durchlaufen, so dass aus beiden Kreisformen vom

Radius 1 ein Kreis mit dem Radius s entsteht, so bleibt die Deckung in beiden Membranen Punkt für Punkt erhalten, und Längendifferenzen treten nicht ein. Die Vorgänge des zweiten Quellungsstadiums für beide Membranen können wir nun nochmals derart zerlegen, dass wir α) dasselbe zunächst nur für die obere nach der Richtung S_1T_1 gestreifte Membran (Fig. 24) eintreten lassen, während die untere im ersten Stadium verharret, darauf β) die Rolle der oberen und unteren Membran vertauschen, und endlich γ) das Resultat der Kombination beider Vorgänge ins Auge fassen.

α) Bei dem Quellungs Vorgang α) wird, wie in Fig. 12, jede materielle Linie CD der oberen Membran, die normal zur Streifung steht, in derselben Masse bis zur Länge CE gedehnt. Da aber die Punkte E der oberen Membran mit den entsprechenden Punkten D' der unteren zusammengeheftet sind, so tritt für sämtliche Linien CD' resp. CE eine Krümmung nach unten ein. Das Krümmungsmass, in der vorher angegebenen Weise gemessen, ist aber für sämtliche zur Streifung perpendikuläre materielle Linien des Doppelsystems dasselbe, weil für alle das Verhältniss $CE:CD$, also auch das andere $CE-CD:CD$ und endlich $CE-CD:CE+CD$ dasselbe ist, und der Abstand d beider Membranflächen durch die Vorbedingung als unveränderlich vorausgesetzt wird.

β) Genau dieselbe Krümmung, wie der Vorgang α) nach oben, würde der Vorgang β) nach unten bewirken; die Krümmungsaxe wäre auch hier eine zur Streifung (diesmal S_2T_2 der Fig. 24) der quellenden Membran parallele Linie.

γ) Kombiniert man beide Krümmungen α) und β), so erhält man offenbar dasselbe Resultat, als wenn man zwei kreisförmige, an den Rändern aneinandergelöthete Platten zu gleicher Zeit im selben Masse nach den zu S_1T_1 und S_2T_2 senkrechten Richtungen, aber in entgegengesetztem Sinne, verböge.

Diese Richtungen würden ohne weiteres zugleich die Lage der Hauptkrümmungslinien (derjenigen, in welchen das Maximum und Minimum der Krümmung stattfindet) an-

geben in dem Falle, dass die Streifensysteme auf einander senkrecht stehen. Kreuzen sich aber diese, also auch die beiden Ellipsenhauptaxen, schiefwinklig, so können die letztgenannten Linien mit den Hauptkrümmungsschnitten nicht zusammenfallen, da diese stets einen rechten Winkel mit einander bilden müssen. Ueber das Verhalten des Membransystems unter solchen Umständen giebt die Krümmungstheorie der Flächen, und zwar sowohl der Eulersche Satz, als die Dupin'sche „anzeigende Linie“ (Indikatrix)¹⁾, die hier durch zwei konjugirte gleichseitige Hyperbeln dargestellt wird, Aufschluss. Wir wollen versuchen, dies Verhalten ohne Heranziehung von Formeln verständlich zu machen. Zu dem Ende fassen wir die von beiden Membranplatten überall gleich weit entfernte ideale Mittelfläche des Systems ins Auge und beachten, dass sowohl die in entgegengesetztem Sinne biegenden Kräfte, als die elastischen Widerstände, nach den beiden Richtungen S_1T_1 und S_2T_2 und ihren Normalen einander gleich und zu den Halbierungslinien ihrer Winkel HH und JJ symmetrisch vertheilt sind. Es unterliegt darum keinem Zweifel, dass sich der Uebergang der entgegengesetzten Krümmungen der Mittelfläche in diesen Halbierungslinien vollzieht, d. h. dass diese gerade Linien mit der Krümmung 0 vorstellen (also den Knotenlinien einer Chladni'schen Klangfigur entsprechen). Da diese nun auf einander senkrecht stehen, so müssen die Hauptkrümmungen der Mittelfläche, was übrigens auch unmittelbar einleuchtet, einander entgegengesetzt gleich sein; denn einer der einfachsten Sätze der Krümmungstheorie besagt, dass die Krümmungen an einem Flächenpunkte nach zwei auf einander senkrechten Richtungen stets dieselbe Summe ergeben. Diese Hauptkrümmungsrichtungen liegen aber ferner stets sym-

1) Vgl. z. B. Navier, Lehrbuch der Differential- und Integralrechnung, herausgeg. v. Wittstein, II. Bd. 1866, p. 271. — Sturm, Cours d'Analyse de l'école polytechnique, Bd. II 1868, p. 225 und 233. — Joachimsthal, Anwendung der Differential- und Integralrechnung auf die allgemeine Theorie der Flächen etc. II. Aufl. 1881, p. 68 ff.

metrisch zu den Linien mit der Krümmung Null, bilden also in unserem Falle mit diesen Winkel von einem halben Rechten.

Demnach geben in Fig. 24 u. 27 die mit den Pfeilspitzen versehenen Linien K_1K_1 und K_2K_2 , welche die Winkel zwischen HH und JJ halbiren, die Richtungen der endgültigen Hauptkrümmungen jeder der Membranflächen an. Die Konstruktion derselben sei an Figur 27 nochmals kurz rekapitulirt, wobei die rothe Linie S_1T_1 wiederum die Streifung der vorderen (oberen) Membran, die blaue S_2T_2 diejenige der hinteren (unteren) bedeute. Man halbiere die Winkel der durch den festen Punkt O gehenden Streifen durch HH und JJ und sodann die Winkel HOJ , so geben diese letzten Halbirlungslinien die gesuchten Richtungen der Hauptkrümmungen der Mittelfläche an.

b) Um das Quellungsresultat unseres Membrankomplexes noch von einer anderen Seite zu beleuchten, gehen wir nunmehr von rechteckig begrenzten Flächen aus, deren Form wir der Einfachheit halber in Fig. 25 so gewählt haben, dass die Diagonalen in die Streifenrichtungen fallen. $ABCD$ bezeichne die ursprüngliche Gestalt des Rechtecks vor der Quellung, die roth gezeichnete Diagonale AC die Streifung der oberen, die blaue BD die Streifung der unteren Wandung. Infolge der vollständigen Quellung strebt die obere Membran die Form $A_1B_1C_1D_1$, die untere die Form und Lage von $A_2B_2C_2D_2$ zu erreichen. Fassen wir speciell die Mittellinie JJ ins Auge, so sucht sie auf der vorderen Membran in die Lage K_1K_1 , auf der hinteren nach K_2K_2 zu gelangen. Ebenso verhält sich jede ihr Parallele. Um diese Linien in die ursprüngliche Richtung JJ zurückzuführen, müsste man die obere Membran um die durch O zum Flächensystem gelegte Normale nach links, die untere um dieselbe Axe nach rechts drehen (beide Mal von oben gesehen).

In Fig. 26 ist diese Drehung als vollzogen dargestellt. Beachtet man in derselben, dass die sämtlichen Randpunkte der roth gezeichneten Figur, welche sich mit Randpunkten der blauen in gleicher Entfernung von $J'J'$ befinden, aneinandergeheftet sind, so leuchtet wohl schon

unmittelbar ein, dass die Quellungsbewegung sich nunmehr auf eine Torsion um die Axe HH reducirt. Daraus folgt, dass man die Quellungsbewegungen des rechteckigen Systems aus einer Rechtstorsion um HH und 2 Drehungen der Membranen um eine zu ihrer Fläche normal gerichtete Gerade zusammensetzen kann (die Drehungen sind, vom Inneren des Systems gesehen, beide linksläufig). Würden Umstände eintreten, durch welche die letztgenannten Drehungen aufgehoben, und die materiellen Punkte von A_1B_1 und A_2B_2 in der Richtung AB festgehalten wären, so bliebe die angegebene Torsion allein übrig. Es soll später gezeigt werden, dass dieser Fall für die schraubig-gestreiften cylindrischen Zellen thatsächlich zutrifft.

Wer eine eingehendere Beweisführung dafür, dass das Plattenpaar unter den besagten Umständen eine Torsion um die Axe HH eingehen muss, für nöthig hält, kann zu derselben auf folgendem Wege gelangen. Wenn die eine Hälfte $JJAB$ des rechteckigen Membrankomplexes $ABCD$ in Fig. 25 bei festliegender Richtung JJ wirklich eine Torsion in dem durch die Pfeile A_2A_1 und B_1B_2 der Fig. 26 angezeigten Sinne erleiden soll, so muss sich als Resultante der innerhalb dieses Membranstückes wirksamen Quellkräfte ein Kräftepaar herausstellen, dessen Axe OH ist, und dessen Drehrichtung für einen Beobachter, der auf AB gedacht wird und nach O blickt, mit der des Uhrzeigers zusammenfällt. Man pflegt nun die Kräftepaare nach dem Vorgange Poinso's¹⁾ graphisch darzustellen durch Strecken, die auf der Axe vom Drehpunkte aus nach derjenigen Seite hin abgetragen werden, von welcher aus die Drehung im Sinne des fortschreitenden Uhrzeigers erscheint, und deren Längen je dem Momente der bez. drehenden Kraft proportional sind. Poinso't hat gezeigt, dass man bei dieser Darstellungsweise die Drehkräfte ebenso wie einfache nach dem Kräfteparallelogramm zusammensetzen und zerlegen kann.

Wir wollen nun, Poinso't folgend, auch in unserem

1) Poinso't, Elemente der Statik, übersetzt von Hartmann, Berlin 1831, p. 44; vgl. die Lehrbücher der Mechanik.

Beispiel die Momente der Quellkräfte graphisch veranschaulichen. Die Form, in welche das Rechteck $JJAB$ der Fig. 25 nach Ablauf des ersten Quellungsstadiums übergeführt wäre, sei durch $J'J'A'B'$ (Fig. 28) wiedergegeben. In dieser bedeute OA' wiederum die Streifenrichtung der vorderen (oberen), OB' die der unteren Membran. Wenn sich nunmehr die erstere bei vorläufig unveränderter Grösse der zweiten senkrecht zu OA' in der Richtung der Normale OU ausdehnte, so würde dies für jede in dieser Richtung verlaufende materielle Doppellinie des Plattenpaares eine Krümmung nach unten zur Folge haben, die man sich durch je ein Kräftepaar mit dem Drehcentrum auf $J'J'$ hervorgebracht denken könnte. Das Moment des in der Ebene OU wirksamen Paares beispielsweise kann nach Grösse und Richtung durch die Strecke OA' dargestellt werden. Dann ist das Moment des Kräftepaares, welches der durch die Quellung der unteren Membran hervorgerufenen Krümmung innerhalb der zu OB' normalen Doppellinie OV entspricht, durch OB' selbst ausgedrückt. Die sämtlichen schief zur Längsaxe wirkenden Drehzwillinge haben wir nun nach Clebsch's Anweisung¹⁾ in je zwei andere zu zerlegen, deren Axen zur Längslinie HH parallel bez. senkrecht sind. Das Kräftepaar OA' wird dergestalt in OH und OJ' (links in der Figur), das zweite OB' in OH und OJ' (rechts) zerfällt. In gleicher Weise werden sämtliche innerhalb des Membrankomplexes $J'J'A'B'$ wirkenden Kräftepaare zerlegt. Von diesen heben sich nun jedesmal zwei mit gleicher Intensität, aber in entgegengesetztem Sinne, um $J'J'$ drehende Komponenten OJ' gegenseitig auf. Nur die um die Richtung OH drehenden bleiben übrig und vereinigen sich zu einem Kräftepaar von der früher angegebenen Eigenschaft.

1) Clebsch, Theorie der Elastizität fester Körper, p. 145.

§ 3.

**Ueber das hygroskopische Verhalten
gestreckter dorsiventraler Zellhüllen
mit antagonistischen Wandungen
gleicher Dicke, Quellbarkeit und Festigkeit.**

Es ist bereits früher (Theil I § 3) vorübergehend solcher Zellhüllen von ungefähr vierseitig-prismatischer Gestalt Erwähnung geschehen, deren Bau sich dadurch auszeichnet, dass zwei gegenüberstehende Wandungen charakteristische und konstante Verschiedenheiten in der Streifung aufweisen, während die beiden anderen (die Seitenwandungen) von gleicher Struktur zu sein scheinen. Solche Zellformen sind dort als dorsiventrale bezeichnet worden, da sich in den bekannteren Fällen¹⁾ auch bei der Quellung und Schrumpfung die beiden verschieden gebauten opponirten Wandplatten gegensätzlich verhalten. — Von allen Zellformen kommen offenbar diese in ihrer Konstruktion den Voraussetzungen des vorigen Paragraphen am nächsten. Jedoch würde es ganz unrichtig sein, die Ergebnisse dieses Abschnittes unmittelbar auf natürliche Zellhüllen dieser Art übertragen zu wollen.

Dem steht nämlich zunächst im Wege, dass die antagonistischen Membranen im vorigen Paragraphen als sehr dünn vorausgesetzt worden sind, während wir es in der Wirklichkeit mit Zellwänden von erheblicherer Dicke zu thun haben. Diese Abweichung wird nur dann vernachlässigt werden können, wenn die Voraussetzung gestattet ist, dass die dynamischen Wandplatten sich wesentlich nur durch die Streifung unterscheiden, in der Dicke, Quellbarkeit und Festigkeit dagegen durchaus übereinstimmen. Aber auch in diesem speziellen Falle ist noch zu berücksichtigen, dass die „Seitenwandungen“ in Wirklichkeit nicht, wie es vorher geschehen ist, als einfache „Nähte“ aufgefasst werden dürfen, vielmehr durch ihre

1) Epidermis der Fruchtgranne von *Pelargonium*; mittlere Stereomzellen der *Erodium*-Granne.

eigene Quellung und ihre elastischen Widerstände auf die hygroskopische Formänderung von Einfluss sind. Die Lage der Hauptkrümmungslinien wird daher im allgemeinen von derjenigen, die sich aus der Konstruktion Fig. 27 ergibt, mehr oder weniger abweichen. Da es uns indess nicht auf die mathematisch genaue Feststellung dieser Linien, sondern nur darauf ankommt, die Qualität der Quellungs- und Schrumpfbewegung bei diesen Zellen im allgemeinen zu ermitteln, so lässt sich jene Konstruktion (Fig. 27) immerhin in erster Annäherung auch für diesen Fall zur Ableitung des Quellungs- und Schrumpfungsergebnisses benutzen. Denn es ist doch nicht wohl anzunehmen, dass die Natur durchweg da, wo es sich um die Erzielung starker dynamischer Effekte handelt, die durch die Streifenlage an sich hervorgerufenen hygroskopischen Bewegungen durch den sonstigen Bau der Zelle paralysirt haben sollte. Demgemäss werden wir im Folgenden die Quellungsformen dorsiventraler Zellen zunächst in Anlehnung an die Auseinandersetzungen des vorigen Paragraphen abzuschätzen suchen, um die derart abgeleiteten Schlüsse dann durch den Vergleich mit den Beobachtungen an natürlichen Zellen, sowie durch Versuche an künstlichen Membransystemen ähnlichen Baues, zu kontrolliren.

a) Wir wollen von dem denkbar einfachsten Falle ausgehen, von der Voraussetzung nämlich, dass die Streifen der einen Hauptwand einer gestreckten Zelle rechtwinklig, die der entgegengesetzten parallel zur Längsaxe verlaufen. Die Aufstellung der Quellungsform hat unter diesen Umständen keine Schwierigkeit. Es ist klar, dass die Axen der beiden entgegengesetzten Krümmungen der Richtung nach mit den Streifen zusammenfallen. Es leuchtet ferner ein, dass die Grösse der Krümmungen, welche die „Mittelfläche“ erleidet, falls man von dem Einfluss der Seitenwände absehen kann, zwar absolut genommen dieselbe ist, dass aber die Längskrümmung, welche durch die Quellung der quergestreiften Seite hervorgerufen ist, mehr ins Auge fällt, als die Querkrümmung. Dieser Unterschied wird um so stärker hervortreten, je mehr die Längsaxe der Zelle an Ausdehnung den Querdurchmesser übertrifft, da ja die

Abweichung eines schwach gekrümmten Kurvenstückes von einer seiner Tangenten erst bei einer gewissen Länge des Kurvenabschnittes augenfällig wird. Bei schmalen und langen Fasern wird man auf den ersten Blick sogar den Eindruck haben, als ob ein einfach längs gebogenes Band vorläge. — Wie gross jedoch die Krümmungen nicht nur scheinbar, sondern in Wirklichkeit ausfallen, das hängt, wie an diesem Beispiel besonders leicht ersichtlich ist, auch von dem Biegungswiderstande der Seitenwände ab. Bei der Längskrümmung z. B. müssen dieselben um eine zu ihren freien Flächen normale Axe gebogen werden, sind also in derselben Weise angegriffen wie in der Technik horizontal an einem Ende eingespannte Stäbe von etwa rechteckigem Querschnitt, die am anderen Ende durch ein Gewicht belastet sind. Das Biegemoment solcher Objecte ist aber bekanntlich von der Querschnittsform abhängig und wächst bei gleichbleibender Grösse desselben ungemein rasch mit der Zunahme seiner Dimension in der zur Biegungsaxe senkrechten Querrichtung. Die Längskrümmung wird sich also um so leichter vollziehen, je kürzer die Querschnitte der Seitenwände in dieser Richtung im Vergleich zu ihrer Dicke, je mehr mit anderen Worten die Hauptwände einander genähert sind. Mit dieser kurzen Andeutung über den speziellen Einfluss der Seitenwände wollen wir es genügen lassen und im Folgenden gänzlich von demselben abstrahiren.

b) Sind zweitens die Streifensysteme schief zur Faseraxe gerichtet, so ist wiederum die einfachste Voraussetzung die, dass sie symmetrisch zu dieser Linie verlaufen (vgl. Fig. 25). Unter diesen Umständen werden beide entgegengesetzte Krümmungen *ceteris paribus* gleich stark hervortreten, und die Quellungs- und Schrumpfbilder mit den, einer einfachen Torsion um die centrale Faseraxe entsprechenden, Aehnlichkeit haben. Ist die Streifung wie gewöhnlich „linksläufig“ (wie z. B. in Fig. 25), so wird die Quellung wie eine Rechtstorsion, die Schrumpfung wie Linkstorsion wirken. Die Fig. 19, der Abhandlung: „Ueber die Abhängigkeit der Richtung hygroskopischer Spann-

kräfte von der Zellwandstruktur“¹⁾ entnommen, könnte eine solche Schrumpungsform veranschaulichen.

c) Das Hauptinteresse beanspruchen diejenigen dorsiventralen Zellformen, deren antagonistische Streifensysteme unsymmetrisch zur Zellaxe und beide, oder nur zum Theil²⁾, schief gegen diese gerichtet sind. (Vergl. Fig. 27 und Figg. 30—33.) Um das hygroskopische Verhalten solcher Elemente abzuleiten, kann man verschiedene Wege einschlagen.

α) Zunächst betrachte man wieder Fig. 27, in welcher die beiden einander parallelen schwarzen Geraden die Seitenlinien eines Abschnitts von einer dorsiventralen Faser andeuten sollen. Wenn man die Lage der Hauptkrümmungsrichtungen K_1K_1 und K_2K_2 mit derjenigen des Falles a vergleicht, sieht man leicht, dass wiederum eine der Krümmungen für das Auge bevorzugt ist; es ist die nach K_1K_1 erfolgende. Man kann sich ja doch die Quellungsform des Falles a durch ein langes und schmales Band vergegenwärtigen, das man aus einer ausgedehnten, gleichmässig doppelt gekrümmten Fläche genau parallel zu einer der Hauptkrümmungsrichtungen herausgeschnitten denkt. Um in entsprechender Weise das gequollene Zellenband der Fig. 27 zu erhalten, hat man die Schnitte derart zu führen, dass sie mit der einen Hauptkrümmungsrichtung einen verhältnissmässig kleinen Winkel (erheblich unter 45°) bilden. Die Axe des Bandes LN liegt also dann immer noch vorzugsweise im Bereiche dieser Krümmung. Stellt man sich in Fig. 27 einen mittleren Punkt O als fest vor und fasst den oberen Theil OL der Axe ins Auge, so leuchtet unmittelbar ein, dass dieser bei der Quellung nach links hinten geführt, der untere Theil ON dieser Linie dagegen nach rechts hinten abgelenkt wird. Eine schiefe Krümmung mit derartiger Abweichung der Mittellinie pflegt man aber als Rechts-Windung zu bezeichnen; die Schrumpfung würde zur Links-Windung führen. Diese

1) Ber. der Deutsch. Bot. Ges. 1888, p. 386, Tafel 19.

2) Wenn nämlich eines von ihnen der Axe parallel läuft oder dieselbe rechtwinklig schneidet.

Windungsformen sind allerdings nicht rein, da neben dieser Krümmung die entgegengesetzte nach K_2K_2 einhergeht. (Man erkennt eine solche zweite Krümmung deutlich z. B. bei a in Fig. 18, dem Bilde einer trockenen Epidermiszelle aus der Pelargonium-Granne, deren Streifungsbild. (Fig. 31) der Fig. 27 entspricht.)

Aus Fig. 27 lässt sich nun auch leicht eine innerhalb der vorher angegebenen Grenzen allgemein gültige Folgerung ablesen. Fiele nämlich die Längsaxe LN der gegebenen Faser mit einer der Winkelhalbirenden HH und JJ des Streifenkreuzes S_1T_1 und S_2T_2 zusammen, so würde sie von beiden Hauptkrümmungsrichtungen K_1K_1 und K_2K_2 einen Winkelabstand von 45° haben. Dieser Fall ist unter b) abgemacht (vgl. die Figg. 19 und 25). Bildet nun aber die Axe LN mit der Streifenrichtung einer der Membranflächen, etwa mit S_1T_1 , einen grösseren spitzen Winkel als mit der anderen, so rückt sie auch der Hauptlinie K_1K_1 derjenigen Krümmung näher, welche durch die Hauptquellung bzw. -schrumpfung dieser Fläche aktiv bewirkt wird. Man kann demnach behaupten, dass die unsymmetrische Streifenlage gestreckter dorsiventraler Zellen die Quellung und Schrumpfung derjenigen Wand stärker hervortreten lässt, deren Streifung mit der Längsaxe den grösseren (spitzen) Winkel bildet. — Ist der Winkelunterschied gering, so werden beide Krümmungen noch deutlich nebeneinander sichtbar sein, und die hygroskopische Veränderung wird einer Torsion um eine excentrische Axe ähnlich sehen, wie dies etwa die Figg. 20 und 21 aus der citirten früheren Abhandlung zeigen. Die Gestalt der Fig. 18 dagegen wird erst bei stärkerer Differenz der Winkel zwischen den Streifen und der Axe zu Stande kommen können.

β) Um diesen letzteren Fall noch in anderer Weise klar zu legen, sind ausserdem die Figg. 34 bis 37 beigefügt. In diesen sind nach den Grundsätzen des § 1 die Quellungsformen der beiden antagonistischen Platten eines rechteckigen Membrankomplexes unter der Voraussetzung konstruirt, dass dieselben sich ungehindert ausdehnen könnten. Und zwar liegt der Konstruktion der Figg. 34

und 36 die Annahme zu Grunde, dass der Mittelpunkt des Doppelrechtecks seine Lage bewahre, während in 35 und 37 angenommen ist, dass die untersten Querschnitte AB in ihrer Ebene festgehalten seien. Beachtet man, dass die entsprechenden Randpunkte der zusammengehörigen Platten mit einander verbunden sind, so wird sich bei der Betrachtung der Figuren die der Streifenlage entsprechende Rechtswindung, verbunden mit einer weniger hervortretenden zweiten entgegengesetzten Krümmung, für die Vorstellung ohne Schwierigkeit herausstellen. — Zum Vergleich mit thatsächlichen Verhältnissen sind in den Figg. 30—33 noch die Streifenlagen (nebst den nach Fig. 27 gefundenen Hauptkrümmungslinien) von Zellen gezeichnet, an denen in Wirklichkeit bei der Schrumpfung Linkswindung beobachtet wurde¹⁾.

γ) Giebt man wie bei der Konstruktion der Figg. 35 und 37 die Bedingung zu, dass ein Querschnitt der dorsiventralen Zelle fest eingespannt sei, so lässt sich der Windungscharakter der hygroskopischen Bewegung wiederum auch durch Einführung von Kräftepaaren darthun. — In Fig. 29 bedeute $J'J'A'B'$, wie in Fig. 28, ein Stück eines aus zwei rechteckigen Platten gebildeten Membrankomplexes nach Vollendung des ersten Quellungsstadiums, und zwar sei $J'J'$ der in seiner Lage unverändert bleibende Querschnitt. Die einander gleichgemachten Strecken OT_1 und OT_2 geben nicht allein die Streifen-, sowie die Axenrichtung der während des zweiten Quellungsstadiums wirkenden Kräftepaare mit dem Drehcentrum O an, sondern auch die Grösse ihrer Momente. Werden die Winkel zwischen den Streifen und der Längsaxe bzw. mit α_1 und α_2 bezeichnet, so lässt sich das Kräftepaar mit dem Moment $M=OT_1$ in die beiden anderen $OW_1=M \cos \alpha_1$ und $T_1W_1=M \sin \alpha_1$, das andere in $OW_2=M \cos \alpha_2$ und $W_2T_2=M \sin \alpha_2$ zerlegen. Mit Berücksichtigung der Vorzeichens erhalten wir also für das um die Axe OH drehende Paar den Werth $M_1 =$

1) Der ungleiche Winkelabstand der beiden Krümmungslinien von der Faseraxe, sowie die in Folge dessen durch die Quellung herbeigeführte vorwiegende Rechtswindung, tritt wohl an allen vier Zellabschnitten deutlich hervor.

$M(\cos \alpha_1 + \cos \alpha_2)$, für das andere $M_2 = M(\sin \alpha_1 - \sin \alpha_2)$. Wenn $\alpha_1 > \alpha_2$, so ist das letztere positiv, d. h. es wirkt innerhalb des Membrankomplexes $J'J'A'B'$ derart, dass es denselben um $J'J'$ nach hinten biegt. Analog verhalten sich die sämtlichen um die übrigen Punkte der Linie $J'J'$ drehenden Kräftepaare. Durch die vereinte Wirkung aller tordirenden Paare M_1 und aller krümmender M_2 kommt somit übereinstimmend mit den früheren Angaben auf p. 171 Rechtswindung zu Stande.

Anhang 1 zu § 3.

Versuche mit künstlichen Membransystemen aus Lindenbast.

Die im Vorigen aus der Reihe der beobachteten Schrumpfbilder dorsiventraler Zellen herangezogenen Beispiele¹⁾ liefern zwar eine willkommene Illustration zu den vorstehenden theoretischen Erörterungen; als durchschlagende Beweismittel für diese können dieselben aber nicht angesehen werden. Denn es ist von jenen Zellen bis jetzt nicht bekannt; ob ihren antagonistischen Wänden dieselbe Quellungs- und Elasticitätsellipse zukommt, und von einigen überdies konstatiert, dass die Dicke jener Wandungen, entgegengesetzt unserer Voraussetzung, erheblich verschieden ist. Daher habe ich mich bemüht, die mitgetheilten Folgerungen noch auf experimentellem Wege einigermaßen zu kontrollieren. Von der Verwendung gespannter Gummipplatten, die miteinander vereinigt die Stelle der wassergesättigten dorsiventralen Membranen vertreten sollten, musste dabei Abstand genommen werden, da es schwierig war, eine gleichmässige Zugwirkung innerhalb eines Gummistreifens zu erzielen. Dahingegen schienen mir dünne Lindenbaststreifen zu solchen Versuchen wohl geeignet, da sie mit einfachen Zellwandungen insofern eine gewisse Analogie bieten, als ihre Fläche vorwiegend normal zu der Faserrichtung schrumpft, wie die Fläche jener normal zu den Streifen. Allerdings zeigen die Linden-

1) Figg. 18—21, sowie 30—33.

bastbänder im Allgemeinen eine wesentliche Abweichung von den Vergleichsmembranen, da sie, namentlich wenn sie zart sind, infolge der Torsion ihrer Einzelfasern¹⁾ beim Austrocknen eine erhebliche excentrische Linksdrehung eingehen. Jedoch fand ich an dem Bastkörper eines absterbenden Baumes eine innerste Lage, von welcher 1 dem lange und mehrere cm breite Stücke nur eine einfache einwärts gerichtete Querkrümmung bei dem Wasserverlust erkennen liessen. Da lag nun der Gedanke sehr nahe, zwei benachbarte Streifen eines solchen Bandes in gekreuzter Faserlage durch einen Klebstoff zu einer Doppelmembran zu vereinigen. Es liess sich erwarten, dass eine einseitige Wirkung der, in jeder dieser beiden Bastlagen beim Austrocknen auftretenden, selbständigen Querkrümmung ausgeschlossen sein würde, wenn diese Lagen mit morphologisch gleichwerthigen Seitenflächen (entweder mit der konkav-werdenden Innenseite, oder mit der konvex-werdenden Aussenseite) verkittet wären. Ob dies in einem speciellen Falle gelungen war, musste sich nachträglich dadurch kontroliren lassen, dass man die ausgetrockneten Versuchsobjekte durch Einlegen in Wasser von dem Klebstoff befreite, ihre Bastplatten dann mit den entgegengesetzten Flächen von Neuem aneinanderklebte und den Komplex wiederum auf sein Verhalten beim Wasserverlust prüfte.

Trotz dieser Kautelen entsprach die gewählte Versuchsanordnung noch immer nicht ganz dem Problem der dorsiventralen Zellen, indem nämlich die Baststreifen nicht nur an den Rändern, sondern über die ganze Fläche hinweg mit einander verklebt waren. Dennoch dürften ihre experimentellen Ergebnisse auf Beachtung Anspruch haben. Jedenfalls zeigte das hygroskopische Verhalten der so hergestellten Doppellamellen mit dem für die dorsiventralen Zellen durch die mitgetheilte Theorie geforderten eine überraschende Uebereinstimmung. Daher seien im Folgenden die Resultate einiger solcher Versuche in Kürze mitgetheilt.

1) Vergl. Nägeli-Schwendener, „Das Mikroskop“. II. Aufl. p. 416.

Erste Versuchsreihe¹⁾: Da die Drehung der Lindenbastbänder, falls sie überhaupt stattfindet, stets links gerichtet ist, so erschien zunächst die Frage interessant, ob der Wasserverlust bei rechtsläufiger Anordnung der Fasern (etwa in der vorderen Lamelle links ansteigende, in der hinteren längslaufende Fasern), den vorhergehenden theoretischen Erörterungen entsprechend, Rechtswindungen herbeiführen könnte.

a) Um dies zu untersuchen, wurden zwei benachbarte Stücke derselben innersten Bastlage mit der morphologischen Innenseite (die bei der freien Schrumpfung die konkave wird) vereinigt, bei einer Faserlage, wie sie aus Fig. 43a zu ersehen ist. Als Schrumpfungsergebniss stellte sich in der That eine deutliche Rechtswindung heraus, während die entgegengesetzte Krümmung nur schwach bemerkbar war (siehe Fig. 43b).

b) Da, wie früher bemerkt, diese einseitige Krümmung vielleicht darauf beruhen konnte, dass sich die längsfaserige Lamelle selbständig stärker nach innen gebogen hatte als die andere, so wurden die Lamellen desselben Komplexes nach der Entfernung des Klebstoffes in umgekehrter Lage, nämlich mit den morphologischen Aussenseiten, verkittet. Die nunmehrige Anordnung der Fasern erhellt aus Fig. 43c. Nach dem Austrocknen zeigte das Objekt Linkswindung (siehe Fig. 43d); die zweite Krümmung trat wiederum nur undeutlich hervor.

c) Um diese deutlicher zu machen, wurde zunächst von dem einen Ende des gewundenen Bandes, nachdem dasselbe in Wasser wieder flach gestreckt war, ein rhombisches Stück *ABDE* abgeschnitten und für sich der Austrocknung überlassen. Die Gegenkrümmung trat jetzt schon stärker hervor als vorher; als überwiegend erschien sie jedoch erst, nachdem das rhombische Stück parallel *AB* in drei schmalere Streifen zerlegt war. Die Faseranordnung

1) In allen hierhergehörigen Figuren (43—45) ist die rothschraffierte Vorderseite der die Faseranordnung darstellenden Schemen stets diejenige, welche bei der Schrumpfung die konkave Fläche bildet.

eines solchen Fragmentes ist in Fig. 43e, die Schrumpfform desselben in 43f dargestellt. Man beachte, dass die längs-gefaserete Seite von e der schräg-gefasereten von c, die Konkavfläche von f also der Konvexfläche von d entspricht.

Zweite Versuchsreihe: Die Anordnung der Fasern (Fig. 44a) war ähnlich der wie in 43c, daher auch das Austrocknungsergebnis das gleiche (Fig. 44b). Der Komplex war aber in feuchtem Zustande nicht rhomboidisch begrenzt, sondern von rechteckigem Umriss. Ein vom einen Ende durch einen zu den kürzeren Rändern parallel geführten Schnitt abgetrenntes schmales Streifenchen hat daher nach dem gewöhnlichen Ausdruck rechts-läufige Faserlage und erleidet dementsprechend beim Austrocknen Rechtswindung. (Vergl. Figg. 44c und d.)

Dritte Versuchsreihe.

a) Ein Bastlagenkomplex von der Form und Struktur der Fig. 45a, dessen Lamellen mit der morphologischen Aussenseite vereinigt waren, wand bei der Austrocknung nach rechts (Fig. 45b).

b) An dem abgetrennten Stückchen *ABEF* von derselben Struktur, wie sie Fig. 45c zeigt, kam ebenfalls die zweite Krümmung wie in 44d als Rechtswindung zum Vorschein (Fig. 45d).

c) Nunmehr wurden die Lamellen des Hauptsystems von einander gelöst und mit der entgegengesetzten Seite verkittet. Die Faserstruktur lässt sich nun durch Fig. 45e wiedergeben; das Schrumpfungsergebnis bei dieser links-läufigen Anordnung erhellt aus der linksgewundenen Form von 45f. (Die Linkswindung tritt jetzt stärker hervor als die Rechtswindung vorher, was bei der Tendenz der Einzelfasern zur Linkstorsion nicht zu verwundern ist.)

d) Nunmehr wurde an jedem der kürzeren Ränder des Objektes ein schmales Streifenchen abgetrennt. Die Faseranordnung des einen war dieselbe wie in Fig. 43c und 43e; die des anderen entspricht 45c. Die Struktur des zweiten, rechteckigen, Abschnitts kann als rechtsläufig, die des rhomboidischen als linksläufig charakterisiert werden. In

der That trat die zweite Krümmung beim Austrocknen in diesem entgegengesetzten Sinne auf. (Vgl. Figg. 45 g bis k).

Anhang 2 zu § 3.

Ueber die einer kräftigen Windung günstigste Konstruktion eines Komplexes dorsiventraler Zellen von gleicher Wanddicke und Quellungsellipse.

Für die Lösung der eben bezeichneten Aufgabe lässt sich leicht ein leitender Gesichtspunkt gewinnen, wenn man die Längendifferenzen beachtet, welche innerhalb eines geraden langen und schmalen Bandes auftreten müssen, wenn sich dasselbe schraubig einrollt. Die Faserzüge der inneren konkav werdenden Seite desselben sowohl, wie die der konvexen Aussenseite und der Mitte, gehen dabei in Schraubenlinien von derselben Steigung über. Während aber in dem ursprünglichen gerade gestreckten Zustande des Bandes allen Faserzügen innen und aussen dieselbe Länge zukam, gehören die durch die Schrumpfung aus ihnen entstandenen äusseren Schraubenlinien einem Cylindermantel von grösserem Umfange an als die inneren, der konkaven Seite benachbarten, und müssen somit eine grössere Länge besitzen als diese. Bei gleicher Quellbarkeit der Wandungen kann aber diese Längendifferenz nur dadurch herbeigeführt werden, dass die Streifen derjenigen Seite des Bandes, welche nach der Schrumpfung die Aussenfläche der Schraube einnimmt, steiler gestellt sind als die der entgegengesetzten Seite, d. h. mit der Längsaxe des Faserkomplexes einen kleineren Winkel bilden. Soll also bei der Schrumpfung etwa Linkswindung eintreten, so wäre folgende Anordnung der Streifensysteme vortheilhaft. Die die konkav werdende Fläche bildenden Wandungen haben quere Streifung. Die Streifen der zugehörigen Hinterwandungen sind von der Konkavfläche der Schraube aus gesehen schwach nach links ansteigend. Nach der konvex werdenden Aussenseite der Schraube zu richten sich nun sowohl die Streifen der Vorderwände, als die der Hinterwände allmählich auf, die der ersteren nach rechts, die

der hinteren stärker nach links ansteigend, bis die der letzten Hinterwand etwa der Längsaxe des Komplexes parallel laufen. Zur Verstärkung des Mechanismus mag es dienen, wenn die Konkavfläche noch mit einer oder mehreren Lage quergeporter, die Aussenfläche in entsprechender Weise mit längsponigen Elementen ausgestattet ist. Diesem Bilde entspricht ungefähr die Struktur des Stereoms der Erodium-Granne. Als analog gebaut darf man wohl auch die Granne von *Pelargonium* bezeichnen.

§ 4.

Ausdehnung der vorhergehenden Betrachtungen auf dorsiventrale Zellen ungleicher Wanddicke.

Bisher sind die ins Spiel kommenden antagonistischen Wandungen der dorsiventralen Zellen als gleichmässig verdickt vorausgesetzt worden.

Verwickelter wird das Problem, sobald die eine der Membranen erheblich dicker ist, als die andere. Ich bin bisher nicht im Stande gewesen, dasselbe mathematisch zu lösen, hoffe jedoch, dass die folgenden Betrachtungen immerhin über die Qualität des Einflusses der veränderten Bedingungen Aufschluss zu geben vermögen.

Bei dieser Ueberlegung sehen wir, wie es nach dem früher Gesagten selbstverständlich ist, von dem Einfluss der radialen Quellung, resp. Schrumpfung gänzlich ab und suchen zunächst, indem wir die dickere Membran in einzelne Blätter zerlegt denken, Anhaltspunkte über das Mass jeder der beiden endgültigen Krümmungen zu gewinnen, welche gemäss den Formeln p. 162, unabhängig von den Festigkeitsunterschieden innerhalb jeder Membran, eintreten müssten. — Darauf untersuchen wir, inwiefern die so abgeleiteten Ergebnisse von jenen Unterschieden beeinflusst werden.

Das Resultat der angestellten Erwägungen sei vorweggenommen. Es lautet: „Bei der Austrocknung macht sich der Einfluss des Dicken- und des Festigkeitsunterschiedes in gleichem Sinne derart geltend, dass diejenige der beiden entgegengesetzten Krümmungen vor-

wiegend wird, bei welcher die stärker verdickte Wand die konkave Seite einnimmt. Bei der Quellung wirken die Einflüsse des ungleichen Verdickungsgrades an sich und der Festigkeitsdifferenzen einander entgegen.“

a) Schätzung der Austrocknungsbewegungen:

α) auf Grund der Längendifferenzen und der Entfernung der antagonistischen Lamellen von einander.

Wir gehen bei der Besprechung der hier in Betracht kommenden Verhältnisse denselben Weg, den wir schon im § 1 und 2 eingeschlagen haben, indem wir hier wie dort ein erstes und zweites Stadium der Aenderung des Wassergehaltes unterscheiden. Im ersten sei die kreisförmige Doppel-Membran Fig. 38 auf den Umfang des kleineren konzentrischen Kreises O reduziert, im zweiten strebt sich nun die obere (vordere) Membran mit der Streifungsrichtung S_1T_1 , auf die Form der Ellipse $Q_1R_1S_1'T_1'$ und die untere (hintere) Membran mit der Streifungsrichtung S_2T_2 auf die Form $Q_2R_2S_2'T_2'$ zusammenzuziehen. Als dickwandigere sei, wie die Normalschnitte Fig. 39 zeigen, die vordere (obere) angenommen. Der Schnitt Fig. 39a ist längs Q_1R_1 , der Schnitt 39b längs Q_2R_2 geführt; in beiden ist das erste Stadium als durchlaufen vorausgesetzt. Die erstere Fig. entspricht dem Vorgange α), die letztere dem Vorgang β) der pag. 163. Die Schrumpfungsdifferenz beider Wände in diesen Richtungen sei $2VV' = 2HH'$. Es ist in der Zeichnung ferner angenommen, dass sich die stärkere Wandung in 5 Lamellen von der Dicke der zarteren Wand zerlegen lasse; diese sind in Fig. 39 der Reihe nach mit l_1, l_2, l_3, l_4, l_5 , bez. $l'_1, l'_2, l'_3, l'_4, l'_5$, bezeichnet.

Stellen wir uns nun zunächst die mit den Indices 1 bis 4 markirten Lamellen als nicht vorhanden vor, und lassen in dem System der übrigbleibenden, l_5 und l'_5l' , die Verkürzung der einen Lamelle eintreten, so ist die durch dieselbe bewirkte Krümmung bei der thatsächlichen Uebereinstimmung aller Verhältnisse für diese beiden Systeme, abgesehen vom Vorzeichen, unzweifelhaft von derselben Grösse. Ebenso würden die isolirten Systeme l_4 und l'_4l' , l_3 und l'_3l' etc. je eine Krümmung mit dem-

selben Radius, oder, was dasselbe sagt, mit gleicher Entfernung ($\varepsilon_4 = \varepsilon'_4, \varepsilon_3 = \varepsilon'_3$ etc.) der Drehungsaxe von beispielsweise der verkürzten Membranlamelle aus gerechnet erleiden. Man würde aber fehlgehen, wenn man daraus schliessen wollte, dass die entsprechenden Krümmungscentren O_4 und O_4', O_3 und O_3' etc. zur Mittellinie mm des ganzen Membrankomplexes symmetrisch lägen. Denn im Falle der Fig. 39b sind sämtliche oben definirte Entfernungen $\varepsilon'_1, \varepsilon'_2, \varepsilon'_3, \varepsilon'_4, \varepsilon'_5$ von der Lamelle $l' = HH'$ aus nach aussen links abzutragen (wenn die Krümmungscentren O' gefunden werden sollen); im Falle 39a hat jedoch nur O_5 von der benachbarten Lamelle l_5 die Entfernung ε_5 , die sämtlichen übrigen Krümmungsmittelpunkte O liegen weit näher an VV als die entsprechenden O' an HH , da hier die Entfernungen $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \varepsilon_3, \varepsilon_4$ von den bezw. inneren Lamellen l_1, l_2 , etc. aus abzutragen sind.

Somit ist wohl zu erwarten, dass die beim Zusammenwirken sämtlicher Lamellen schliesslich resultierende Krümmungsaxe im Falle Fig. 39a der Doppelmembran näher liegt, als in dem anderen, d. h. dass diese Krümmung stärker auffällt als die entgegengesetzte — es sei denn, dass die der Krümmung widerstrebenden elastischen Widerstände in jenem Falle grösser wären, als in diesem.

β) Schätzung der Austrocknungsbewegungen unseres Membrankomplexes auf Grund der Festigkeitsverhältnisse.

Lässt man es als ausgemacht gelten, dass der Dehnungswiderstand, mithin wohl auch der Elastizitätskoeffizient, in den zu der Streifung rechtwinkligen Richtungen geringer ist als in den anderen Richtungen, so wird man auch zugeben, dass der Schnitt der Fig. 39a der Verbiegung weniger Widerstand leistet als 39b. Die Systeme ll_5 und $l'l'_5$ beanspruchen nämlich zur gleichen Biegung gleichen Kraftaufwand, da sie identisch sind. Im Falle Fig. 39a ist ausserdem noch der Komplex der Lamellen l_1 bis l_4 , im Falle 39b der Komplex l'_1 bis l'_4 zu krümmen. Der letztere bedarf aber in Folge des grösseren Elastizitätskoeffizienten seiner schiefgestreiften Lamellen, im Vergleich

zu den quergestreiften des ersteren, zur Erzielung derselben Biegung einer erheblich grösseren äusseren Kraft, also wird derselbe Unterschied auch für das ganze System der Doppelmembran nach den Richtungen der Figg. 39 gelten.

b) Schätzung der Quellungsbewegungen.

Führt man die unter a) angestellten Erwägungen bez. der Quellung statt der Schrumpfung aus, so gelangt man zu dem Resultat, dass in Folge der Umstände, wie sie unter a α) erörtert sind, wiederum die Krümmung stärker hervortritt, bei welcher die verdickte Seite konkav wird; hat man also bei der Schrumpfung den Eindruck der Linkswindung, so wäre das Quellungsbild hiernach eine Rechtswindung. Jedoch scheint diese durch den Umstand gehemmt zu werden, dass nach den Betrachtungen entsprechend a β) der Rechtswindung ein grösserer Widerstand durch die Elastizitätsverhältnisse hindernd in den Weg tritt (vergl. die Fig. 40).

In der That ist ja die Erscheinung sehr auffällig, dass sich die Windung der Grannenzellen von *Stipa*, *Pelargonium*, *Avena* etc. sehr viel deutlicher beim Austrocknen als bei der Quellung dem Beobachter aufdrängt. Haben doch Darwin und Zimmermann bei ihren Quellungsversuchen eine derartige Veränderung z. Th. überhaupt nicht beobachtet. Eine andere Ursache dieser auf den ersten Blick befremdlichen Abweichungen zwischen den Quellungs- und Schrumpfbewegungen ist wahrscheinlich in den bisher von uns völlig vernachlässigten, in radialer Richtung erfolgenden, Dimensionsänderungen gegeben.

Durch die radiale Quellung werden nämlich bei englumigen dorsiventralen Zellen die antagonistischen Lamellen z. Th. beträchtlich von einander entfernt.

Wenn aber, wie bisher angenommen, die Krümmung mit der Zunahme der Entfernung zwischen den betreffenden antagonistischen Lamellen abnimmt, so wird verständlich, dass die durch die Aenderung des Wassergehalts verursachten Bewegungen der dorsiventralen Zellen beim Wasserverlust sehr viel augenfälliger sind, als bei der

Vermehrung des Imbibitionswassers. (Die Erhöhung des Biegemomentes kommt wohl auch in Betracht.)

§ 5.

Ueber das hygroscopische Verhalten isolirter prismatischer und cylindrischer Zellen von gleichmässiger Schrägstreifung und Wandstärke.

Bisher ist nur von solchen Zellen die Rede gewesen, für deren hygroscopisches Verhalten zwei opponirte Wandungen ungleicher Struktur als ausschlaggebend betrachtet wurden. Solche Elemente sind zwar für die theoretische Frage nach der Art der Quellungsverschiebungen von nicht geringer Bedeutung, in der Natur aber wurden sie bisher nur selten konstatiert. Eine weit grössere Verbreitung kommt den Zellen zu, deren Wände sämmtlich die gleiche Streifenlage zeigen, und unter ihnen besonders denjenigen, deren Streifen schief gestellt und auf allen Wänden gegen die Zellaxe gleich geneigt sind. Vergleicht man solche Zellwandmäntel mit denen von Kreiscylindern, so hat man sich ihre Micellarreihen als Schraubenlinien (und zwar allermeist als linksläufige) vorzustellen.

Wie im § 3 des Allgemeinen Theils erwähnt wurde, haben Zimmermann und Schwendener das hygroscopische Verhalten solcher Zellen bereits erörtert und nachgewiesen, dass sie bei der Aenderung ihres Gehaltes an Imbibitionswasser eine Torsion erleiden müssen, die im Falle der Schrumpfung in gleichem Sinne mit dem Verlauf der „schraubigen“ Micellarreihen stattfindet (also meist linksläufig ist), bei der Quellung im entgegengesetzten. Zimmermann hat dabei den Weg der Rechnung beschritten, Schwendener den der geometrischen Konstruktion. Beide haben diese Zellwandmäntel als rein cylindrische aufgefasst und die Untersuchung in der Weise geführt, dass sie die Veränderung feststellten, welche die durch Abwicklung des Cylindermantels entstandene rechteckige Membran bei der Quellung erleidet. Schwendener hat seine Erörterung durch die Fig. 2, pag. 665 der wiederholt citirten Abhandlung: „Ueber Quellung und Doppel-

brechung etc.“ illustriert. Was die Form seiner rhomboidischen Quellungsfigur anbetrifft, in welche das den abgewickelten Cylindermantel darstellende Rechteck in dieser Abbildung übergeführt ist, so entspricht deren Konstruktion dem Sinne nach vollständig den im § 1 unseres speciellen Theils gemachten Angaben. Die Lage des Quellungs-rhomboides bestimmt sich bei Schwendener durch die Ueberlegung, dass die Theilchen eines Querschnitts durch den Cylindermantel bei der Quellung oder Schrumpfung keine Niveauverschiebungen erfahren können. Denn dies ist offenbar der Grund, weshalb Schwendener die Grundlinie des durch die Abwicklung entstandenen Rechtecks als gerade bleibend und in der Richtung unveränderlich annimmt, während ihre Lage nach der Quellung bei einer freien Membran von rechteckigem Umriss (vgl. z. B. unsere Fig. 15) mit der ursprünglichen einen grösseren oder kleineren Winkel bilden müsste.

Es ist nun unsere Aufgabe, im Anschluss an die Auseinandersetzungen der §§ 1 und 2 des speciellen Theiles darzulegen, warum bei dem Cylindermantel innerhalb seines Querschnittes in der That keine Niveauverschiebungen auftreten können, und zu untersuchen, welche Differenzen sich bei der hygroskopischen Torsion cylindrischer und ächtprismatischer Zellmäntel zeigen. Entsprechend den Einschränkungen, die man sich bei der Erörterung der Torsionsvorgänge in der Elasticitätstheorie gewöhnlich auferlegt, werden wir uns übrigens mit der Betrachtung solcher Zellprismen begnügen, die eine centrale Axe aufweisen, deren Querschnitt mit anderen Worten entweder ein regelmässiges Vieleck darstellt oder doch zu zwei sich rechtwinkelig schneidenden Axenebenen symmetrisch ist.

Man kann sich nun, wie pag. 166 auseinandergesetzt ist, die ganze Quellungs- oder Schrumpfungsdeformation einer freien rechteckig begrenzten homogenen Membran zusammengesetzt denken aus einer rhomboidischen Umformung derselben, entsprechend der citirten Fig. 2 Schwendeners, (wobei zwei Rechteckseiten zunächst ihre Richtung bewahren), verbunden mit einer Drehung der Membran um ein auf ihrer Fläche errichtetes Loth. (Vgl. die Figg. 25

a. 26 dieser Abhandlung.) Diese Drehung ist bei linksstreifigen Zellwandmänteln, wenn man die betreffenden Wandflächen von aussen betrachtet, bei der Quellung ebenso gerichtet wie die Bewegung des Uhrzeigers, bei der Schrumpfung entgegengesetzt (linksläufig). Bei den prismatischen Zellen, von welchen wir reden, heben sich nun, wie gezeigt werden soll, diese Drehungen um die Normalen der einzelnen Wandflächen, infolge der festen Verkettung dieser zu einem geschlossenen Mantel, mehr oder weniger gegenseitig auf. Dies soll zuerst an einem Zellprisma von quadratischem Querschnitt nachgewiesen werden.

a) Hygroskopisches Verhalten eines quadratischen Zellprismas mit gleicher Wanddicke und gleichmässiger Schrägstreifung.

Das Quadrat $ABEF$ der Fig. 41 stelle den Querschnitt der Zelle, das Rechteck $A'B'C'D'$ der Fig. 42 sowohl die über AB stehende vordere als die über EF ruhende, bei entsprechender Lage von der vorigen gedeckte, hintere Wandfläche vor dem zweiten Quellungsstadium vor. Als fester Punkt sei der Halbierungspunkt S von AB und EF angenommen. ST_1 bezeichne wiederum die Streifenrichtung der Vorderwand, ST_2 die der hinteren. $A_1B_1C_1D_1$ gebe die Form und Lage der ersteren, $E_1F_1G_1H_1$ die der zweiten nach dem Vollzug der vollständigen Quellung an, falls die beiden Flächen sich ungehindert ausdehnen könnten. Es ist nun leicht ersichtlich, dass durch die beiden erwähnten Drehungen um die Flächennormalen in S , wenn man die Membranen von aussen betrachtet, jeder der unteren Eckpunkte A_1 und E_1 des linken Seitenrandes beider Wände um eine gewisse Strecke gehoben, jeder der Eckpunkte F_1 und B_1 dagegen um die gleiche Strecke gesenkt werden müsste, um die zugehörige Grundlinie aus der horizontalen Lage in die schiefe zu bringen. Wenn sich nun die beiden anderen über AF und BE stehenden Seitenwandungen (Fig. 41) des Prismas passiv verhielten, d. h. wenn sie ohne eigenes Deformationsstreben und im Stande wären, den Bewegungen des ersten Wandpaares vollständig nachzugeben, so würden die erwähnten Niveauverschiebungen keinem Hinderniss begegnen. Nun bilden diese

Seitenwandungen über AF und BE aber, im Antagonismus zu einander, ein dem vorigen kongruentes System mit entsprechenden Drehungen um die Normalen in den, von den vorher erwähnten Formänderungen in ihrer Lage unberührt gebliebenen Halbirungspunkten P . Es ist zu beachten, dass jeder der 4 Eckpunkte A , B , E und F zugleich dem linken und dem rechten Seitenrande zweier der in Betracht kommenden Wandungen angehört. In Folge dessen neutralisiren sich für jeden von ihnen die durch jene Drehungen erstrebten Hebungen und Senkungen, d. h. die 4 Punkte A , B , E und F verbleiben auch nach der Quellung im gleichen Niveau mit einander und mit den 4 Halbirungspunkten S und P .

b) Hygroskopisches Verhalten regelmässig-dreikantiger Zellprismen.

Falls der Umfang des Zellprismas aus mehreren Paaren paralleler Wände besteht, ist es, wie wir gesehen haben, bequem, wie bei der Besprechung dorsiventraler Zellhüllen, je eins derselben für sich ins Auge zu fassen. Nöthig ist diese Anlehnung an die dorsiventralen Mäntel jedoch nicht. Ziehen wir z. B. den unteren Querschnitt ABC eines linksstreifigen Prismas von regelmässig dreiseitigem Umriss in Betracht (Fig. 47), so können wir uns den Punkt A allein fixirt denken und die Quellung zunächst in den anstossenden Wänden über AB und AC vor sich gehen lassen. Dann wird durch die Quellung der ersteren der Punkt B um eine gewisse Strecke h gesenkt, der Punkt C dagegen um dieselbe Grösse h gehoben. Der Halbirungspunkt M von BC ist dabei in seiner Lage geblieben. Tritt nun die gleiche Quellung auch in der BC entsprechenden Wandfläche ein, so wird hierdurch C wiederum gesenkt. Da jedoch der Drehpunkt M , und nicht B ist, so beträgt diese Senkung nicht die ganze Strecke h , sondern bei geringen Quellungsmassen nur annähernd die Hälfte derselben. Ebenso gross ist die Hebung, die B hierdurch erfährt. Somit resultiren in diesem Falle für die Eckpunkte noch gewisse nicht unbedeutliche Niveauverschiebungen.

Wir sahen nun vorher, dass bei einem quadratischen

Prisma schon mindestens 8 Querschnittspunkte in ihrer Ebene verharren. Mit der Anzahl der Wandflächen wächst aber auch die Zahl der Punkte, die keine Verschiebung erleiden. Es soll dies nur noch für den Fall nachgewiesen werden, dass der Querschnitt ein regelmässiges Achteck darstellt. Für diesen Fall ergibt sich, dass mindestens 16 Querschnittspunkte, nämlich sämtliche Ecken und Seitenmitten gezwungen sind, in ihrer Lage zu verharren, wenn auch nur zwei der gegenüberliegenden Seitenhalbirungspunkte fixiert sind. Wir wollen diesmal aber der Abwechslung halber, und weil es den Bedingungen der Natur mehr entspricht, voraussetzen, dass die Deformation durch Wasserverlust bewirkt werde.

c) Verhalten einer gestreckten linksstreifigen Zelle mit regelmässig-achtseitigem Umfang bei der Schrumpfung (Fig. 48).

Die Ecken der Querschnittsfigur seien mit P , die Seitenmitten mit M , und die vertikal gedachten Wandflächen mit W bezeichnet, und durch die Indices 1, 2 bis 8 unterschieden. Die Punkte, in denen der Querschnitt festgehalten ist, seien M_1 und M_5 .

Es ist angenommen, dass die dem ersten Quellungsstadium entsprechende Schrumpfstufe, auf welcher die Wandungen in dem der Streifenrichtung zukommenden Masse gleichmässig nach allen Richtungen abnehmen sollen überwunden sei. Das Endresultat der vollständigen Schrumpfung hängt nun offenbar nicht davon ab, ob wir nunmehr alle Wandungen gleichzeitig, oder ob wir dieselben in beliebiger Reihenfolge nacheinander, einzeln oder paarweise, das zweite Schrumpfstadium (die noch restirende Kontraktion normal zu den Streifen) durchmachen lassen. — Wir lassen die Wandungen W_1 und W_5 zuerst in das zweite Stadium eintreten. Die hierdurch in der Richtung der Zellaxe bewirkten Verschiebungen der Eckpunkte sind in der beigefügten Tabelle, Zeile I, eingetragen.

**Niveaushiftungen
der Punkte:**

durch die Schrumpfung von		P_1	P_2	P_3	P_4	P_5	P_6	P_7	P_8
I	W_1 resp. W_5	$-h_1$	$+h_1$	$+h_2$	$-h_2$	$-h_1$	$+h_1$	$+h_2$	$-h_2$
II	W_3 „ W_7	$+h_2$	$-h_2$	$-h_1$	$+h_1$	$+h_2$	$-h_2$	$-h_1$	$+h_1$
III	W_2 „ W_6	$-h_2$	$-h_1$	$+h_1$	$+h_2$	$-h_2$	$-h_1$	$+h_1$	$+h_2$
IV	W_4 „ W_8	$+h_1$	$+h_2$	$-h_2$	$-h_1$	$+h_1$	$+h_2$	$-h_2$	$-h_1$
Summa:		0	0	0	0	0	0	0	0

In dieser Tabelle bedeuten h_1 und h_2 unter sich verschiedene von dem Masse der Austrocknung abhängende Grössen, und eine Hebung ist positiv, eine Senkung negativ gerechnet. Wie aus Zeile I ersichtlich, sind die Lageänderungen der Punkte P_3 und P_4 , sowie P_7 und P_8 bez. entgegengesetzt gleich. Mithin verharren zunächst die Halbierungspunkte M_3 und M_7 der entsprechenden Seiten in der Querschnittsebene. Lassen wir nun die zugehörigen Wandflächen W_3 und W_7 die vollständige Schrumpfung durchmachen, so kommen zu den vorigen Verschiebungen für die einzelnen Punkte die in Zeile II der Tabelle angegebenen hinzu. Es zeigt sich, dass nunmehr auch die Enden sämtlicher Strecken, deren Halbierungspunkte M_2 , M_4 , M_6 und M_8 sind, bez. entgegengesetzt gleiche Ortsänderungen erlitten haben, die genannten Halbierungspunkte sich also ebenso verhalten wie die vorher erwähnten M_3 und M_7 . Durchlaufen nun endlich auch die vier Wandflächen, auf denen diese Halbierungspunkte liegen, das letzte Stadium der Schrumpfung, so sucht sich noch eine jede unter ihnen um diese Punkte zu drehen. Die Eckverschiebungen, welche durch diese Drehungen zu den früheren hinzukommen, sind in Zeile III und IV der Tabelle zusammengestellt. Die Addition ergibt nach Ausweis derselben als Gesamtsumme der Niveauperänderungen für jeden der 8 Eckpunkte Null, wie dies für die 8 Seitenmitten schon nachgewiesen ist.

Geht man nun vom 2^3 -Eck zum 2^4 -, 2^5 -, 2^n -Eck über und lässt endlich n unendlich gross werden, so gelangt man zum Cylinder und beweist derart, dass die sämtlichen

Punkte seines Querschnitts bei der Quellung oder Schrumpfung, wie es von Schwendener angenommen worden ist, in ihrer Ebene verharren. Somit fügen sich in der That die sämtlichen, aus den unendlich schmal gedachten rechteckigen Seitenflächen einer cylindrischen Zelle bei der Quellung oder Schrumpfung entstehenden Rhomboide beim Abwickeln des Mantels zu einem einzigen Rhomboid zusammen, wie es in Fig. 2, pag. 665 der Abhandlung Schwendeners, gezeichnet ist, und die Nothwendigkeit der Torsion ist somit für die Cylinderzelle durch den Gedankengang Schwendeners völlig erwiesen, oder auch auf Grund unserer an die Figg. 25 und 26 geknüpften Erörterungen leicht darzuthun.

Was nun die nicht-cylindrischen Prismenzellen anbetrifft, so erübrigt es noch, einen Blick auf solche mit nicht regulärem, beispielsweise rechtwinklig-ungleichseitigem, Querschnitt zu werfen. Wählt man bei diesem die Voraussetzung hinsichtlich der festen Punkte analog denen des quadratischen Schnitts, so wird leicht klar, dass die ursprünglich ebenen Querschnitte des Prismas durch die Quellung und Schrumpfung um so stärker verbogen werden, je mehr die Rechteckseiten von einander verschieden sind; denn um so weniger können die durch die Breitseiten hervorgerufenen Niveauverschiebungen der Ecken durch die Drehung der Schmalseiten ausgeglichen werden.

Es fragt sich nun, wie weit wir im Folgenden solche windschiefe Verkrümmungen der Querschnitte zu berücksichtigen haben. Da erscheint es von Wichtigkeit, daran zu erinnern, wie die Elasticitätstheorie sich solchen Fragen gegenüber stellt. Durch die strengere Theorie der Torsionserscheinungen¹⁾ ist nachgewiesen, dass für prismatische Körper, die an einem Ende eingespannt und durch äussere Kräfte, die am freien Querschnitt angreifen, zur Torsion gebracht sind, Aehnliches gilt wie für unsere austrocknenden Zellen: Die Querschnitte werden nämlich unter diesen Umständen ebenfalls stets windschief — wiederum allein ausgenommen den Fall, dass sie kreisförmig begrenzt sind.

1) Vgl. Clebsch l. c. p. 111.

Die Berücksichtigung dieser Verkrümmung ist jedoch mit vielen Schwierigkeiten verknüpft, so dass man in der Festigkeitslehre von derselben meist absieht und annimmt, dass die einzelnen Querschnitte bei der, durch eine äussere Kraft bewirkten Torsion ihre Form unverändert bewahren und nur in ihrer Lage gegeneinander um einen gewissen Winkel verdreht sind¹⁾. Demnach dürfen auch wir uns wohl gestatten, solange wenigstens die Querdimensionen unserer Zellkomplexe im Vergleich zu ihrer Längsstreckung gering sind, die Querschnitte der Zellen als eben bleibend vorzusetzen, d. h. anzunehmen, dass bei der Quellung oder Schrumpfung die schmalen Grundkanten der Seitenwandungen, falls man die Zellprismen aufrecht gestellt denkt, oben und unten horizontal bleiben, und nur die Seitenkanten sich schief zu neigen streben. An Stelle der in Fig. 25 aus $ABCD$ hervorgegangenen Quellungsform $A_1B_1C_1D_1$ ziehen wir mithin die Form $A_1B_1C_1D_1$ der Fig. 26 in Betracht und verfahren analog bei der Austrocknung.

Auf Grund dieser vereinfachten Voraussetzung lässt sich nun sehr leicht die Nothwendigkeit der Torsion unserer Zellen beim Wasserverlust übersehen. Wählen wir als Beispiel ein links gestreiftes quadratisches Zellprisma. Die Fig. 46 stelle den obersten freien Querschnitt eines solchen dar; es soll aufrecht gestellt und am unteren Ende befestigt sein. Indem sich die Wandfläche, welcher AB angehört, schief zu stellen sucht, wirken auf A und B Schubkräfte in der Richtung AG und BH . Analoge Kräfte entsprechen dem Deformationsstreben der anderen Wandungen (BJ , CK , CL etc.) Setzt man je zwei an einer Ecke angreifende Kräfte zusammen, so ergeben sich die gleichen Resultanten AS , BP , CQ u. s. w. — Bei einem dreiseitigen Zellprisma von gleichseitigem Querschnitte (Fig. 47) findet man auf dieselbe Weise die Resultanten AF , BD und CE , die, wie die vorigen, dem Uhrzeigerlauf entgegengesetzt drehen. Da die Kräfteparallelogramme stets gleichseitige sind, so werden die Aussenwinkel der Querschnittsfiguren durch

1) S. z. B. Grashof l. c. p. 134.

die Resultanten halbirt, dieselben wirken also senkrecht zu den Radien OA , OB etc. Indem die Horizontalverschiebungen mit der Höhe der Wandungen gleichmässig wachsen, wird jeder folgende (höhere) Querschnitt entsprechend stärker verdreht, als der vorhergehende: d. h. es tritt Torsion ein. Die specielle Betrachtung anderer Querschnittsformen ist überflüssig.

§ 6.

Ueber die theoretische Behandlungsweise von Gewebe mit tordirenden Elementen, namentlich über das aktive und passive Torsionsmoment derselben.

Wird ein beliebiger Körper durch eine äussere Kraft in Torsion versetzt, so hat man es bekanntlich in theoretischer Hinsicht mit zwei prinzipiell verschiedenen Drehungsmomenten zu thun. Das eine ist dasjenige der angreifenden mechanischen Kraft, das andere das rückwirkende der elastischen Widerstände des Körpers. Würde man z. B. nach dem Vorgange Wertheims einen Stab dadurch zur Torsion bringen, dass man ihn in horizontaler Lage an einem Ende einspannte und an dem anderen Ende ein Gewicht wirken liesse, das von dem Umfange einer daselbst angeschraubten Rolle herabhänge, so wäre das Torsionsmoment M der angreifenden Kraft durch das Produkt aus der Grösse des Gewichtes P und seiner Entfernung e von der Stabaxe auszudrücken. Wie gross aber die auf diese Weise hervorgebrachte Drehung ausfallen würde, hängt von dem Torsionswiderstande ab, den die Elastizitätskräfte des betreffenden Stabes leisten. Das Moment T dieses Widerstandes ist es, welches in der Technik gewöhnlich schlechtweg als „Torsionsmoment des Stabes“ bezeichnet wird. Für einfachere Querschnittsformen des der Torsion unterworfenen prismatischen Körpers ist dieses Moment im allgemeinen direct aus Formeln der Festigkeitslehre zu entnehmen. Es lässt sich nämlich sowohl auf Grund der experimentellen als der theoretischen Durchforschung der Torsionserscheinungen darstellen als

Funktion von: erstens der Länge und gewissen anderen, die Querschnittsform bestimmenden Dimensionen des Stabes, zweitens einer von der Substanz desselben abhängigen Konstanten, nämlich seines spezifischen „Torsionskoeffizienten“, drittens der Torsionsgrösse ω seines freien Querschnitts. Da nun die beiden Torsionsmomente M und T nach dem Gesetz gleicher actio und reactio denselben Werth haben müssen, so würde man in der Physik z. B. den Grad der Torsion, den ein gegebener Stab unter der Einwirkung eines gegebenen Torsionsmomentes M erfährt, einfach dadurch zu bestimmen haben, dass man die Gleichung $M = T$ auf die Grösse ω auflöste.

In analoger Weise ist nun auch unser botanisches Problem zu behandeln, welches Auskunft verlangt über die hygroskopischen Bewegungen von Zellkomplexen, die ausschliesslich oder doch zum Theil aus Zellen der im vorigen Paragraphen besprochenen Art zusammengesetzt sind. Dasselbe complicirt sich jedoch in erster Linie dadurch, dass als Torsionsursache nicht eine äussere mechanische Kraft thätig ist, deren Moment sich etwa durch Abwägen des wirksamen Gewichtes und Abmessung seines „Hebelarmes“ sofort auffinden liesse, sondern innere Anziehungskräfte zwischen den festen Substanztheilchen der Membranen, resp. zwischen diesen und den eingelagerten Wassertheilchen in Betracht kommen. Es ist daher unsere erste Aufgabe, Ausdrücke für die aktiven Drehungsmomente M dieser Molekularkräfte zu gewinnen, die sich mit den rückwirkenden passiven Torsionsmomenten T der fraglichen Komplexe vergleichen lassen.

Am klarsten tritt der prinzipielle Unterschied der beiden eben genannten Momente M und T in dem Falle hervor, wenn der Zellkomplex nur theilweise aus tordirenden Elementen aufgebaut ist. Wäre es nämlich möglich, bei einem derartigen Zellgewebe die Anzahl der nicht-tordirenden Elemente zu verringern, ohne dass sich die Zahl der tordirenden, sowie die Lage derselben gegenüber der Drehungsaxe änderte, so würde das Moment T des Torsionswiderstandes sinken, während das Moment M der angreifenden Kräfte dasselbe bliebe; das Mass der durch

diese letzteren erzielten Torsion würde also zunehmen. Könnte man umgekehrt bei gleichbleibender Gesamtzahl aller Elemente einen Theil der tordirenden, ohne Aenderung ihrer Kohäsionsverhältnisse (und ohne dass dadurch Längs- oder Radialspannungen hervorgerufen würden), in nicht-tordirende umwandeln, so würde das „aktive“ Torsionsmoment M verringert werden, während das „passive“ T keine Aenderung erlitte; der Grad der Drehung würde also geringer ausfallen.

Diese letzten Erwägungen liefern uns auch einen Fingerzeig, wie vorzugehen ist, falls der Zellkomplex ausschliesslich aus tordirenden Elementen besteht. Auch diesmal haben wir offenbar zunächst das Gesamtmoment M aller in dem Object durch die Schrumpfung oder Quellung geweckten drehenden Kräfte aufzustellen. Nunmehr haben wir uns diese Molekularkräfte durch eine äussere Kraft ersetzt zu denken, deren Moment ebenfalls M ist. Die Molekularkräfte des Zellkomplexes kommen alsdann nur noch insofern in Betracht, als sie die Grösse des passiven Torsionsmomentes T bestimmen; im übrigen ist das Object als starr zu betrachten.

Es leuchtet unschwer ein, dass dieses Raisonement nur dann richtig ist, wenn wir uns bei unseren Entwicklungen dieselbe Beschränkung auferlegen, wie sie die Elastizitätstheorie für nöthig gefunden hat; die durch die Aenderung des Wassergehaltes der Membranen bedingten molekularen Verschiebungen sind nämlich als sehr klein bleibend zu betrachten. Es ändert diese Einschränkung kaum etwas an der Allgemeinheit der Resultate. Denn es ist anzunehmen, dass die Bewegungen, die durch sehr geringe Masse der Wasseraufnahme und -abgabe verursacht werden, in ihrer Qualität von denjenigen nicht abweichen, die infolge stärkerer Aenderungen des Wassergehaltes eintreten. Die erwähnte einschränkende Bedingung bietet aber anderseits den Vortheil, dass wir in unsere Rechnungen die Dimensionen einführen dürfen, welche den Geweben im ursprünglichen Zustand zukommen.

Wollten wir auch stärkere Grade der Schrumpfung und Quellung in unsere Erörterungen einbeziehen, so würde

sich diese Vereinfachung verbieten, da ja neben der Torsion auch starke Umfangs- und Längenänderungen der Objecte einhergehen, sowie gewisse Lagenänderungen mit derselben verbunden sind, die nicht unberücksichtigt bleiben dürften.

Es sei gleich hinzugefügt, dass wir bei unseren Untersuchungen auch den Fall ausschliessen, dass die Torsionsgrösse von Längendifferenzen¹⁾ oder Radialspannungen, die innerhalb des Zellkomplexes infolge der Quellung und Schrumpfung desselben auftreten, beeinflusst sei. Als Ursache der Torsion sind vielmehr im Folgenden nur die tangentialen Verschiebungen der Membrantheilchen innerhalb des Wandquerschnitts in Rechnung gebracht.

Ferner werden wir uns durchweg auf den Fall der Schrumpfung beschränken, da dieser den in der Natur gegebenen Bedingungen entspricht, und die Quellungsvorgänge ganz analog zu behandeln sind.

§ 7.

Ueber das hygroskopische Verhalten cylindrischer Bündel

von gleichmässig-, „schraubig“-gestreiften Zellen,
die zu konzentrischen Zonen geordnet sind.

Nach den im vorigen Paragraphen angeführten Grundsätzen sei zunächst ein Zellbündel idealer Konstruktion besprochen. Es sei nämlich ein cylindrisches Organ gegeben, dessen Zellen zart, vierseitig, von gleicher Querschnittsfläche und derart gelagert sind, dass zwei der Wandungen radiale, die anderen tangentiale Richtung haben. Ueberdies sollen diese Elemente in konzentrische Zonen geordnet sein, so dass die Tangentialwandungen gleicher Entfernung von der Axe zu einer cylindrischen Membran zusammenschliessen (Fig. 50). Die Streifen sämtlicher Einzelwandungen seien bez. der zugehörigen Zell-

1) Es ist ja bekannt, dass z. B. durch eine relative Verkürzung der inneren Zonen gegenüber den äusseren eine Torsion inducirt wird.

axe linksläufig und bilden zu derselben den konstanten Winkel σ . Die Zellquerschnitte einer und derselben Zone seien als kongruent angenommen.

a) Ermittlung des aktiven Torsionsmomentes M .

Ohne dass man nöthig hätte, auf die Umformungen, welche die Einzelzellen bei der Aenderung des Wassergehaltes erfahren, näher einzugehen, lässt sich mit Bestimmtheit behaupten, dass, so lange die Ab- oder Zunahme des Wasserquantums und damit die Grösse der Deformation innerhalb enger Grenzen bleibt, die innerhalb der Radialwandungen der Einzelzellen auftretenden Schubspannungen bez. des ganzen Querschnitts ausser Betracht fallen. Denn erstens ist das Drehungsmoment dieser Spannungen gleich Null, da sie nach dem Mittelpunkt gerichtet sind, zweitens sind aber auch noch sämtliche Radialwandungen der Einzelelemente zu je zweien durch die Intercellularsubstanz zu einer Membran vereinigt, so dass diese aus 2 Lamellen entgegengesetzten Bewegungstrebens besteht, deren in die Querschnittsebene fallende Spannungskomponenten sich aufheben.

Für die Beurtheilung der Grösse des dem ganzen Querschnitt durch die Einzeltorsionen ertheilten Torsionsmomentes sind daher nur die Tangentialwandungen ins Auge zu fassen. Die äussersten derselben bilden nun in ihrer Gesamtheit einen Cylindermantel C_1 vom Radius R_1 , dessen Streifung eine linksläufige Schraubenlinie darstellt; die denselben Zellen angehörigen inneren Tangentialwände setzen einen kleineren Cylindermantel c_1 vom Radius r_1 mit gleich-ansteigender rechtsläufiger Spiralfreifung zusammen. Dieser letztere ist organisch mit einem zweiten nur wenig kleineren verwachsen, der aus den äusseren Wandungen der subepidermalen Lage besteht und wiederum linksschraubig gestreift ist (C_2 mit dem Radius R_2). Schreiten wir derart nach dem Inneren weiter fort, so begegnen wir noch einer Reihe von Cylindermänteln ($c_2; C_3, c_3; C_4, c_4$ mit den Radien r_2, R_3, r_3 etc.), von welchen die mit grossen Buchstaben bezeichneten bei der Austrocknung links, die anderen sämtlich rechts zu drehen

bestrebt sind. Es fragt sich nun, welche der beiden Summen von aktiven Torsionsmomenten mit entgegengesetzten Vorzeichen absolut genau genommen die grössere ist.

Um diese Frage zu entscheiden, beschränken wir unsere Aufmerksamkeit zunächst auf einen von den Cylindermänteln, z. B. den äussersten C_1 . Seine Wanddicke sei d , seine Länge, sowie die des ganzen Zellbündels, h ; die im vorigen Paragraphen erwähnte, von den spezifischen Kohäsionsverhältnissen abhängige Konstante möge der gewöhnlichen Bezeichnung der Elastizitätstheorie entsprechend durch das Produkt $\frac{\pi}{2}G^1$) ausgedrückt sein. Wir denken uns diesen Mantel nun aus dem Verbande des Bündels herausgelöst, in isolirtem Zustande an einem Ende fest eingespannt und der Austrocknung überlassen. Bei einem gewissen Masse derselben möge sein freier Querschnitt um den Winkel ω_1 (in Bogenmass gemessen) gedreht sein.

Das Moment der äusseren Kraft, die wir auf den geschrumpften Mantel gegenüber dessen Elastizitätskräften wirken lassen müssten, um diese Torsion vollständig wieder aufzuheben, sei m' . Ist die Drehung, wie ja vorausgesetzt wird, innerhalb kleiner Grenzen geblieben, so lässt sich annehmen²⁾, dass der Kraftaufwand, der nöthig ist, um den geschrumpften Mantel auf solche Weise in die ursprüngliche untordirte Form zurückzubringen, auch genau hinreichen würde, um ihm dieselbe Torsionsgrösse ω_1 zu ertheilen, falls er von inneren drehenden Schrumpfkraften nicht sollicitirt wäre, und die Drehung im Widerstreit mit den elastischen Widerständen des Mantels allein auf mechanischem Wege durch irgend welche äussere Einwirkung hervorgebracht würde. Das Drehmoment der Widerstände im letzteren Falle ist aber das früher mit T bezeichnete „passive“ Torsionsmoment des Cylindermantels, und dieses ist nach einer

1) G heisst in der Festigkeitslehre der Schubelastizitätsmodul.

2) S. Clebsch, Theorie der Elasticität fester Körper, p. 7 und 8.

Formel der Elastizitätstheorie¹⁾ dargestellt durch die Gleichung

$$T = \frac{\pi}{2} G \frac{\omega_1}{h} [R_1^4 - (R_1 - d)^4].$$

Nach dem eben Gesagten ist aber, abgesehen vom Vorzeichen, $T = m'$ und $m' = m_1$, wenn unter m_1 das aktive Drehmoment der in dem Cylindermantel C_1 thätigen Schrumpfkraften verstanden wird. Also gilt auch für dieses letzte Moment die Beziehung:

$$1) \dots m_1 = \frac{\pi}{2} G \frac{\omega_1}{h} [R_1^4 - (R_1 - d)^4] \dots$$

Wir nehmen nun zunächst die Wanddicke gegenüber dem Radius R_1 als verschwindend klein an. Dann fallen, wenn wir den Ausdruck $(R_1 - d)^4$ auf der rechten Seite der Gleichung 1) entwickeln:

$$m_1 = \frac{\pi}{2} G \frac{\omega_1}{h} [R_1^4 - R_1^4 + 4R_1^3d - 6R_1^2d^2 + 4R_1d^3 - d^4],$$

ausser R_1^4 die Glieder mit den höheren Potenzen von d weg; die Gleichung 1) reducirt sich demnach auf die folgende:

$$2) \dots m_1 = 2\pi G \frac{\omega_1}{h} R_1^3d.$$

Ein entsprechender Ausdruck gilt nun für jeden beliebigen der übrigen Cylindermäntel des Bündels, gleichgültig ob diese links- oder rechtsgestreift sind. Wenn die Substanz und die Mächtigkeit aller dieser Mäntel dieselbe ist, so können sich die Ausdrücke für ihre aktiven Drehmomente, abgesehen vom Vorzeichen, nur durch die Grösse der Radien R und der Torsionswinkel ω unterscheiden.

Es lässt sich nun leicht zeigen, dass sich bei ein und demselben Masse der Austrocknung ihre Torsionswinkel umgekehrt wie die entsprechenden Radien, und somit die absoluten Werthe ihrer aktiven Torsionsmomente direkt wie die Quadrate der Radien verhalten.

1) Vgl. z. B. Grashof, Theorie der Elasticität und Festigkeit, 1878, p, 144, Formel 244.

Um dies zu beweisen, betrachten wir zunächst die Figur 51. In dieser bedeute das Rechteck $ABCD$ den abgerollten Mantel C_1 im feuchten Zustande. Die Höhe desselben sei so gewählt, dass er bei dem angenommenen Masse der Austrocknung genau eine Umdrehung von 360° erfahre; dann ist die Figur, in welche $ABCD$ hierbei übergeht, dargestellt durch das Rhomboid $AB_1C_1D_1$, worin D_1 vertikal über B_1 liegt. Ein Mantel C_1' von derselben Höhe und dem halben Umfange, dargestellt durch $AEFD$, würde unter den gleichen Umständen übergehen in $AE_1F_1D_1$ (wenn E_1 und F_1 die Seiten AB_1 und D_1C_1 halbiren). Der dem Mantel C_1 ähnliche Mantel $C_2' = AEGH$ dagegen, dessen Radius und Höhe beide die Hälfte der entsprechenden Grössen von C_1 betragen, ist nach der Torsion durch das Parallelogramm $AE_1G_1H_1$ dargestellt, dessen Eckpunkte H_1 und G_1 die Halbirungspunkte der Strecken AD_1 und E_1F_1 bedeuten.

Beachtet man nun die Grösse der von den einzelnen Mänteln vollzogenen Torsionen, so erkennt man leicht, dass dieselbe bei C_2 wie bei C_1 nur einen Umlauf, bei C_1' hingegen deren zwei ausmacht, und bei einem anderen Mantel von der Höhe des C_1 , dessen Umfang nur $\frac{1}{n}$ von demjenigen des Mantels C_1 betrüge, auf n Umläufe steigen würde.

Das Resultat lässt sich leicht verallgemeinern. Da nämlich (vgl. Schwendener, Ueber Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen, p. 665, Fig. 2, oder diese Abhandlung, II. Theil, § 1) ähnliche Rechtecke gleicher Streifung bei demselben Masse der Quellung oder Schrumpfung wiederum in ähnliche Rhomboide übergehen, so kommt zwei Cylindermänteln von verschiedenen Radien R und ϱ dieselbe Torsionsgrösse (Zahl der Umläufe) zu, falls sie ähnlich sind, d. h. falls ihre Höhen l und λ im Verhältniss der Radien R und ϱ stehen. Sei nun unter dieser Voraussetzung der für beide Mäntel gleiche Torsionswinkel bei einer gewissen Aenderung des Wassergehaltes gleich α , so beträgt derselbe bei Mänteln von denselben Radien R und ϱ , denen jedoch nur die Höhe l zu-

kommt, die Werte $\frac{\alpha}{l}$, bez. $\frac{\alpha}{\lambda}$, denn die Torsionsgrösse ist bekanntlich der Höhe proportional. Falls aber beide die gleiche Höhe h besitzen, so sind die Torsionswinkel w und ω bezüglich:

$$w = \frac{\alpha h}{l} \quad \text{und} \quad \omega = \frac{\alpha h}{\lambda}.$$

Mithin ist:

$$w : \omega = \frac{1}{l} : \frac{1}{\lambda} = \lambda : l = \varrho : R; \text{ folglich}$$

$$3) \dots R w = \varrho \omega,$$

d. h. für Cylindermäntel gleicher Höhe ist bei gleicher Streifung das Produkt aus dem Radius und dem, einem gewissen Masse der Schrumpfung oder Quellung entsprechenden Torsionswinkel, also die Grösse der Horizontalverschiebung für jeden Punkt ihres obersten Querschnitts, konstant. Bezeichnen wir diese Grösse mit ε , so drücken sich die Torsionswinkel w und ω für Cylindermäntel von der Höhe h und den Radien R und ϱ durch die Gleichungen aus:

$$4) \dots w = \frac{\varepsilon}{R} \quad \text{und} \quad \omega = \frac{\varepsilon}{\varrho}.$$

Somit ergeben sich für die entsprechenden aktiven Torsionsmomente m und μ nach Gleichung 2) p. 197 die Ausdrücke:

$$5) \left\{ \begin{array}{l} m = \frac{2\pi G}{h} \frac{\varepsilon}{R} R^3 d = \frac{2\pi G \varepsilon d}{h} R^2; \\ \mu = \frac{2\pi G}{h} \frac{\varepsilon}{\varrho} \varrho^3 d = \frac{2\pi G \varepsilon d}{h} \varrho^2. \end{array} \right.$$

Mithin ist:

6) $\dots m : \mu = R^2 : \varrho^2$. Hiermit ist die auf p. 197 aufgestellte Behauptung erwiesen.

Unter Zugrundelegung der auf pag. 195 eingeführten Bezeichnungen lässt sich nunmehr leicht das resultierende Gesamt-Drehungsmoment M für den ganzen Querschnitt der Fig. 50 aufstellen. Rechnen wir die der Torsion der Einzelzellen entsprechende Drehungsrichtung positiv, so ergibt sich für dieses, wenn alle Tangentialwandungen dieselbe sehr geringe Dicke d aufweisen:

$$7) \dots M = \frac{2\pi G}{h} \varepsilon d [(R_1^2 - r_1^2) + (R_2^2 - r_2^2) + (R_3^2 - r_3^2) \dots],$$

wo die Grössen R und r die äusseren Radien der Mäntel bedeuten.

Aus dieser Gleichung ziehen wir nun einige wichtige Schlussfolgerungen. Da jeder der in Klammern eingeschlossenen Summanden $(R^2 - r^2)$ auf der rechten Seite von 7) wesentlich positiv ist, so ergibt sich zunächst, dass bei konstanter sehr geringer Dicke d der Wandungen für den ganzen Querschnitt unter den gegebenen Voraussetzungen stets ein Drehungsmoment resultirt, dessen Richtung mit derjenigen, in welcher die Einzelzellen tordiren, übereinstimmt. Ueber die Grösse der unter der Einwirkung desselben wirklich zu Stande kommende Torsion des ganzen Komplexes werden wir im Abschnitt b) dieses § handeln. Hier legen wir uns zunächst die Frage vor, welcher der Summanden $R^2 - r^2$ in der Gleichung 7) den grössten Werth hat. Zerfallen wir $R^2 - r^2$ in die Faktoren $R+r$ und $R-r$, und setzen voraus, dass die in radialer Richtung gemessene Breite der Zellen (Zonenbreite) $R-r = z$ durchweg dieselbe sei, so wird unmittelbar ersichtlich, dass das aktive Moment der Einzelzonen um so beträchtlicher wird, je weiter diese vom Mittelpunkte entfernt sind, da ja in dieser Richtung der veränderliche Faktor $R+r$ zunimmt.

Wäre also die Aufgabe lediglich so gestellt, innerhalb eines nicht-tordirenden Gewebes einen Ring tordirender Zellen so anzubringen, dass ein möglichst grosses aktives Drehmoment erzielt würde, so wäre derselbe, so nahe als es anginge, an die Peripherie zu legen. Dies ist nicht auffällig, da ja mit dem Radius des Ringes auch die Zahl der anzubringenden tordirenden Zellen wächst. Es erhebt sich jedoch die Frage, ob ein Maximum des aktiven Torsionsmoments durch eine besondere Anordnung hervorgebracht werden kann, falls nur eine bestimmte Anzahl von Zellen zur Verfügung steht.

Um diese Frage zu erledigen, nehmen wir an, die Zellen wären einmal in einem einzigen weiteren Ringe zusammengestellt, bei dem der grössere Radius des äusseren Mantels R und der grössere des inneren r betrage; das

andere Mal in mehreren kleineren Ringen von den Radien R_1 und r_1 , R_2 und r_2 , R_3 und r_3 etc. Dann ist das aktive Torsionsmoment für den ersten Fall nach 7).

8) $M = \left(\frac{2\pi G}{h} \varepsilon d (R - r) \right) (R + r)$ und dasjenige für den zweiten Fall:

9) $M' = \left(\frac{2\pi G}{h} \varepsilon d (R - r) \right) [(R_1 + r_1) + (R_2 + r_2) + (R_3 + r_3) \dots]$.

Nun ist, wenn wir die Wanddicke d durchweg gegenüber den Radien vernachlässigen dürfen, $\frac{R+r}{2}$ der Radius des Kreises, welcher die Breite des Ringes, gebildet durch die Kreise vom Radius R und r , halbirt; der Umfang U dieses Mittelkreises ist mithin $(R+r)\pi = \varrho\pi$.

Entsprechend ergibt sich für die Umfänge der übrigen Mittelkreise U_1, U_2, U_3 etc.: $U_1 = \pi(R_1 + r_1) = \pi\varrho_1$; $U_2 = \pi(R_2 + r_2) = \pi\varrho_2$ etc.

Sei nun die Anzahl der zur Verfügung stehenden tordirenden Elemente n , diejenige der zu den Kreisringen von den Mittelkreisen U_1, U_2, U_3 u. s. w. verwendeten bez. n_1, n_2, n_3 etc., und die mittlere Zellenbreite gleich b , so ist zu setzen: $U = 2\pi\varrho = nb$; $U_1 = 2\pi\varrho_1 = n_1b$; $U_2 = 2\pi\varrho_2 = n_2b$; $U_3 = 2\pi\varrho_3 = n_3b$ etc.

Nun ist $n = (n_1 + n_2 + n_3 + \dots)$ nach Voraussetzung, mithin: $\varrho = (\varrho_1 + \varrho_2 + \varrho_3 + \dots)$, oder:

$R + r = [(R_1 + r_1) + (R_2 + r_2) + (R_3 + r_3) + \dots]$,
folglich nach Gleichung 8) und 9)

$$M = M',$$

d. h. für die Grösse des aktiven Torsionsmomentes ist es gleichgültig, in welcher Weise eine bestimmte Anzahl tordirender Zellen zu Kreisringen vereint sind.

Gegen diese Schlussfolgerung könnte der Einwand erhoben werden, dass ihre Gültigkeit von der bez. der Wanddicke d gemachten Annahme abhängig ist, und dass sie daher für die hygroskopischen tordirenden Organe, die zum Theil nahezu fadendünn, und deren Zellen verhältnissmässig massig sind, keinen Werth habe, weil bei diesen

die Wanddicke d gegenüber den Radien nicht vernachlässigt werden dürfe. Daher soll die Betrachtung auch noch für die Voraussetzung geführt werden, dass d eine beträchtlichere Grösse erreicht. Die erste der Formeln 5) geht in diesem Falle, wenn ϱ den mittleren Radius des Wandmantels bezeichnet, über in die folgende:

$$\begin{aligned}
 10) \dots M &= \frac{2\pi G\varepsilon}{h} \int_{\varrho - \frac{d}{2}}^{\varrho + \frac{d}{2}} r^2 dr \\
 &= \frac{2\pi G\varepsilon}{h} \cdot \frac{1}{3} \left[\left(\varrho + \frac{d}{2} \right)^3 - \left(\varrho - \frac{d}{2} \right)^3 \right] \\
 &= \frac{2\pi G\varepsilon}{h} \cdot \frac{1}{3} \left[3\varrho^2 \frac{d}{2} + 3\varrho^2 \frac{d}{2} + \frac{d^3}{8} + \frac{d^3}{8} \right]. \\
 11) \dots M &= \frac{2\pi G\varepsilon}{h} d \left(\varrho^2 + \frac{d^2}{12} \right).
 \end{aligned}$$

Fassen wir wiederum die aktiven Torsionsmomente der beiden zu einem Zellringe gehörigen Mäntel wie in Formel 8) zu M' zusammen, so ergibt sich, wenn noch ϱ' den Mittelradius des kleineren von ihnen anzeigt:

$$12) \dots M' = \frac{2\pi G\varepsilon}{h} d (\varrho^2 - \varrho'^2).$$

Das gesammte Torsionsmoment M des Zellbündels wird also:

$$13) \dots M = \frac{2\pi G\varepsilon}{h} d [(\varrho_1^2 - \varrho_1'^2) + (\varrho_2^2 - \varrho_2'^2) + (\varrho_3^2 - \varrho_3'^2) \dots].$$

Beachtet man nun, dass sich die einzelnen Summanden der eckigen Klammern von 13) ebenfalls in Produkte von der Form $(\varrho - \varrho')(\varrho + \varrho')$ umbilden lassen, und die Grössen $(\varrho_1 - \varrho_1')$, $(\varrho_2 - \varrho_2')$ u. s. w. wiederum gleich sind, die anderen: $(\varrho_1 + \varrho_1')$, $(\varrho_2 + \varrho_2')$ u. s. w. aber dieselbe Bedeutung haben wie $(R_1 + r_1)$, $(R_2 + r_2)$ in der Gleichung 9), so ergibt sich die Richtigkeit der obigen Behauptung, dass auch, wenn die Zellen dickwandig sind, die Grösse ihres gesammten aktiven Torsionsmomentes von ihrer Vertheilung über den Querschnitt unabhängig ist, wenigstens so lange die opponirten zu Cylindermänteln zusammenschliessenden Wandungen die-

selbe Mächtigkeit besitzen¹⁾. Uebrigens ist es leicht ersichtlich, dass dasselbe Quantum an Wandsubstanz, wenn es auf Erhöhung der Torsion ankommt, auch günstiger vertheilt werden kann, als es soeben vorausgesetzt worden ist. Es ist hierzu offenbar nur erforderlich, die Dicke der Innenwandungen jedes Zellringes zu verringern und die Aussenwände derselben entsprechend zu verstärken.

Wären dagegen umgekehrt die eben bezeichneten Innenwände stärker verdickt als die äusseren, so würde der Fall eintreten können, dass das Gesamt-Torsionsmoment M gleich Null wäre oder gar sein Zeichen umkehrte, so dass im letzteren Falle ein Komplex linksläufig gestreifter Zellen bei der Schrumpfung sogar Rechtstorsion erleiden würde. Das nähere Eingehen auf eine der beiden letzten Bedingungen hat jedoch kein erhebliches Interesse, da dieselben in der Natur schwerlich realisirt sind.

b) Berücksichtigung des passiven Torsionsmomentes T .

Wir wenden uns vielmehr einer Frage zu, die ungeachtet ihrer Wichtigkeit bisher mit Stillschweigen übergegangen wurde. Es ist die nach der Grösse der, unter dem Einfluss des Drehungsstrebens der Einzelelemente, an dem ganzen Zellkomplex in Wirklichkeit hervorgebrachten Torsion. Um ein Urtheil hierüber und wo möglich bestimmte Formeln zu gewinnen, wird es nöthig, den specifischen Torsionskoeffizienten des Zellbündels einzuführen, der sich als das Produkt von $\frac{\pi}{2}$ mit dem Schubelasticitätsmodul G' darstellt. Es leuchtet ein, dass diese Konstante G' mit dem bisher in Betracht gezogenen Modul der Schubelasticität G nicht übereinstimmt, sondern erheblich kleiner ist. Denn der von zahlreichen luftgefüllten Zellräumen durchsetzte Cylinder der Fig. 50 setzt einer drehenden Kraft einen weit geringeren specifischen Widerstand entgegen, als es geschehen würde, wenn er aus solider lückenloser Wand-

1) Es sei jedoch ausdrücklich nochmals daran erinnert, dass der Einfluss der Radialschrumpfung bei unserer Untersuchung nicht berücksichtigt ist.

substanz bestände. Das Verhältniss zwischen G und G' ist, falls das Bündel nur aus gleichartigen Zellen besteht, lediglich von dem Verhältniss der Wanddicke der Einzelzellen zum Durchschnittsradius ihres Lumens abhängig und daher mit der Querschnittsform dieser Zellen variabel; falls aber noch andere Elemente in die Zusammensetzung des Bündels eingehen, hängt es natürlich auch noch von dem Widerstande ihrer Wandsubstanz ab. Immerhin lassen sich auch ohne genauere Kenntniss desselben einige allgemeine Sätze über relative Torsionsgrössen von Zylinder verschiedenen Umfanges, aber gleichen Baues (α) und solchen gleichen Umfanges, und verschiedenen Baues (β) ableiten.

α) Wir haben zu dem Ende zunächst das rückwirkende Torsionsmoment T unseres cylindrischen Bündels heranzuziehen. Da dasselbe den Radius R_1 hat, so beträgt dieses Moment, wenn die wirklich erzielte Torsionsgrösse gleich ω' (wieder in Bogenmass ausgedrückt) gesetzt wird:

$$14) \dots T = \frac{\pi}{2} G' \frac{\omega'}{h} R_1^4.$$

Dieses ist nun mit den früher abgeleiteten Ausdrücken für M zu vergleichen. Wir werden uns dabei aber vorerst auf den Fall beschränken, dass die Dicke d aller Tangentialwandungen so gering ist, dass sie gegenüber deren Abständen von der Axe vernachlässigt werden darf. Unter dieser Voraussetzung gilt für M die Gleichung 7), pag. 200. Dieselbe lässt sich nun sehr bedeutend vereinfachen, wenn man sie geometrisch deutet. Denken wir uns nämlich die Einzelglieder von der Form $(R^2 - r^2)$ innerhalb der eckigen Klammer auf der rechten Seite mit dem voraufgehenden Faktor π multiplicirt, so stellen diese Produkte mit Vernachlässigung sehr kleiner Grössen erster Ordnung die Querschnitte der einzelnen den Cylinder zusammensetzenden ringförmigen Zellzonen dar. Die aktiven Drehmomente derselben sind mithin ihrer Querschnittsfläche

1) S. z. B. Grashof, Theorie der Elast. und Festigk. 1878, p. 144, Formel 243.

direkt proportional¹⁾); die Summe aller stellt aber den Querschnitt des ganzen Cylinders vom Radius R_1 dar. Die Gleichung 7) lässt sich demnach einfacher schreiben in der Form:

$$15) \dots M = \frac{2G}{h} \varepsilon d \cdot \pi R_1^2.$$

Während nach Gleichung 14) die Grösse T mit der vierten Potenz des Cylinderradius wächst, nimmt M nur im Quadrate desselben zu. Dies ist von wesentlicher Bedeutung für den Werth von ω' . Da nämlich $M = T$, so folgt aus 14) und 15) für dieses der Werth

$$16) \dots \omega' = \frac{4G\varepsilon d}{G'} \cdot \frac{1}{R_1^2},$$

in Worten: Bei cylindrischen Zellbündeln, die aus gleichartigen, sehr dünnwandigen, in konzentrische Zonen geordneten tordirenden Zellen bestehen, nimmt das Mass der durch einen und denselben Grad der Schrumpfung hervorgerufenen Torsion im quadratischen Verhältniss des Halbmessers ab. Würde also ein solches Bündel bei der Austrocknung etwa eine Drehung von 5 Umläufen zeigen, so würde sich ein gleichartiges von derselben Länge und zehnfacher Dicke nur um 18° drehen und erst bei der hundertfachen Länge dieselbe Zahl von Umläufen aufweisen.

Da die Quadrate der Radien, mit π multiplicirt, die Querschnittsflächen der Bündel angeben, so lässt sich der obige Satz auch mit den Worten aussprechen:

Die wirklichen Torsionsgrössen zweier Bündel der angegebenen Beschaffenheit verhalten sich umgekehrt wie die Bündelquerschnitte.

Da ferner die sämtlichen den Komplex zusammensetzenden Zellen der Voraussetzung nach gleich grosse Querschnittsflächen haben sollen, so lässt sich endlich auch behaupten:

1) Hieraus wird anschaulich, warum die Grösse des aktiven Torsionsmomentes, wie früher p. 201 auseinandergesetzt wurde, von der Art der Anordnung einer bestimmten Zahl von Elementen unabhängig ist.

Die wirklichen Torsionen derartiger Bündel verhalten sich umgekehrt wie die Zahlen der Zellen, aus denen sie aufgebaut sind.

Dürfte man eine der Zellkomponenten, etwa die innerste axiale Zelle, ebenfalls als einen Cylinder der erwähnten Art betrachten, so würde der obige Satz einen Vergleich zwischen der Torsionsgrösse einer Einzelzelle und eines aus einer grösseren Zahl derselben aufgebauten Komplexes ermöglichen. Unterläge nämlich beispielsweise eine Einzelzelle von 1 mm Länge bei der Austrocknung einer Torsion von 2 Umläufen, so würde der obige Satz ergeben, dass ein Komplex, der 100 solcher Zellen im Querschnitt enthält, erst bei einer Länge von 5 cm, ein Komplex von 10000 erst bei einer Länge von 5 m einen Umlauf aufweisen würde. — Mögen nun diese Zahlen auch von der Wirklichkeit mehr oder weniger abweichen, so ist der angestellte Vergleich immerhin geeignet, die Thatsachen dem Verständniss näher zu bringen, dass ein Komplex stark tordirender Einzelzellen bei grösserer Mächtigkeit oft kaum eine Spur von eigener Drehung erkennen lässt, und dass anderseits die natürlichen Organe mit starker Schrumpfungstorsion durchweg durch ihre Faden-Dünne auffallen.

Man könnte allerdings auch hier wieder den Einwand erheben, dass unsere vorigen Betrachtungen meist eine Anwendung auf die soeben erwähnten Fälle nicht gestatten, da die tordirenden Zellen der Natur gewöhnlich von erheblicher Wandmächtigkeit sind. Eine kurze Prüfung der unter solchen Umständen heranzuziehenden Gleichung 13) für M genügt aber schon, um dieses Bedenken, soweit die Tangentialschrumpfung allein in Betracht kommt, zu entkräften. Diese Gleichung lässt nämlich erkennen, dass das Produkt des mit dem Radius des Zellbündels veränderlichen Faktors dieser Gleichung in die Zahl π wiederum eine Fläche darstellt. Dieselbe ist sogar noch kleiner als der Inhalt des Querschnitts durch das Bündel, während wir ja das entsprechende Produkt unter Voraussetzung sehr dünnwandiger Zellkomponenten der Querschnittsfläche gleichsetzen dürften. Jedenfalls ist M wiederum eine Funktion zweiten Grades von dem Bündelhalbmesser. Das Missver-

hältniss zwischen dem Wachsthum des aktiven und des passiven Drehmomentes bei zunehmendem Umfange des Bündels ist also auch unter den erwähnten Umständen vorhanden.

β) Wenn nun gemäss dem Vorigen der Torsionseffekt der Zellkomponenten um so geringer wird, je mehr sich dieselben von der Axe entfernen, so lässt sich vermuthen, dass, falls für den Aufbau eines Organs nur eine beschränkte Zahl von tordirenden Elementen zur Verfügung steht, diese dem Centrum möglichst nahe gerückt werden müssen, um das Drehungsmaximum zu erzielen. Dieser Fall träte z. B. ein, wenn das Organ im lebenden Zustande in ausgedehnterem Masse mit der Assimilationsthätigkeit und Stoffleitung betraut wäre. Dann würden ausser den tordirenden Elementen mit fester Wandung noch Parenchymzellen und Gefässstränge mit zarterer Wand nöthig sein.

Wir werfen also die Frage auf, welche Anordnung der verschiedenen Elemente unter solchen Umständen für eine ausgiebige Torsion am günstigsten wäre. Das aktive Moment M fällt hierbei ausser Betracht, da es ja nur von der konstanten Zahl der derberen Elemente abhängt. Dagegen sind die passiven Torsionsmomente T für die verschiedenen Anordnungen zu untersuchen. Wir beschränken diese Erörterung auf zwei Arten des Aufbaues. Das eine Mal mögen die tordirenden Elemente einen centralen Cylinder vom Radius r_1 , die übrigen eine Ringzone von den Radien R und r_1 bilden; das andere Mal seien umgekehrt die zarteren Elemente im Centrum untergebracht und bilden dort ein cylindrisches Gewebe vom Radius r_2 , der von dem Ringe der tordirenden (mit den Radien R und r_2) umgeben sei. Die spezifische Konstante des Torsionskoeffizienten des Komplexes der letztgenannten Zellen sei G' , diejenige des zarteren Gewebes g' ; die Torsionsgrösse im ersten Falle sei mit ω'_1 , die im zweiten Falle erzielte mit ω'_2 bezeichnet. Dann ist das rückwirkende Torsionsmoment im ersten Falle:

$$17) \dots T_1 = \frac{\pi}{2h} \cdot \omega'_1 [G' r_1^4 + g' (R^4 - r_1^4)]$$

und im zweiten Falle:

$$18) \dots\dots T_2 = \frac{\pi}{2h} \cdot \omega'_2 [G'(R^4 - r_2^4) + g'r_2^4].$$

Da die aktiven Momente M in beiden Fällen gleich sind, so ist auch $T_1 = T_2$. Hieraus folgt, dass diejenige der Grössen ω'_1 und ω'_2 den grösseren Wert hat, deren Faktor der kleinere ist. Es sind somit die beiden in 17) und 18) von eckigen Klammern eingeschlossenen Ausdrücke F_1 und F_2 mit einander zu vergleichen. Dieselben lassen sich nun leicht umformen in:

$$\begin{aligned} F_1 &= g'R^4 + (G' - g')r_1^4, \\ F_2 &= G'R^4 - (G' - g')r_2^4. \end{aligned}$$

Nun ist nach der Voraussetzung die Querschnittsfläche der nicht tordirenden Elemente beidemal dieselbe, also

$$\begin{aligned} r_2^2 \pi &= (R^2 - r_1^2) \pi, \text{ mithin} \\ r_2^4 &= (R^4 - 2R^2 r_1^2 + r_1^4). \end{aligned}$$

Setzen wir diesen Werth von r_2^4 in den Ausdruck von F_2 ein, so ergibt sich nach der Reduktion:

$$F_2 = g'R^4 + (G' - g')r_1^2(2R^2 - r_1^2).$$

Dieser Werth unterscheidet sich von dem des F_1 nur dadurch, dass F_1 im zweiten Gliede rechts den Faktor r_1^4 hat, wo bei F_2 der Faktor $(2R^2 - r_1^2)$ steht. Nun ist aber $r_1^2 < R^2$, also umsomehr $r_1^2 < R^2 + (R^2 - r_1^2)$. Mithin ist $F_2 > F_1$ ¹⁾ und demnach wie vorher erwähnt $\omega'_1 > \omega'_2$.

Steht also zum Aufbau eines cylindrischen Organes, dessen Elemente in ringförmige Zonen geordnet sein sollen, eine bestimmte Anzahl von tordirenden und von zarteren nicht tordirenden Zellen zur Verfügung, so ist es zur Erzielung einer kräftigen Torsion vortheilhafter, die erstgenannten im Centrum unterzubringen, als sie in einer peripherischen Zone aufzustellen.

Soll hingegen das Organ möglichst „torsionsfest“ sein, so wäre, wie Schwendener schon in seinem „Mechanischen Prinzip“ andeutet, die entgegengesetzte Anordnung die günstigere.

1) $G' - g'$ ist ja als positiv vorausgesetzt worden.

Ueber das aktive Torsionsmoment
 von Bündeln gleichmässig-quellbarer und gleich-
 mässig-schräggestreifter Zellen
beliebiger Querschnittsform und Anordnung.

Die Voraussetzungen unserer letzten Untersuchung sind ideale. Weder die bei derselben angenommene Querschnittsform der Zellen, noch deren Vertheilung entspricht den natürlichen Bedingungen. Wenn wir nun, um uns diesen zu nähern, die Gestalt des Querschnitts der Fasern beliebig polygonal und ihre Anordnung regellos voraussetzen, so ist es nicht mehr möglich, das Gesamt-Torsionsmoment M des Bündels aus den Momenten konzentrischer Wandcylinder zusammensetzen. Man hat vielmehr jede einzelne der breiteren oder schmaleren ebenen Längsplatten, aus welchen die Zellmäntel gebildet sind, ins Auge zu fassen und zunächst die relative Grösse der horizontalen Schubspannung S zu bestimmen, welche in Folge des Wasserverlustes durch die Verschiebung ihrer kleinsten Theilchen in einem beliebigen, z. B. falls das eine Ende des Bündels eingespannt ist, in dem freien Endquerschnitt entsteht. Diese Horizontalkraft S ist mit dem Abstände p der zugehörigen Membranfläche von der neutralen Axe zu multiplizieren, wenn die Dicke der Membran nur gering ist. Dann liefert uns dieses Produkt direkt den absoluten Werth des gesuchten aktiven Torsionsmomentes m für jene Wandfläche. Ist diese aber von erheblicherer Dicke, so ergiebt sich für sie die Grösse m angenähert durch Multiplikation der mittleren Entfernung ihrer Lamellen von der neutralen Linie oder genauer durch eine einfache Integration, wie sie schon auf p. 202 ausgeführt ist. Wir werden nun den derart entwickelten Ausdruck von m zunächst benutzen, um das früher erhaltene Resultat für die aktiven Momente von Cylindermänteln verschiedenen Umfanges (Gleichung 5) zu verifiziren.

Kehren wir alsdann zu unserer allgemeineren Aufgabe zurück, so empfiehlt es sich, das Moment M des ganzen Zellbündels durch die Drehmomente μ der Einzelzellen

auszudrücken. Wir werden also des weiteren diejenigen Grössen m , welche sich auf sämtliche Längswände einer einzelnen Faser beziehen, mit Berücksichtigung ihres Vorzeichens addiren. Dabei wird sich der merkwürdige, allerdings schon durch den vorigen Abschnitt vorbereitete Satz ergeben, dass die aktiven Drehmomente μ der Einzelzellen, mögen diese nun zart- oder dickwandig sein, von deren Lage, d. h. deren Entfernung von der Drehaxe gänzlich unabhängig sind. Dieser Satz erleichtert es uns, auch über die hygroskopischen Bewegungen von beliebig geformten Zellbündeln, die nur zum Theil aus tordirenden Elementen aufgebaut sind, und deren Wanddicke wechselt, zu allgemeineren Schlüssen zu gelangen. Doch seien diese dem nächsten Paragraphen vorbehalten.

Nach der hiermit gegebenen vorläufigen Orientirung gehen wir nun an die Bestimmung der oben erwähnten Schubspannung S . Wir beschränken uns wieder auf den Fall der Schrumpfung.

a) Bestimmung der horizontalen Schubspannung S von einer Einzelwandung.

Um die gestellte Aufgabe klarer zu erfassen, zerlegen wir den Schrumpfungsvorgang wiederum in 2 Stufen. Zuerst sollen die vertikal gerichteten Zellwände des Bündels, ohne dass eine Tendenz zur Schrägstellung ihrer Längslinien auftrete, ihrer gleichmässigen Streifung entsprechend, sämtlich dieselbe Verkürzung ihrer Grund- und Seitenkanten erfahren, so dass also die für alle gleiche Höhe AD durchweg in dieselbe AD' (Fig. 51) übergeht, und sich die Querschnittslängen nach der Schrumpfung zu den ursprünglichen sämtlich wie $AB_1:AB$ verhalten. Aus $ABCD$ z. B. wird auf diese Weise das Rechteck AB_1D_1D' (Fig. 51). Durch diese Aenderung wird offenbar keinerlei Horizontalspannung inducirt. Nunmehr möge sich aber in der einzelnen Seitenwandung AB_1D_1D' , deren aktive Schubspannung bestimmt werden soll, das Bestreben geltend machen, in die schiefwinkelige Form $AB_1D_1C_1$ überzugehen, während alle anderen in dem bisherigen Zustande verharren. Die Kraft, mit welcher die Theilchen des Querschnitts

$D'D_1$ im Gegensatz zu den elastischen Widerständen des ganzen Bündels der Lage D_1C_1 zustreben, ist die gesuchte aktive Schrumpfungsspannung S .

Bei der Bestimmung derselben lehnen wir uns an die Erörterung ähnlicher Formänderungen an, die Clebsch in seiner Theorie der Elastizität p. 8 ff. und p. 421 dargestellt und Wüllner im Kompendium der Physik 1879, I. Bd. p. 125 zu einer elementaren Ableitung der Torsionserscheinungen verwertet hat.

Wir denken uns nämlich die Membran AB_1D_1D' (Fig. 51) in eine Reihe vertikal übereinander liegender Querschichten von sehr geringer Höhe h' zerlegt und nehmen in erster Annäherung an, dass innerhalb dieser keine Horizontalverschiebungen eintreten, eine jede von ihnen jedoch gegen die nächst-untere um eine gewisse Strecke ε' verrückt sei. Statt des Rhomboids $AB_1C_1D_1$ erhalten wir dann aus $ABCD$ die komplizirtere Form der Fig. 52, in welcher die einzelnen Schichten eine „Treppe“ bilden. Die Kraft, welche nöthig ist, um jeden materiellen Punkt einer ihrer Stufen, z. B. der vierten, gegenüber dem entsprechenden der nächst-unteren um die Strecke $ut = \varepsilon'$ zu verschieben, ist dem Quotienten $\frac{\varepsilon'}{h'}$ aus dieser Strecke und der Stufenhöhe $uv = h'$, d. h. der trigonometrischen Tangente des „Verschiebungswinkels“ tvu proportional. Dieser Winkel ist gleich $D'AD_1$. Demnach haben wir die gesuchte Schubspannung S der Tangente dieses Winkels, oder wenn wir noch die in der Höhe $AD' = h$ stattfindende Horizontalverschiebung mit ε bezeichnen, dem Quotienten $\frac{\varepsilon}{h}$ proportional zu setzen. Dieser Quotient setzt die Schubspannung in Zusammenhang mit dem Masse der Austrocknung, mit dem ja ε veränderlich ist.

Nun ist noch die Breite $AB = s$ und die Dicke d der Membran in Anschlag zu bringen. Beide haben auf die Verschiebungsgrösse ε keinen Einfluss, so lange die betreffende Membran völlig frei ist. Denn das Rechteck $ABJH$ (Fig. 51) z. B., welches die doppelte Breite hat wie $AEFH$, gestaltet sich bei der Schrumpfung um in $AB_1J_1H_1$,

dessen obere Seite H_1J_1 um dasselbe Stück von AH aus nach rechts verschoben ist, wie die Seite H_1G_1 des kleineren Rechtecks.

Sind diese Dimensionen aber auch ohne Belang für die Quantität der freien Bewegung, so sind sie doch von wesentlicher Bedeutung für die Intensität der durch die Widerstände der benachbarten Membranen gehemmten. Es ist leicht einzusehen, dass die Spannung S im selben Verhältniss mit der Breite s und der Dicke d wächst. Mithin erhalten wir für die gesuchte Horizontalkraft, wenn k_1 einen konstanten Faktor bedeutet, den Ausdruck:

$$19) \dots\dots\dots S = k_1 \frac{\varepsilon}{h} sd.$$

Ist die Entfernung der in Rede stehenden Membran von der neutralen Axe gleich p , so ist das Drehungsmoment m der Membran bezüglich dieser Axe:

$$20) \dots\dots\dots m = k_1 \frac{\varepsilon}{h} sdp.$$

b) Bestätigung der früher abgeleiteten Formel 5) für das aktive Torsionsmoment eines Wandcylinders.

Wie vorausgeschickt worden, wenden wir die Formel 20) zunächst an, um das in der Gleichung 5) p. 199 ausgesprochene Hauptresultat des vorigen Paragraphen nochmals abzuleiten.

Es handelt sich dort um das Drehungsmoment von zarten Wandungen gleicher Mächtigkeit, die sämtlich tangential gestellt sind, und deren Gesammtheit, da sie denselben Abstand R von der Axe des Zellkomplexes haben, als Cylindermantel aufgefasst werden kann. Für alle diese sind auch die Grössen ε , h und d dieselben. Die Gleichung 20) ergibt daher:

$$\Sigma m = k_1 \frac{\varepsilon}{h} dR \cdot \Sigma s.$$

Die Querschnitte s bilden aber hier einen Kreis vom Radius R , daher ist $\Sigma s = 2R\pi$, und die vorige Gleichung geht über in die folgende:

$$\Sigma m = 2\pi k_1 \frac{\varepsilon}{h} dR^2.$$

Ebenso lautet aber auch die Gleichung 5) p. 199, in welcher die sämtlichen Grössen dieselbe Bedeutung haben wie in der eben gewonnenen, und nur für die spezifische Konstante G_1 des Torsionsmoduls das Zeichen k_1 gesetzt ist.

c) **Aktives Torsionsmoment μ einer Einzelzelle.**

Dem oben mitgetheilten Plane entsprechend nehmen wir hierauf die Summation der durch die Gleichung 20) dargestellten Grössen m für die Wandungen einer einzelnen Zelle vor, deren Querschnitt durch das Polygon $ABCDE$ (Fig. 53) dargestellt sein möge. Bei der Ausführung der Addition hat man das Vorzeichen der einzelnen Spannungen S zu berücksichtigen. Man könnte dasselbe ermitteln, indem man jede Spannung S in eine tangential und eine radial zu der durch O gehenden neutralen Axe gerichtete Komponente zerfällt, und hätte dann der Grösse S dasselbe Vorzeichen beizulegen, das der ersteren Komponente zukommt. Einfacher ist es jedoch, folgendes Hilfsmittel anzuwenden. Man verbinde die äussersten Ecken des Polygons A und D mit dem Punkte O . Wenn man nun die Drehungsrichtung der isolirten Zelle bei Wasserverlusten als positiv rechnet, so hat man die Spannungen innerhalb der „äusseren“ Wände AB , BC und CD positiv, die der „inneren“, DE und EA , negativ zu nehmen¹⁾. Soviel über das Vorzeichen.

Die Grössenverhältnisse der Torsionsmomente lassen sich graphisch leicht veranschaulichen, wenn man beachtet, dass ausser k_1 auch ε und h für alle Wände desselben Bündelquerschnitts gleich sind, und voraussetzt, dass für die Wände derselben Zelle auch d konstant sei. Dann lässt sich nämlich das Drehungsmoment μ der Einzelzelle unter der Form darstellen:

$$\dots \mu = \frac{k}{2} d \cdot \Sigma sp = kd \cdot \Sigma \frac{sp}{2}.$$

1) Fällt eine, resp. fallen 2 der Wandungen in die den Linien OA und OD entsprechenden Ebenen, so sind sie nicht weiter zu berücksichtigen, da ihr Drehungsmoment Null ist.

Die hier zu addirenden Summanden $\frac{sp}{2}$ sind nun zu konstruieren als Dreiecke mit der Grundlinie s und der Höhe p . So stellt beispielsweise in Fig. 53 das Dreieck AOB das durch kd dividirte aktive Drehungsmoment von AB dar, ebenso ist das Drehmoment von EA gleich $kd \cdot \triangle EOA$. Die Summe der positiven Momente in Fig. 53 ist demnach $kd \cdot OABCD$, die Summe der negativen $-kd \cdot OAED$, und es wird somit

$$21) \dots \mu = +kd \cdot ABCDE.$$

Hiermit ist dargethan, dass μ von der Lage der Zelle unabhängig ist. Dies folgt nämlich daraus, dass in dem Ausdruck für μ der Axenabstand nicht vorkommt¹⁾. Hierbei versschlägt es nichts, dass die Gleichung 21) sich nur auf

1) Herr Prof. Schwendener machte mich darauf aufmerksam, dass man dieses Resultat auf elementarem Wege durch ein einfaches Beispiel erläutern kann. — Man wähle den Querschnitt der ringsum gleichmässig gestreiften Zelle rechteckig und stelle sich zunächst vor, dass sie das Centrum eines cylindrischen Komplexes einnehme (s. Fig. 49). Sind nun die längeren Rechteckseiten ihres Querschnittes gleich a , die kürzeren gleich b , so lässt sich die durch die Schrumpfung in den erstgenannten entwickelte verschiebende Kraft durch ka , und, da deren Entfernung von der Axe gleich $\frac{b}{2}$ ist, ihr Drehmoment durch $k \cdot a \cdot \frac{b}{2}$ darstellen. Die Schubspannungen, die durch die Schrumpfung in b entstehen, sind kb , ihre Drehmomente also ebenfalls $kb \cdot \frac{a}{2}$. Das Moment μ für die ganze Zelle ist somit $2kab$. — Denkt man sich nun die Zelle in der Richtung eines Seitenpaares, z. B. des kürzeren nach aussen geschoben, bis sie den Umfang des Cylinders vom Radius r von aussen berührt, so ändert sich das Moment der kürzeren Seiten nicht, da diese ihren Vertikalabstand von der Axe bewahren. Das Drehmoment von der einen, längeren, wird aber jetzt $ka(r+b)$, und das der anderen, welches wegen der excentrischen Lage der Zelle nun in entgegengesetztem Sinne wie vorher zu nehmen ist, wird $-kar$. Die algebraische Summe der den beiden grösseren Rechteckseiten entsprechenden Momente ist also wiederum gleich kab . Somit ist also auch das ganze Torsionsmoment μ der Zelle trotz ihrer Verschiebung in der That dasselbe geblieben.

den Fall bezieht, wenn d sehr geringe Dicke hat. Ist die Dicke beträchtlicher, so hat man, wie früher angedeutet, die Wände in mehrere Schichten zu zerlegen, denen verschiedene Axenabstände p angehören. Da sich nun die tordirende Wirkung der dickwandigen Zelle aus den Einzelwirkungen von prismatischen Wandmänteln zusammensetzt, für welche 21) gültig bleibt, jeder der in Betracht kommenden Summanden somit von dem Axenabstande unabhängig ist, so gilt dasselbe auch für deren ganze Summe.

§ 9.

Ueber die hygroskopischen Bewegungen nicht-cylindrischer Zellkomplexe, die drehende Elemente enthalten.

a) Ueber die Torsionsgrösse rechtwinkliger Zellprismen aus lauter gleichen tordirenden Elementen.

Suchen wir nun, auf Grund der letzten Ergebnisse und zum Vergleich mit den im § 7 abgeleiteten Sätzen über cylindrische Zellbündel, Aufschluss über die relativen Torsionsgrössen von anders gestalteten Zellkomplexen aus ringsum gleichmässig schiefgestreiften Elementen zu gewinnen, so ist diese Aufgabe für einige einfache Querschnittsformen rechnungsmässig leicht zu erledigen¹⁾.

α) Wenn der Komplex ein quadratisches Prisma von der Grundseite a darstellt, so gilt für die, der Längeneinheit desselben durch das aktive Drehmoment M ertheilte spezifische Torsionsgrösse \mathcal{J} nach *Grashof* die Gleichung²⁾:

$$22) \dots \mathcal{J} = \frac{9M}{Ga^4}.$$

Nach unseren letzten Erörterungen ist nun der Werth von M , wenn die drehenden Zellen in ihrer Grösse und ihrem Bau übereinstimmen, der auf den Bündelquerschnitt entfallenden Zellenzahl, oder was dasselbe besagt, der Fläche dieses Querschnitts direkt proportional. Hätten wir

1) Man beachte jedoch die Bemerkung unter ε) pag. 115.

2) l. c. pag. 144, Formel 246.

also neben dem Zellenprisma von der Quadratseite a ein zweites mit n -facher Querschnittsfläche, dessen Grundkanten mithin die Grösse $a\sqrt{n}$ zukäme, so wäre für dieses der spezifische Drehungswinkel ϑ' bei demselben Masse der Austrocknung:

$$\vartheta' = \frac{9nM}{Gn^2a^4} = \frac{9M}{n \cdot Ga^4} = \frac{1}{n} \vartheta.$$

β) Ein entsprechendes Resultat erhalten wir, wenn wir zwei rektanguläre Prismen mit ähnlichem Querschnitt vergleichen.

Für den Torsionswinkel ϑ eines solchen Prismas von den Seitenlängen b und c lautet die Gleichung nach Grashof¹⁾:

$$23) \dots \dots \vartheta = \frac{9M(b^2+c^2)}{2Gb^3c^3}.$$

In einem Prisma ähnlichen Querschnitte von n -facher Querschnittsfläche sind die Rechteckseiten $b\sqrt{n}$ und $c\sqrt{n}$, also ist der Drehwinkel desselben:

$$\vartheta' = \frac{9nM \cdot n(b^2+c^2)}{2Gn^3b^3c^3} = \frac{1}{n} \vartheta.$$

Der früher für cylindrische Bündel aufgestellte Satz, dass die Schrumpfungstorsion im umgekehrten Verhältniss der Zellenzahl abnehme, gilt also hiernach auch für rechtwinklige Prismen von ähnlichem Querschnitt²⁾.

γ) Ganz anders gestaltet sich das Resultat, wenn man rechteckige Prismen von ungleicher Querschnittsform vergleicht. Nehmen wir an, das unter α) zuerst betrachtete quadratische Zellbündel wäre dadurch auf den n -fachen Querschnitt gebracht, dass sich nur das eine Paar der

1) l. c. pag. 144, Formel 245. — Diese Formel sowie die vorige [s. Gleichung 22)] stimmt äusserlich nicht ganz mit derjenigen überein, welche in den jüngsten Veröffentlichungen aus technischen Kreisen enthalten ist (vgl. z. B. Des Ingenieurs Taschenbuch, herausgegeben von dem Verein „Hütte“ von 1887, p. 285). Jedoch betreffen die scheinbaren Abweichungen nur zweifelhafte Konstante, die auf obige Resultate keinen Einfluss haben.

2) Desgleichen für elliptische.

Quadratseiten vergrösserte, dass also der Querschnitt ein Rechteck mit den Seiten a und na darstellte. Für diesen Fall wird der Drehwinkel ϑ'' nach Gleichung 23)

$$\vartheta'' = \frac{9nM(a^2 + n^2a^2)}{2Gn^3a^6} = \frac{9M(n^2 + 1)}{2Gn^2a^4} = \frac{1}{2}\vartheta + \frac{1}{2n^2}\vartheta.$$

Bedenkt man, dass der zweite Summand $\frac{1}{2n^2}\vartheta$ schon bei mässiger Grösse von n , dem ersten Summanden $\frac{1}{2}\vartheta$ gegenüber, vernachlässigt werden darf, so ergibt sich der Satz: Aus gleichartigen tordirenden Zellen aufgebaute rektanguläre Prismen, die in der kürzeren Grundkante übereinstimmen, erleiden annähernd dieselbe Schrumpfungsdrehung, auch wenn die längeren Grundkanten von einander abweichen.

δ) Im Gegensatz zu diesen wollen wir nun auch solche Prismen vergleichen, die in der Länge der grösseren Grundkante übereinstimmen. Wir gehen hierbei wieder von dem quadratischen Prisma mit der Grundkante a aus und zerlegen dasselbe durch $n - 1$ parallele Schnitte in n gleiche rechteckige Prismen. Nach Formel 23) ist die Drehung derselben pro Längeneinheit:

$$\vartheta''' = \frac{9M(a^2 + \frac{1}{n^2}a^2)}{2nG\frac{1}{n^3}a^6} = \frac{9M}{2Ga^4}(1 + n^2) = (1 + n^2)\frac{\vartheta}{2}.$$

Ist der Unterschied zwischen den Längen der Rechteckseiten des Querschnitts bedeutend, so kann man statt $1 + n^2$ annähernd den Werth n^2 einführen und erhält somit unter Berücksichtigung des vorigen den Satz: Die Schrumpfungstorsion bandförmiger Komplexe aus gleichartigen tordirenden Zellen wächst annähernd im umgekehrten Verhältniss des Quadrates ihrer Dicke.

ε) Bemerkung. Für denjenigen, welcher den früheren Darlegungen, namentlich des ersten Theils gefolgt ist, wird es keiner erneuten Erinnerung bedürfen, dass die soeben aufgestellten, ebenso wie die in § 7 mitgetheilten Sätze über die relativen Torsionsgrössen ähnlich gebauter Zellkomplexe, nur eine ganz beschränkte Gültigkeit bean-

sprechen. Sie sollen mehr als Beispiele dienen, wie das Mass der Drehung auf Grund unserer theoretischen Entwicklungen und der in der Technik gebräuchlichen Formeln zu ermitteln ist, und ausserdem für die botanische Forschung resp. die Praxis zwar Aufschlüsse allgemeiner Natur und Näherungswerthe, nicht aber unbedingt genaue Resultate liefern¹⁾. Denn die jenen Sätzen zu Grunde liegende Bedingung, dass die betreffenden Gewebe von erheblichen Längs- und Radialspannungen frei sind, finden wir ja in der Natur weder bei den Organen, welche, wie gewisse Fruchtgrannen, Mooskapselstiele u. dgl., bestimmter biologischer Aufgaben halber, besonders torsionskräftig konstruirt sind, noch im Bau der Gewebe, deren Drehungsbewegung rein accessorisch ist, genau verwirklicht. Bei den Grannen von *Avena* und *Stipa* z. B. sehen wir die Torsion in hohem Masse gerade durch die Längsspannungen gefördert, welche zwischen den inneren und äusseren Wandmassen bei der Austrocknung obwalten. Und die Fasern, Parenchymzellen und Gefässe, welche die Holztheile, Bastbänder u. a. Gewebe mit accessorischer Drehbewegung zusammensetzen, sind ebenfalls zu ungleichartig, als dass die unmittelbare Anwendung der obigen Sätze auf sie gestattet wäre. Somit gewährt die Pflanze wenig Gelegenheit, jene Sätze auf experimentellem Wege zu prüfen. Immerhin habe ich versucht, durch Beobachtungen an flachen Lindenbaststreifen von ca. 1 cm Breite einige Anhaltspunkte zur Kontrolle unserer theoretischen Ergebnisse zu erlangen. Ich konnte in der That konstatiren, dass die Drehungsgrösse (Zahl der Windungsumläufe) bei denselben mit der Ab-

1) Man darf nicht aus dem Auge verlieren, dass auch die von Physikern und Technikern gewonnenen experimentellen Ergebnisse über die Grösse des Drehungswinkels namentlich bei quadratischen und rechteckigen Stäben mit den oben benutzten, den technischen Werken entlehnten, Formeln nicht genau übereinstimmen. Es hat das wahrscheinlich seinen Grund darin, dass die Form der ursprünglichen Querschnitte solcher Stäbe bei der Drehung, wie schon früher (p. 189) angegeben, in Wirklichkeit nicht unverändert bleibt. Vgl. Grashof l. c. pag. 145—147.

nahme ihrer Querdimensionen im allgemeinen wächst, und zwar bei der Verringerung der Breite, dem vorletzten Satze entsprechend, nur langsam, (bei der Reduktion der Breite auf die Hälfte, ein Drittel, ein Viertel oft noch kaum merklich), bei der Verringerung ihrer Dicke durch Spalten oder Schaben, dem letzten Satze gemäss, dagegen viel erheblicher zunimmt.

b) Ueber centrische und excentrische Drehungen resp. Windungen.

Es erübrigt noch, des soeben bezüglich des Lindenbastes erwähnten Umstandes näher zu gedenken, dass die pflanzlichen Gewebe, welche tordirende Zellen enthalten, auch wenn sie ihrer äusseren Form nach eine centrale Axe besitzen, dennoch sehr häufig nicht ächte Torsion, sondern excentrische Drehung oder gar Windung um eine ganz ausserhalb fallende Axe erleiden. Die Frage ist von Interesse, unter welchen Umständen die centrische, unter welchen die excentrische Bewegung stattfindet. Damit erstere eintrete, muss sich offenbar die Gesammtheit der, unter dem direkten Einfluss der Schrumpfung und dem rückwirkenden der elastischen Widerstände, innerhalb jedes Querschnitts effektiv hervorgerufenen Spannungen auf ein Kräftepaar reduzieren lassen. Damit hingegen die Drehung excentrisch werde, muss zu diesem noch eine einseitig verschiebende Resultante hinzutreten. Hiernach muss stets ächte Torsion erfolgen, wenn ausser der vorher erwähnten Voraussetzung, dass der Komplex seiner äusseren Form nach eine centrale Axe aufweise, auch noch die andere Bedingung erfüllt ist, dass sein innerer Bau bezüglich dieser Axe von mindestens doppelter Symmetrie ist. Gleichgültig ist es hierbei, wie weit seine Elemente in ihrer Form, Wanddicke, Streifenlage u. s. w. von einander abweichen, sowie, ob die derselben Zelle angehörigen Wände dieselbe oder ungleiche Mächtigkeit besitzen, da sich alle diese Einflüsse gegenseitig neutralisiren.

Hat man es nun aber mit Gebilden zu thun, die auf irgend eine Weise aus dem Pflanzenkörper herausgelöst sind, wie mit Holzplatten, Baststreifen u. dgl., so wird,

wenn auch der ersten der eben erwähnten Voraussetzungen genügt ist, die zweite im Allgemeinen nicht erfüllt sein. Die Thatsache der häufigen excentrischen Drehung solcher Theile kann daher nicht Wunder nehmen. Diese Fälle im Einzelnen zu behandeln, hat jedoch grosse Schwierigkeiten, da die Theorie der Elasticität und Festigkeit für solche asymmetrische Verhältnisse nicht genügend bearbeitet ist. Wir wollen uns daher nur mit einem einzigen solchen Falle beschäftigen, nämlich dem, dass die Asymmetrie lediglich durch ungleichmässige Verdickung der Einzelzellwände hervorgebracht wird ¹⁾.

α) Geben wir uns zunächst über die Gesammtheit der in dem Mantel einer einzelnen, einseitig verdickten, Zelle auftretenden Schrumpfkraft Rechenhaft. Es lässt sich leicht zeigen, dass diese Kräfte nicht durch ein einzelnes Kräftepaar ersetzt werden können, während die Resultante der in einem gleichmässig verdickten Zellwandmantel durch die Schrumpfung hervorgerufenen aktiven Schubspannungen allein durch ein solches darstellbar ist, wie auch immer der Querschnitt desselben gestaltet sein möge. Die Bedingung, dass eine Anzahl beliebiger an einem System materieller Punkte angreifender Kräfte durch ein Kräftepaar ersetzbar ist, lässt sich nämlich analytisch dahin ausdrücken, dass die Summe ihrer Komponenten nach zwei sich rechtwinkelig schneidenden Axen verschwinden muss. Berücksichtigt man nun die Gleichung 19), welche die Grösse der in den Einzelwänden geweckten aktiven Schubspannungen S bestimmt, so erkennt man, dass jeder gleichmässig verdickte Zellmantel der eben genannten Bedingung Genüge leistet, da ja die algebraische Summe der Projektionen eines geschlossenen Polygons auf jede in derselben Ebene liegende Gerade gleich Null ist. Bei einer einseitig verdickten Zelle bleibt dagegen für die überschüssenden Verdickungslamellen im Allgemeinen immer

1) Nur hinsichtlich des Lindenbastes möchte ich die Vermuthung äussern, dass die konstante Einwärtswindung der dünneren Bänder desselben auf der sichelartig nach innen geöffneten Form des Querschnittes der Bastfaserbündel beruhe.

eine nicht verschwindende Komponente bezüglich jeder der gewählten Koordinatenaxen übrig. Sollte man also die aktive Schrumpfungswirkung eines derartigen Mantels auf mechanischem Wege ersetzen, so hätte man ausser einem Kräftepaare noch eine durch jene Komponenten bestimmte verschiebende Einzelkraft anzubringen.

β) Ziehen wir zweitens den Torsionswiderstand einer einseitig verdickten Faser in Betracht. Ist dieselbe auch nur von einem äusseren Kräftepaar sollicitirt, so muss ihre Drehung dennoch eine excentrische sein. Denn es ist leicht einzusehen, dass ihre schwächer gebaute Fläche hierbei stärker verdreht wird als die massigere. Statt ächter Torsion kann sie ev. einer förmlichen Windung unterliegen, bei der der dickwandige Theil ihres Umfanges die Innenfläche der Schraubenform annimmt.

γ) Nunmehr fassen wir speciell eine Zelle mit einseitig verdicktem Mantel ins Auge, der seinem äusseren Umriss nach centriscb gebaut ist. Wollte man aus dem zuletzt Gesagten direkt den Schluss ziehen, dass diese Zelle sich bei der Schrumpfung ebenso verhalten müsse, wie unter dem Einfluss eines äusseren Kräftepaares, so würde der Einwand gerechtfertigt sein, dass das aktive Drehmoment der verdickten Wandung grösser ist als das der zarteren. Wir können daher nicht umhin, uns über das Zusammenwirken der Schrumpfungskräfte und der Widerstände auf anderem Wege Rath zu holen. Wir wählen dazu ein Zellprisma von quadratischem Querschnitt und lehnen uns an die durch die Figuren 46 und 47 illustrierten Erörterungen (s. pag. 190) an. Wir denken uns nämlich in Fig. 54 die bei der Schrumpfung innerhalb der einzelnen Membranen auftretenden, verschiebenden Kräfte je zur Hälfte an den Ecken des quadratischen Querschnitts $ABCD$ angebracht und bilden jedesmal aus den beiden in diesen Punkten zusammenstossenden Kräften die Resultante. Die Konstruktion derselben bei C und D entspricht genau der früheren (Fig. 46). Anders bei A und B . Zerlegen wir die verdickte Wand AB in eine Reihe von Lamellen gleicher Dicke, wie sie die übrigen Zellwände besitzen, so kommen bei A und B die Horizontalkräfte, welche nach DA und

BC wirken, in Konflikt mit so viel gleichen Kräften, die parallel der Linie AB wirken, als Lamellen in der massigeren Wand angenommen werden mussten. Wir können uns demnach mit jeder der in diesen n Lamellen nach AB thätigen Kräfte S , z. B. im Punkte A , eine in der Richtung DA schiebende von der Grösse $\frac{1}{n}S$ kombinirt denken. Aus der Zusammensetzung beider entsteht die Resultante AE (Fig. 54). Dies ist die an jedem, dem Punkt A entsprechenden Eckpunkt der Lamellen von AB angreifende Schubkraft. Das Gleiche gilt für die Ecke B . Diese Schubspannung ist kleiner als die an den Ecken C und D angreifende Resultante und macht mit der Wandrichtung AB einen kleineren Winkel, als jene mit der zugehörigen Wandfläche. Bilden wir also das Drehmoment der in den äussersten Eckpunkten A und B , sowie C und D angreifenden Kräfte bez. des Mittelpunktes O des Quadrates $ABCD$, so ist dasselbe für die ersteren Ecken erheblich geringer als für die letzteren. Sollte aber jeder Querschnitt um den Mittelpunkt O von $ABCD$ gedreht werden, so müssten diese 4 Drehmomente gleich sein; also ist diese Art der Drehung nicht möglich. Die auf die Punkte A und B wirkenden Kräfte entsprechen vielmehr einer Drehung um den Schnittpunkt Q der in A und B auf AE und BF errichteten Lothe AQ und BQ . Da dieser Punkt Q von AE weiter entfernt ist, als der den Kräften CG und DH entsprechende Drehpunkt O , da ferner AE und BF kleiner sind, als CG und DH , so ist die Drehung, die AB erleidet, weit kleiner als die der Seite DC .

Hiernach scheint der Satz zu gelten: Wenn eine einseitig verdickte gestreckte Zelle mit gleichmässiger Schrägstreifung und gleicher Quellbarkeit der Längswandungen schrumpft oder quillt, so tritt excentrische Drehung ein; und zwar ist die neutrale Axe der verdickten Wandpartie genäbert.

Dasselbe wird voraussichtlich auch für ganze Zellkomplexe gültig bleiben, die ausschliesslich oder zum Theil aus einseitig-verdickten Elementen bestehen, wenn deren stärkere Wandmassen vorwiegend nach einer Seite gerichtet sind.

Schluss.

Zusammenstellung der Hauptergebnisse.

I.

1) Unter den bisher über die Konstitution der pflanzlichen Zellmembranen aufgestellten Hypothesen ist vom Standpunkte der Quellungserscheinungen aus nur die Nägeli'sche Micellartheorie als zulässig zu bezeichnen.

2) Wenn bez. der unbehinderten hygroscopischen Quellung folgende Voraussetzungen gestattet sind:

a) bei der hygroscopischen Quellung einer Pflanzenmembran sind alle solche Verschiebungen ihrer Theilchen ausgeschlossen, welche eine einseitige Verkürzung der Zellhaut zur Folge haben würden,

b) die Bedingung der Homogenität einer Membran schliesst die speciellere in sich, dass ihre sämtlichen zu einer beliebigen Geraden parallelen Strecken bei der Wasseraufnahme gleichmässige (d. h. ihrer Länge proportionale) Dehnungen erfahren,

so lassen sich die Quellungsverschiebungen der „Partikeln“, welche eine freie homogene¹⁾ Membranfläche zusammensetzen, auf eine Doppelbewegung nach zwei sich rechtwinkelig schneidenden Richtungen zurückführen, welche mit denen des Quellungs-Maximums und -Minimums zusammenfallen. — Dürfte man alle Micelle oder Micellverbände einer solchen Membran als kongruent annehmen, so würden unter den

1) Es unterliegt wohl keinem Bedenken, auch die gestreiften Membranen hierher zu rechnen, falls die Streifenlinien erst in Folge von Quetschung oder von Auflockerung durch chemische Agentien sichtbar werden. Sollte die Möglichkeit gänzlich ausgeschlossen sein, dass diese Liniirung erst durch diese Behandlung entsteht, d. h. ein System von Spalten darstellt, die sich nach der Richtung geringster Kohäsion bilden?

erwähnten „Substanzpartikeln“ diese Verbände selbst zu verstehen sein. Weichen aber die Micelle oder ihre engeren Verbände in der Form oder Grösse von einander ab, so verlangt nach b) die Bedingung der Homogenität, dass sich diese Unregelmässigkeiten wenigstens innerhalb grösserer Aggregate derselben ausgleichen. Diese weiteren Komplexe, die immer noch als sehr kleine endliche Membrantheilchen zu betrachten sind, repräsentiren alsdann die erwähnten „Partikeln“, welche aus dem Grunde trotzdem rechtwinkelig auseinanderweichen, weil sich innerhalb ihrer die Unregelmässigkeiten der einzelnen Micellverschiebungen, ebenso wie die der Micellformen, gegenseitig verdecken.

3) Wenn nach den bisherigen Erfahrungen das Quellungs-Maximum und -Minimum homogener Membranflächen an bestimmte (sehr häufig anatomisch vorgezeichnete) Richtungen gebunden ist, so rührt dies gemäss Nägelis Grundideen von der eigenartigen Ausgestaltung der Micelle, beziehungsweise ihrer Verbände her. Bis jetzt ist nun noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen, ob durchweg die genannten Quellungsrichtungen krystallographisch genau mit den Linien der Streifen (Poren) und ihrer Normale zusammenfallen. Aber auch dann, wenn die mathematische Uebereinstimmung der beiderlei Geraden konstatirt werden sollte, wird es darum dennoch nicht erforderlich, den sämtlichen Micellen einer Membran dieselbe zu jenen Richtungen doppeltsymmetrische Gestalt und gleiche Grösse zuzuschreiben. Es genügt auch in diesem Falle zur Erklärung der Quellungserscheinungen die Vorstellung, dass die Micelle in der Streifenrichtung vorzugsweise gestreckt, in der radialen am kürzesten, und dass in verschiedenen Membranen die Längen der einzelnen Durchmesser jedes Micells gemäss dem Unterschied der drei Hauptquellungskoeffizienten veränderlich sind. Innerhalb eines kleinen endlichen Raumelementes der Membran dürfen aber die Micellformen nur derart variiren, dass unter den verschiedenen Lagen ihrer Begrenzungsflächen keine einseitig vorherrscht, die zur Streifung schief geneigt ist; die Micellgrössen dürfen nur in so weit differiren, dass damit die Homogenität der Membransubstanz nicht aufgehoben ist. Mit anderen Worten:

Wenn nicht die Micelle selbst mit rhombischen Krystallgebilden vergleichbar sind, so gilt dies doch wahrscheinlich für jedes gröbere endliche Körperelement der Membran, und zwar entsprechen die Streifen und deren Hauptnormalen den Krystallaxen.

4) Gemäss 2) und 3) äussert sich die unbehinderte hygroskopische Quellung homogener Membranen, abgesehen von den Eingangs 3) erwähnten sehr fraglichen Winkeldivergenzen, einfach darin, dass ihre Körperelemente [„Substanzpartikeln“, s. 2)] durch das zwischen die Micelle eindringende Wasser nach den drei Richtungen der Streifen und ihrer Hauptnormalen auseinandergedrängt werden.

5) Die hygroskopischen Bewegungen der trockenen Pflanzenorgane, welche die Aussaat der Samen vermitteln, lassen sich durchweg auf die rationelle Anordnung der, ihre wirksamen Wandmassen zusammensetzenden Micelle (in Schichten und Reihen), resp. bei ungleicher Quellbarkeit der Membranen, auf Verschiedenheiten in den Dimensionen ihrer Micelle zurückführen.

II.

6) Dorsiventrale Zellhüllen mit zwei opponirten Hauptwandungen von gleicher Quellbarkeit und zur Längsaxe der Zelle unsymmetrischer (einseitiger oder beiderseitiger) Schrägstreifung erleiden im Allgemeinen bei der Schrumpfung eine excentrische Drehung (Windung), bei welcher die Drehungsaxe derjenigen Wandfläche näher gerückt ist, deren Streifung mit der Längsaxe den grösseren Winkel bildet. Der Windungscharakter der Bewegung wird verstärkt, wenn die letztgenannte Wand die andere an Dicke übertrifft.

7) Die Schrumpfungs- und Quellungstorsionen schraubig gestreifter dünnwandiger Hohlcyliner von gleicher Steigung der Streifen, aber verschiedenem Umfang, verhalten sich unter sonst gleichen Umständen umgekehrt wie ihre Radien; ihre aktiven, durch die Aenderung des Wassergehaltes entwickelten Torsionsmomente umgekehrt wie die Quadrate der Radien.

8) Das aktive Drehmoment einer schraubig gestreiften Zelle von gleichmässiger Wanddicke und beliebiger Querschnittsform ist von deren Lage zur neutralen Axe des Bündels, dem sie angehört, unabhängig und bei zartwandigen ihrer Querschnittsgrösse direkt proportional.

9) Die hygroskopische Drehung isolirter prismatischer Zellhüllen regelmässigen oder symmetrischen Querschnitts mit einseitig - beschränkter Verdickung ist wahrscheinlich auch bei gleichmässiger Schrägstreifung ihrer Wände derart excentrisch, dass die Drehungsaxe der verdickten Wandfläche genähert ist.

10) Die spez. Torsionsgrössen von Zellbündeln kreisförmigen oder ähnlich-rechteckigen und -elliptischen Querschnitts, die aus gleichförmigen zartwandigen tordirenden Elementen zusammengesetzt sind, nehmen ab proportional ihrem Querschnitt oder, was dasselbe sagt, verhalten sich umgekehrt wie die Anzahl ihrer Zellkomponenten.

11) Steht zum Aufbau eines Zellbündels einerseits eine bestimmte Anzahl gleichartiger tordirender, andererseits ein gewisses Quantum an zarteren nicht-tordirenden Gewebselementen zur Verfügung, so ist diejenige Vertheilung dieser Elemente für eine energische hygroskopische Torsion am günstigsten, bei der die tordirenden Elemente dem Centrum des Bündels am nächsten gerückt sind. — Bilden die drehenden Elemente eine oder mehrere ringförmige Zonen, so wird die Torsion durch Verdickung der äusseren Tangentialwandungen derselben gefördert ¹⁾.

1) Es wird daran erinnert, dass bei der obigen Aufstellung die Radialschrumpfung und -quellung unberücksichtigt geblieben und bei Zellbündeln die Abwesenheit von Längsspannungen zwischen ihren verschiedenen Elementen vorausgesetzt ist.

Lippstadt, den 22. September 1890.

Erklärung der Figuren auf Taf. V, VI, VII.

Tafel V.

Vorbemerkung. Die Umrisse der gequollenen Membranflächen sind roth, die der ursprünglichen schwarz gezeichnet. — Die beigegefügtten Seitenzahlen bezeichnen die Textesstelle, an der die Figg. ihre nähere Erläuterung finden.

- Fig. 1. Formveränderung der rhomboidischen Membran $ABCD$, wenn sie sich ausschliesslich von der Mittellinie EF aus nach der Richtung AD (im Verhältniss 1 : 1) ausdehnte. pag. 116.
- Fig. 2. Dehnungsform der schraffirten Kreismembran a) unter der Bedingung, dass sie sich von EF aus parallel ST (im Verhältniss 1 : 1) dehnte, b) dass sie überdies von ST aus parallel EF eine Dehnung (im Verhältniss 1 : 2) erlitt. Dehnungsfigur zu a) die punktirte, zu b) die ausgezogene Ellipse. pag. 117 und 119.
- Fig. 3. Schema einer Micellarstruktur, bei welcher die Quellung nach den schief zu einander geneigten Richtungen N_1N_1 und N_2N_2 vor sich gehen müsste. pag. 122.
- Fig. 4. Quellungsbild zur vor. Fig. pag. 123.
- Fig. 5. Hilfsfigur zur analytischen Ableitung des vorhergehenden Quellungsbildes. pag. 124.
- Fig. 6. Micellumrisse, die eine Quellung nach S_1S_1 und ihrer Normale nach sich ziehen müssten. pag. 127.
- Fig. 7. Verschiebung eines beliebigen Membranpunktes D , falls von den Axen AB und AC aus und parallel zu ihnen eine gleichmässige Dehnung erfolgte. pag. 157.
- Fig. 8. Erste Quellungsstufe der Kreismembran O bei fixirtem Mittelpunkt. pag. 158.
- Fig. 9. Dasselbe für eine rechteckige Membran. pag. 158.
- Fig. 10. Wie 8, jedoch ist statt O die Sehnenmitte H fixirt gedacht. pag. 158.
- Fig. 11. Wie 9, jedoch A der Eckpunkt fest angenommen. pag. 158.
- Fig. 12. Vollständiges Quellungsbild der kleineren Kreismembran O , wenn AB die Streifenrichtung angeibt. pag. 159.
- Fig. 13. Dasselbe für das Rechteck $ABCD$, wenn dessen Streifung der Diagonale AC parallel läuft. pag. 159.
- Fig. 14. Dasselbe, wenn ST die Streifenrichtung anzeigt. ($ABCD$ ist wie in den beiden folgenden Figg. als erste Quellungsstufe gedacht). p. 159 u. 160. ; (vgl. die Anmerk. auf p. 160.)

- Fig. 15. Dasselbe, jedoch der Eckpunkt A fixirt; AT ist die Streifenrichtung. pag. 161.
- Fig. 16. Dasselbe, wenn die Seitenmitte S von AB ihren Ort bewahrt. Streifenrichtung ST . pag. 161.
- Fig. 17. a, b, c , zur Erläuterung der Krümmung eines Lamellenpaares bei vorwiegender Verkürzung der einen von ihnen. pag. 161.
- Fig. 18—21. Schrumpfungsbilder von Einzelzellen, entnommen der Abhandlung: „Ueber die Abhängigkeit der Richtung hygroskopischer Spannkkräfte von der Zellwandstruktur“. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1888, Taf. 19. — Die Figg. 18, 20 und 21 gehören dem Säulchen der Granne von *Stipa pennata*; Fig. 19 demjenigen von *Avena elatior* an. pag. 172.
- Fig. 22. Radialschnitt einer Hartschichtzelle aus der Kapsel von *Linaria vulgaris*. pag. 143.
- Fig. 23. Querschnitt einer Aussenepidermiszelle der Kapsel von *Dianthus chinensis*. p. 143.

Tafel VI.

Vorbemerkung. Die Figg. beziehen sich auf Systeme von zwei an den Rändern verbundenen Membranen gleicher Quellbarkeit; die rothen Linien auf die vordere (obere), die blauen auf die hintere (untere) Wandfläche. S_1T_1 und S_2T_2 bedeuten die beiden Streifenrichtungen.

- Fig. 24. Quellungsbild der Komponenten einer kreisförmigen Doppelmembran, unter der Fiktion, dass jede derselben sich frei ausdehnen könnte. p. 163.
- Fig. 25. Dasselbe für ein rechteckiges System (Streifenrichtungen AC und BD). p. 165.
- Fig. 26. Die Quellungsformen der vor. Fig. bei der Voraussetzung, dass die Mittellinie $J'J'$ in ihrer Richtung festgelegt wäre. pag. 165.
- Fig. 27. Schema für die Konstruktion der Hauptkrümmungsrichtungen K_1K_1 und K_2K_2 bei gegebener Streifenlage S_1T_1 und S_2T_2 . p. 165 und p. 171. — An der letztgenannten Textesstelle sind die LN parallelen schwarzen Linien als Zellgrenzen gedacht.
- Fig. 28 und 29 zur Erläuterung des Torsions- resp. Windungsstrebens eines symmetrisch, bez. unsymmetrisch, zur Längsaxe gestreiften Doppelsystems bei fixirter Mittellinie $J'J'$. Streifung parallel OA' und OB' (Fig. 28); bez. parallel OT_1 und OT_2 (Fig. 29). pag. 167 und 173.
- Fig. 30—33 vom selben Ursprung wie Figg. 18—21. Abschnitte windender Grannenzellen, in welchen gemäss Fig. 27 die

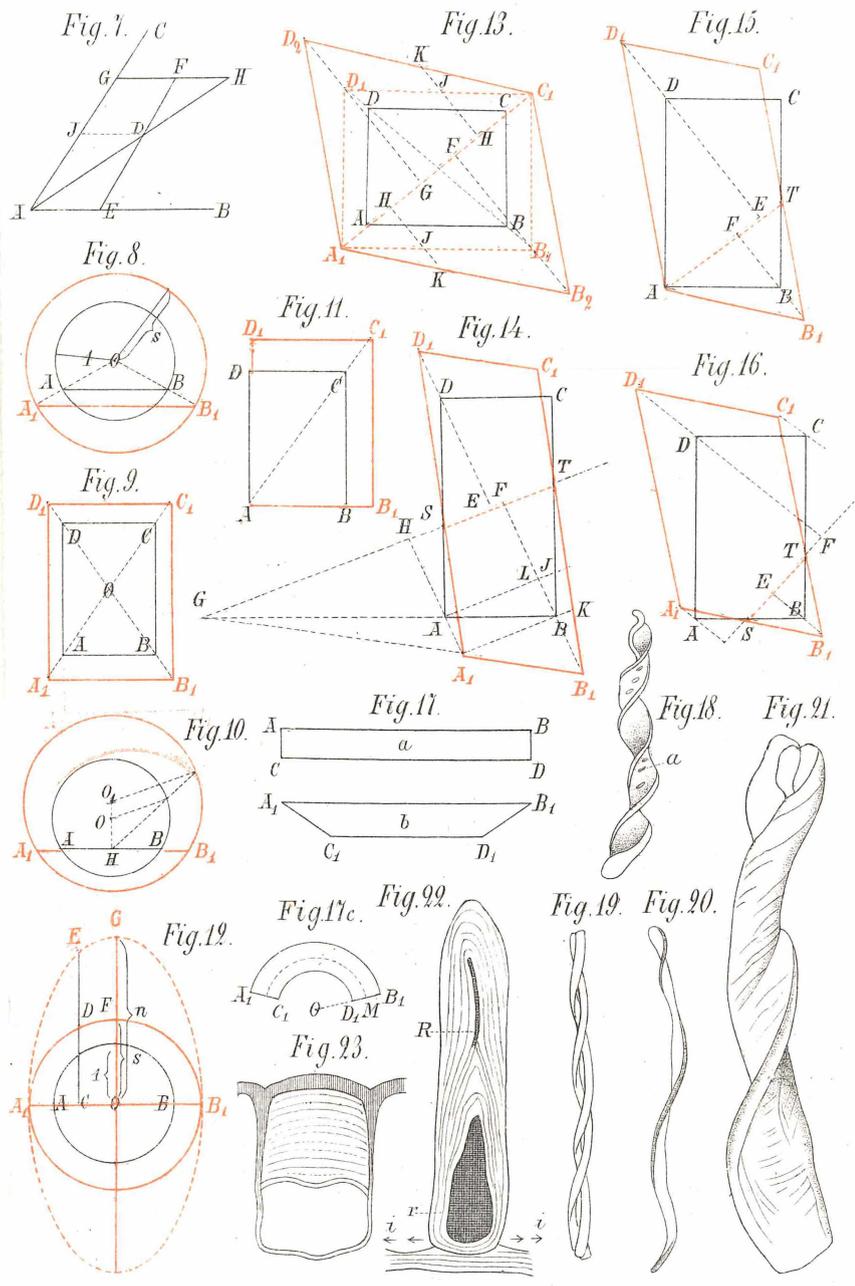
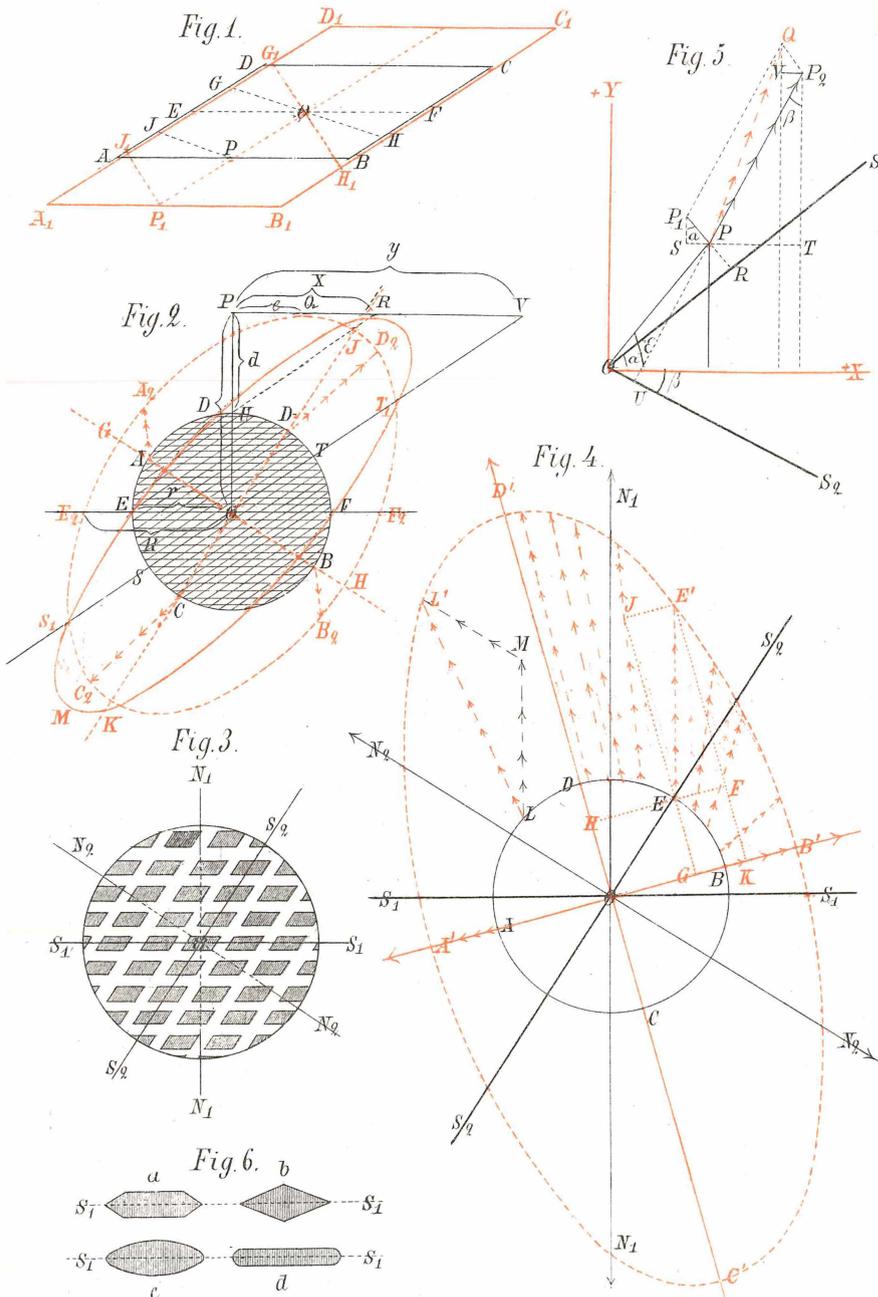
durch Pfeilspitzen gekennzeichneten Linien der Hauptkrümmungslinien eingetragen sind. Fig. 30 von *Erodium*, 31 und 32 von *Pelargonium*, 33 von *Stipa*. pag. 173.

- Figg. 34—37. Quellungsformen von den beiden Komponenten der rechteckigen Doppelmembran $A'B'C'D'$ (ersten Quellungsstufe von $ABCD$), falls dieselben sich unabhängig von einander ausdehnen könnten; und zwar 34 und 36 unter der Voraussetzung, dass der Mittelpunkt des Rechtecks fixirt sei; 35 und 37 unter der Bedingung, dass die Rechteckseiten $A'B'$ ihre Richtung bewahrten. pag. 172.
- Fig. 38. Das der Fig. 24 entsprechende Schrumpfungsbild p. 180.
- Fig. 39. Normalschnitte durch das System Fig. 38 bei ungleicher Dicke der Membranen mit schematischer Andeutung der äussersten Krümmungscentren bei der Schrumpfung. Schnitt a) senkrecht zu S_1T_1 ; Schnitt b) senkrecht zu S_2T_2 . p. 180.
- Fig. 40. Dieselben Schnitte für den Fall der Quellung. pag. 182.
- Fig. 41. Querschnitt eines quadratischen Zellprismas mit gleichförmiger Schrägstreifung aller 4 Wandungen, zur Erläuterung der Wechselwirkung beider Wandpaare. pag. 185.
- Fig. 42. Das Paar der über AB und CD der vorigen Fig. stehenden Wände in Flächenansicht bei unabhängiger Quellung der Komponenten, falls die Mitte S der Grundkanten fixirt ist. pag. 185.

Tafel VII.

- Figg. 43—45. Schrumpfungsbilder verklebter Doppellamellen von Lindenbast nebst den Schematen ihrer Faseranordnung. Die vordere, roth schraffierte Fläche entspricht jedesmal der konkaven des Schrumpfungsbildes. pag. 176 und 177.
- Fig. 46. Querschnitt eines quadratischen Zellprismas gleichförmiger Schrägstreifung zur Erläuterung seines Torsionsstrebens. pag. 186 und 190.
- Fig. 47. Dasselbe für ein dreiseitiges Prisma. p. 186 und 190.
- Fig. 48. Dasselbe für ein regelmässig 8-seitiges Prisma. pag. 187.
- Fig. 49. Schema zur Veranschaulichung der Unabhängigkeit des aktiven Torsionsmomentes einer „schraubig“ gestreiften Zelle von ihrer Lage zur neutralen Axe. pag. 214 Anmerk.
- Fig. 50. Schema eines cylindrischen Zellbündels mit gürtelförmiger Anordnung seiner Elemente. p. 194.
- Fig. 51. Schrumpfungsbilder abgewickelter Zellwandcylinder verschiedener Dimensionen zur Ableitung ihrer relativen Torsionsgrößen. p. 198.

- Fig. 52. Schema zum Nachweis der Abhängigkeit der durch die Schrumpfung hervorgerufenen Horizontalschubspannungen von der Grösse des Verschiebungswinkels $D'AD_1$. pag. 211.
- Fig. 53. Schema zur Ermittlung des aktiven Drehmomentes einer Zelle vom Querschnitt $ABCDE$. p. 214.
- Fig. 54. Schematischer Querschnitt eines einseitig verdickten quadratischen Zellprismas mit „Schraubenstreifung“ zur Ableitung excentrischer Schrumpfungsdrehung. p. 221.
-



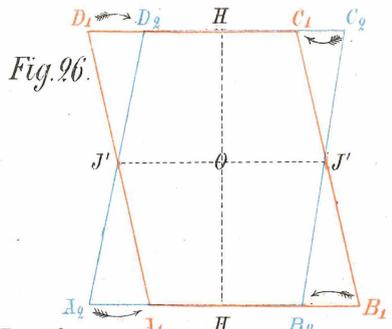
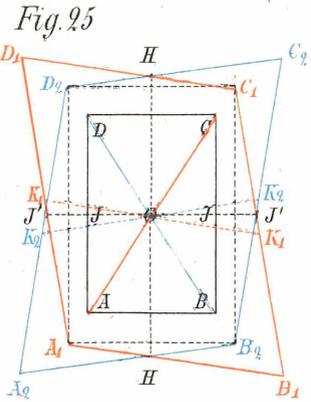
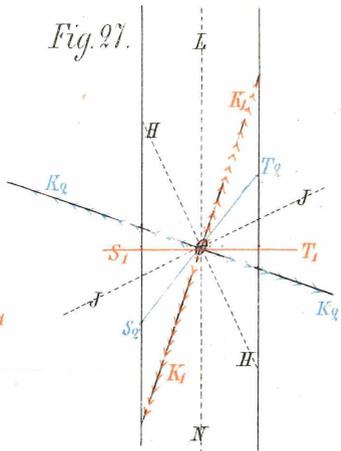
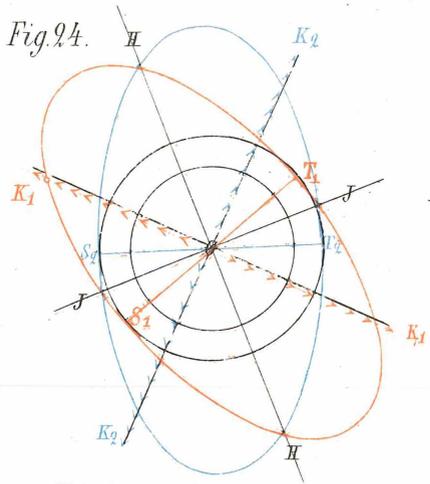


Fig. 33.

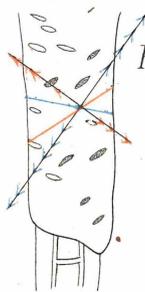


Fig. 28.

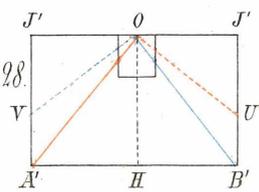


Fig. 29.

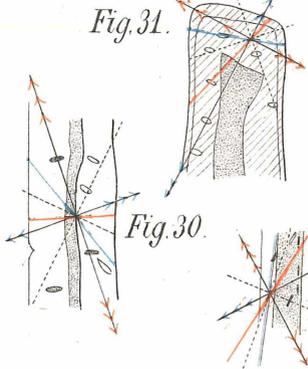
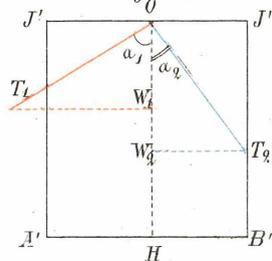


Fig. 30.



Fig. 39.

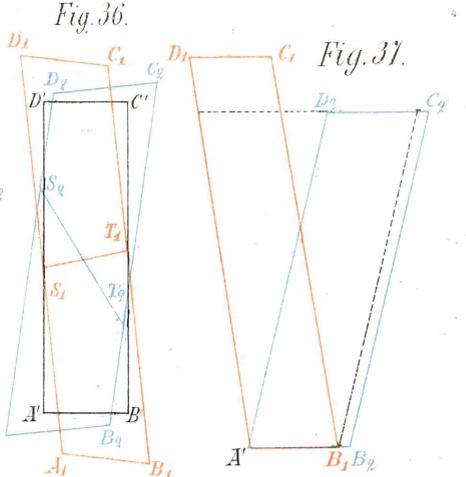
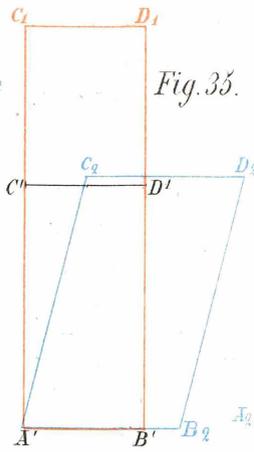
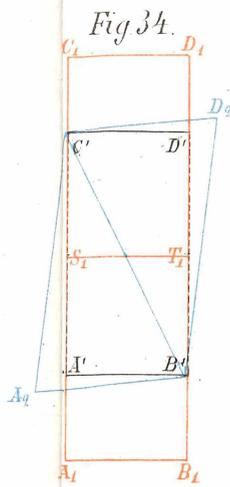


Fig. 37.

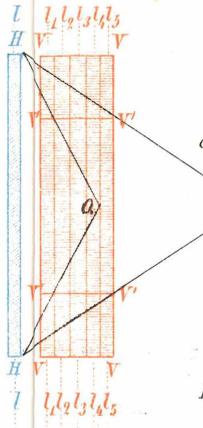


Fig. 39.



Fig. 41.

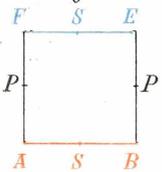


Fig. 40.

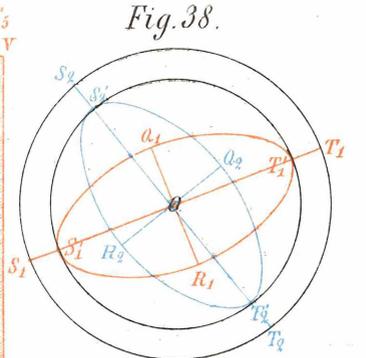
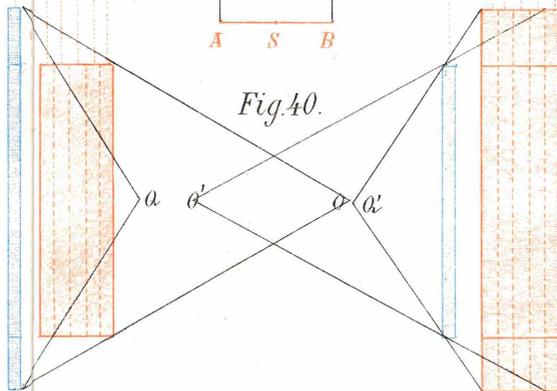


Fig. 42.

