79.
58E

581.1
P476

CONSERVATOIRE
BOTANIQUE

VILLE DE GENÈVE

DUPLICATA DE LA BIBLIOTHÈQUE
DU CONSERVATOIRE BOTANIQUE DE GENEVE
VENDU EN 1922

Herz. & Brinet

DRUCK- UND ARBEITSLEISTUNG

DURCH

WACHSENDE PFLANZEN

VON

W. PFEFFER,

ORD. MITGLIED DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Des XX. Bandes der Abhandlungen der mathematisch-physischen Classe
der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften

N^o III.

MIT VIERZEHN HOLZSCHNITTEN

CONSERVATOIRE
BOTANIQUE

VILLE DE GENÈVE

LEIPZIG

BEI S. HIRZEL

1893.

DUPLICATA DE LA BIBLIOTHÈQUE
DU CONSERVATOIRE BOTANIQUE DE GENEVE
VENDU EN 1922

QK 745
.P4

~~~~~  
Das Manuscript eingeliefert am 3. Juli 1893.  
Der Druck beendet am 30. October 1893.  
~~~~~


Seinem lieben Lehrer und Freunde

Herrn

N. PRINGSHEIM

zu seinem siebenzigsten Geburtstag

in Dankbarkeit und Verehrung

gewidmet

vom

Verfasser.

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung	Seite 235
Allgemeines über Aussenleistungen. — Beziehungen zwischen Aussen- und Innenarbeit. — Literatur.	
II. Methodisches	238
A. Das Eingipsen	238
Technik des Eingipsens und Behandlung der eingegipsten Objecte. — Widerstandsfähigkeit von Gips und von Gips-Cement. — Gipsguss und Lebensbedingungen. — Hinweis auf Anwendungen der Gipsmethode.	
B. Das Eingipsen für Druckversuche	247
Eingipsen für Messung von Längs- und Querdruck. — Die Fixirung im Gipsguss.	
C. Die Druckmessung	250
Die Apparate und deren Anwendung. — Fehlerquellen.	
D. Druckmessung mittelst eines Kautschuckschlauches.	260
III. Die Druckleistungen der Wurzeln	262
A. Allgemeines über die Druckleistungen und die Druckhöhen	262
Zur Orientirung. — Uebersicht des Längs- und Querdruckes. — Bedingung für maximale Leistung, sowie Beziehung zwischen Längs- und Querdruck. — Wachstumsdeformationen und Reduction des absoluten Druckes auf Flächeneinheit.	
B. Längsdruck	270
Ohne allseitige Widerlage ist der Druck gering. — Die Berechnung und die Vertheilung der Druckintensität, sowie die Fehlerquellen. — Ungleiche Leistungsfähigkeit verschiedener Wurzeln und Bedeutung der Gestalt u. s. w. für die Leistung.	

C. Querdruck	Seite 280
Berechnung der Druckintensität. — Verhältniss von Quer- und Längsdruck. — Absolute Druckleistung und Sprengung der Hülle. — Druck subapicaler Partien und Einfluss des partiellen Eingipsens auf die Druckhöhe.	
IV. Zeitlicher Verlauf der Druckentwicklung in Wurzeln	284
Versuche mit und ohne Druckherstellung zu Beginn des Versuches. — Fehler durch Volumänderung im Gipsguss. — Die Druckentwicklung beginnt mit dem Aufstossen der Wurzel. — Druckentwicklung und Wachstumsschnelligkeit. — Verlauf des Querdrucks.	
V. Die Mechanik der Aussenleistung durch Wurzeln	288
A. Vorbemerkungen	288
Die Energie wird durch die constante oder anschwellende Turgorkraft geliefert, indem diese durch Entspannung der Zellwand nach aussen gelenkt wird. — Verhalten bei Entfernung des Widerstandes. — Im Princip gilt gleiches bei Vorhandensein von Gewebespannung. — Orientirung über Constanz, resp. Anschwellen des Turgors.	
B. Turgorverhältnisse	293
1) Methodisches	293
Plasmolytische- und Verkürzungs-Methode.	
2) Die Turgorregulation	296
Eine Turgorschwellung tritt ein bei Faba, nicht bei Mais. — Differenz der Schwellung in verschiedenen Geweben und Genauigkeit der Curven. — Der Widerstand, resp. die hiermit erzielte Wachstumshemmung veranlasst die Turgorregulation. — Verlauf der Turgorschwellung und der Hautentspannung. — Rückregulation nach Entfernen des Widerstandes. — Die Turgorregulation in anderen Pflanzen. — Turgorregulationen aus anderen Ursachen.	
3) Anschliessende Beobachtungen und Bemerkungen	305
Kritisches über die benutzte Methodik. — Plasmolyse und Turgorhöhe im Urmeristem. — Die Turgorcurve in Keimstengeln. — Turgordehnung der Haut und Wachsthumscurve. — Veränderung der elastischen Dehnbarkeit durch Eingipsen.	
C. Die Entspannung der Zellhaut	311
Die Zellwand wächst im Gipsverband bis zur Aufhebung der Turgordehnung. — Verlauf dieser Hautentspannung. — Entspannung in radialer Richtung. — Die Hautentspannung vollzieht sich in dem ganzen wachstumsthätigen Wurzeltheil.	
D. Schlussbetrachtungen	320
Durch das entspannende Flächenwachsthum in der Zellhaut wird die osmotische Energie gegen Widerstände gelenkt. — In zartwandigen Geweben kann die Aussenleistung die osmotische Energie nicht erheblich übertreffen.	

	Seite
VI. Wachstum und Arbeitsleistung gegen Widerstände	323
A. Wachstumsschnelligkeit und Aussenarbeit	323
Die Aussenarbeit erreicht bei gewissem Widerstand ein Maximum.	
— In Thon und Gelatine wird die Wachstumsschnelligkeit nur	
wenig retardirt, die Aussenarbeit also gesteigert, d. h. der	
Widerstand veranlasst eine Vermehrung des Energieumsatzes	
und der Arbeitsleistung der Pflanze und deshalb ist die Aussen-	
arbeit auch kein Maass für die Innenarbeit. — Die Energie	
für die Aussenarbeit liefert die Turgorkraft; das entspannende	
Hautwachstum ist nur Mittel, um die osmotische Energie gegen	
die Widerlage zu lenken. — Die Betriebskraft für solches	
Flächenwachstum muss also activ in der Zellwand, durch Aus-	
scheidungsenergie, entwickelt werden. — Hinweis auf die Be-	
ziehungen zwischen Stoffwechsel (einschl. Athmung) und Wachs-	
thumsarbeit.	
B. Correlative Verschiebung der Wachstumsthätigkeit	342
Wird das Wachstum mechanisch unmöglich gemacht, so beginnt	
in der allein frei gelassenen Wurzelspitze ein sehr beschleunig-	
tes Wachsen. Es ist dieses Folge einer correlativen Reiz-	
wirkung, die auch veranlasst, dass sich die übliche Wachstums-	
vertheilung wieder herstellt, sobald es die Verhältnisse gestatten.	
— Hinweis auf die biologische Bedeutung eines solchen Ver-	
haltens. — Ursache der geringen Dimensionsänderungen in dem	
in Gelatine fixirten Wurzeltheil.	
C. Wachstum nach längerem Eingipsen	351
Die wachstumsfähige Zone wird verkürzt, die jüngeren Ge-	
webe bewahren aber die Wachstumsfähigkeit. — Wieder-	
beginn und Verlauf des Wachsens nach dem Entgipsen. — Die	
in der Wurzel von Faba vermehrte Turgorkraft erzielt keine	
plastische Dehnung der Zellwand.	
VII. Anderweitige Reactionserfolge in der Wurzel	354
Das embryonale Gewebe bewahrt im Gipsverband seine Wachs-	
thumsfähigkeit. — Mechanische Wachstumshemmung be-	
schleunigt, wie Decapitiren, Production und Ausbildung von	
Nebenwurzeln. — Im Gipsverband rückt die Gewebedifferen-	
zirung näher gegen die Wurzelspitze. — Specielles über einige	
Wurzeln.	
VIII. Ausblick auf die mechanische Action der Wurzel in der Natur	362
In gewöhnlichem und selbst steinigem Boden ist geringe Aussen-	
arbeit nöthig, da die Wurzel Hindernisse umgeht. Für solche	
Inanspruchnahme genügt die Verankerung im Boden. — Ver-	
halten beim Uebertritt in resistenteren Boden und umgekehrt.	
— Durchwanderung enger Spalten, Durchwachsen von Tuff,	

Stanniol etc. — Grösse der mechanischen Druck- und Sprengleistung durch eine Wurzel und ein Wurzelsystem. — Die Keil- und Druckwirkungen der Wurzel und Hinweis auf verschiedene für den Erfolg in Betracht kommende Factoren. — Bemerkungen über die Sensibilität der Wurzelspitze für Berührung und über den Traumatropismus

IX. Stengel von Keimpflanzen	373
A. Druckversuche	375
Thatsachen über Keimstengel. — Erfahrungen an Baustämmen.	
B. Turgorverhältnisse	377
C. Die Entspannung der Zellhaut	378
Zum Zwecke der Aussenleistung tritt partielle oder totale Entspannung der Haut ein. — Die Gewebespannung verschwindet nicht gänzlich. — Die positiv gespannten Gewebe arbeiten gegen die negativ gespannten wie gegen eine mechanische Widerlage.	
D. Anderweitige Beobachtungen	381
Verkürzung der wachstumsfähigen Zone im Gipsverband. — Anatomische Aenderungen und correlative Wirkungen durch die Wachstumsheftung. — Absolute Druckhöhen. — Hinweis auf biologische Verhältnisse und auf Hebelwirkungen.	
X. Algen	385
Spirögyra und Chara bleiben im Gipsverband lebend. — Die Aussenleistung wird durch Hautentspannung vermittelt. — Bemerkungen über die Aussenleistung.	
XI. Versuche mit Grasknoten	388
A. Allgemeines	388
Methode zur Messung der Energie in der geotropischen Krümmung. — Der Blatttheil des Knotens ist allein geotropisch activ, doch bieten einzelne Gräser Abweichungen.	
B. Druckleistungen	391
Mechanik der Krümmung. — Lage der neutralen Achse und des Schwerpunkts in Bezug auf die Druckberechnung. — Uebersicht und Discussion der Druckleistungen.	
C. Turgorverhältnisse	398
Die geotropische Reizung erzielt nur in einzelnen Gräsern eine Turgorschwellung. — Die eventuell inducirte Turgordifferenz erhält sich bei Plasmolyse.	
D. Die Mechanik der Aussenleistungen	400
Betrachtung der Mechanik der Krümmung mit Rücksicht auf die Gewebespannung. — Durch die nach aussen gelenkte Turgorenergie des Parenchyms sind die Collenchymstränge in Zugspannung gesetzt. Indem diese Zugspannung durch Wachstum	

des Collenchyms theilweise oder gänzlich aufgehoben wird, kommt es zu geringerer oder maximaler geotropischer Aussenleistung. — Zur Erreichung der Aussenleistung dient in principieller Hinsicht dieselbe Zellmechanik wie in Wurzeln. — Die Turgorenergie genügt für die hohen Druckleistungen. — Bei maximaler Aussenleistung ist im Collenchym die Turgordehnung der Zellwand aufgehoben. — Die Elasticität des Collenchyms macht eine plastische Verlängerung durch die im Knoten wirksamen Dehnkräfte unmöglich, die Collenchymwandung wächst also activ.

E. Vorgänge beim Ausführen der Krümmung 407

Faltungen und Zerreibungen beim Krümmen. — Wachstumsregulation in den ungleich schnell wachsenden Zonen. — Aussenleistung halbirter Knoten. — Die auf die Krümmung des passiven Stengeltheils im Knoten aufzuwendende Energie. — Die statischen Momente horizontal liegender Halme.

F. Bemerkungen über die Krümmungsmechanik . . . 411

Allgemeine Bedingungen für das Krümmen. — Die mechanische Vermittlung ist nicht immer dieselbe. — Krümmung in einer Zelle und in einem Gewebe. — Die Veränderungen der Biegeelasticität in geotropisch inducirten Pflanzen sind nicht eindeutig.

XII. Rückblick 418

Allgemeinheit der Aussenleistungen und Bedingungen für diese. — Grösse der Druck- und Arbeitsleistung. — Verhalten bei Veränderung des äusseren Widerstands. — Arbeitsgrösse und Wachstumsschnelligkeit. — Correlative Reactionen und Einfluss von Gewebespannungen. — Erhaltung des embryonalen Gewebes bei mechanischer Hemmung. — Die Aussenarbeit wird durch osmotische Energie geleistet; die Hautentspannung wirkt nur vermittelnd. Active Pressung durch actives Hautwachsthum ist zur Zeit nicht völlig sicher gestellt. — Die Gestaltung der Leistungsmechanik bei Vorhandensein von Gewebespannung. — Die Widerlage, resp. die Hemmung des Wachsens kommen für die regulatorisch gelenkten Actionen als Reizanstoss in Betracht.

XIII. Ergebnisse in Bezug auf die Wachstumsmechanik der Zellhaut 429

Erörterungen über die Energiequellen für den Betrieb des Flächenwachstums. — Aus dem zum Entspannen führenden Flächenwachsthum folgt, dass die Energie durch Intussusception geliefert werden muss. — Die Turgordehnung hat eventuell nur formale Bedeutung. — Die Wachstumsmechanik kann Differenzen bieten; eine regulatorische Lenkung ist aber immer nöthig.

XIV. Belege.	459
Abth. I. Druckversuche mit Wurzeln von Keimpflanzen	459
A. Messungen des Längsdruckes der Wurzeln von Keimpflanzen	459
B. Messungen des Querdruckes an Wurzeln von Keimpflanzen	459
C. Druckentwicklung der nicht eingegipsten Wurzel	459
Abth. II. Vergleichende Versuche über die Wachsthumsschnelligkeit von Keimwurzeln in flüssigem und festem Thon, resp. in Gelatine.	460
Abth. III. Wachsthumbschleunigung in der Wurzelspitze nach Einschmelzen in Gelatine	463
Abth. IV. Wachsthum nach längerem Eingipsen	468
Abth. V. Druckversuche mit Keimstengeln	469
Abth. VI. Druckmessungen mit Grasknoten	471

DRUCK- UND ARBEITSLEISTUNG
DURCH
WACHSENDE PFLANZEN
VON
W. PFEFFER.

MIT VIERZEHN HOLZSCHNITTEN.

I. Einleitung.

Wachsthum und Bewegung erfordern naturgemäss einen entsprechenden Aufwand von Energie zur Ueberwindung innerer und äusserer Widerstände. Der numerische Werth dieser letzteren ist nicht nur im Experiment, sondern auch in den natürlichen Vegetationsbedingungen in weiten Grenzen veränderlich. Während z. B. eine Wurzel eine ansehnliche Aussenarbeit vollbringt, wenn sie in einem zähen Lehm Boden fortwächst oder einen Stein auseinander treibt, geht diese Aussenarbeit beim Wachsen in Luft oder in Wasser auf einen sehr geringen Betrag zurück.

Diese und andere hohe Aussenleistungen durch Wurzeln, Stämme u. s. w. vollziehen sich so offenkundig, dass sie den Beobachtern ältester Zeit auffallen mussten. Messende Versuche sind dagegen spärlich und diejenigen Experimente, welche sich mit einer einfachen Constatirung eines hohen Gesamtdruckes zufrieden gaben, ohne mindestens eine Reduction auf vergleichbare Einheiten zu versuchen, bringen nur eine Bestätigung dessen, was schon die oberflächliche Naturbeobachtung lehrt, dass nämlich eine sehr hohe Energiesumme gegen eine Widerlage durch die wachsende Pflanze entwickelt werden kann. Ein Eindringen in die Causalität dieser Aussenleistungen wurde aber nicht versucht, und wenn etwa für letztere die Wachsthumskraft verantwortlich gemacht wird, so ist damit natürlich in keiner Weise eine nähere Erklärung gegeben, so lange nicht diese Wachsthumskraft in die massgebenden und wirkenden Factoren zergliedert wird.

Eine allgemeine Betrachtung über die Mittel und Wege für die Leistungen der Pflanze, sowie über die Beziehungen zwischen Innen- und Aussenleistungen, wurde wohl zuerst in meiner Physiologie

versucht¹⁾. In jüngster Zeit unterzog ich dann dieses Thema einer kritischen Studie²⁾, aus welcher genugsam zu ersehen ist, wie unzureichend unsere Kenntnisse in Bezug auf die Aussenleistungen durch wachsende Pflanzen sind, wie aber ein tieferer Einblick in die Genesis derselben ein weitgehendes physiologisches Interesse hat.

Es ist ja schon von hoher Wichtigkeit aufzuklären, wie und wodurch die Pflanze eine je nach den gebotenen Verhältnissen grössere oder geringere Energie gegen Widerstände aufzuwenden, also in zweckentsprechender Weise regulatorisch zu arbeiten vermag. Solche Fähigkeit und Thätigkeit sind aber der Ausfluss von Functionen der lebensthätigen Pflanze. Demgemäss führt die causale Aufhellung der Aussenleistungen direct in das Innengetriebe der Pflanze, deren Reactions- und Arbeitsvermögen es ja zu verdanken ist, dass, je nach Umständen, ein grösserer oder kleinerer Theil der ihr zur Verfügung stehenden Energie- und Betriebsmittel für Aussenleistungen nutzbar gemacht wird.

In Erwägung dieser genetischen Verkettung gewinnen aber die Aussenleistungen um so mehr ein höheres Interesse, als in ihnen Intensität und Quantität der Energie nach Maass und Zahl bestimmbar sind, während eine derartige Messung der im Wachsen aufgewandten Innenarbeit wenigstens zur Zeit nicht möglich ist. Auf gewisse Factoren dieser Innenarbeit können aber in der That Rückschlüsse aus der bemessenen Aussenleistung gezogen werden, die ja thatsächlich durch die im Wachsthum thätigen und mitwirkenden Energiemittel betrieben wird. Eine auch nur annähernde Kenntniss der activen Energie kann aber zuweilen gestatten³⁾, die mögliche Realisirung innerer Vorgänge zu präcisiren oder mindestens einzuengen, da natürlich eine jede Deutung ausgeschlossen ist, welche dem Postulate zureichender Energie nicht Genüge leistet.

Aussen- und Innenarbeit sind übrigens nicht immer scharf auseinander zu halten⁴⁾. Denn für eine Zelle, für ein Gewebe kommt das umgebende Gewebe durch seine passiven oder activen Kräfte

1) Pflanzenphysiologie 1881, Bd. II, p. 1.

2) Studien zur Energetik der Pflanze 1892.

3) Siehe z. B. PFEFFER, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen 1890, p. 329.

4) Vgl. PFEFFER, Energetik 1892, p. 160.

in analogem Sinne in Betracht, wie ein von aussen wirksamer mechanischer Widerstand oder Zug und die rein mechanische Bedeutung von Wirkung und Gegenwirkung fällt natürlich stets ins Gewicht, in welcher Weise immerhin die correlativen Beeinflussungen der lebendigen Gewebe das Ausmaass dieser mechanischen Grössen reguliren mögen. Solche mechanische Wirkungen von theilweise hoher Energie sind z. B. in Gewebespannungen, im Durchbruch endogener Sprossungen geboten. Aber auch das Auseinandertreiben der Knospenschuppen durch den wachsenden Spross, und die Hebung der Last des Pflanzenkörpers durch Wachstums- und Krümmungsvorgänge gehören hierher.

Unter den angedeuteten Gesichtspunkten wurden bereits in den »Studien zur Energetik« die Aussenleistungen wachsender Pflanzen betrachtet. Doch musste ich mich auf allgemeine Erwägungen schon deshalb beschränken, weil specielle Studien über dieses Thema in der Literatur nicht vorlagen und damals nur ein Theil derjenigen Untersuchungen ausgeführt war, welche den Gegenstand dieser Abhandlung bilden. In den allgemeinen Entwicklungen in der Energetik ist übrigens der allgemeine Rahmen richtig gekennzeichnet, innerhalb dessen allerdings diese Arbeit zahlreiche Erweiterungen und Präcisirungen bringt.

Uebrigens ist auch hier nur eine Studie über die allgemeinen Principien und nächsten Ursachen der Aussenleistungen, nicht aber eine ausgedehnte Schilderung der damit verknüpften biologischen Eigenthümlichkeiten beabsichtigt. In Rücksicht auf dieses Ziel waren kritische Untersuchungen an richtig gewählten Versuchsobjecten wichtiger, als eine Anhäufung von Beobachtungen über eine Summe biologischer Besonderheiten.

In erster Linie wurden Wurzeln studirt, welche vermöge ihrer Lebensweise vielfach gegen veränderliche äussere Widerstände zu arbeiten haben. Im Anschluss an diese wurden ferner Keimstengel und einige Algen in den Kreis der Untersuchungen gezogen. Ausserdem fanden die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten im Halme der Gräser besondere Berücksichtigung.

Zu Reactionen gegen mechanische Widerstände sind vermöge und während des Wachstums alle Pflanzen befähigt, während nach dem Auswachsen auffällige vitale Bewegungen nicht allen Pflanzen

zukommen. Die Leistungen durch solche Variationsbewegungen, wie sie die Staubfäden der Cynareen und die Pflanzen mit nyctitropischen Bewegungen u. s. w. ausführen, sind übrigens in den »Studien zur Energetik« genugsam berücksichtigt, um, soweit es nöthig erscheint, auf letztere Bezug nehmen zu können. Hier halten wir uns zunächst nur an die durch wachsende Pflanzen erzielten und vermittelten Vorgänge, und da wir diese Pflanzen stets in einem turgescen ten Zustand voraussetzen, haben wir nicht die Effecte zu berücksichtigen, welche bei Zufuhr und Abfuhr von Wasser durch Turgorvariation und Quellung erreichbar sind¹⁾. Ebenso fordern die mit dem Absterben erzielten Reactionen gegen die Aussenwelt keine Beachtung.

Abgesehen von den schon genannten Arbeiten gibt es eine auf das allgemeine Wesen und das Zustandekommen der Aussenleistungen bezügliche Literatur nicht. Die einzelnen auf unser Thema bezüglichen oder mit ihm zusammenhängenden Beobachtungen, so die von DUHAMEL, DARWIN, CLARK, N. J. C. MÜLLER, KRABBE u. s. w., werden besser an der entsprechenden Stelle berücksichtigt.

Hier aber habe ich dankend der Unterstützung zu gedenken, welche mir, insbesondere in der wiederholten Controle der plasmolytischen Studien und in der Ausdehnung dieser auf verschiedene Objecte, durch meine Assistenten Herrn Dr. KLEMM und Herrn Dr. BENECKE, zu Theil wurde.

II. Methodisches.

In diesem Kapitel sollen nur die Mittel und Wege geschildert werden, welche zur Gewinnung einer festen Widerlage und zur Messung der Druckwirkungen benutzt wurden, während die auf andere Ziele berechneten Methoden besser an der zugehörigen Stelle behandelt werden.

A. Das Eingipsen.

Zur Herstellung einer festen Widerlage hat sich bis dahin am besten ein Gipsverband bewährt, der im hiesigen Institut schon seit

1) Vgl. PFEFFER, Studien zur Energetik 1892, p. 237.

einigen Jahren zu verschiedenen Zwecken erfolgreich angewandt wurde¹⁾. Einen solchen Verband gewinnt man durch Anrühren von gebranntem Gips mit Wasser und Einbettung der Objecte in diesen Gipsbrei, welcher bekanntlich bald erstarrt und nun eine harte, sich allseitig anschmiegende Masse bildet. In der näheren Ausführung der Operationen muss natürlich den Objecten und den erstrebten Zielen gebührende Rechnung getragen werden, doch dürften die nachfolgenden Erörterungen und Beispiele genügen, um die der mannigfachsten Anwendung fähige Methode Jedermann zugänglich zu machen.

Die Herstellung einer äusseren Form für Aufnahme des Gipsbreies ist im Allgemeinen ohne Schwierigkeit zu erreichen. Handelt es sich z. B. um Wurzeln u. s. w., so benutze ich einen unten geschlossenen, mit arabischem Gummi verklebten Cylinder aus Schreibpapier. Nach Eingiessen des Gipsbreies stecke ich in diesen die Wurzel, lege die ganze Masse, sobald der Gips genügend fest geworden ist, in Wasser und entferne späterhin die nun leicht abzulösende Papierhülle.

Soll z. B. der Stengel einer im Topfe verbleibenden Keimpflanze umhüllt werden, so pflege ich den übergestülpten offenen Papiercylinder unten mit plastischem Thone zu schliessen. Auf diese Weise oder auch unter Verwendung von gespaltenen Korken, Pappscheiben (nöthigenfalls unter gleichzeitiger Verwendung von Thon) ist es auch möglich geeignete Gussformen an beliebigen Stellen von Stengeln, Blättern u. s. w. anzubringen und somit einen localisirten Gipsverband herzustellen. Wie noch fernerhin gezeigt werden soll, können in einem solchen Gipsverband Fensterchen ausgespart, also gewisse Partien der Pflanzenorgane frei gehalten werden.

In anderen Fällen empfiehlt es sich die Objecte in etwas Gipsbrei zwischen zwei Glasplatten zu bringen und diese je nach Bedürfniss, nur wenig, oder auch so weit durch Druck gegenseitig zu nähern, dass die Pflanzentheile an die Glaswand stossen oder wenigstens durchscheinen. Solche Gussplatten können sowohl isolirt werden,

1) Eine vorläufige Mittheilung über die Methode machte ich in »Berichte d. Sächs. Ges. d. Wissenschaften« 1892, p. 539. Hinweise auf die Verwendung eines Gipsverbandes finden sich ebenda 1894, p. 642 und in meinen »Studien zur Energetik« 1892, p. 78.

als auch mittelst Gummiringen, Bindfaden, Klemmschrauben u. s. w. zwischen den Glasplatten gehalten werden. Zur Veranschaulichung

Fig. 1. Naturl. Grosse.

mag die nebenstehende Fig. 1 dienen. Sie stellt eine Keimpflanze von *Vicia faba* vor, deren Wurzel durch ihr Wachsthum bereits eine Sprengung der Gipsplatte erzielte (diese Sprengung wird in Kap. VIII behandelt).

Durch dünne Gipslagen dringt genügend Licht, um in grünen Pflanzen die nöthige Productionsthätigkeit zu unterhalten. In der That erhielten sich in solcher Zwangslage Algenfäden, *Nitella*, *Chara* u. s. w. durch Wochen und Monate lebend, als die Präparate bei mässiger Beleuchtung in verdünnter Nährlösung oder in Wasser gehalten wurden, das mit ausgefaulten Erde in Berührung stand. In solchem Gipsverband lässt sich bei *Nitella* und *Chara*, an geeigneten Stellen, die Fortdauer der normalen Plasmaströmung direct beobachten und bei *Spirogyra* u. s. w. kann man wenigstens direct das

gesunde Aussehen der Zellen controliren. Uebrigens empfiehlt es sich bei derartigen Experimenten der zwischen Glas eingeschlossenen Gipsplatte thunlichst geringe Dicke und auch mässige Breite zu geben. In den Versuchen mit *Chara* und *Nitella* kamen zumeist nur die jüngeren Internodien in den Gipsverband, während die übrige Pflanze sich normal in Wasser befand.

Während eingegipste submers lebende Pflanzen naturgemäss in Wasser gehalten wurden, brachte ich den Gipszylinder, welcher eine Wurzel einschloss, in feuchte Sägespäne oder in feuchte Erde. Die frei gelassenen Theile entwickeln sich unter diesen Umständen ganz kräftig, und selbst dann, wenn allein die im Gips sitzende Wurzel die Wasserzufuhr vermittelt, welken die ansehnlich entwickelten beblätterten Sprosse von Keimpflanzen nicht, sofern für eine nur mässige Transpirationsthätigkeit gesorgt ist.

War ein in Luft befindlicher Gipsverband nass zu erhalten — wie z. B. bei Messungen des von Wurzeln ausgeübten Druckes — so wurde die Gipsmasse mit Fliesspapier umhüllt, das durch Saugstreifen fortwährend die nöthige Wassermenge zugeführt erhielt. In diesen, wie in allen Fällen, kam gesättigtes Gipswasser in Anwendung, um eine Wegnahme des übrigen nur sehr schwer löslichen Gipses aus dem Verbande ganz zu vermeiden.

Die Gipshüllen um oberirdische Pflanzentheile wurden, je nach Bedürfniss, schwach feucht erhalten oder auch dem Austrocknen überlassen. Uebrigens können derartige Versuche ebensowohl an Topfculturen als an Freilandpflanzen ausgeführt werden.

Zumeist ist es nicht besonders schwierig, die eingegipste Pflanze ohne Beschädigung von der Gipshülle zu befreien. Handelt es sich z. B. um einen beiderseitig aus dem Gips hervorsehenden Stengel, so schneidet man parallel mit dem letzteren den Gips zweiseitig so hinweg, dass eine Gipsplatte entsteht. Durch Zerschneiden dieser Platte wird dann der Stengel befreit. Nöthigenfalls wird, um das Brechen zu erleichtern, beiderseitig eine Längsrinne derartig eingekerbt, dass über dem Stengel die deckende Gipsschicht auf geringere Dicke gebracht ist.

Kommt aber der Spitzentheil, wie z. B. beim gänzlichen Einschliessen der Wurzeln, in Gips zu liegen, so empfiehlt sich folgendes Verfahren. Zunächst bettet man die Wurzel in der schon beschriebenen Weise (vgl. Fig. 1) in eine Gipsplatte ein, die sich nach dem Erstarren und Einlegen in Wasser sehr leicht von den Glasplatten lösen lässt. Diese Gipsplatte wird dann in die gewünschte Breite und Form gebracht und mit weiterer Gipsmasse umhüllt, die ich mit etwas Frankfurter Schwarz grau zu färben pflege. Die Figur 2, ein medianer Längsschnitt durch ein derartiges Präparat, veranschaulicht die so gewonnene Zusammenstellung. Wenn man dann späterhin diesen dunklen Hüllgips, von der Basis (*b*) des Cylinders beginnend, weg-

Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch die Gipshüllen um eine Wurzel von *Vicia faba*.
Natürl. Grösse.

schneidet, so stösst man zunächst auf die gut markierte weisse Gipsplatte. Legt man nun die beiden Schmalseiten dieser Platte frei, so gelingt es nach zuvorigem Einlegen in Wasser unschwer, die in zwei Hälften zerlegte Masse des Hüllgipses zu entfernen. Die Befreiung der Pflanze durch Zerbrechen der Gipsplatte geschieht darauf in der schon beschriebenen Weise. In welcher Art an der in der Gipshülle befindlichen Wurzel Messungen an aufgesetzten Marken ausführbar sind, wird späterhin dargethan werden.

Auch Chara, sowie dünne Algenfäden konnte ich aus ihrer Gipshülle befreien, indem ich die dünne Gipsplatte durch Stechen und Drücken mittelst einer Nadel zertrümmerte und die Gipsstücke mit Hilfe von Pinsel und Nadel entfernte.

Die Härte und Widerstandsfähigkeit des Gipsgusses fällt je nach der angewandten Wassermasse sehr verschieden aus. Während der mit viel Wasser angerührte Gips so weich bleibt, dass sich wachsende Wurzeln in ihn einbohren, macht der härtere Gips jedes Vordringen von Pflanzen in ihm unmöglich, bildet also eine unverrückbare Widerlage, vorausgesetzt dass keine Sprengung der Gipshülle eintritt. Genügt zur Erreichung dieses Zieles bei kleinen Objecten schon eine geringe Dicke der Gipsmasse, so trifft dieses nicht mehr bei grösseren Pflanzentheilen zu. Schon die wenig mächtige Wurzel von *Vicia faba* muss, bei Anwendung einer festen Gipsmasse, mit einem Cylinder-mantel von 4 bis 4,5 cm Durchmesser umkleidet werden, um gegen eine Sprengung vollständig gesichert sein (vgl. Fig. 2). Bei dicken Stengeln oder Baumstämmchen ist die Gipshülle allein unzureichend, doch gewinnt man genügende Widerstandskraft indem man die Gipshülle mit Bindfaden oder mit einer Anzahl überzinnter Eisenringe umgibt und das Ganze mit einem weiteren Gipsguss umkleidet. Hierdurch, oder indem man den Gips als Füllmasse einer soliden oder durchbrochenen Eisenform benutzt, ist stets eine ausreichende Widerstandskraft zu erzielen. Denn wenn es sich nicht um Zerbrechen und Zerreißen, sondern nur um Compression handelt, besitzt eine harte Gipsmasse eine ausreichende Resistenz. So wurde z. B. keine Deformation merklich, als auf eine 8 mm dicke Gipsplatte zwischen zwei ebenen Metallplatten von 12,8 qmm Oberfläche ein Druck von 250 kg, d. h. von 19,5 kg auf das qmm wirkte.

Eine noch resistendere Gussmasse, deren man übrigens in physiologischen Experimenten zumeist nicht bedürfen wird, erhält man durch Verwendung eines Gemisches von 1 Theil gebranntem Gips und 3 Theilen Portlandcement. Mit Wasser angerührt erstarrt diese Masse durch den Gips ziemlich schnell, erreicht aber in Folge der nur langsamen Reaction des Cements erst nach einigen Tagen die volle Härte. Da ausserdem die Objecte aus diesem Gusse schlechter zu befreien sind, so ist seine Anwendung nur da zu empfehlen, wo die Festigkeit des Gipses nicht ausreicht.

Da der gebrannte Gips je nach Reinheit und Darstellung nicht ganz gleichwerthig ist, lässt sich die zweckmässig anzuwendende Wassermenge nicht allgemein angeben. Der von mir benutzte käufliche gebrannte Gips lieferte den gewünschten Härtegrad, wenn er mit soviel Wasser angerührt wurde, dass der zunächst flüssigere Brei nach 2 bis 3 Minuten dickflüssiger wurde und nach 6 bis 10 Minuten zu einer schon recht harten Masse erstarrt war. Es ergab sich, dass zu diesem Ziele annähernd gleiche Gewichtstheile von Gips und Wasser zu mischen waren. 10 Theile Gips und 15 Theile Wasser lieferten eine Gipsmasse, welche für die meisten Versuche schon zu weich war. Aber wenn auch durch eine geringere Wassermenge ein härterer Gips erzielt wird, so wird doch immer eine poröse, von überschüssigem Wasser durchzogene Masse gewonnen, da der gebrannte Gips zur Wiedergewinnung der verlorenen 2 Moleküle Wasser ungefähr nur $\frac{1}{4}$ seines Gewichts an Wasser bedarf. Ein solcher Wasserüberschuss ist übrigens nothwendig, damit die Gipsmasse die umschlossenen Pflanzen mit Wasser vollständig versorgen kann, resp. nicht Wasser entziehend wirkt.

In dem Processe der Wasseraufnahme werden die Körnchen des gebrannten Gipses — wie mikroskopisch leicht zu sehen ist — durch Auflösen und Auskrystallisiren allmählich in kleine Nadeln verwandelt. Dieserhalb hat das Korn des gebrannten Gipses wohl auf den zeitlichen Verlauf der Reaction, nicht aber auf die endliche Gestaltung des Productes einen wesentlichen Einfluss. Doch ist es, schon der Reinheit halber, vortheilhaft für Einbettung von Algenfäden u. s. w. den feinsten Stuckgips anzuwenden, während für grössere Objecte zumeist eine gute Qualität des grobkörnigeren, in der Technik gebräuchlichen Gipses den Vorzug verdient. Der Umwandlungsprocess

(dessen zeitlicher Verlauf natürlich ein Maximum besitzt) ist bei solchem Gipse erst nach 16 bis 24 Stunden annähernd vollendet, d. h. dieser Process schreitet noch fort, nachdem der Gips längst zu fester Masse erstarrt ist. Erst nachdem dieses erreicht ist tritt das Maximum der Erwärmung ein, die übrigens im Allgemeinen nicht auf eine schädlich wirkende Höhe ansteigt und stets auf ein geringes Maass gebracht werden kann, indem man die eben erstarrte Gipsmasse zur Abkühlung in viel Wasser bringt. Wie und warum durch ihre Umwandlung die Gipsmasse einen Druck gegen äussere Widerlagen und gegen umschlossene Körper entwickelt, soll erst späterhin kurz mitgetheilt werden.

Der nur in geringer Menge in Wasser lösliche Gips wirkt im Allgemeinen nicht nachtheilig auf Pflanzen, doch darf natürlich das angewandte Material kein Schwefelcalcium oder andere schädliche Stoffe enthalten. Thatsächlich gedeihen die Pflanzen vortrefflich, wenn ihre Wurzeln sich in einem Gemisch aus viel Gipspulver mit wenig Gartenerde befinden und in diesem Medium ergeben die Wurzeln von *Vicia faba* dieselbe Zuwachsschnelligkeit wie in Gartenerde. Ebenso wurde für diese Wurzeln bei Vergleich von nahezu gipsfreiem und mit Gips gesättigtem Leitungswasser dieselbe Wachsthumsschnelligkeit gefunden. Auch *Chara* und viele Algen gedeihen normal in gipsgesättigtem Wasser.

Da eine gesättigte Gipslösung ungefähr mit einer 0,1 procentigen Salpeterlösung (also annähernd mit einer verdünnten Wasserculturlösung) isotonisch ist, so ist verständlich, dass die gesättigte Gipslösung durch ihre osmotische Leistung nicht hemmend auf das Wachstum wirkt. Wasser löst nämlich bei gewöhnlicher Temperatur ungefähr 0,24 Proc. wasserfreies Calciumsulfat¹⁾ und unter der sicher annähernd zutreffenden Voraussetzung, dass im Vergleich zu Kalisalpeter (Molekulargewicht 104) in äquimolekularer Lösung für Calciumsulfat (Molekulargewicht 136) eine ähnliche Relation besteht wie für Magnesiasulfat, dass also die osmotische Leistung $\frac{2}{3}$ von der des Salpeters beträgt²⁾, ergibt sich, dass 204 Gewichtstheile Calciumsulfat mit 104 Gewichtstheilen Kalisalpeter isosmotisch sind.

1) Vgl. z. B. KOLLER, Praktische Herstellung von Lösungen 1888, p. 105.

2) DE VRIES, Jahrb. f. wi-s. Bot. 1884, Bd. XIV, p. 537.

Hinsichtlich der Wasserversorgung sind die von der wasserdurchtränkten Gipsmasse umgebenen Pflanzentheile wohl ebenso gut situiert wie im Boden oder wie die in Gelatine eingebetteten Pflanzentheile.

Eine zureichende Versorgung mit Sauerstoff in den gegebenen Versuchsbedingungen ergibt sich unmittelbar aus der Fortdauer der Lebensthätigkeit und aus den diese anzeigenden Wachstumsbestrebungen. Bezüglich der Sauerstoffversorgung mag sich die Pflanze in der Gipsmasse etwa in ähnlicher Lage befinden, wie in einer gleich geformten Gelatinemasse oder in einer ruhenden oder doch nur sehr wenig bewegten Wassermasse. Und wenn die Diffusion allein durch diese Medien nicht immer ausreichen wird, um einen ausgiebigeren Sauerstoffconsum zu decken, so wird doch einmal mit der Wasseraufnahme eine Bewegung geschaffen, welche die Zufuhr gelöster Stoffe beschleunigt und ferner wird durch die in Luft befindlichen Organe auch eine Zufuhr von Sauerstoff zu den im Gips steckenden Pflanzentheilen vermittelt. Auf solche Weise wird auch die Sauerstoffversorgung der im Schlamm steckenden Wurzeln von Wasserpflanzen erreicht und Runkelrüben, Kartoffeln u. s. w. lehren, dass bis ins Innere von Pflanzentheilen, also auf weitere Strecken, der Sauerstoff auch dann in ausreichender Quantität befördert wird, wenn das Gewebe nur von engeren Intercellularräumen durchsetzt ist.

Auch ergaben directe Versuche, dass die umgipste Wurzel von Faba genügend mit Sauerstoff versorgt wurde, wenn nur die von der Schale umhüllten Samenlappen und ein am Schluss des Versuches 25 mm langer Spross sich in Luft befanden. Zu diesen Versuchen diente ein Gipscylinder mit einem längeren cylindrischen Canal von 5 mm Durchmesser, dessen eine Seite mit einer Glasscheibe luftdicht geschlossen war. Nach Einführung der zu Beginn 40 mm langen Wurzel wurde der basale Theil dieser bis an die Samenschale umgipst und so der Canal geschlossen. Darauf wurde vermittelt zweier eingegipster Glasröhrchen durch den Canal ein Strom luftfreien Wassers geleitet und nach Abschluss der Röhrchen der Gipscylinder in lufthaltiges Leitungswasser gestellt. In zwei derartigen Versuchen ergab die durch die Glasscheibe ermöglichte Messung, dass eine solche Wurzel in den ersten und den folgenden 24 Stunden denselben Zuwachs wie eine in Wasser befindliche Controlwurzel erreichte. Uebrigens würde unzureichende Sauerstoff-

versorgung durch Verlangsamung der Wachstumsthätigkeit immer nur zu einer Depression der Druckleistung führen können.

Bei den in Gips eingebetteten Algen fällt natürlich die Sauerstoffproduction während der Beleuchtungszeit ins Gewicht. Doch auch ohne solche gelangt genügend Sauerstoff zu Sprossstücken von *Nitella*, welche in der beschriebenen Weise zwischen Glasplatten allseitig von Gips umschlossen waren. Denn in solchen Objecten erhielt sich die Plasmaströmung ungeschwächt während sechstägigem Aufenthalt im Dunkeln.

In allen Experimenten mit lichtbedürftigen Pflanzenorganen ist es ein Nachtheil, dass durch dickere Gypshüllen nur wenig oder kein Licht dringt und dieserhalb sind die Wurzeln, deren Leben sich normal im Dunkeln abspielt, besonders werthvolle Versuchsobjecte. Eine geeignete Masse für Herstellung eines durchsichtigen und ausreichend resistenten Verbandes ist zur Zeit nicht bekannt. Gelatine und Agar bieten nicht den genügenden Widerstand. Mit wasser-durchtränkter Celloidinmasse¹⁾, die noch gelegentlich Erwähnung finden wird, ist ein Umgiessen der Pflanzen ebensowenig möglich, wie mit Glas oder Glimmer, die beide den Austausch mit der Umgebung absperrten würden.

Immerhin ist der Gipsverband zu vielseitiger Verwendung in allen den Fällen geeignet, in welchen es sich um mechanische Hemmungen des normalen Wachsens und um die dadurch veranlassten Wachstums- und Gestaltungsvorgänge handelt, oder auch um das Studium derjenigen Vorgänge des Stoff- und Kraftwechsels, die im Verband mit jenen Thätigkeiten fortlaufen oder modificirt werden. Die Permeabilität des Gipses gestattet zugleich lösliche Stoffe zuzuführen oder abzuführen und auch in dieser Hinsicht hat die Gipsmethode bereits im hiesigen Institute erfolgreiche Anwendung gefunden. Ebenso habe ich das locale Umgipsen vielfach zum Festhalten von Pflanzentheilen benutzt.

1) Eine solche Masse erhält man bekanntlich, wenn man die in eine Form gebrachte Celloidinlösung mit 80% Alkohol härtet und dann den Alkohol durch Wasser verdrängt. Scheiben aus solcher Masse dürften nach Durchtränkung mit Nährlösung auch als fester durchsichtiger Culturboden für Bacterien verwendbar sein.

B. Das Eingipsen für Druckversuche.

Kommt die Pflanze in einen aus zwei aneinander schliessenden Theilstücken zusammengesetzten Gipsverband und wird die zur Hemmung des Auseinandertreibens nöthige Gegenwirkung ermittelt, so ist damit ein Maass für die mechanische Leistung der Pflanze gegeben. Ehe wir näher auf diese Messmethode eingehen können, muss die Herstellung des geeigneten Gipsverbandes geschildert werden, doch genügt es, an einige concrete Fälle anzuknüpfen.

Für Ermittlung des Druckes, welchen in Richtung der Längsachse eine Wurzel ausübt, bringe ich eine Keimpflanze derartig in einen mit feuchten Sägespänen oder mit Erde gefüllten Blumentopf, dass die Wurzel eine genügende Strecke (etwa 15 bis 30 mm) aus dem Loche des Topfes hervorsieht, wie des näheren aus Fig. 3 (p. 254) zu entnehmen ist. Nunmehr wird der Topf, nach Auflegen eines Deckels, umgekehrt und der hervorstehende Wurzeltheil mit Gipsbrei umgossen. Sogleich darauf schiebe ich über die Wurzelspitze ein (mit Hilfe einer heissen Nadel) durchlochtcs Stückchen Wachspapier und drücke dieses mittelst einer durchlochten Platte (aus Celluloid oder Glas) derart gegen den Brei, dass die gewünschte Strecke der Wurzelspitze frei von dem mit dem Topfe verbundenen Gipsguss bleibt, dass also das Gipsstück *a* (Fig. 3) gewonnen ist. Sobald der Gips genügend erhärtet ist, wird das Wachspapier entfernt, an dessen Stelle dünnes, nasses Seidenpapier der Gipsfläche angeschmiegt und nun die Gipskappe *b* gebildet.

Die Druckmessung wird darauf in der durch Fig. 3 versinnlichten Weise ausgeführt. Da das nass zu haltende Seidenpapier eine nur geringe Adhäsion der kleinen Gipskappe bedingt, so ist dessen Anwesenheit kein Hinderniss, jedoch wurde diese Papierzwischenlage öfters zuvor entfernt. Es gelingt dieses leicht, da die erhärtete Gipskappe nach Aufenthalt in Wasser leicht und ohne eine Beschädigung des Wurzel abgezogen werden kann. Nunmehr hat man auch Gelegenheit vor dem Wiederaufsetzen das Loch in der Gipskappe mittelst einer Nadel zu vertiefen oder in gewünschter Weise zu formen, so dass die Wurzel erst nach entsprechendem Wachsthum dem Gipse angepresst wird. Bei völliger Durchbohrung wird also die Wurzel aus dem Gipse hervorstechen, resp. mittelst

ihrer Spitze direct gegen die Glasplatte *c* der Fig. 3 wirken. Um allein diesen Spitzendruck zu messen, muss aber die Kappe *b* (Fig. 3) mit dem Gipsklotz *a* durch Umgiessen mit Gips unverrückbar verbunden werden.

Dem Gipsguss *a* pflege ich mit Hülfe eines Ringes aus Papier (oder plastischem Thon) die gewünschte Form zu geben, ebenso dem Gipsdeckel *b*, welchen man nach dem Abheben auch noch entsprechend zurecht schneiden kann, um die Contactfläche gegen *a* zu vermindern.

Indem man den Gipsguss *a*, wie auch in der Zeichnung angedeutet ist, ein wenig in das Innere des Topfes übergreifen lässt, ist für genügende Fixirung an den Topf gesorgt. Durch Anbringung einiger weiteren Löcher im Umkreise der centralen Durchbohrung des Topfes und durch entsprechende Ausbreitung des Gipsgusses auf der Bodenfläche wurde für noch weitergehende Befestigung des Gipses an den Topf in denjenigen Versuchen gesorgt, in welchem die Gipsmasse die Last des zur Messung des Querdruckes dienenden Apparates zu tragen hatte. Eine Unterlage von Papier, die für die Durchführung des Wurzel durchbohrt ist, genügt, um eine Ausbreitung des Gipsbreies in den Sägespänen zu verhindern.

Aus der Fig. 4 (p. 253), in welcher der Gipsguss im Längsschnitt dargestellt ist, ist die Gestaltung des Gipsgusses zur Messung des Querdruckes am besten zu erkennen. Die eine Längshälfte des Spitzentheils der Wurzel ruht in einer Rille der Gipsmasse *a*, welche den übrigen Wurzeltheil ganz umschliesst. Die andere Längshälfte der Wurzel wird vom Deckel *b* umschlossen, welcher also der Wurzel und auch der Gipsmasse *a* eng angeschmiegt ist.

Zur Darstellung dieses Verbandes bringe ich zunächst den Basaltheil der Wurzel bis zum Deckel in der schon beschriebenen Weise in einen Gipsverband. Auf die ebene Endfläche dieses wird dann der zunächst aus Plastilina hergestellte Deckel in der durch die Figur repräsentirten Lage fixirt und dann die weitere Gipsmasse *a* angegossen. Nach Erhärtung des Gipses und nach Entfernung der Plastilina dient das so ausgesparte Fensterchen zum Angiessen des Gipsdeckels *b*. Zuvor breite ich in diese Oeffnung nasses Seidenpapier so aus, dass die Gipsfläche zunächst (etwa 2 bis 3 mm) um die Wurzel herum frei bleibt. Nach dem Erhärten und nach dem

Verweilen der Gipsmasse in Wasser gelingt es leicht den Gipsdeckel abzuheben, der nach entsprechendem Zurechtschneiden und nach Entfernen des Seidenpapiers in seine alte Lage gebracht wird. Der Gipsdeckel ist also frei beweglich und setzt (bei mässiger Contactfläche) dem Abheben nur geringen Widerstand entgegen.

Um nun den Druckapparat zu befestigen (Fig. 4), wird der Gipsguss geeignet zurecht geschnitten, der Deckel *b* durch zwei (später zu durchschneidende) Fädchen befestigt und dann durch Umgiessen mit Gips der Schenkel *c* in die Gipsmasse fixirt. (Der in der Figur, einem Schnitt durch den Gipsguss, hervorstehende Theil des Apparates befand sich auch in Gips.) Sehr zu beachten ist, dass überall, wo der nun anzugiessende Gips an der schon erstarrten Masse haften soll, diese zuvor uneben und grubig gemacht werden muss.

Aus den entwickelten Principien ist leicht zu ersehen, wie man den Gipsverband auch anderen Objecten und anderen Zielen anpassen kann. So wirkte z. B. in gewissen Versuchen ein hinter der Spitze liegender Wurzeltheil drückend gegen den Gipsdeckel, während die Wurzelspitze selbst entweder in der Gipsmasse *a* fixirt oder freigelassen war und ungehemmt fortwuchs.

In analoger Weise lassen sich auch Stengel und andere Organe behandeln. Bei Messungen des von Keimstengeln in Richtung der Längsachse entwickelten Druckes pflege ich zwei dicke und breite Glasstreifen mit Gips so auf den Topfrand zu befestigen, dass der Keimstengel aus dem Spalte zwischen beiden hervorsieht. Diese Glasstreifen dienen als Träger des Gipsgusses, auf welchen der (hier nicht abnehmbare) Deckel in beschriebener Weise angebracht wird.

Der gut ausgeführte Gipsguss ist den Pflanzentheilen eng angeschmiegt und das Wachsthumstreben dieser sorgt noch für weitere Anpressung. Um aber ein Gleiten zu vermeiden bedarf es gewisser Unebenheiten. Denn so wie der auf eine Glasplatte aufgegossene Gips nach dem Erstarren und nach dem Einlegen in Wasser sehr leicht von der Glasplatte abzuschieben ist, haftet die Gipsmasse auch nicht an feuchten Pflanzentheilen. Deshalb ist auch der an sich schlüpfrige Spitzentheil einer Wurzel leicht aus dem Gipse herauszuziehen, während einige Millimeter rückwärts durch leichtes Hervorwölben der Epidermiszellen eine Unebenheit geschaffen wird, welche ausreicht, um gegenüber den in der Pflanze entwickelten Schubkräften

eine ausreichende Adhäsion zu erzielen, eine Adhäsion, die mit Production der Wurzelhaare erheblich gesteigert wird.

Die Ausnutzung von Unebenheiten kann in anderen Fällen benutzt werden, um ein Gleiten im Gipsverbande zu verhindern. Bei glatten Stengeln ist z. B. die Ausdehnung der Umgipsung auf die Basis zweier distanter Blätter mit Vortheil anwendbar. Wo durch plastisches Wachsen eine Ausfüllung von Unebenheiten im Gipsverbande erreicht wird, lässt sich auch auf diesem Wege eine Befestigung herstellen. Eine für alle Fälle anzuwendende Methode gibt es natürlich nicht, doch wird es einem geschickten Experimentator wohl stets gelingen, da wo es erforderlich ist, dem Gleiten im Gipsverbande vorzubeugen.

C. Die Druckmessung.

Erforderniss für die Bestimmung des von der Pflanze entwickelten Druckes ist, dass der messende Gegendruck schnell ansteigt, damit die Aequilibrirung bei nur geringfügigem Auseinanderweichen der Gipsflächen erreicht wird. Dieser Forderung kann ebensowohl durch Federn, als auch durch ein nach dem Princip der Briefwage gebautes Dynamometer genügt werden und wenn ein nach letzterem Princip construirter Apparat, den ich bei früherer Gelegenheit¹⁾ für Energiemessungen anwandte, in gewissen Fällen Vortheil gewährt, so ist doch für unsere Zwecke ein Federdynamometer vorzuziehen. In der That haben sich die in Fig. 3, 4 und 5 abgebildeten, aus breiteren Stahlstreifen geformten elliptischen Federn trefflich bewährt. Der Compressionsgrad dieser Federn wurde durch mikrometrische Bestimmung des Abstands der in den Figuren kenntlichen Nadelspitzen ermittelt.

Der Apparat, Fig. 3, welcher zur Ermittlung des Längs- oder Spitzendruckes diene — so mag der in Richtung der Längsachse wirkende Druck bezeichnet werden — soll Apparat *A* oder Druckfeder genannt werden. Zur Messung des Radialdruckes Querdrukkes dienten zwei Apparate. Den in Fig. 4 abgebildeten nenne ich Apparat *B* oder Schraubklemme (resp. Schraubzwinge), den in Fig. 5

1) PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, p. 9.

dargestellten Apparat *C* oder Zangenapparat¹⁾. Für Grashalme kam auch das schon erwähnte Hebeldynamometer in Verwendung, das in den »Periodischen Bewegungen« l. c. p. 9 abgebildet ist. Ander-

Fig. 3. Druckfeder. Ungefähr $\frac{1}{2}$ der natürl. Grösse.

weitige Constructionen die versucht wurden übergehe ich und nur diejenigen Experimente, in welchen ein Gummischlauch zur Aequilibrirung diene, sollen noch Erwähnung finden.

a) Die Druckfeder. — Die obenstehende Figur 3 zeigt die Druck-

1) Die Apparate wurden von dem Mechaniker PETZOLD in Leipzig (Bayerische Strasse) angefertigt.

feder (Apparat *A*) und deren Verwendung speciell zur Messung des Spitzendruckes einer Wurzel.

Die Druckfeder wird von einem 14 mm dicken Eisenstab *d* getragen, der an jede der beiden Säulen des Stativs mittelst Doppelmuffe (*e*) unverrückbar fixirt ist. Die Messfeder *f* selbst kann ausgewechselt werden, da ihre Tragplatte *l* durch die Schraubchen *k* auf die massive Messingplatte *g* befestigt ist. Durch Hebung oder Senkung dieser Platte kann die Druckfeder gegen den Gipsverband bewegt, resp. von diesem entfernt werden. Zum Zwecke solcher Bewegung ruht die Platte *g* auf den drei Schrauben *h*, deren Muttern in dem abgeflachten und verbreiterten Theile des Tragstabes *d* liegen. Den Metallplättchen auf der entgegengesetzten (der oberen) Seite der Druckfeder ist die Glasplatte *c* mit Hilfe von etwas Gips aufgesetzt. Die obere der zur Ablesung dienenden Nadeln ist mittelst Schellack befestigt, während die untere Nadel durch die Schraube *i* in den gewünschten Abstand gebracht wird.

Der Topf *n* mit der in der beschriebenen Weise eingegipsten Wurzel wird in den massiven, mit 2 Schrauben am Stativ befestigten Ring *m* gepresst, nachdem die Gipskappe *b* durch ein Fädchen fixirt ist, das nach vollendeter Zusammenstellung durchschnitten wird. Mit Hilfe von etwas Gipsbrei wird dann der Gipsdeckel *b* so auf der Glasplatte *c* befestigt, dass die Spitze der Wurzel über die Mitte der Feder zu stehen kommt.

Nach dem Erstarren des Befestigungsgipses kann mit Hilfe der Schrauben *h* der gewünschte Druck gegen den Gipsdeckel hergestellt werden. Dieses gelingt mittelst der 3 Schrauben, wenn man für gleichstarke Fortbewegung jeder einzelnen sorgt, leicht und ohne eine beachtenswerthe Verschiebung der Centrirung der beiden Nadelspitzen, doch dürfte in Zukunft die Anbringung des in Fig. 4 verwandten Bewegungsmechanismus vorzuziehen sein.

Die Sägespäne im Topf werden in üblicher Weise feucht, der Gips aber wird ziemlich nass erhalten. Dieses wird in schon ange-deuteter Weise durch Umhüllen mit Fliesspapier und Wasserzufuhr durch einen Saugstreifen erreicht. Damit das Wasser bei zu reichlicher Zufuhr an einer bestimmten Stelle abtropft, bringe ich längs der Kanten der Glasplatte *c* einen schwach erhöhten Rand von Siegellack oder Paraffin an, der nur an einer Stelle eine Unterbrechung

bietet, durch welche mittelst eines Streifchens Fliesspapier das Ableiten des Wassers besorgt wird. (Diese Einrichtungen sind in der Figur nicht gezeichnet.)

Bei der sehr massiven Construction von Stativ und Messapparat sind die Ausbiegungen durch die in Betracht kommenden Drucke verschwindend gering. Auch erreicht man für gewöhnlich durch einfaches Einpressen in den Ring eine ausreichende und tadellose Befestigung des Topfes. Doch kann diesem eine weitere Widerlage durch Aufpressen des Querstabes *o* gegeben werden, der übrigens stets zur festeren Vereinigung der beiden Stativsäulen eingespannt ist.

Fig. 4. Schraubklemme. Ungefähr $\frac{2}{3}$ d. natürl. Grösse.

Die Anpassung des Apparates für Messung des Spitzendruckes von Stengeln u. s. w. bedarf keiner besonderen Erörterungen. Werden z. B. die in schon erwähnter Weise eingegipsten Keimstengel verwandt, so wird der Topf in einen genügend grossen Ring gebracht oder auch mittelst Gips auf der Stativplatte zitterfrei befestigt. Die Druckfeder wird dann von oben, also in umgekehrter Lage, dem Gipsdeckel genähert und an diesen angeschlossen.

b) Die Schraubklemme. — Die oben beschriebene Druckfeder würde zwar durch geeignetes Einspannen auch für Messungen des Querdruckes verwandt werden können, doch ist zu solchem Zwecke der folgende Apparat viel vortheilhafter. Dieser Apparat, Fig. 4, stellt

im wesentlichen eine starke Schraubzwinde vor, deren Messingarme *c* 14 mm dick und 16 mm breit sind. Die Feder *d*, deren grösste Achse in diesem Falle nicht zu ansehnlich sein darf, ist, wie bei dem Apparat *A*, auf den Tisch *f* durch die Schrauben *g* befestigt. Durch die Führstangen *i* und die massive Schraube *h* ist für Vorwärts- und Rückwärtsbewegung dieses Tisches gesorgt. Die eine Nadelspitze ist fest, die andere *e* dagegen in einem durch Schraube beweglichen Säulchen befestigt. Um die Nadeln für Ablesungszwecke zu beleuchten ist hinter denselben, im Hauptschenkel der Klemme, ein Spalt angebracht.

Die Schraubklemme wird in der schon (p. 249) angegebenen Weise in den Gipsguss fixirt, der in der Figur 4 durchschnitten gezeichnet ist. Wenn die Messingtheile vor jedem Versuche neu lackirt werden.

Fig. 5. Zangenapparat. Ungefähr $\frac{2}{3}$ d. natürl. Grösse.

so ist eine Schädigung der Pflanzen durch Metallsalze ausgeschlossen. Die Befestigung des Deckels und die nachherige Herstellung von Druck gegen diesen Deckel wird nach den in a) angegebenen Principien ausgeführt. Der in beschriebener Weise an den Topf befestigte Gipsguss vermag eine noch höhere Belastung als die 320 g des Apparates zu tragen. Um aber nöthigenfalls den Apparat durch eine Klammer halten zu können, kann an den Schenkeltheil *c'* eine Handhabe angeschraubt werden.

Dieser Apparat ist natürlich auch für Stengel anwendbar und bei ausreichender Grösse und genügend solider Construction würde er auch zu Druckmessungen an Bäumen verwendbar sein.

c) Zangenapparat. — Dieser Apparat wurde benutzt bevor die Schraubklemme *B* construiert war, welche im Allgemeinen entschieden vorzuziehen ist.

Der Apparat (Fig. 5) ist eine ungleicharmige Zange. Die Druck-

feder *b* kann mittelst der Schrauben *c* zwischen den beiden langen Schenkeln in verschiedenem Abstand vom Drehpunkt angebracht werden. Zur mikrometrischen Ablesung dienen die durch Schrauben verstellbaren Nadelspitzen *d*.

Zur Druckmessung wird diese Zange analog wie die Schraubklemme (Fig. 4) gehandhabt, indem die Platte *e* und der sie tragende Schenkel (Fig. 5) in den Gipsguss fixirt wird, während die Platte *f* gegen den Gipsdeckel zu wirken hat. Wird diese Platte durch die Schraube *g* gegen den Gips bewegt, so kommt also durch Compression der Feder *b* ein Druck zu stande, der aus dem Abstand der durch Schraube beweglichen Nadelspitzen *d* controlirt wird. Da die Ausbiegungen in den Versuchen nur gering sind, so wird der Parallelismus der Zangenschenkel nur wenig geändert. Damit aber die Platte *f* stets gleichmässig angepresst bleibt, sind die Führstäbe *h* so eingerichtet, dass die auf der Spitze der Schraube *g* ruhende Platte *f* wohl ihre Winkelstellung gegen die Achse der Schraube verändern, eine Drehung aber um diese Achse nicht ausführen kann.

Behufs guter mikrometrischer Ablesung muss man für geeignete Beleuchtung der Nadelspitzen durch Spiegel- oder Lampenlicht sorgen.

Die Spannung der Feder dient als Maass für die entwickelte Druckkraft, die also durch das für gleiche Compression nöthige Gewicht bestimmt wird. Ist die Zusammendrückung nur gering, wie in der überwiegenden Zahl der Versuche, so wird Proportionalität zwischen spannendem Gewicht und Annäherung der Nadelspitzen gefunden, bei weitergehender Compression aber wird diese Annäherung allmählich etwas verlangsamt. Aber selbst dann erreichten, nach Aufhebung der Spannung, die Nadelspitzen in den aus gutem Stahl gefertigten Federn sofort wieder den ursprünglichen Abstand, sobald die Compression aufgehoben wurde.

Bei der Präcision der mikrometrischen Ablesung wird schon bei geringer Compressionsgrösse eine für unsere Zwecke genügende Genauigkeit erreicht. Ich benutzte eine verbesserte Form des in meiner Physiologie Bd. II, p. 85 abgebildeten Horizontalmikroskopes, das vielfach auch in physikalischen Instituten Eingang gefunden hat¹⁾. In den

1) Das Instrument wird von dem Mechaniker ALBRECHT in Tübingen angefertigt.

meisten Versuchen entsprach ein Theilstrich 0,0169 oder 0,0182 mm und bei guten Nadelspitzen beträgt der Ablesungsfehler weniger als die Hälfte eines Theilstrichs. Dieses Instrument ist auch bei horizontaler Stellung der zu beobachtenden Nadeln so gut anwendbar, dass ich die Beschreibung einer Hilfseinrichtung unterlassen darf, welche unter solchen Umständen theilweise in Anwendung kam.

Diese Methode bietet den grossen Vortheil, dass Uebertragungen und Reibungen im Messapparat vermieden sind und dass eine etwaige seitliche Ausbiegung an der Nadelspitze direct wahrgenommen wird. Solche Ausbiegungen sind übrigens bei geschickter Versuchsanstellung und bei Anwendung von genügend starken und breiten Federn so gering, dass aus denselben ein zu beachtender Fehler nicht entspringt. In dieser Hinsicht sind diese elliptischen Federn den Spiralfedern weit überlegen.

Auch ist die Schraubklemme Fig. 4 dem Zangenapparat Fig. 5 ganz wesentlich deshalb vorzuziehen, weil das Achsenlager (a) im Apparat Fig. 5 Reibung veranlasst. Die hierdurch veranlasste Hemmung kann, bei höherer Druckwirkung im Apparat, 20 bis 40 g entsprechen, ein Fehler der freilich bei richtigem Gange der Ablesungen im wesentlichen eliminirt wird. Dass in diesem Zangenapparate die Nadelspitzen das Auseinanderweichen des Gipses ungefähr doppelt vergrössert anzeigen, hat keine Bedeutung, da die mikrometrische Ablesung obnehin genügend genau ist. Dieser und noch anderer Gründe halber verdient in der That die Schraubklemme derart den Vorzug, dass ich den Zangenapparat nicht mehr construiren würde.

Während eine Messung des Spitzendrucks wachsender Pflanzen bisher nicht versucht wurde, benutzte CH. DARWIN¹⁾ einen Zangenapparat in roher Form, eine Holzklammer, um Wurzeln auf ihren Querdruck zu prüfen, indem diese einfach in ein in den Holzschenkeln befindliches Loch gesteckt wurden. Da in diesen Versuchen die Klammer ziemlich weit auseinander getrieben wurde und die Wurzelspitze frei weiter wuchs, kam die mögliche maximale Druckleistung nicht zu Stande. Die Vernachlässigung der Grösse der wirksamen Fläche lässt zudem nicht ersehen, welcher Druck durch die Flächeneinheit entwickelt wurde. Uebrigens kann man aus einer photo-

1) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 62.

graphischen Klammer einen einfachen Zangenapparat mit den zum Ablesen dienenden Nadelspitzen leicht herstellen.

Da bei einer Hebelvergrößerung in Folge von Reibungen, Uebertragungen u. s. w. gewisse Fehlerquellen gegeben sind, wurde die mikrometrische Messung um so mehr vorgezogen, als, bei Gewährung einer mindestens gleichen Genauigkeit in der Ablesung, die Apparate eine viel einfachere und handlichere Construction zuließen. Doch ist anzuerkennen, dass in Demonstrationsexperimenten die Apparate mit Hebelvergrößerung vortheilhafter sein können.

Eine Hebelvergrößerung habe ich übrigens in dem erwähnten Hebeldynamometer angewandt, das, gegenüber Federn, den Vortheil gewährt, durch einfaches Verschieben oder Auswechseln von Gewichten sehr verschiedenen Druckkräften accomodirbar zu sein, während für gleichen Zweck verschiedene Federn nothwendig sind.

In den Apparaten *A*, *B* und *C* kamen im ganzen 14 verschiedene Federn zur Verwendung. Die Annäherung der Nadelspitzen würde, auf 1000 g Belastung berechnet, für die stärkste Feder 0,13 mm, für die schwächste 12 mm betragen. In letzterem Falle genügen 1,43 g, um eine Annäherung der Nadelspitzen um 1 Theilstrich ($\approx 0,017$ mm) zu erzielen, während zu gleichem Erfolge die stärkste Feder mit 130 g belastet werden muss. Da also $\frac{1}{2}$ Theilstrich dann 65 g $\frac{1}{2}$ entspricht, so ist der aus der Genauigkeit der Ablesung entspringende absolute Fehler in diesem Falle zwar ansehnlich, nicht aber der auf die Druckhöhe bezogene procentische Fehler, weil dieser Fehler ja nur für sehr hohe Leistungen in Betracht kommt.

Da zur Erreichung genügender Genauigkeit die Distanzänderung der Nadelspitzen nicht zu gering sein darf, anderseits aber das Auseinanderweichen der Gipsstücke thunlichst einzuschränken ist, pflege ich nach Zusammenstellung des Versuches durch die Schraubeinrichtungen einen solchen Druck herzustellen, dass das Auseinanderschieben des Gipses erst beginnt, nachdem die Pflanze eine hohe Energie gegen ihre Widerlage entwickelt hat. Ist man über den endlich zu Stande kommenden Druck einigermaßen orientirt, so gelingt es auf diese Weise unschwer, die Spaltweite auf kleine Bruchtheile eines Millimeters einzuschränken. Zur Trennung der Contactflächen bedarf es, wie schon erwähnt, einer nur geringen Energie, wenn die Berührungsflächen mässige Grösse haben und wenn der Gips so reichlich

mit Wasser versorgt ist, dass seine Aussenfläche von dünner Wasserschicht überzogen ist.

Natürlich erfahren alle übrigen Theile der Apparate und Stative durch die wirksame Kraft eine entsprechende Ausbiegung. Und wenn dieses auf die durch die Feder bemessene Energie keinen Einfluss hat, so sind doch diese Ausbiegungen thunlichst zu vermeiden, durch welche das Auseinanderweichen der Gipsflächen vermehrt wird. In der durch Figur 3 (p. 251) repräsentirten Zusammenstellung war übrigens die Ausbiegung so gering, dass sie für einen Druck von 500 g in unseren Versuchen gar nicht bemerkt werden konnte. Denn das gesammte Auseinanderweichen von n und d der Figur betrug nur 0,03 bis 0,04 mm, wenn an Stelle der Wurzel eine Kraft von 5 kg wirkte. In der sehr massiv construirten Schraubklemme (Fig. 4) wurde durch eine solche Kraft ein Auseinanderweichen von etwa 0,001 mm erzielt. In dem schwächer gebauten Zangenapparat (Fig. 5) brachte dagegen ein Druck von 2 kg eine Erweiterung des Gipsspaltes um 0,04 mm zuwege.

Thatsächlich sind die aus dem Apparat entspringenden Fehler bei gutem Experimentiren ohne praktische Bedeutung. Statt langer Discussion erwähne ich nur das summarische Resultat, welches die in Fig. 3 gezeichnete Zusammenstellung ergab, als sie ohne Einschluss einer Pflanze hergestellt und unter verschiedenen Bedingungen beobachtet wurde. Obgleich die Temperatur um 5° C. schwankte, Sägespäne und Gips weitgehend austrockneten und wieder befeuchtet wurden, ergaben die äusseren Ablesungen höchstens Differenzen von 0,5 Theilstrich und hierbei blieb es auch dann, als sogar das Stativ auf einen andern Tisch transportirt wurde.

Es ist übrigens einleuchtend, dass eine mässige Temperaturschwankung keinen wesentlichen Einfluss haben kann, da eine 100 mm lange Messingsäule durch 1° C. nur um 0,0017 mm verlängert wird. Im Allgemeinen war aber in meinen Versuchen die Temperaturschwankung auf 1,5° C. eingeschränkt¹⁾. Auch war zumeist für zitter-

1) Während des Winters wurde in einem durch Meidinger-Ofen Tag und Nacht geheizten Zimmer operirt. Vgl. PFEFFER, Zeitschrift f. Mikroskopie 1890, Bd. VII, p. 448. Leider ist dort die Constanz der Temp. auf $\pm 0,18^\circ \text{C.}$ und $0,15^\circ \text{C.}$ angegeben, während es $1,8^\circ \text{C.}$ und $1,5^\circ \text{C.}$ heissen sollte. Und zwar

freie Aufstellung gesorgt, obgleich diese (abgesehen von dem Acte der Ablesung) kein unbedingtes Erforderniss ist¹⁾).

Sehr zu beachten ist aber, dass die erstarrende Gipsmasse als Ganzes an Durchmesser und Volumen gewinnt. Denn wenn auch thatsächlich bei Vereinigung des gebrannten Gipses mit Wasser eine Verdichtung eintritt²⁾, so ruft doch offenbar das Gegeneinanderstemmen der auskrystallisirenden Nadeln (vgl. p. 243) diese Vergrößerung hervor, welche natürlich ein entsprechendes capillares Einsaugen von Wasser zur Folge hat.

Wie die Hydratbildung erreicht diese Dimensionsänderung bald einen höchsten Werth, um dann allmählich auszuklingen. Für einen 70 mm langen und 30 mm dicken Gipscylinder ergaben mikrometrische Messungen, die 10 Minuten nach dem Gusse begannen, u. a. folgende Verlängerungen in Theilstrichen à 0,0182 mm: in den ersten 10 Minuten 6 Theilstriche, in den folgenden 1½ Stunden 3 Striche, in den weiteren 4 Stunden 2 Striche, in den folgenden 12 Stunden 1 Strich. Nach dieser Zeit wurde auch durch Austrocknen und Wiederbefeuchten eine merkliche Dimensionsänderung nicht hervorgerufen.

In Uebereinstimmung mit Obigem war in Gipsgüssen, wie sie in Fig. 3 und 4 abgebildet sind, nach 12 Stunden stets jede Volumänderung beendet. Zuvor aber wirkt die sich ausdehnende Gipsmasse comprimirend auf die Feder und man muss sich wohl hüten, diesen Erfolg einer activen Thätigkeit der eingeschlossenen Pflanze zuzuschreiben. Für die Ermittlung der endlichen Druckentwicklung der Pflanzen, die erst nach einigen Tagen erreicht wird, ist diese Action des Gipses ohne Bedeutung, während sie bei der Ermittlung der Druckentwicklung in der ersten Zeit nach dem Eingipsen allerdings störend eingreift.

Diese Dimensionsänderung des erstarrenden Gipses ist natürlich

sollen diese Werthe die absolute Schwankung angeben, d. h. die Abweichungen vom Mittel betragen 0,9 und 0,75° C.

1) Zu Tischplatten (auch als Gewächshausplatten) verwende ich mit Vortheil Xylolithplatten (von O. SENNIG & Co. in Potschappel bei Dresden). Die Platten werfen sich nicht wie Holz, ohne so hart und kalt zu sein wie Schiefer.

2) Ueber die Wärmetönung in diesem Vorgange vgl. OSTWALD, Lehrbuch d. allgem. Chemie II. Aufl. 1893, Bd. II, p. 270.

auch gegen Binnenräume, also auch gegen umschlossene Pflanzentheile gerichtet. Indess ist die so angestrebte Verengung des Kanals so gering, dass dadurch höchstens eine etwas bessere Anschmiegung der Gipsmasse, aber keine Schädigung der Pflanzentheile erzielt wird. Thatsächlich lassen sich auch die sogleich nach den Erstarren aus dem Gips herausgenommenen Pflanzentheile wieder vollständig in ihre Gipsform einlegen.

D. Druckmessung mittelst eines Kautschuckschlauches.

In dieser Methode wird die Gegenwirkung durch die elastische Spannung eines Kautschuckschlauches geliefert, der also den nach

Verlängerung strebenden Organen in analoger Weise entgegenwirkt, wie eine umhüllende negativ gespannte Gewebemasse.

Fig. 6. Natürl. Grösse.

Wie aus der Figur 6 zu ersehen ist, sind die beiden Glasstückchen *a* und *b* durch das Kautschuckröhrchen *c* verbunden. In dieses unten geschlossene System ist die Wurzel eingeführt und dann der Zwischenraum sorgfältig mit sehr feinem Sand vollständig ausgefüllt worden. Darauf wurde der obere Theil des Apparates und die übrige

Wurzel durch den Gipsguss *g* umhüllt. In diesem ist zugleich das Röhrchen *d* eingeschlossen, dessen Nadelspitze *e* der Spitze des Glasröhrchens *a* (oder der an dieser befestigten Nadel) gegenüber steht. Das Ganze wird dann in einen Blumentopf mit durchbrochenem Boden gebracht und mit feuchten Sägespänen umhüllt. Die Distanz von *a* und *e* wird mikrometrisch gemessen und schliesslich wird nach Herausnahme der Wurzel durch angehängte Gewichte die Kraft bestimmt, welche für gleiche Dehnung des Kautschucks nöthig ist.

Einige in dieser Weise ausgeführte Versuche ergaben gleiche Resultate wie die beschriebenen Federmessungen. Diese bieten aber

gegenüber der Kautschuckmethode so viele Vortheile, dass ich letztere fallen liess und nicht bestrebt war, die Technik derselben weiter auszubilden. Uebelstände ergaben sich u. a. daraus, dass die Spitze *a* leicht seitlich ausbiegt, dass der Kautschuck elastische Nachwirkung besitzt, dass der Sand keine ganz unverrückbare Widerlage bildet, dass nicht eine einzelne Querscheibe, sondern ein längeres Wurzelstück den wirksamen Druck erzeugt. Auch sind die so umschlossenen Wurzeln hinsichtlich der Versorgung mit Sauerstoff eher ungünstiger situirt als im Gipsverband.

Die obigen Methoden gestatten natürlich eine Anpassung an besondere Fälle und Ziele, wie u. a. fernerhin bei Gelegenheit der Behandlung der geotropischen Krümmungskraft der Grasknoten in einem concreten Falle sich ergeben wird. Auch sind natürlich in Obigem die Mittel für Energiemessungen nicht erschöpft, doch verzichte ich darauf auf anderweitige, theilweise sogar versuchsweise angewandte Methoden hinzuweisen.

Eine Energiebestimmung ist auch möglich, indem man die Pflanzen nicht gegen einen zunehmenden, sondern gegen einen constanten Widerstand wirken lässt, d. h. in dieser Weise die noch überwindbare und die nicht mehr überwindbare Last ermittelt. Nach diesem Princip hat, freilich zunächst in anderer Absicht, KRABBE¹⁾ gearbeitet, der ein Gewicht durch das Dickenwachsthum der Bäume heben liess, und auch CLARK'S²⁾ Kraftmessungen basiren auf diesem Princip. Ist die Ermittlung der maximalen Druckleistung auf diesem Wege auch etwas umständlich, so kann die Methode doch in gegebenen Fällen den Vortheil gewähren, dass der wirksame Druck nicht von Volumschwankungen des Pflanzenkörpers abhängt, die den von einer gespannten Feder ausgehenden Druck anschnlich modificiren können.

An die Ueberwältigung eines constanten Widerstandes knüpfen sich aber auch interessante Fragen über die regulatorische Arbeitsthätigkeit wachsender Pflanzen, welche, wie auch die angewandte Methode, späterhin behandelt werden sollen (Kap. VI).

1) Wachsthum d. Verdickungsringe u. d. jungen Holzzellen 1884, p. 23.

2) Flora 1875, p. 555.

III. Die Druckleistungen der Wurzeln.

A. Allgemeines über die Druckleistungen und die Druckhöhen.

In erster Linie sollen die Leistungen der Wurzeln behandelt werden, welche in der That vortreffliche Versuchsobjecte sind. Denn abgesehen davon, dass sie des Lichtes nicht bedürfen, haben sie durch ihre Lebensweise normalerweise vielfach mit Widerständen zu kämpfen und bekanntlich werden beim Wachsen durch zähen Boden oder beim Absprengen von Felsstücken ansehnliche Leistungen vollbracht. Da aber die biegsamen und plastischen Wurzeln leicht ausbiegen, also schon aus mechanischen Gründen Widerstände umgehen, kommt es zu höheren Druckwirkungen gegen eine Widerlage nur dann, wenn dieses Ausbiegen unmöglich gemacht ist. Dieses ist aber in unserem Gipsverband hergestellt und in diesem bringt es deshalb die Wurzel zu der höchstmöglichen Aussenleistung, die bei einem früher überwindbaren Widerstand nicht erreicht wird.

Speciell diesen maximalen Druckleistungen ist dieses Kapitel gewidmet, in welchem die Wurzeln in ihrer Beziehung zu der mechanischen Wirkung gegen die Widerlage als einheitlicher Körper behandelt werden. Die causale Aufhellung dieser Leistungen, ferner die Arbeitsleistung der fortwachsenden Wurzel, sowie überhaupt das weitere Reactionsvermögen gegen Widerstände bleibt den folgenden Kapiteln vorbehalten.

Zunächst folgt hier eine Zusammenstellung der auf Längs- und Querdruck bezüglichen Resultate, also ein Auszug aus den Versuchen, welche in den Belegen am Schlusse dieser Arbeit in Abtheilung I unter gleichen Nummern aufgeführt sind. Sämmtliche Experimente wurden mit der Gipsmethode ausgeführt, ausgenommen Versuch Nr. 7, welcher das Resultat einer Messung mittelst Kautschuckschlauch wiedergibt.

Tab. I bezieht sich auf den Längsdruck der namhaft gemachten Wurzeln und zwar wurde von Faba immer die grosssamige Form benutzt. In der Verticalcolumnne *e* ist der empirisch ermittelte Gesamtdruck in Grammen verzeichnet, welcher in der unter *a* angeführten Zeit erreicht wurde. Durch Division der activen Fläche (*d*) in den Gesamtdruck (*e*) ergibt sich die Columnne *f*, die pro 1 qmm wirksame Druckkraft. Unter *g* ist die Druckintensität in

Atmosphären aufgeführt, also in einem Ausdruck, der ohne Angabe einer Flächeneinheit unzweideutig und auch vortheilhaft ist, um z. B. die gewöhnlich in Atmosphären bemessene Betriebsintensität des Dampfdruckes zum Vergleich heranzuziehen.

Unter *b* ist die Entfernung des als wirksam betrachteten Querschnitts von der Wurzelspitze angeführt. Unter *c* steht der mittlere Durchmesser dieser Zone, deren Flächeninhalt unter *d* verzeichnet ist. Letzterer wurde durch vergrössertes Abzeichnen des Querschnitts und Wiegen des Papierausschnitts ermittelt und zur Controle ausserdem aus dem gefundenen Diameter berechnet.

In den auf Faba bezüglichen Versuchen 4—5 ist als wirksamer Querschnitt diejenige Zone genommen, in welcher die beiden Stücke des Gipsgusses zusammenstiessen, resp. in welcher ein kleiner Spalt durch das Fortschieben des Gipsdeckels gegen die Messfeder entstanden war (also in Fig. 3 p. 251 die Contactfläche zwischen *b* und *a*). In 4—4 hatte der Spitzentheil der Wurzel die normale conische Form, während in Versuch 5 dieser Spitzentheil durch Ausfüllen einer in den Gipsdeckel ausgebohrten Form cylindrische Gestalt gewonnen hatte.

In Versuch 6 bezieht sich die Horizontalreihe *A* auf die Dimensionen der direct auf die Messfeder wirkenden und gegen die Glasplatte abgeflachten Wurzelspitze, während den Druckberechnungen in der Horizontalreihe *B* diejenigen Maasse zu Grunde liegen, welche 4,8 mm rückwärts von der Spitze an der Stelle gefunden wurden, an welcher der durch Umgipsung fixirte Gipsdeckel ansetzte (vgl. p. 248), eine Stelle an welcher die Wurzel etwas Spielraum für eine geringe kropfige Anschwellung gefunden hatte.

In Versuch 7, dem Versuche mit Kautschuckschlauch, basirt die Horizontalreihe *A* auf dem kleinsten, die Reihe *B* auf dem grössten Querschnitt, welchen die Wurzel innerhalb der Kautschuckhülle besass (vgl. Fig. 6 p. 260).

In den Versuchen 8—11 mit Mais und *Vicia sativa* hatte sich in die Spaltfläche des Gipsverbandes hinein eine merkliche allseitige, kropfige Erweiterung gebildet. Der dieser entsprechende grösste Durchmesser liegt den bezüglichen Horizontalreihen *B* zu Grunde, während in den Reihen *A* die Querschnittsdimensionen des unmittelbar anstossenden, in Gips befindlichen Wurzeltheils benutzt sind.

Tabelle I.
Längsdruck durch Wurzeln.

Nr.	Versuchs- dauer a	Wirksame Zone			Gesamt- druck e	Druck pr. 1 qmm f	Druck in Atmo- sphären g
		Entfernung von Spitze b	Durch- messer c	Fläche d			
<i>Faba vulgaris.</i>							
1	70 Std.	6,2 mm	2,1 mm	3,4 qmm	257,5 g	72,8 g	7,04 Atm.
2	72 "	5 "	2,2 "	3,7 "	294,3 "	79,5 "	7,70 "
3	36 "	4 "	2,0 "	3,2 "	352,7 "	110,2 "	10,67 "
4	192 "	3,5 "	1,8 "	2,6 "	260,6 "	100,2 "	9,70 "
5	120 "	4,2 "	2,0 "	3,1 "	272,0 "	87,7 "	8,49 "
6	94 "	0 "	1,2 "	1,13 "	226,0 "	200,0 "	19,36 "
		4,8 "	1,6 "	2,01 "	226,0 "	107,9 "	10,44 "
7	58 "		2,4 "	3,46 "	250 "	72,2 "	6,98 "
			3,0 "	4,71 "	250 "	53,1 "	5,16 "
<i>Zea mais.</i>							
8	94 "	3,0 mm	1,2 mm	1,23 qmm	158 g	129,2 g	12,51 Atm.
		3,2 "	1,4 "	1,54 "	158 "	102,6 "	9,93 "
9	74 "	2,6 "	1,2 "	1,13 "	291,1 "	257,7 "	24,94 "
		2,6 "	1,8 "	2,52 "	291,1 "	115,5 "	11,18 "
10	34 "	2,3 "	1,4 "	1,54 "	197,1 "	128,0 "	12,39 "
		2,3 "	1,6 "	2,0 "	107,1 "	98,5 "	9,53 "
<i>Vicia sativa.</i>							
11	94 "	2,2 mm	0,6 mm	0,34 qmm	42,6 g	137,7 g	13,33 Atm.
		2,2 "	0,8 "	0,5 "	42,6 "	85,3 "	8,26 "
<i>Aesculus hippocastanum.</i>							
12	117 "	3,2 mm	2,5 mm	4,9 qmm	336,8 g	68,7 g	6,65 Atm.

In Tab. II ist der Querdruck durch Wurzeln aufgeführt. Sämmtliche Versuche sind im Gipsverband angestellt, ausgenommen Nr. 20, in welchem die Wurzel zwischen 2 parallelen, ebenen Thonplatten wirkte.

Die Verticalreihen *a*, *e*, *f*, *g* haben dieselbe Bedeutung wie in Tab. I. In der Columnne *d* ist für den unter dem Gipsdeckel liegenden Wurzeltheil (also zusammenfallend mit der Spaltfläche des Gipsverbandes) die grösste Fläche des Medianschnitts verzeichnet, dessen Grösse in Quadratmillimetern wieder durch Papierwägung ermittelt wurde. Da *c* die Länge der bezüglichen Strecke angibt, so erhält

man als Quotient von c in d den mittleren Durchmesser des Medianschnitts. Die Bezeichnung 0—8 in Versuch 13 sagt also, dass der 8 mm lange Spitzentheil der Wurzel (wie in Fig. 4 p. 253) gegen den Gipsdeckel wirkte, während in 7—15,7 mm (Versuch 17) ausgedrückt wird, dass der Gipsdeckel 7 mm entfernt von der Wurzelspitze begann und sich bis 15,7 mm erstreckte. In Columnne b ist durch »eingegipst« angezeigt, dass der Spitzentheil der Wurzel durch den Gipsverband volle Widerlage fand, während »frei« aussagt, dass sich der Spitzentheil ungehemmt weiter entwickeln konnte (Versuch 18). In Versuch 20 konnte zudem die Wurzel zwischen den Thonplatten sich seitlich ausdehnen und wurde dieserhalb bandförmig. Sofern »eingegipst« in b eingetragen ist, wirkte entweder die Wurzelspitze selbst gegen den Gipsdeckel (Versuch 13, 14, 15, 16), wie in Fig. 4, oder (Versuch 17, 19) der 7, resp. 8 mm lange Spitzentheil (siehe Columnne c) war in der unbeweglichen Gipsmasse fixirt, es wurde also, wie schon bemerkt, die Druckleistung einer rückwärts von der Spitze liegenden Strecke gemessen. Hierbei konnte sich also die Wurzel nicht verlängern, wohl aber in Versuch 18 und 20, und in Nr. 18 ist demgemäss mit 7,5 mm nur die Länge der freien Wurzelspitze zu Beginn des Versuchs verzeichnet.

In Versuch 19 war der Gipsdeckel so weit zurückgedrängt worden, dass sich in dem Spalt unter dem Gipsdeckel Nebenwurzeln entwickeln konnten. Die Summe der Medianschnitte dieser und des bezüglichen Stückes der Hauptwurzel liegt den Berechnungen in der Horizontalreihe B zu Grunde, während für die Horizontalreihe A die Annahme gemacht ist, dass nach 118 stündiger Versuchsdauer die Nebenwurzeln noch nicht vorhanden waren.

Aus den Tabellen I und II ist sofort zu ersehen, dass die Wurzeln befähigt sind, bei allseitiger Widerlage eine Druckintensität bis zu mehr als 10 Atmosphären zu entwickeln, dass demgemäss auch mit der Grösse der wirksamen Fläche absolut hohe mechanische Aussenleistungen zu Stande kommen. Wie die gemessenen Drucke nach der Längs- und Querrichtung lehren, erzeugen die eingeschlossenen Wurzeln einen allseitigen Druck, welcher freilich nach den beiden gemessenen Componenten sich nicht gleich schnell entwickeln und auch nicht gleiche Höhe erreichen muss.

Tabelle II.

Querdruck durch Wurzeln.

Faba vulgaris.

Nr.	Versuchs- dauer a	Wurzel- spitze b	Wirksame Zone		Gesamt- druck e	Druck pr. 1 qmm f	Druck in Atmo- sphären g
			Länge und Lage c	Median- schnitt d			
13	167 Std.	eingegipst	0—8 mm	29 qmm	1830 g	63,1 g	6,11 Atm.
14	120 „	„	0—5,5 „	10,5 „	500 „	47,6 „	1,61 „
15	168 „	„	0—5 „	9,5 „	599,6 „	63,1 „	6,11 „
16	144 „	„	0—6,2 „	12,2 „	542,0 „	44,4 „	4,30 „
17	164 „	„	7—15,7 „	15,8 „	897,3 „	56,8 „	5,50 „
18	237 „	frei = 7,5	7,5—18,2 „	17,1 „	689,2 „	40,3 „	3,90 „
19	JA 118 „	eingegipst	8,0—21,0 „	24,0 „	877,0 „	36,5 „	3,53 „
	IB 340 „	„	8,0—21,0 „	49,0 „	1511 „	30,8 „	2,98 „
20	210 „	frei		43,0 „	959,2 „	22,3 „	2,16 „

Zea mäs.

21	118 Std.	eingegipst	0—11,2 mm	11,0 qmm	749,3 g	68,1 g	6,59 Atm.
----	----------	------------	-----------	----------	---------	--------	-----------

Die nach aussen gerichtete Druckwirkung beginnt sogleich, sobald eine wachsende Wurzel gegen eine Widerlage stösst. Ist dann ein Ausbiegen unmöglich, so steigt der anfangs schwache Druck zuerst schneller, späterhin langsamer, um sich asymptotisch dem maximalen Grenzwert zu nähern. Ueber diesen zeitlichen Verlauf wird des Näheren in Kap. IV gehandelt; hier sei nur erwähnt, dass der Gang des Anschwellens nicht nur nach äusseren Verhältnissen, sondern auch spezifisch und individuell different ausfällt. Im Allgemeinen geht die Druckentwicklung schneller in der Längsrichtung, als in der Querrichtung von statten, ja bei schnell wachsenden Wurzeln kann der Längsdruck unter den normalen Versuchsbedingungen in $1\frac{1}{2}$ —2 Tagen dem Grenzwert schon sehr genähert sein (vgl. z. B. Versuch 3 in Tab. I). Ganz vollständig ist dieser Grenzwert in unseren Versuchen nicht erreicht, die somit die mögliche Leistung um etwas, wenn auch zumeist um einen geringen Betrag, zu gering angeben.

Um die maximale mechanische Leistung ausüben zu können, muss natürlich die genügende Widerlage geboten, also ein Zurückweichen und Ausweichen ausgeschlossen sein. Zur Erreichung dieses Zieles bedarf es aber einer allseitigen Einschliessung der Wurzel,

da diese andernfalls, vermöge ihrer bekannten biegsamen und plastischen Eigenschaft, ausbiegt und ausweicht, sobald ein mässiger Druck hergestellt ist. Deshalb bringt auch eine freie Wurzelspitze einen nur geringen Druck gegen eine Platte zu Stande, da sie bald ausbiegt und längs der Platte fortgleitend das Hinderniss umgeht. Schon aus diesen mechanischen Gründen kommt es in der Wurzel immer nur nach Bedürfniss zur Entwicklung höherer Energie gegen die Aussenwelt und die höchste Leistungsfähigkeit wird nicht angespannt, wenn schon bei geringerem Drucke das Hinderniss beseitigt oder durchbrochen wird.

Eine solche vollständige Widerlage, die weder ein Ausweichen, noch ein Herausschieben gestattet, ist eben mit dem Gipsverband in unseren Versuchen hergestellt, sofern in diesen der durch Zurückweichen des Deckels entstehende Spalt eine nur geringfügige Weite erreicht.

Ist irgendwo der Anschluss unvollständig, so wird diese Lücke durch entsprechendes locales Wachsen ausgefüllt, denn die Wurzel verhält sich in dieser Hinsicht analog wie ein wachsender Kürbis, der, wie den Chinesen¹⁾ seit lange bekannt ist, Flaschen und andere Formen gänzlich auszufüllen vermag. Diese allseitige Ausfüllung wird dadurch gesichert, dass die Wurzel (und auch andere Pflanzentheile) nicht allein das normal angestrebte Wachsen, so weit es mechanisch möglich ist, ausführt, sondern dass mit der mechanischen Hemmung auch correlative Wirkungen eintreten, als deren Erfolg sich in der wachsenden Region die Wachsthumsthätigkeit in einer jeden überhaupt möglichen Richtung in erhöhtem Grade geltend macht. Dieses documentirt sich sofort darin, dass bei Verwendung einer geeigneten Gipsform der Spitzentheil der Wurzel, bei Hemmung des Längenwachsthums, durch Ausfüllung der Form in wenigen Tagen das doppelte derjenigen Dicke erreichen kann, welche er normalerweise angenommen haben würde. Ein evidentestes Beispiel solcher correlativen Wachsthumsbeschleunigung liefert auch der äusserste Spitzentheil der Wurzel, der aus seiner langsamen Längenzunahme in ein sehr schnelles Wachsthum übergeht, wenn in der übrigen Wurzel das Längenwachsthum mechanisch gehemmt wird (Kap. VI). Als eine weitere Corre-

1) DE CANDOLLE, *Physiolog. végétale*, 1832, Bd. III, p. 1310.

lation der Wachsthumshemmung ist ferner die beschleunigte Bildung von Seitenwurzeln zu erwähnen, während zugleich die zu Längenwachsthum befähigte Strecke erheblich, theilweise bis auf die halbe normale Länge verkürzt wird. (Vgl. Kap. VI.)

Das normale und correlative Wachsen erzielt also, natürlich in gewissen Grenzen, ein allseitiges Anschmiegen und ein Ausfüllen der Form. Wenn dieses auch durch die in der Pflanze regulatorisch thätige Wachsthumsthätigkeit erreicht wird, so ist der endliche Erfolg doch vergleichbar dem Einpressen einer plastischen Masse und so mag es erlaubt sein, von »plastischem Wachsen« zu reden.

Jedes eingeleitete Wachsthumstreben übt aber beim Auftreffen auf einen Widerstand Druck aus und so wird mit dem Wachsen auch die mechanische Reaction gegen die Widerlage regulirt. Denn ist z. B. die Aufhebung des Längenwachsthums Bedingung dafür, dass eine Gipsform durch das correlativ gesteigerte Dickenwachsthum ausgefüllt wird, so ist also an die gleiche mechanische Bedingung auch das Zustandekommen des Querdrucks gekettet. Dieser muss aber deshalb nicht auf die Intensität des Längsdruckes steigen, vielmehr kann die maximale Druckleistung nach den beiden Richtungen sehr wohl weitgehend verschieden sein, da die Ausgiebigkeit der Energieentwicklung nach dieser oder jener Richtung von der Thätigkeit der Pflanze regulirt wird. Es ist deshalb keine allgemeine Nothwendigkeit, dass die mechanische Hemmung des Längenwachsthums zur Steigerung des Querdrucks führen muss oder umgekehrt. Speciell in den Wurzeln scheint in der Längsrichtung eine etwas ansehnlichere Druckintensität als in der Querrichtung entwickelt zu werden.

Die endliche Druckhöhe ist natürlich nicht von der Schnelligkeit der Druckentwicklung abhängig. Uebrigens geht in unseren Wurzeln die Entwicklung des Längsdruckes etwas schneller von statten als die des Querdruckes.

In Folge des plastischen Wachsens vermag sich eine Wurzelspitze durch ein ziemlich enges Loch im Gipsverband durchzuarbeiten, um dann frei fortzuwachsen oder sich abzuflachen, wenn die Widerlage solches bedingt. Aber auch die subapicalen wachsthumsfähigen Partien einer Wurzel wachsen gegen die keinen oder einen unzureichenden Widerstand bietenden Orte und zwar zunächst durch Wucherung des Rindenparenchyms. Demgemäss macht sich auch

solches Wachsen in den Spalt hinein geltend, welchen ein Gipsverband nach genügendem Auseinanderweichen der Theile bietet, so dass also bei Messungen des Längsdruckes eine ringförmige Krause, bei Messungen des Querdruckes an den beiden opponirten Spaltlinien zwei flügelartige Wucherungen gebildet werden.

Dieses Auswachsen, das natürlich mit der Zeit bis zu einem gewissen Grade zunimmt, fällt mit der genügenden Einengung des Spaltes sehr gering aus. In dem Versuch 4 der Tabelle I (p. 264) hatten sich die beiden Gipsstücke am Schlusse des Versuches um 0,07 mm von einander entfernt und während dieser 8tägigen Versuchsdauer hatte die Wurzel von *Faba* gegen den Spalt hin nur um 0,05 mm an Durchmesser gewonnen, so dass eine Anschwellung an dieser Stelle kaum merklich war. Dagegen war solche Anschwellung in dem unter Nr. 1 verzeichneten dreitägigen Versuche sehr merklich, in welchem sich der Spalt auf 0,5 mm erweitert und der Durchmesser in der Krause um 0,2 mm zugenommen hatte. Die nur 36 stündige Dauer des Versuchs Nr. 3 brachte es wieder mit sich, dass diese Erweiterung des Durchmessers der Wurzel von *Faba* gegen den Spalt hin nur 0,05 mm betrug, obgleich dieser Spalt schliesslich auf 0,55 mm erweitert war.

In noch höherem Grade ist die Wurzel von *Zea* maïs zur Production einer solchen Spaltwucherung geneigt. Die Grösse dieser Krausenbildung ist aus den Versuchen 8, 9 und 10 in Tab. I (p. 264) zu ersehen. In der Horizontalreihe *B* sind jedesmal der mittlere Durchmesser (in der Verticalreihe *c*) und die Querschnittsfläche der Krause (Column *d*), in der Horizontalreihe *A* aber sind die entsprechenden Maasse für die acropetal anschliessende, im Gips steckende und also nicht erweiterte Wurzelpartie verzeichnet. Diese Differenz des Durchmessers beträgt in Versuch 8, trotz der geringen Spaltweite von 0,06 mm, nach 4 Tagen 0,2 mm. In dem dreitägigen Versuche 9 steigt der Unterschied bei einer Spaltweite von 0,3 mm auf 0,6 mm, während er in dem 34 stündigen Versuch 10 nur 0,2 mm beträgt, obgleich der Spalt auf 0,4 mm auseinandergewichen war.

Zu analogen Erfahrungen in Bezug auf das Zurücktreten des Auswachsens mit der Verkleinerung des Spaltes führten auch die auf die Bestimmung des Querdruckes zielenden Experimente. In diesen war übrigens das Klaffen der Gipsstücke immer nur gering-

fällig, mit Ausnahme von Versuch 19 (Tab. II, p. 266), in welchem die Erweiterung des Spaltes auf 0,4 mm sogar das Auswachsen von Nebenwurzeln in den Spaltraum zur Folge hatte.

Eine thunlichste Einengung dieser Deformation liegt aber im Interesse unserer Druckversuche. Denn mit der Bildung solcher Auswüchse wird der wirksame Querschnitt erweitert und bei weitgehendem Eindringen in den Spalt könnte unter Umständen eine zu beachtende Keilwirkung zu Stande kommen. Betrachten wir aber den durch die Anschwellung gelegten grössten Querschnitt als die wirksame Flächengrösse, so wird die darauf basirte Berechnung der in der Flächeneinheit wirksamen Energie jedenfalls keine zu hohen Werthe liefern. In dieser Weise aber ist die Intensität der Aussenleistung für Längs- und Querdruck berechnet worden, die nachstehend noch des weiteren für sich besprochen werden sollen.

Die Energie einzelner Zellelemente muss aber jedenfalls höher als der so gefundene Mittelwerth des als homogen behandelten Querschnitts ausfallen. Denn einmal wird, wie wir sehen werden, der Druck durch osmotische Energie erzeugt, geht also nur vom Zellinnern aus, während die von Zellwand und Intercellularen eingenommene Fläche inactiv ist. Ferner dürften ungleichwerthige Zellen auch wohl in der Druckentwicklung häufig ungleich sein und die Gegenwart passiver Elemente vermindert nicht nur die real wirksame Fläche, sondern kann auch durch ihre Gegenwirkung, also bei Eintritt negativer Spannung, die nach aussen zur Geltung kommende Energie um einen entsprechenden Betrag herabdrücken.

An dieser Stelle gehen wir indess noch nicht ein auf die Energiequellen und die wirksamen Elemente, betrachten vielmehr, wie es ja auch für die Ausseneffecte erlaubt ist, die Wurzel als ein Ganzes, das gegen äussere Widerstände nach Maassgabe der treibenden Gesamtenergie und der Gestalt, resp. der Angriffsweise, entsprechende mechanische Effecte erzielt.

B. Längsdruck.

Wie durch einen dünnen und biegsamen Bleidraht nur eine geringe Pression ausgeübt werden kann, bewirkt auch die auf eine Platte auftreffende freie Wurzel nur einen geringen Druck, da sie vermöge ihrer biegsamen und plastischen Eigenschaften sich seitlich

krümmt und, indem sie fortwächst, über die Platte in der von SACHS¹⁾ und von DETLEFSEN²⁾ geschilderten Weise fortgleitet.

Um eine Vorstellung über diese Druckwirkung zu gewinnen, wurde die durch die Figur 3 (p. 251) repräsentirte Zusammenstellung benutzt, jedoch wurde der Gipsdeckel *b* weggelassen, so dass also der Spitzenthail der Wurzel frei war. Ferner wurde die Glasplatte *c* durch eine Gipsplatte ersetzt. Bei der Zusammenstellung wurde dafür gesorgt, dass der in sehr feuchter Luft befindliche freie Wurzeltheil nach sehr geringem Zuwachs auf die Gipsplatte traf, und um den Druck genügend genau zu messen, kam eine sehr schwache Feder (*f*) zur Verwendung. Die beiden in dieser Weise mit *Vicia faba* ausgeführten Versuche sind in den Belegen unter Nr. 22 mitgetheilt und zwar war im Experimente *A* der freie Spitzenthail 6 mm, in dem Experimente *B* 23 mm lang.

In beiden Fällen steigt der von der senkrecht auftreffenden Wurzel ausgeübte Druck bis auf einen gewissen Maximalwerth, um dann mit dem Beginn des Ausbiegens zu sinken. In *A* wurde das Maximum nach 3½ Stunden mit 43 g, in *B* nach 4 Stunde 40 Min. mit 40,5 g Druck erreicht. Nunmehr ging mit Beginn der spitzwinkligen Stellung der Wurzel der Druck im Verlaufe von 3½ bis 5 Stunden auf 4,5 bis 2,2 g zurück und erhielt sich annähernd auf dieser Höhe, während die fortwachsende Wurzel über die Platte, unter Beibehaltung der spitzwinkligen Angriffsrichtung, fortglitt. Es würde also überhaupt nur zu einem Drucke von etwa 2 g gekommen sein, wenn man die Wurzel von Anfang an in einem solchen spitzen Winkel gegen die Gipsplatte gelenkt hätte. Dagegen muss die Druckleistung mit Verkürzung des freien Wurzeltheils steigen, da ja bei minimaler Länge der freien Spitze die maximale mechanische Aussenleistung zu Stande kommt.

In Einklang mit diesen Resultaten stehen die Versuche, welche seit JOHNSON (1830) angestellt wurden, um die Activität der geotropisch abwärts strebenden Wurzel zu erweisen. So fand SACHS³⁾, dass die Wurzel von *Faba* durch ihre geotropische Krümmungskraft

1) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 448.

2) DETLEFSEN, ebenda 1882, Bd. II, p. 633.

3) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 320.

ein Gewicht von 1 g zu heben vermochte und bei senkrechtem Auftreffen der Wurzel derselben Pflanze kam in Versuchen WIESSER'S¹⁾ ein Druck bis zu 1,4 g zu Stande.

Da auch beim Wachsen in plastischem Thon die auf eine feste Widerlage treffenden Wurzeln immerhin noch leicht ausbiegen, so ist es verständlich, dass N. J. C. MÜLLER²⁾ in derartigen Versuchen eine nur mässige Druckentwicklung beobachtete. Dieser liess 80 Maiskörner in plastischen Thon eingebettet zwischen zwei Glasplatten keimen und beobachtete, dass die Keimlinge die obere Glasplatte noch entgegen einer Belastung von 375 g, nicht aber von 500 g zu heben vermochten. Demgemäss beträgt die Leistung einer einzelnen Wurzel weniger als 6,25 g, also nur einen geringen Bruchtheil des facultativen Maximaldruckes, der in unseren Versuchen mit Maiswurzeln (Tab. I, p. 264) zwischen 158 und 291 g gefunden wurde.

Während in unseren Versuchen der gegen die Messfeder gerichtete Druck genügend genau gemessen wird, erschweren verschiedene Verhältnisse eine exacte Ermittlung derjenigen Druckenergie, welche in der Flächeneinheit des activen Querschnitts entwickelt wurde. Allerdings wenn die Garantie vorläge, dass die Wurzel überall an den Gipsverband unverrückbar fixirt war und dass Verschiebungen innerhalb der Gewebe ausgeschlossen waren, könnte nur die an den Spalt des Gipsverbandes stossende Querzone sich soweit verlängern, als es die Spannung der entgegenwirkenden Feder zulässt und auf die Action dieser Zone würde somit der bemessene absolute Druck zu beziehen sein.

Diese Voraussetzungen treffen indess nicht unbedingt zu. Vielmehr wurde schon früher (p. 247) erwähnt, dass die Gipskappe leicht vom Spitzentheil abgezogen werden kann, dass diese also innerhalb der Gipsform zu gleiten vermag. Deshalb kann dieser Spitzentheil vorwärts gestossen werden, wenn die rückwärts anschliessenden Wurzelpartien einen entsprechenden Druck entwickeln und es bleibt somit zunächst fraglich, in wie weit eine Druckleistung der Spitze

1) *Bewegungsvermögen d. Pflanzen* 1881, p. 143.

2) *Bot. Zeitung* 1871, p. 730.

oder einer subapicalen Querscheibe auf solchem Fortstossen oder auf activer Thätigkeit in den bezüglichen Zonen beruht. Ist die Zone aber ganz oder theilweise passiv, so fällt die in Bezug auf diese Zone berechnete Druckintensität zu hoch aus, sobald der fragliche Querschnitt einen geringeren Flächeninhalt besitzt, als diejenige Zone, welche comprimirend und vorwärts stossend wirkt. Eine solche Druckübertragung in der gleichsam wie ein elastischer Körper sich verhaltenden Wurzel vermag auch die conische Form der Wurzelspitze nicht zu verhindern. Doch bleibt unbekannt, welcher Bruchtheil der comprimirend wirkenden Energie durch Reibungswiderstände an der Gipschülle oder durch andere Ursachen äquilibrirt wird.

Jedenfalls fällt aber die für die Flächeneinheit berechnete Energieentwicklung nicht zu hoch aus, wenn die der Rechnung zu Grunde gelegte Querschnittsfläche gleich gross oder grösser ist, als der Flächeninhalt eines jeden Querschnitts, der activ pressend in Betracht kommen könnte.

Dieses ist aber bei *Faba* erreicht, wenn, wie in unseren meisten Versuchen, die dem Gipsspalt entsprechende Querzone 4—5 mm von der Wurzelspitze entfernt liegt (vgl. Fig. 3 p. 251). Dann ist die basipetal anschliessende Wurzelpartie, wie directe Versuche lehrten, nach 1 bis 2 Tagen derart an den Gips fixirt, dass die in Betracht kommenden Druckkräfte eine Verschiebung nicht mehr erzielen. Zudem ist nach 2 bis 3 Tagen nur ein 5—6 mm langer Spitzenthail der Wurzel wachsthumsfähig, während doch die an Wachsthumsfähigkeit gekettete Druckwirkung nach dieser Zeit noch langsam weiter steigt. Ferner nimmt die Wurzel 3—4 mm hinter der Spitze so allmählich an Dicke zu, dass eine schon geringfügige Anschwellung nach dem Gipsspalt hin ausreicht, um eine Querschnittsfläche herzustellen, wie sie die Wurzel erst wieder in einer 5 oder mehr mm vom Spalt entfernten Region erreicht. Dieses trifft ebenso in dem Versuch 5 (Tab. I p. 264) zu, in welchem durch Herstellen eines entsprechenden Kanals in den Gipsdeckel die ganze Wurzelspitze sich cylindrisch geformt hatte und ungefähr gleichen Durchmesser wie die Krause besass, deren Querschnittsfläche dieselbe war, wie in einer etwa 12 mm weiter rückwärts liegenden Zone.

Die Wurzel von *Zea maïs* geht noch schneller als die von *Faba*

in eine annähernd cylindrische Form über, so dass bei jener die Querschnittsfläche der Krause ansehnlicher war, als die des Querschnitts einer 7 oder auch einer 20 mm vom Gipsspalt entfernten Zone.

Nach obigen Erwägungen war es geboten den Gipsspalt nicht zu nahe an die Wurzelspitze, aber auch nicht so entfernt zu legen, dass er in eine in Dauergewebe übergehende Strecke fiel. In unseren nach diesen Gesichtspunkten geleiteten Versuchen hat also der Querschnitt durch die Krause einen grösseren Flächeninhalt als der Querschnitt irgend einer anderen Zone, welche für die gemessene Action in Betracht kommen könnte. Folglich liefert die auf Grund dieses Querschnitts berechnete Druckintensität jedenfalls einen Werth, der als Durchschnitt pro Flächeneinheit mindestens erreicht werden muss, der aber sehr wohl in bestimmten Partien des als homogen betrachteten Querschnitts und ebenso in den in der Gipsskappe steckenden Partien des Spitzentheils der Wurzel erheblich überschritten werden kann.

Wenn in der That das Gewebe der conischen Wurzelspitze die von ihm ausgehende Druckintensität activ entwickelt, dann muss diese ansehnlicher sein als ferner von der Spitze. Denn in Versuch 6 A, in welchem die durch die Gipshülle tretende Wurzelspitze von *Faba* direct gegen den Messapparat wirkte (vgl. p. 247), berechnet sich die Druckintensität zu 19,4 Atmosphären, wenn wir den Druck auf die Querschnittsfläche der abgeflachten Wurzelspitze beziehen, während dieser Druck sich nur auf 10,4 Atmosphären stellt, wenn die active Fläche des 4,8 mm von der Spitze entfernten Querschnitts der Wurzel betrachtet wird.

Die nackten Versuchsergebnisse lassen hier nicht erkennen, ob die Spitze durch die subapicalen dickeren Wurzeltheile nur passiv, wie eine Nagelspitze durch das auf den Kopf drückende Gewicht gegen die Widerlage getrieben wird, oder ob sie die gegen diese letztere ausgeübte Druckenergie activ entwickelt. Im erstern Falle müsste das passive Gewebe der Wurzelspitze, analog wie ein elastischer Körper, eine entsprechende Compression erfahren, während eine solche in letzterem Falle wegfiel, indem die Wurzelspitze den auf sie drückenden Geweben mit gleichem activen Gegendruck entgegentritt.

Aus anderweitigen Erfahrungen und Erwägungen (vgl. Kap. VI) geht aber in der That hervor, dass in den verschiedenen Querschnittszonen der sich verjüngenden Wurzelspitze die absolute Höhe des entwickelten Aussendruckes nicht genau, aber doch annähernd dieselbe ist, dass also die auf die Flächeneinheit bezogene Aussenwirkung mit Abnahme der Querschnittsfläche zunimmt. Die nach der Spitze zunehmende Turgorkraft der Zellen befähigt diese in der That zu intensiverer Aussenleistung, welche durch Uebertragung des zuvor die Zellwand spannenden Turgordrucks auf die äussere Widerlage erzielt wird. Dass aber die äusserste Wurzelspitze, wenn das Längenwachsthum in der übrigen Wurzel mechanisch gehemmt ist, sehr schnell zu wachsen beginnt, also in sehr energische Thätigkeit tritt, wurde schon beiläufig erwähnt und wird in Kap. VI näher erörtert werden.

Die Constanz des Products aus Querschnittsfläche und Druckintensität ist natürlich nicht mathematisch genau zu nehmen. Vielmehr erfahren zweifellos gelegentlich oder dauernd einzelne Gewebzonen eine gewisse passive Compression, die (in zarten Geweben) durch Entspannung der Haut zur Wendung eines Theils der Turgorkraft nach aussen und so zur Herstellung des entsprechenden Gegendruckes führt. Auch sind die Zellen desselben Querschnitts sicher nicht immer zu gleicher Energieentwicklung befähigt, wirken also nöthigenfalls in dem eben angedeuteten Sinn gegeneinander. Dazu ermöglicht das plastische Wachsen der Gewebe und Zellen nicht nur das Ausfüllen aller Lücken, sondern auch ein Verschieben der Elemente gegeneinander, nöthigenfalls also auch ein wirkliches gleitendes Wachsthum. Aber auch schon ein geringes Hervorwölben in einer activ thätigen Querplatte würde genügen, um im Inneren der Gewebe, ähnlich wie in einer plastischen Masse, eine Druckfortpflanzung selbst dann zu vermitteln, wenn die Epidermis an die sie umgebende Widerlage unverrückbar fixirt ist. Zugleich gibt der Mangel von Gleiten an der Gipsfläche noch keine Garantie dafür, dass ein Fortschreiten activer Compressionsthätigkeit im Inneren vermieden ist.

Indess ist jedes Gleiten im Inneren, wie jede active Druckentwicklung durch wachsende Organe, an Wachsthum gekettet und da der Querschnitt fixirter und nicht mehr wachsender Wurzelstrecken den Quer-

schnitt der Krause am Spalte des Gipsverbandes nicht übertrifft, so liefert die auf Grund dieses Querschnitts berechnete mittlere Druckintensität sicher keinen zu hohen, vielleicht aber einen zu niederen Werth. Letzteres müsste u. a. auch der Fall sein, wenn eine gleichgrosse im Gips steckende Querschnittzone einen höheren Gesamtdruck entwickelt, der (auch wenn plastisches und gleitendes Wachsen ausgedehnt mithelfen sollten) der unvermeidlichen Reibungen und inneren Widerstände halber, doch nicht seinem vollen Betrage nach für das Auseinandertreiben des Gipsverbandes wirksam werden könnte.

Dagegen kommt in der mit dem Spalt zusammenfallenden Querzone der Wurzel die entwickelte Energie ihrem vollen Betrage nach zur Wirkung gegen die Messfeder. Dazu sichert das bis zu den möglichen Grenzen thätige Wachsthum die Verlängerung dieser Zone, so dass dieserhalb die Erweiterung des Spaltes oder eine Compression in der Wurzel einen Einfluss auf die endlich entwickelte Druckenergie nicht ausüben.

In Erwägung der gesammten obwaltenden Verhältnisse lehren unsere Experimente also zweifellos, dass die Wurzeln gegen eine vollständige Widerlage eine hohe Druckintensität zu entwickeln vermögen. Die maximalen Druckleistungen einzelner Zellen werden aber, wie gesagt, durch unsere Mittelwerthe nicht angezeigt. Die berechneten mittleren Druckintensitäten sind ferner zu gering ausgefallen, da wir Homogenität des wirksamen Querschnitts annehmen, obgleich für die osmotische Energie nur das Lumen der Zelle entscheidend ist. Wenn demgemäss das von Zellwand und Inter-cellularräumen eingenommene Areal etwa $\frac{1}{3}$ der Fläche ausmache, müsste dem entsprechend die mittlere Druckintensität erhöht werden. In Versuch 4 (Tab. I, p. 264) würde dann z. B. die active Querschnittsfläche ungefähr 2,7 qmm messen und die auf 1 qmm bezogene Druckintensität würde von 72,8 g auf 95,4 g zu erhöhen sein.

Da aber verschiedene, z. Th. schon angedeutete Umstände ebenfalls Einfluss auf die Bestimmung der realen Druckintensität haben, so unterlasse ich ein Eingehen auf diese und andere Correctionen, die übrigens sämmtlich zu dem Resultate führen, dass die mittlere Druckintensität des Querschnitts oder mindestens einzelner Elemente höher sein muss, als die von uns angeführten Werthe. Unter solchen Umständen muss auch dahin gestellt bleiben, ob die zwischen 7 und

10,7 Atm. befundenen Leistungen der Wurzeln von Faba auf individuelle Differenzen hinweisen oder ob diese Druckunterschiede sich aus anderen Ursachen ergeben. Auch will ich unentschieden lassen, ob, wie es nach den Versuchen scheint, die Wurzel von Mais eine höhere, die von Aesculus eine geringere mittlere Druckintensität als die von Faba entwickelt.

Ein gewisser Fehler ist auch immer mit der Ermittlung der Querschnittsfläche verknüpft. Da ich aber stets bestrebt war, die grösste Fläche des Querschnitts durch die Krause u. s. w. anzunehmen, so ist die Garantie geboten, dass dieserhalb die berechneten Druckintensitäten eher zu gering, als zu hoch ausgefallen sind. Welch erheblichen Einfluss die Verschiebung der Dimension der wirksamen Fläche hat, mögen die Versuche 8—10 mit Mais (Tab. I, p. 264) veranschaulichen, in welchen unter *B* der grösste Durchmesser der Krause, unter *A* der anschliessenden im Gips steckenden Querzone verzeichnet ist. Die Intensität der Druckenergie würde sich also wesentlich höher stellen, wenn, wie es sogar wahrscheinlich ist, nicht gerade der grösste Durchmesser der etwas in den Gipsspalt gewölbten Krause der Rechnung zu Grunde zu legen ist. Dass eine Keilwirkung der Krause für das Resultat nicht in Betracht zu ziehen ist, mag unerörtert bleiben, da zu gleichem Resultat auch diejenigen Druckversuche führten, in welchen eine Krausenbildung nicht in merklicher Weise vorlag.

Diesen Verhältnissen gegenüber kommen die aus dem Messapparat selbst resultirenden Fehler kaum in Betracht. Denn einem Ablesungsfehler von $\frac{1}{2}$ Theilstrich des Mikrometers entspricht in den meisten Versuchen mit Faba ein Druck von etwa 7 g, also eine Grösse, die auf den Werth der berechneten Druckintensität nur wenig Einfluss hat.

Der mit Hilfe des Kautschuckschlauchs gefundene geringere Druck bei Faba kann hier unerörtert bleiben, da diese Methode, wie schon betont (p. 260), weniger exact ist und zudem ganz fraglich lässt, auf welche Zone der gefundene Druck zu beziehen ist. Thatsächlich fiel der absolute Druck so hoch aus als in den Gipsversuchen und dieses würde auch für die Intensität zutreffen, wenn der Rechnung ein der Spitze näherer kleinerer Querschnitt zu Grunde gelegt worden wäre.

Zweifellos sind verschiedene Wurzeln zur Ausübung ungleich hoher Druckintensität befähigt. Doch ist eine genaue vergleichende Messung, nach dem schon Gesagten, keineswegs ganz leicht und lag auch nicht in unserer Absicht. Die Frage gewinnt überhaupt erst ein höheres Interesse, wenn sie in Rücksicht auf die biologischen Eigenheiten der Wurzeln (und analog anderer Pflanzentheile) betrachtet wird, denn für Ueberwindung oder Umgehung von Widerständen kommen neben der mechanischen Energie auch andere Eigenschaften in Betracht. In einer solchen Beleuchtung wird der Gegenstand in einem späteren Kapitel (VIII) eine theilweise Erörterung finden, hier aber dürften einige Bemerkungen in Bezug auf den Spitzendruck am Platze sein.

Falls die gefundenen Werthe (Tab. I, p. 264) die realen Druckverhältnisse widerspiegeln, ist die dünnere Wurzel von Mais der dickeren von Faba und diese der noch stärkeren Wurzel von Aesculus in der Druckintensität (nicht in dem absoluten Druck) überlegen, während die dünnste der untersuchten Wurzeln, die von *Vicia sativa*, die Druckintensität der Maiswurzel nicht zu übertreffen scheint. Auch ist keineswegs zu erwarten, dass allgemein die absolute Druckleistung langsamer abnimmt, als der Querschnitt und es ist wohl möglich, dass z. B. die dünne Wurzel von *Lemna minor*, welche normal nicht gegen nennenswerthe Widerstände zu arbeiten hat, nur zu relativ geringer Druckintensität befähigt ist, wie dieses auch für die noch dünneren Fäden von *Spirogyra* zuzutreffen scheint (Kap. X).

Unter Anderem kann auch die conische Form der Wurzelspitze für die Druckwirkung der Spitze Bedeutung gewinnen, da die Energie absolut gesteigert wird, wenn die Gleitung im Gipsverband es zulässt, dass der in einem rückwärts liegenden grösseren Querschnitt entwickelte absolute Druck mehr oder weniger auf die Spitze übertragen wird (vgl. übrigens p. 275 über die annähernde Constanz des Productes aus Druck und Querschnitt).

Für das erfolgreiche Ueberwinden von Widerständen sind aber nicht allein Spitzendruck und die angedeuteten, sondern noch anderweitige Momente mit entscheidend. Es möge hier genügen an die später (Kap. VIII) zu besprechende spaltende Wirkung, durch welche der Spitze die Bahn gebrochen wird und ferner an den nach Form des Objectes, Qualität des Mediums u. s. w. veränder-

lichen Reibungswiderstand zu erinnern. Hinsichtlich des letzteren sind, *ceteris paribus*, die dünneren Pflanzentheile im Nachtheil, da die Fläche des Querschnitts und mit dieser die treibende Energie im quadratischen, der Umfang aber und mit diesem die Reibung im einfachen Verhältniss zum Radius steht. Dieserhalb werden bekanntlich sehr kleine Partikel in der Luft leicht schwebend erhalten und es muss speciellen Untersuchungen die Entscheidung überlassen werden, ob etwa bei dünnen Pilzfäden u. s. w., die offenbar theilweise zur Ueberwindung ansehnlicher Widerstände befähigt sind, der erwähnte Nachtheil durch höhere Energieentwicklung oder andere Einrichtungen ausgeglichen wird. Neben allen auf Herabdrückung der Reibung zielenden Eigenschaften fallen auch lösende Wirkungen ins Gewicht, die bekanntlich schon die Secrete der Wurzel und noch mehr die Secrete derjenigen Pilze ausüben, welche sich ihren Weg durch vegetabilische und animalische Häute bahnen.

Nach alledem dürfte die biologisch bedeutungsvolle Leistungsfähigkeit der Pflanze unter Umständen besser als durch Druckmessungen nach dem Verhalten gegen Medien zu beurtheilen sein, die je nach dem Widerstande ein Durchbrechen gestatten oder verwehren und die derart gewählt werden können, dass chemisch wirkende Secrete bedeutungslos sind. Studien solcher Art lagen jedoch zur Zeit nicht in meiner Absicht und ich begnüge mich hier mit dem Hinweis auf einige beiläufige Versuche, denen ich indess eine entscheidende Beweiskraft nicht beimesse.

In dem Vordringen, resp. Nichtvordringen in plastischem Thone verschiedener Consistenz scheint die dickere Wurzel von *Faba* den dünneren Wurzeln von *Vicia sativa* und *Brassica Napus* und noch mehr den Fäden von *Spirogyra* überlegen zu sein. Dem entsprechen auch Versuche mit Würfeln aus möglichst homogener, wasserdurchtränkter Celloidinmasse (vgl. p. 246), in welche zur ersten Aufnahme der Wurzeln kurze Canäle gebohrt waren. Leider hat dieses durchsichtige Celloidin verschiedene Nachtheile; von anderen durchsichtigen Medien sind aber Gelatine und Agar in brauchbarer Qualität nicht genügend consistent, wenigstens nicht für die mechanische Hemmung des Wachstums von Wurzeln.

Für gewisse Zwecke kann wohl auch zur Beurtheilung das Verhalten gegen ungleich starken Stanniol benutzt werden und in solchen

Versuchen ist ein Ausbiegen der Wurzeln u. s. w. ausgeschlossen, wenn man diese durch einen entsprechenden Gipskanal gegen den abschliessenden Stanniol wirken lässt. Ferner lässt sich dem Gipsguss eine verschiedene Consistenz geben, und in einem sehr wasserreichen Gipsguss vermögen sich thatsächlich Wurzeln und Wurzelhaare mehr oder weniger mechanisch einzubohren.

C. Querdruck.

Uebt eine Wurzel allseitig denselben Radialdruck gegen eine Widerlage aus, so wird letztere in derselben Weise wie durch einen entsprechenden Wasserdruck in Anspruch genommen, d. h. der Gesamtdruck wächst mit der Fläche des median halbirenden Längsschnitts, entspricht also dem Product aus Durchmesser und Länge des umhüllenden Verbandes. Mit solcher Energie wirkt demgemäss der Deckel des Gipsverbandes gegen die Messfeder (Fig. 4 p. 253) und da bekanntlich die Tangentialspannung in der Hülle im umgekehrten Verhältniss zum Durchmesser steht, so muss mit der Dicke der Wurzel der Gipsverband entsprechend verstärkt werden, um genügende Widerstandskraft zu gewinnen. Als vergleichendes Maass für die Druckintensität dient uns aber naturgemäss der Quotient aus der gemessenen absoluten Energie und dem Medianschnitt, d. h. der von 1 qmm des letzteren entwickelte Druck.

Auf diese Weise erhalten wir natürlich wieder nur einen Mittelwerth und wenn wahrscheinlich ist, dass in Richtung der Radien eines Querschnitts (abgesehen von entstehenden Nebenwurzeln) annähernd gleiche Energie besteht, so sind doch Differenzen in verschiedenen Querschnitten nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich. Dagegen ist es für die Druckintensität ohne Bedeutung, wenn nur die peripheren Gewebe activ sind, sowie ja auch derselbe Wasserdruck gegen die Aussenwand fortbesteht, wenn durch Einschieben eines starken Cylinders die Wassermasse auf eine Mantelschicht reducirt wird. Bedingung für volle Energieentwicklung ist natürlich, dass der inactive Inneneylinder (wie z. B. das Holz der Bäume) eine solide Widerlage bildet, denn bei einem Ausweichen kommt allgemein kein hoher Druck zu Stande. Selbstverständlich wird durch unsere Apparate die volle Energie der activen Zellen nicht gemessen, wenn ein Theil dieser Energie (wie z. B. durch die

Rinde der Bäume) durch negativ gespannte Gewebemassen äquilibrirt wird, gerade so wie unter solchen Umständen der nach aussen wirkende Längsdruck in entsprechendem Maasse vermindert wird. Aus diesen und anderen Gründen, von denen nur an das relativ langsamere Dickenwachsthum erinnert sein mag, wird die Ermittlung des Querdruckes im Allgemeinen ungenauer ausfallen, als die Bestimmung des Längsdruckes.

Betrachten wir nach diesen Vorbemerkungen auf Tab. II (p. 266) zunächst die unter Nr. 13—16 bezüglich der Wurzel von *Faba* und unter Nr. 21 bezüglich der Wurzel von *Mais* zusammengestellten Versuche, so begegnen wir Druckintensitäten von 4,3 bis 6,6 Atmosphären, während für den Längsdruck derselben Wurzeln 7—11,2 Atmosphären gefunden wurden. Doch möchte ich hieraus nicht folgern, dass die Intensität des Querdruckes überhaupt geringer ist. Schon das verhältnissmässig langsamere Anschwellen des letzteren lässt es zweifelhaft erscheinen, ob nach $6\frac{1}{2}$ Tagen — der längsten Versuchszeit — die maximale Druckhöhe erreicht war, da es unsicher ist, ob in dieser Zeit das Bestreben nach secundärem Dickenwachsthum sich mit voller Energie geltend machte. Jedenfalls vermag weiterhin der Gesamtdruck noch zuzunehmen, da öfters Gipseylinder 2—3 Wochen lang den Druck der allseitig umschlossenen Wurzel aushielten, um dann erst Sprengung zu erfahren. Möglich also, dass mit der Zeit der Querdruck ansehnlicher ausfällt als der Längsdruck und vielleicht sich zu gleicher Intensität erhebt wie in Baumstämmen. Uebrigens wurde für Keimstengel ein bestimmter Unterschied zwischen Längs- und Querdruck nicht gefunden (Kap. IX).

Selbst wenn die Druckintensität die in unseren Versuchen verzeichneten Werthe nicht überschreitet, fällt mit Zunahme der wirksamen Fläche der Gesamtdruck recht ansehnlich aus. Dieser steigt in Versuch 13 für den 8 mm langen Spitzentheil der Wurzel auf 1,83 kg und ein 10 cm dickes und 100 cm langes Wurzelstück würde bei einer Druckintensität von 6 Atmosphären einen Gesamtdruck von rund 6000 kg gegen die Widerlage entwickeln.

Es ist deshalb nicht auffällig, dass z. B. ein Gipseylinder nach 14 Tagen gesprengt wurde, als in dessen Mitte sich die 40 mm lange Keimwurzel von *Vicia faba* befand, deren Medianschnitt 90 qmm

betrug. Denn bei einer Intensität von 60 g pro qmm kam schon ein Gesamtdruck von 5,4 kg zuwege, der nach dem Gesagten aber wahrscheinlich allmählich erheblich, ja vielleicht bis auf das Doppelte gesteigert wurde. In diesem Versuche handelte es sich um schon recht harten Gips, denn ein weicher Gipsguss wird unter den besagten Verhältnissen in den ersten Tagen gesprengt. Uebrigens ist zu beachten, dass in dem Gipsverband bald Nebenwurzeln erscheinen, deren gegen die Gipswand wirkende Spitze in dem Gesamtdruck mit ins Gewicht fällt.

In den bisher berücksichtigten Versuchen wirkte der 5—11,2 mm lange Spitzentheil der Wurzel (vgl. Verticalreihe *c* der Tabelle II) gegen den Gipsdeckel und den Messapparat. In Versuch 17 war dagegen der 7 mm lange Spitzentheil eingegipst und die Energieentwicklung des anschliessenden 8,7 mm langen Spitzentheils wurde gemessen. Nach dem gewonnenen Resultate (= 5,5 Atm. Druck) erreicht in der benutzten Versuchszeit die Druckintensität in dem subapicalen und apicalen Theile der Wurzel gleiche Höhe. Auf den geringeren Intensitätswerth (3,5 Atm.) in Versuch 19A ist kein Werth zu legen, da in diesem Falle der Gipsdeckel zu ansehnlich abgedrängt wurde und die so ermöglichte Entstehung von Nebenwurzeln weitere Complicationen einfuhrte.

Wird aber ein wachsthumsfähiger Theil der Wurzel nicht eingegipst, so ist eine gewisse gegenseitige Beeinflussung von Längs- und Querdruck möglich und für bestimmte Fälle nothwendig. So wurde schon besprochen (p. 268), dass bei mechanischer Hemmung des Längenwachsthums der Spitzentheil der Wurzel ein gefördertes Dickenwachsthum erfährt, das ihn zum Anschmiegen und zum Wirken gegen Formen bringt, deren Durchmesser andernfalls dieser Wurzeltheil nicht erreicht haben würde.

Schon diese Erwägungen und die noch zu besprechenden (Kap. VII), theilweise auch schon angedeuteten Erfolge, lassen keinen Zweifel, dass es sich nicht allein um rein mechanische Effecte, sondern auch um auf Reizvermittlung basirte Correlationen handelt. Dieserhalb ist es auch möglich, dass eine Wurzel es nicht zur vollen Druckenergie bringt, wenn irgend ein Theil sich in Freiheit befindet, doch ist natürlich nicht in allen Fällen eine solche Beeinflussung nothwendig.

Auf die zwei bezüglich des Druckes in dieser Richtung angestellten Versuche möchte ich indess kein entscheidendes Gewicht legen. In dem Versuch 18 wurde die 7,5 mm lange Wurzelspitze frei gelassen und wuchs im Laufe von 40 Tagen zu einem ganz ansehnlichen Wurzelsystem heran (vgl. die Belege), während in dieser Zeit der Querdruck des anschliessenden in den Gipsverband gebrachten Wurzeltheils auf 3,9 Atmosphären anstieg. Diese Intensität erreichte sogar nur 2,2 Atmosphären in Versuch 20, in welchem der zwischen zwei parallele Thonplatten eingeeengte Wurzeltheil während der 10tägigen Versuchsdauer eine abgeplattete Form angenommen hatte.

Weitere Erfahrungen werden lehren müssen, ob thatsächlich die Druckentwicklung für die Flächeneinheit nicht so hoch ansteigt, wenn zwischen zwei Platten die frei bleibenden Flächen Dickenwachstum ausführen können. Die gleiche Frage gilt auch für den Fall, dass dem einzigen Verbindungsweg zwischen dem ausgezweigten Wurzelsystem und der Basis der Wurzel das Dickenwachstum mechanisch unmöglich gemacht ist. In diesem Falle dürfte aus allgemeinen biologischen Rücksichten zu erwarten sein, dass der eingezwängte Theil es endlich zu ansehnlicher mechanischer Reaction bringt.

Die genügende Genauigkeit ist mit unseren Versuchsmethoden für diese und ähnliche Fragen schon zu erreichen. Speciell die Angaben des Messapparates sind jedenfalls genau genug, denn selbst ein Fehler von 30 g fällt bei Druckleistungen von mehr als 1000 g nicht mehr schwer ins Gewicht. Bei Anwendung starker und breitbandiger Federn ist auch ohne Belang der Schubdruck, welchen die noch nach Längenwachstum strebenden Wurzeltheile ausüben. Ebenso darf ich u. a. den relativ geringen Fehler übergehen, der daraus entspringt, dass an der Grenze des im Dickenwachstum gehemmten und ungehemmten Theiles eine Einbuchtung entsteht und aus dieser Constellation eine gewisse, senkrecht gegen den Gipsdeckel gerichtete Componente resultirt.

IV. Zeitlicher Verlauf der Druckentwicklung in Wurzeln.

Ein näherer Verfolg des Verlaufs der Drucksteigerung war nicht beabsichtigt, doch lässt sich aus den Experimenten für Wurzeln und ebenso übereinstimmend für Keimstengel und Grasknoten das Hauptsächliche des Ganges entnehmen. Die wachsenden Organe beginnen nämlich sogleich mit dem Auftreffen auf eine Widerlage einen Druck gegen diese auszuüben, dessen zunächst schnelleres Ansteigen sich allmählich verlangsamt, um endlich auszuklingen, so dass schliesslich die Druckhöhe so gut wie constant wird.

Im Näheren muss unbestimmt bleiben, ob gegen eine unverrückbare Widerlage die Druckschwellung sogleich mit dem vollen Betrage einsetzt oder zunächst eine gewisse Beschleunigung bis zu einem Maximum erfährt; ob etwa die Druckcurve sich für gewisse Zeit nahezu horizontal hält oder bald abzufallen beginnt; ob ferner die Curve secundäre Maxima und Minima bietet, was, wenn auch in engen Grenzen, wahrscheinlich ist, da Wachsthum und Gewebespannung periodische Schwankungen aufzuweisen haben. Auch ist noch fraglich, ob etwa bei Fortdauer der mechanischen Wachsthumshemmung, also bei vergeblichem Ankämpfen gegen die einengende Widerlage, die Druckleistung gesund bleibender Organe sich constant erhält oder endlich bis zu einem gewissen Grade zurückgeht, ein Rückgang, der in gegebenen Fällen als ein Correlationserfolg eintreten dürfte. Sind die Organe bei Darbietung der Widerlage nicht schon in vollem Wachsthum begriffen, wird letzteres vielmehr erst, wie bei geotropischer Krümmung der Grasknoten, durch einen Reiz inducirt, so ergiebt sich als unmittelbare Consequenz aus der zeitlichen Entwicklung der Reizkrümmung, dass die Druckentwicklung gegen die Widerlage durch ein Maximum gehen muss.

Wird ein gewisser Gegendruck hergestellt, z. B. indem der Gipsdeckel durch Anspannen der Messfeder mit bestimmter Energie gegen den fixirten Gipsklotz gepresst wird (vgl. Fig. 3 und 4), so beginnt ein Abheben des Gipsdeckels natürlich erst dann, wenn die Druckenergie diese Gegenwirkung äquilibrirte und überschritt. Bis dahin war also keine Verlängerung des nach Wachsthum strebenden

Organs möglich und der mit der Compression schnell ansteigende Druck der Feder bringt es mit sich, dass der eingeeengte Pflanzentheil auch fernerhin nahezu unverändert die Länge der Gipsform bewahrt.

Gelingt es aber nach gewisser Drucksteigerung die Widerlage zu durchbrechen, so wächst die Wurzel u. s. w. weiter und hat natürlich eine entsprechende Arbeit zu leisten, wenn sie auf ihrem Wege einen Widerstand zu überwinden hat, ein Fall, den wir noch (Kap. VI) zu betrachten haben.

In unseren auf die endliche Leistung berechneten Versuchen wurde aus guten Gründen zu Beginn ein Gegendruck hergestellt. Von der Energieentwicklung der Wurzel erhalten wir also erst mit weiter fortschreitender Compression der Feder Kenntniss. Aus dem bis dahin erreichten Druckwerthe und der verflossenen Zeit ist aber nur ein Mittelwerth berechenbar, während der weitere Verlauf der Druckentwicklung so weit näher verfolgt werden kann, als die geringe absolute Compression der Feder gestattet.

In der tabellarischen Zusammenstellung der Belege (Abth. I) sind die auf 1 Stunde berechneten Druckzunahmen in der »Druckzunahme pr. 1 Stunde« signirten Verticalreihe derart angeführt, dass die davorstehende Klammer Druckhöhe, resp. Druckdifferenz und Zeitintervall markirt, aus welchen der Mittelwerth für 1 Stunde berechnet wurde. In Versuch Nr. 2 war z. B. das Experiment um 7½ Morgens fertig zusammengestellt worden. Bis 12 Morgens hatte sich, nach Abhebung des Gipsdeckels, ein Druck von 66,5 g entwickelt und dieser Druck stieg von 12 Uhr bis 2 Uhr Nachmittags auf 93,3 g, also in 2 Stunden um 26,8 g. In dieser, und zum Theil in noch mehr verkürzter Form, sind auch die übrigen Tabellen zusammengestellt, die also nicht sämtliche Ablesungen wiedergeben, in denen ferner nur der aus der Federcompression berechnete Druckwerth angeführt ist. Nur in Versuch 1 ist ausserdem die Distanz der Nadelspitzen in Theilstrichen der Mikrometerscala hinzugefügt.

Aus diesen Stundenwerthen ist die besprochene Regel der Druckanschwellung allgemein zu ersehen. In Bezug auf den Längsdruck der Wurzel von *Vicia faba* betrug z. B. diese stündliche Zunahme in Versuch 2 für die ersten 3½ Stunden 14,78 g, für die folgenden

2 Stunden 43,4 g, für die folgenden 4 Stunden 41,65 g und sank nach 2½ bis 3 Tagen auf 0,54 g.

Aus weiteren Versuchen ist zu entnehmen, dass die Druckschwellung in der ersten Zeit auch langsamer als in Versuch 2 fortschreiten kann, doch wird natürlich dieser Mittelwerth um so mehr deprimirt, je weiter in ihm schon die Zeit verlangsamer Druckzunahme aufgenommen ist. In diesem Sinne ist auch der auf die ersten 23 Stunden bezügliche Mittelwerth 6,28 g in Versuch 4 zu verstehen, in welchem schliesslich vom 5. zum 6. Tage die stündliche Zunahme auf 0,05 g gesunken war.

Aus unseren Experimenten ist nur zu entnehmen, dass die Curve der Druckentwicklung keine grösseren Oscillationen aufzuweisen hat, denn kleinere Schwankungen konnten und sollten in den Experimenten nicht gemessen werden. Und wenn z. B. in Versuch 1 die stündliche Zunahme bei Beginn des Experimentes etwas geringer erscheint (13,5 gegen 15,3 g), so ist dieses schon deshalb nichtssagend, weil hier zunächst einige Zeit verstreichen musste, ehe die fortwachsende Wurzelspitze den verlängerten Canal des Gipsdeckels durchwachsen hatte. Zudem sind die mit dem Eingipsen und dem Zusammenstellen des Experimentes verknüpften Eingriffe wohl geeignet, den Gang der Druckentwicklung in der Wurzel zu beeinflussen. Dieses gilt in noch höherem Grade für die Versuche im Kautschuckschlauch, so dass der unregelmässigen Druckzunahme in Versuch 7 ein Werth nicht beigemessen werden kann.

Die Gipsmethode ist aber — wenigstens in der von uns angewandten Weise — für näheren Verfolg der Druckentwicklung zu Beginn des Experimentes deshalb nicht geeignet, weil der Gipsguss mit der Wasseraufnahme an Volumen gewinnt und deshalb eine Compression der Feder erzielt, resp. steigert (vgl. p. 259). Dieser Vorgang ist nach 12 Stunden beendet und somit für die Messung des Enddruckes ohne Bedeutung. Dagegen muss sich die durch die Gipsmasse erzielte Federspannung gegen die Wurzel richten, sofern der Gipsdeckel (Fig. 3) nicht auf die übrige Gipsmasse (a) gestützt ist. Die so erzielte Resultante ist aber nicht so einfach, dass aus der Bestimmung der Dimensionsänderung des Gipses sich ohne weiteres die active Leistung der Wurzel ableiten lässt.

Den sofortigen Beginn der Druckwirkung mit dem Auftreffen

lehren evident die schon besprochenen Versuche (p. 271 und Belege Versuch 22), in welchen die an der Basis fixirte Wurzel mit der freien Spitze auf die Platte des Messapparates traf. Bei Anwendung einer schwachen Feder war mit der Druckentwicklung ein nicht unerheblicher Längenzuwachs verknüpft und schon hieraus erklärt es sich, dass die Druckzunahme langsamer verlief, nämlich 3,82 g resp. 6,2 g in der Stunde betrug.

Ebenso wie das Wachsthum bietet die Druckentwicklung spezifische Differenzen und wird von äusseren Verhältnissen beeinflusst, welche übrigens, wie speciell die Temperatur, in unseren Experimenten ziemlich constant waren. Doch darf man nicht erwarten, dass die Druckentwicklung und die normale Wachsthumsschnelligkeit in einem proportionalen Verhältniss stehen. Denn mit der mechanischen Hemmung ist der normale Zuwachs thatsächlich aufgehoben, also ein neuer Zustand geschaffen, in welchem die Pflanze so reagirt, dass durch Flächenwachsthum der Zellhaut die zuvor auf die Spannung der letzteren verwandte osmotische Energie gegen die Widerlage gelenkt wird. Gleiches geschieht auch bei künstlicher Compression, doch ist nicht zu vergessen, dass mit solchen Eingriffen besondere Verhältnisse oder doch gewisse transitorische Störungen geschaffen werden können.

In denjenigen Versuchen, in welchen eine künstliche Drucksteigerung zur Anwendung kam, habe ich wohl beobachtet, dass die active Druckschwellung sogleich weiter ging, ohne indess den Gang letzterer näher auf Störungen u. s. w. zu prüfen. Diese active Schwellung wird selbstverständlich mit der Druckhöhe verlangsamt. Wenn man aber aus dieser activen Schwellung und der in kurzer Zeit vollzogenen künstlichen Drucksteigerung den stündlichen Mittelwerth berechnet, so wird dieser natürlich, je nach der in Rechnung zu ziehenden Zeit und Drucksteigerung, grösser oder kleiner ausfallen, als der vor der Drucksteigerung gefundene Stundenwerth.

Dem entsprechen auch die bei Ermittlung des Querdrucks in der Wurzel von *Vicia faba* gefundenen Resultate. In Versuch 13 (Abth. I) wurde z. B. am 14. Januar 8 Morgens der Druck künstlich um 201 g gesteigert und erfuhr in den folgenden 24 Stunden eine active Zunahme um 57 g. Die stündliche Druckzunahme beträgt somit 10,75 g und ist ansehnlicher als jeder vorausgegangene Stundenwerth (4,07 und

4,36 g). Dagegen fällt z. B. in Versuch 14 dieser vorausgegangene Werth ansehnlicher aus, als der nach der Drucksteigerung aus der 24stündigen Belastungszeit berechnete.

Bei ungestörter Entwicklung bietet übrigens, wie aus den Versuchstabellen folgt, die Druckzunahme in transversaler und longitudinaler Richtung denselben Gang. Durchschnittlich geht aber, wie auch das Wachsen, die Druckzunahme in transversaler Richtung langsamer von statten.

V. Die Mechanik der Aussenleistung durch Wurzeln.

A. Vorbemerkungen.

Während es vielfach gelang gewisse Theile einer vitalen Reaction, insbesondere die mechanischen Mittel der Ausführung aufzuklären, liegt noch in keinem Falle eine lückenlose Einsicht in die ganze Kette von Processen vor, die von einem Anstosse ab zu der mechanischen Ausführung und somit zum endlichen Erfolge führen. In gleicher Lage befinden wir uns in Hinsicht auf die Fähigkeit wachsender Pflanzen, gegen äussere Widerstände je nach Bedürfniss, also in selbstregulatorischer Weise, ein grösseres oder geringeres Maass mechanischer Energie zur Wirkung zu bringen. Die nächsten, zur mechanischen Ausführung der Reaction führenden Mittel aber vermochten wir völlig aufzudecken und den diesbezüglichen Studien ist dieses Kapitel gewidmet, während wir allgemeinere Betrachtungen über diese selbstregulatorische Reaction auf später verschieben. Auch halten wir uns hier speciell an die maximale Leistung gegen eine unverrückbare Widerlage, da sich aus den so gewonnenen Erfahrungen die Verhältnisse bei äusserer Arbeitsleistung durch eine fortwachsende Pflanze leicht ergeben.

Durch welche Mittel überhaupt die Pflanzen mechanische Leistungen gegen entgegretende Widerstände zu vollbringen vermögen, ist in meinen »Studien zur Energetik 1892« dargelegt, auf welche ich demgemäss hier verweisen muss (besonders p. 213—240). An dieser Stelle ist gezeigt, wie in zartwandigen Zellen und Geweben, also auch in den Wurzelspitzen, als hinreichende Kraftquelle für höhere

Aussenwirkung nur die osmotische Energie zur Verfügung steht. Diese osmotische Energie, oder was dasselbe sagt die Turgorkraft¹⁾, wird normalerweise durch die entsprechende Spannung der Zellhaut äquilibrirt, und nur so weit für diese Spannung die Turgorkraft nicht in Anspruch genommen ist, vermag sie gegen eine andere Widerlage zu wirken.

Eine solche Uebertragung der osmotischen Energie wird auch bei Compression der Zellen durch eine umschliessende Widerlage erreicht, indem eben, dem ausgeübten Drucke entsprechend, die Zellwand mehr und mehr und endlich gänzlich entspannt wird. Bei noch weiter fortgesetzter Compression giebt das zartwandige Gewebe nur deshalb nicht wie ein turgorloses Gewebe nach, weil mit dem Wasseraustritt die Lösung in den Zellen concentrirter und deshalb osmotisch leistungsfähiger wird.

Eine wachsende Zelle oder Pflanze, in welcher die Turgorkraft ebenfalls in jedem Zeitdifferential durch die Spannung der Wandungen äquilibrirt ist, hat beim Auftreffen auf Widerstand diese Uebertragung der osmotischen Energie, also die nöthige Entspannung der Zellhaut, selbstthätig zu besorgen. Das geschieht, indem die Zellhaut weiter in die Fläche wächst, wenn auch die feste Widerlage eine Vergrösserung des äusseren Umfangs nicht gestattet. Je weiter also die so vermittelte Entspannung fortschreitet, um so mehr osmotische Energie wird als Druck gegen den vorgefundenen Widerstand gewandt, ein Druck, der mit völliger Entspannung der Haut sein Maximum erreicht, da er ja höchstens der jeweils gebotenen osmotischen Energie gleichkommen kann. So lange aber noch ein Theil der osmotischen Energie auf Spannung der Haut verwandt ist, kann der maximale Grenzwert nicht erreicht werden.

Die Entspannung der Haut, d. h. das hierzu führende Wachsen, liefert also nicht die Druckkraft, sondern dient nur dazu, die gebotene osmotische Energie gegen eine äussere Widerlage, also gegen einen anderen Angriffspunkt zu lenken. Zu solcher Druckentwicklung gegen einen gebotenen Widerstand bedarf es keiner Erhöhung der Turgor-

1) Wegen der geringen Cohäsion im Protoplasmakörper fällt die Turgorkraft so gut wie allein auf osmotische Energie. Vgl. PFEFFER, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen 1890, p. 151 u. 329.

kraft und tatsächlich tritt eine solche bei gewissen Pflanzen nicht ein. In anderen Pflanzen dagegen setzt sich die Reaction gegen eine Widerlage aus Hautentspannung und Turgorsteigerung zusammen. Wird damit die potentielle Fähigkeit für Druckleistung natürlich erhöht, so muss deshalb doch nicht die in einer anderen Pflanze normal vorhandene osmotische Energie übertroffen sein, und schon dieserhalb leuchtet ein, dass die relativ höchste Aussenleistung nicht nothwendig an eine Turgorsteigerung geknüpft ist.

Die Turgorschwellung ist also ein zwar vielfach mitwirkendes, aber nicht nothwendiges Glied der Reaction. Ein in wachsenden Organen nothwendiges Glied ist aber die Hautentspannung, die durch bleibende Verlängerung, also durch das Flächenwachsthum der Zellwand erreicht wird. Die Thatsache dieser Entspannung genügt zur Charakterisirung des nächsten Mittels für die Realisirung der Aussenleistung, für deren Erzielung und Erfolg es ja überhaupt gleichgiltig ist, auf welche Weise die Entspannung erreicht wird. Diese allerdings für den Rückverfolg der Glieder der Reaktionskette, sowie für die Wachstumsmechanik bedeutungsvolle Frage werden wir demgemäss nicht in diesem Kapitel, sondern erst später behandeln. Analog haben wir hier nur mit der Constanz oder der Veränderung der Turgorkraft als Thatsache zu rechnen, da allein die Höhe der Turgorkraft die disponible Energie bestimmt und es in alleiniger Rücksicht auf diese nicht in Betracht kommt, welche Stoffe wirksam sind und durch welche Mittel dieselben in der Pflanze erzeugt oder gewonnen werden.

Natürlich kann auch durch alleinige Turgorsteigerung ein Druck gegen eine Widerlage erreicht werden, welche der nach Ausdehnung strebenden Zelle entgegentritt. Ausschliesslich in dieser Weise reagiren jedoch wachsende Pflanzen gegen einen Widerstand nicht und bei gänzlichem Mangel des Wachsens ist eine Arbeitsleistung auf weitere Strecke ausgeschlossen. Denn durch die zunehmende Spannung der elastisch gedehnten Haut wird die Turgorkraft äquilibrirt, und bei den Elasticitätsverhältnissen der meisten ausgewachsenen Zellwände wird so die Verlängerung in enge Grenzen gewiesen. Nur wo sehr ansehnliche elastische Verlängerungen oder besondere geeignete Constellationen geboten sind, können demgemäss durch eine Turgorschwankung so weitgehende Bewegungen erzielt werden,

wie sie für die Staubfäden der Cynareen, für *Mimosa pudica* u. s. w. bekannt sind¹⁾. Auch wenn einmal, ohne Mithilfe von Wachsthum, die alleinige Verminderung des Elasticitätscoefficienten der Haut eine Verlängerung veranlassen sollte, so ist diese doch in enge Grenzen gebannt.

Bei Beseitigung des von einer Widerlage ausgehenden Druckes — gleichviel ob dieser durch Activität der Pflanze oder durch Compression hergestellt wird — kommt wiederum die volle osmotische Energie gegen die Zellwand zur Wirkung, die dem entsprechend gedehnt und gespannt wird. War in der Reaction gegen das Hinderniss eine Turgorsteigerung eingetreten, so haben die Zellwände nunmehr so lange einem höheren osmotischen Druck entgegenzuwirken, bis dieser wiederum auf das frühere Maass zurückregulirt ist.

Unsere Erwägungen konnten und durften auf eine einzelne Zelle basirt werden, da für Gewebe im Princip Gleiches gilt. Auch in einem Gewebe ist die nach aussen gerichtete Druckwirkung einer einzelnen Zelle an die Darbietung einer geeigneten Widerlage durch die umgebenden Zellen gekettet und die Aussenleistung eines Gewebes ergibt sich als Resultante aus der gesamten osmotischen Energie und dem negativ zu nehmenden Gesamtwiderstand der Zellwandungen, also als eine Differenz, die ebenso ausfiel, wenn die Zellwände in geeigneter Weise in eine einheitliche Hülle zusammengezogen wären, welche dem entsprechenden Innendruck entgegenzuwirken hat. Die Existenz negativ gespannter Gewebe drückt natürlich die Druckwirkung activer Gewebe um ein der Spannungsenergie äquivalentes Maass herab. Wenn aber durch Ausgleichung dieser negativen Spannung die mechanische Aussenleistung um diesen Energiewerth gesteigert wird, so ist doch wiederum Wachsthum das Mittel für die Eliminirung jener negativen Spannung, und der mechanische Effect ist kein anderer, als wenn die eigenen Zellwände eines ungespannten Zellcomplexes eine äquivalente Entspannung erfahren.

Gelegentlich kommen wir noch auf die Bedeutung von Spannungsverhältnissen für Aussenleistungen zu sprechen. Hier genügt es daran zu erinnern, dass im Spitzentheile der Wurzel Gewebe-

1) Vgl. PFEFFER, Studien zur Energetik 1892, p. 234.

spannung kaum existirt¹⁾, dass ferner zu den hohen Druckleistungen auch das nicht oder kaum differenzierte Spitzengewebe befähigt ist, dass ferner grössere, ein Ausweichen gestattende Räume zwischen diesen jugendlichen Zellen nicht vorhanden sind.

In zartwandigen Geweben, also auch in den Wurzelspitzen ist aus bekannten und schon besprochenen Gründen eine hohe Druckenergie nur durch die Turgorkraft erreichbar und so lange durch diese die Wandungen gespannt werden, ist es überhaupt unmöglich, dass die Zellwände eine Druckwirkung durch actives Ausdehnungsstreben erzielen²⁾. Eine solche Action, in welcher also die Wandungen mit eigener Energie, wie ein quellender Holzspan, gegen die Widerlage pressen würden, kann demgemäss in dem zartwandigen Spitzenthail der Wurzel keine nennenswerthe Bedeutung erlangen.

Nach diesen Vorbemerkungen sollen nun zunächst die Studien über die Turgorverhältnisse, dann die über die Hautentspannung mitgetheilt werden. Nach beiden Seiten wurde am ausgedehntesten die Wurzel von *Vicia faba* untersucht. In dieser ist die Reaction gegen Widerstände von einer ansehnlichen Turgorschwellung begleitet, welche dagegen der Wurzel von *Zea mais* abgeht. Doch scheint in den meisten Wurzeln eine mehr oder weniger auffällige Turgorsteigerung eingetreten, wenigstens wurde eine solche bei den übrigen untersuchten Keimpflanzen gefunden, nämlich in der Keimwurzel von *Vicia sativa*, *Lupinus albus*, *Helianthus annuus*, *Ricinus communis*, *Polygonum tataricum*, *Brassica napus*, *Sinapis alba*. Analoges ergaben, wie hier im voraus bemerkt werden mag, die wachsenden Theile der Stengel einiger Keimpflanzen, während in *Chara*, *Nitella*, *Spirogyra* keine Turgorschwellung eintritt. Dasselbe ist der Fall bei mechanischer Hemmung der geotropischen Wachsthumskrümmung von *Triticum vulgare* und *spelta*, während die nach Verlängerung strebende Unterseite des Knotens von *Hordeum vulgare* wiederum ein Ansteigen des Turgors erfährt.

1) SACHS, Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 435.

2) Vgl. PFEFFER, Energetik 1892, p. 245, 224.

B. Turgorverhältnisse.

1. Methodisches.

Die Turgorhöhe wurde zumeist nach der üblichen Methode, d. h. nach der eben merklich werdenden plasmolytischen Abhebung beurtheilt, die im Allgemeinen etwas besser hervortritt, wenn man die Wandungen färbt, indem man der Kalisalpeter-Lösung etwas Congo-roth zufügt (der Farbstoff scheidet sich leicht wieder aus). Längere Längsschnitte aus der Wurzel wurden mit der Salpeterlösung injicirt und nach 20 bis 30 Min. (in dieser Zeit ist stets der Endzustand erreicht) wurde dann untersucht, bis zu welcher Entfernung von der Wurzelspitze in einer grösseren Zahl von Zellen Plasmolyse bemerkbar war. Zur Präcisiren der höchsten und niedersten Turgorwerthe dienten um 0,5 Volumprocent¹⁾ (diese sind stets gemeint) verschiedene Lösungen von Kalisalpeter, während ausserdem theilweise nur für die um 1 Proc. differirenden Lösungen der Abstand der beginnenden Plasmolyse von der Wurzelspitze ermittelt wurde. Diese Genauigkeit ist ausreichend, da thatsächlich benachbarte Zellen derselben Gewebsschicht Differenzen bis 0,5 Proc. Salpeter aufweisen. Uebrigens beziehen sich meine Angaben, sofern nichts Anderes bemerkt ist, stets auf die mittleren Zelllagen des Rindenparenchyms.

Zur Controle wurde ausserdem die »Verkürzungsmethode« benutzt, welche darauf basirt, dass mit der eben erreichten Aufhebung des Turgors die fernere elastische Verkürzung aufhört, da Salpeterlösung solcher und selbst doppelt so hoher Concentration durch ihre Wirkung auf die imbibirte Zellwand, auch in den Wurzeln, keine merkliche Verkürzung hervorrufen. Zur Ermöglichung dieser Methode ist natürlich eine genügend genaue Messung der realisirten elastischen Verkürzung Voraussetzung.

Die Messung geschah mikrometrisc h an fixen Marken, also nach

1) Es hat hier keinen Vortheil, Lösungen nach Aequivalentwerthen anzuwenden, da es sich nur um die Kenntniss der osmotischen Druckhöhe handelt, die übersichtlicher durch die gewöhnlichen procentischen Lösungen ausgedrückt wird.

einer Methode, die ich seit langer Zeit¹⁾ mit grossem Vortheil für verschiedene Zwecke anwandte und die thatsächlich mannigfachster Verwendung fähig ist. Als sehr geeignet für Herstellung von gut haltbaren Marken hat sich die sog. unauslöschbare schwarze Tusche²⁾ (von BORMANN) bewährt. Mit dieser in geschickter Weise aufgetragene Pünktchen bieten fast stets irgend eine markirte Ecke oder Kante, die mittelst einer flüchtigen Skizze in späteren Messungen unzweifelhaft wieder zu erkennen ist. In solcher Weise wurden an der Wurzelspitze 4 oder 3 verschiedene Strecken markirt, deren jede annähernd 1—1,2 mm lang war. In den meisten Fällen entsprechen einer solchen Strecke, bei einem Mikrometerwerth von 0,013 mm, 80—100 Theilstriche, so dass (bei einem Messungsfehler von 0,5 bis höchstens 1 Theilstrich) eine Genauigkeit von etwa 1 Proc. erreicht wurde.

Gewöhnlich operirte ich mit abgeschnittenen Wurzeln, die markirt, zumeist partiell mit Wasser injicirt und dann, nach Messung des Markenabstandes, in die Salpeterlösung gebracht wurden. Jetzt und bei fernerm Wechsel der Lösung genügten erfahrungsgemäss 25 bis 30 Min., um selbst die dicken Wurzeln von Faba in den jeweiligen Gleichgewichtszustand überzuführen. Ergab sich dann z. B. bei Uebertragung je einer Wurzel aus der 3 proc. in eine 2- resp. eine 4 proc. Lösung eine Verlängerung resp. keine Dimensionsänderung, so lag der osmotische Werth in der gemessenen Zone zwischen 2 und 3 Proc. Salpeter. Ob dieser Werth näher an 2 oder an 3 Proc. heranreicht, darüber orientirt einigermassen die relative Dimensionsänderung, welche allerdings nicht gerade proportional der Turgorkraft ist. Durch Anwendung von Lösungen mit 0,5 proc. Concentrationsdifferenz wurde, wo es darauf ankam, eine weitere Präcision des osmotischen Werthes erzielt.

Die analoge Behandlung erfuhren die eingegipsten Wurzeln,

1) Physiologische Untersuchungen 1873, p. 27. Periodische Bewegungen 1875, p. 15 u. s. w. — Hier ist auch schon der Vortheil hervorgehoben, dass bei mässiger Krümmung und bei Messung kurzer Strecken die Differenz von Sehne und Bogen verschwindend gering wird.

2) Damit lebende Wurzeln beim Auftragen distincter Striche nicht leiden, sind feine Striche mit nicht zu concentrirter Tuschlüssigkeit aufzutragen und ist dann die Wurzel kurz in Wasser zu tauchen.

deren partielle Injection mit Wasser schon vor dem Entgipsen geschah und die theilweise (jedoch ohne Aenderung des Resultats) zur Aequilibrirung des osmotischen Ueberdrucks direct aus dem Gipse in eine 2proc. Salpeterlösung kamen.

Zu den Messungen diente theilweise das gewöhnliche, theilweise das horizontale Messmikroskop (p. 255). In letzterem Falle befanden sich Wurzel und Lösung in kleinen Cüvetten, im ersteren Falle wurde die Wurzel mittelst eines Gummiringes auf einem Objectträger festgehalten. Die beiden Marken müssen natürlich stets genau in die Gesichtselebene fallen, doch ist es bei geschicktem Operiren unschwer möglich, diese Bedingung zu realisiren und doch die Messung schnell durchzuführen.

Nach dem Einsetzen in ein neues Medium ist meist schon in 20 Min. die constante Länge erreicht, welche sich dann für die nächste Zeit erhält, abgesehen von dem Falle, dass Wasser oder verdünnte Lösungen Zuwachs gestatten¹⁾. Dazu gehen die Wurzeln beim Zurückbringen in das Ausgangsmedium auf die frühere Länge zurück, selbst wenn sie inzwischen $\frac{1}{2}$ oder $\frac{3}{4}$ Stunde in einer plasmolysirenden Salpeterlösung verweilt haben. Demgemäss wird in der gemessenen Zone durch diese Operationen in Bezug auf die Turgordehnung keine Veränderung herbeigeführt und zugleich liegt in diesen Experimenten der Beweis, dass, wie es ebenfalls die empirischen Erfahrungen an *Faba* etc. lehren, eine als Reaction gegen eine Widerlage entwickelte Turgorschwellung sich genugsam erhält, um auch der plasmolytischen Messung zugänglich zu sein²⁾.

Da die Verkürzung genau mit dem isotonischen Zustand vollendet ist, während für Erzielung der Abhebung des Protoplamakörpers, also für Erreichung des Index in der plasmolytischen Methode, eine weitere osmotische Wirkung nöthig ist, muss diese Methode im Allgemeinen höhere Salpeterwerthe liefern, wie es thatsächlich auch zutrifft. Zu beachten ist aber auch, dass die Verkürzungsmethode für ein aus

1) Nach längerer Zeit kann allmählich in Salzlösungen durch Aufnahme und Accomodation eine gewisse Verlängerung zu Stande kommen. Vgl. z. B. ASKENASY, Ber. bot. Ges. 1890, p. 66.

2) Es ist wohl zu beachten, dass sich durchaus nicht alle inducirten Turgoränderungen erhalten müssen. Vgl. hierüber PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 240, 269 und Energetik 1892, pag. 228.

ungleichwerthigen Zellen aufgebautes Gewebe die höchsten Turgorwerthe kennzeichnet, da Constanz der Länge erst nach Aufhebung der Turgorspannung in allen einzelnen Zellen erreicht wird. Ferner gestattet die Verkürzungsmethode eine Bestimmung der Turgorkraft im Urmeristem noch dann, wenn die Plasmolyse versagt.

Dagegen ist die Verkürzungsmethode nur bei genügender Turgor-
dehnung anwendbar. Denn wenn die Bestimmung des Grenzwertes an sich unabhängig von der Amplitude der Verkürzung ist, so muss diese doch einen Werth erreichen, der eine genügend genaue Messung gestattet. Das ist in der Wurzel in dem ausgewachsenen Theile nicht mehr der Fall, und da nach dem Eingipsen, z. B. bei *Faba* die wachsthumsfähige Strecke auf 6 mm verkürzt wird, so ist die hier besprochene Methode auch nur auf diesen Spitzentheil anwendbar, während sie in der normalen Wurzel bis auf 14 mm von der Spitze ausgedehnt werden kann.

2. Die Turgorregulation.

Wie schon bemerkt, wurden die Turgorverhältnisse am eingehendsten in der Keimwurzel von *Vicia faba*, nächst dem an der Wurzel von *Zea mais* untersucht, von welchen in Gipsverband die erstere eine erhebliche, die letztere aber keine Turgorsteigerung erfährt.

Diese Turgorverhältnisse sind für die Keimwurzel von *Vicia faba* auf Grund der gewonnenen Mittelwerthe graphisch dargestellt in Fig. 7, in welcher die Abscissen die Entfernung von der äussersten Wurzelspitze (incl. Haube) in mm, die Ordinaten die Salpeterwerthe in Volumprocenten angeben. Die Curven *a* und *a'* beziehen sich auf die plasmolytischen Ermittlungen im mittleren Rindenparenchym, und zwar entspricht *a* den normal in Sägespänen erwachsenen, *a'* den 24 bis 72 Stunden lang eingegipsten Wurzeln, in welchen die Turgorschwellung ihr Maximum erreichte. Durch *c* ist der nach 6stündigem Eingipsen erreichte Turgorzustand versinnlicht. Die Curven *b* und *b'* sind auf Grund der Resultate der Verkürzungsmethode construirt, und zwar gibt *b* den normalen, *b'* den nach 2- bis 3tägigem Eingipsen maximalen Turgor an.

Aus der Curve *a* ist sofort zu ersehen, dass in normalen Wurzeln der Turgor nach Vollendung des Längenwachsthums sich con-

stant auf 2,5 Proc. (so sei kurz gesagt) erhält, dann aber vom Beginn der Längsstreckung, also etwa 10 mm von der Spitze ab, langsam, späterhin schneller steigt und 2 bis 3 mm von der Spitze 4 Proc., den Maximalwerth, erreicht. Nach vollendeter Turgorschwellung ist dieser Maximalwerth etwas über 5 Proc. gestiegen und der Turgor behält diesen Werth bis etwa 6 mm von der Spitze, dann fällt die Curve *a'* allmählich und erreicht ungefähr 20 mm von der Wurzelspitze den Normalturgor ausgewachsener Theile. — In anderer Ausdrucksweise kann man auch sagen, dass der Normalturgor basipetal verschoben ist, der Turgorwerth 4 Proc. z. B. von 2 mm auf 10 mm von der Wurzelspitze hinweg rückte.

Fig. 7. Graphische Darstellung der Turgorverhältnisse in der Wurzel von *Vicia faba* vor und nach dem Eingipsen. — Die plasmolytisch ermittelten Curven *a* und *a'* sind als Mittelwerth aus je 6 Wurzeln, die nach der Verkürzungsmethode construirten Curven *b* und *b'* als Mittelwerth aus je 4 Wurzeln gewonnen. Die Curve *c* gibt den Turgorbefund einer einzelnen Wurzel nach 6stündigem Eingipsen.

Es ergibt sich also die beachtenswerthe Thatsache, dass die Turgorschwellung auch Wurzelstrecken ergreift, deren Längenwachsthum zur Zeit des Eingipsens vollständig vollendet war. Die grösste Steigerung aber, etwas mehr als 2 Proc., liegt 5 bis 7 mm von der Spitze, d. h. annähernd in der Region, welche sich zur Zeit des Eingipsens in der stärksten Längsstreckung befand. Bei Beurtheilung der acropetal bis auf 4 Proc. abnehmenden Turgordifferenz ist zu beachten, dass im Spitzentheile schon der Normalturgor hoch ist und

schliesslich eine Steigerungsfähigkeit über einen gewissen absoluten Werth nicht erwartet werden kann.

Die mit der Verkürzungsmethode gewonnenen Resultate liefern eine wesentlich analog verlaufende Curve, welche aber ungefähr um 0,5 Proc. tiefer liegt. Aus der schon (p. 295) gegebenen Erklärung dieser Differenz geht auch hervor, dass diese Curven b und b' den reellen isosmotischen Werthen näher kommen müssen, als die Curven a und a' . Da die Verkürzungsmethode den höchsten vorhandenen Turgorzustand markirt, so ist aus Obigem das mit den plasmolytischen Erfahrungen übereinstimmende Resultat zu entnehmen, dass die Turgorkraft des Rindenparenchyms in anderen Elementarorganen unserer Wurzel nicht wesentlich übertroffen wird.

Die Curven b und b' endigen 1 mm vor der Wurzelspitze, d. h. in der Mitte der Marken, welche den 0,5 bis 1,5 mm von der Spitze entfernten Wurzeltheil umfassten. Da nun in dieser Zone auch der Scheitelpunkt des Wurzelkörpers eingeschlossen war, so kommt folglich in den freien und eingegipsten Wurzeln dem Urmeristem derselbe Turgor zu, wie den basipetal anschliessenden Zonen. Diese Erweiterung ist von einiger Bedeutung, weil der Turgorwerth des Urmeristems in der Wurzel von *Faba* auf plasmolytischem Wege nicht bestimmbar war.

Die Reaction der Keimwurzel von *Zea Mais* ist von keiner Turgorschwellung begleitet und demgemäss gelten die Curven in Fig. 8 in gleicher Weise für freie und eingegipste Wurzeln. In beiden haben, abweichend von *Faba*, einzelne Gewebecomplexe eine erhebliche Turgordifferenz aufzuweisen, wie aus der graphischen Darstellung zu erschen ist, in welcher a sich auf die plasmolytisch gefundenen Werthe des mittleren Rindenparenchyms, a' sich auf das Füllgewebe des Centralcyinders bezieht. Der Unterschied zwischen beiden geht bis 4 Proc. Salpeter, scheint aber in älteren Wurzeltheilen mehr und mehr abzunehmen und muss natürlich mit der Gewebedifferenzirung im vordersten Spitzentheil der Wurzel schwinden. Nach den nur beiläufigen Beobachtungen in anderen Gewebecomplexen scheint die Turgorcurve der jungen Phloemelemente durchschnittlich etwas höher, die der gefässbildenden Zellen niedriger zu liegen als die Curve a' .

Da, wie hervorgehoben, die Verkürzungsmethode etwas kürzere Ordinaten liefern muss, so folgt aus der nach dieser Methode ge-

wonnenen Curve *b*, dass der höchste Turgorwerth einzelner Elemente im Spitzentheil nicht viel, weiter rückwärts aber nicht unerheblich über dem durch die Curven *a* und *a'* repräsentirten osmotischen Werthe liegt. Eine weitere Discussion ist aber um so weniger am Platze, als die Curven überhaupt nur Annäherungswerthe

Fig. 8. Graphische Darstellung des Turgors in der Wurzel von *Zea mais* (Cinquantinomais). *a* und *a'* geben den plasmolytisch ermittelten Mittelwerth aus je 5 eingepipsten und freien Wurzeln an. Die Curve *b* ist nach 4 freien und 4 eingepipsten Wurzeln ermittelt worden.

vorstellen und mittelst der Verkürzungsmethode nur der 5 mm lange Spitzentheil untersucht wurde, da nach dem Eingipsen die Methode sogar nur auf den 3 mm langen (noch wachstumsfähigen) Spitzentheil anwendbar war. Ebenso unterlasse ich eine weitere Vergleichung der Curven, die übrigens sämmtlich für den Turgor annähernde Constanz in den älteren Theilen und Ansteigen in der normal wachstumsfähigen Region bis zu dem im Scheitelpunkt liegenden Maximum ergaben.

Die Summe der in einem Wurzeltheil disponiblen osmotischen Energie entspricht natürlich dem Mittelwerthe, nicht den Extremen der Turgorkraft. Mit Rücksicht darauf, dass gegen das Urmeristem hin die Turgordifferenzen der Zellen schwinden, lässt sich aus den Curven *a* resp. *a'* und besonders auch *b* resp. *b'* der Fig. 7 und 8 entnehmen, dass wenigstens in dem vorderen Spitzentheil der Wurzel von Mais die mittlere osmotische Intensität mindestens eine Höhe besitzt, wie sie

in Faba erst durch die Turgorschwellung erreicht wird. Durch letztere wird also erst in der Wurzelspitze von Faba die Möglichkeit geschaffen, gegen eine Widerlage eine gleiche Druckintensität zu entwickeln wie die Maiswurzel, und nach den empirischen Erfahrungen scheint Mais eher mehr zu leisten als Faba. Mit 5 Proc. Salpeter ist aber eine für die gefundenen Druckwerthe genügende osmotische Energie geboten, da diese für 5 Proc. Kalisalpeter ungefähr 18 Atmosphären beträgt¹⁾.

Die individuellen Differenzen und die ganze Methode bringen es mit sich, dass in den Einzelversuchen die Abweichungen von den in den Curven dargestellten Mittelwerthen nicht unerheblich sind, z. B. für Faba etwa bis $\pm 0,25$ Proc. Salpeter betragen²⁾. Dieserhalb bleibt aber doch die Thatsache fest begründet, dass die mechanische Wachsthumshemmung in der Wurzel von Faba eine erhebliche Turgorsteigerung veranlasst, die nach 48 Stunden annähernd den Maximalwerth erreicht. — Eine solche, nicht näher untersuchte Turgorsteigerung erfahren auch die Zellen der Wurzelhaube, deren geringe Länge es mit sich bringt, dass die Curve sehr schnell von der Spitze bis zum Maximum im Urmeristem ansteigt.

Noch ansehnlicher, bis $\pm 0,4$ Proc. Salpeter, fielen die Differenzen in den Einzelversuchen des von uns benutzten Cinquantino-Mais aus. Doch da diese Oscillationen in gleicher Weise bei freien und eingegipsten Wurzeln gefunden wurden, so ist aus den Versuchen wenigstens zu folgern, dass sich in dieser Wurzel nach dem Eingipsen keine nennenswerthe Turgorschwellung ausbildet. Sollte eine solche indess in geringem Grade zu Stande kommen, so ist dieses doch für die Hauptfrage um so mehr unwesentlich, als auch beim Vergleich von anderen Pflanzenarten eine specifisch verschiedene und bis auf Null herabgehende Turgorzunahme gefunden wurde.

Voraussichtlich werden in concreten Fällen auch die verschiedenen Zellen desselben Organes erhebliche Unterschiede in der Turgorschwellung bieten. Für die Wurzel von Faba trifft dieses nicht zu, wenigstens nicht für die Rinde und für das Füllgewebe (Mark) des

1) PFEFFER, Studien zur Energetik 1892, p. 227 Anmerkung.

2) Ein Vergleich zweier Wurzeln kann also für die Turgorschwellung eine Differenz bis zu 2,5 Proc. Salpeter ergeben.

Centraleylinders. Beide haben vor und nach dem Eingipsen unter sich gleichen Turgor, ebenso die Epidermiszellen, deren osmotischer Werth in beiden Fällen um etwa 0,3 Proc. Salpeter hinter dem Rindenparenchym zurückbleibt. Uebrigens werden in dieser, wie in anderen Wurzeln, in benachbarten Zellen desselben Gewebes gelegentlich Turgordifferenzen bis zu 0,5 Proc. Salpeter gefunden und dadurch wird, selbst bei stets gleichem Operiren, eine ganz genaue Construction der Turgorcurve unmöglich. In den von uns benutzten Maiswurzeln waren solche Differenzen eher grösser und aus dem erheblich ungleichen Turgorwerth benachbarter Gewebe und Zellen entspringen noch weitere Schwierigkeiten. Uebrigens scheint nach den an dieser und an anderen Wurzeln gewonnenen Erfahrungen der Turgor der Epidermiszellen durchschnittlich etwas geringer zu sein als der des Rindenparenchyms.

Einen merklichen Einfluss auf die Turgorverhältnisse hatte es aber nicht, ob die Wurzeln 20 oder 60 mm lang waren, ob sie bei 17 oder 25° C., ob sie in Erde oder in Sägespänen cultivirt worden waren. Und da derselbe Turgor auch dann gefunden wurde, wenn ein Gemisch von gleichen Theilen Sägespänen und Gipspulver (ungebrannt) den Culturboden gebildet hatte, so ist damit noch besonders bewiesen, dass nicht der Gips, sondern nur der mechanische Widerstand die eventuell eintretende Turgorsteigerung bedingt. — Die Seitenwurzeln verhalten sich wesentlich wie die Hauptwurzeln und in der Bildungsstätte jener hat sich demgemäss eine entsprechende Turgorveränderung zu vollziehen.

Nach 48stündigem Eingipsen ist die Turgorschwellung in der Wurzel von *Faba* wesentlich beendet, wenigstens konnte bei Ausdehnung der Versuche auf 6 und auf 16 Tage eine merkliche Zunahme des Turgors (auf plasmolytischem Wege) nicht constatirt werden. Sollte bei weiterer Ausdehnung der Versuchsdauer ein Turgorabfall eintreten, so würde, ausser an Absterbungserscheinungen, an die schon in Bezug auf die Druckleistungen angedeuteten Correlationserfolge zu denken sein.

Da aber nach 48 Stunden die von den Wurzeln der *Vicia faba* ausgehende Drucksteigerung noch zunimmt (vgl. p. 284), so muss von da ab — die Turgorschwellung als beendet vorausgesetzt — die Ursache der Steigerung wesentlich in der länger fortdauernden Hautentspannung zu

suchen sein, ein Schluss, der auch durch anderweitige Erfahrungen gestützt wird. Anderseits muss die Hautentspannung sogleich mit der Darbietung der Widerlage beginnen, da gegen eine solche auch die Maiswurzel, trotz des Mangels einer Turgorschwellung, sofort zu drücken beginnt. Ob in Faba, was wahrscheinlich ist, ebenso die Turgorschwellung sogleich beginnt und wie diese im Näheren verläuft, habe ich nicht untersucht. Doch lässt z. B. die Turgorcurve *c* in Fig. 7 erkennen, dass sich die Turgorzunahme zunächst schnell entwickelt und es kann kein Zweifel sein, dass sie schliesslich langsam ausklingt, also nach 48 Stunden wohl noch nicht absolut beendet ist.

Nach Beseitigung der mechanischen Widerlage geht der gesteigerte Turgor nicht nur in den nunmehr wachsenden, sondern auch in den bereits ausgewachsenen Regionen auf die der freien Wurzel zukommende Höhe zurück. Als Wurzeln von Faba nach 48- und 72stündigem Eingipsen aus dem Gipsverband befreit wurden, wuchs nur der 6 mm lange Spitzenthail, dieser aber energisch weiter. Jedoch auch in den rückwärts anschliessenden Zellen, in welchen der Turgor erheblich gesteigert war (vgl. Fig. 7), war dieser nach 24 Stunden nahezu, nach 48 Stunden vollständig auf 2,5 Proc. Salpeter, also auf den Werth gesunken, welcher ausgewachsenen Zonen zukommt, und das auch in denjenigen Zellen, welchen durch das Eingipsen eine subnormale Grösse aufgedrängt worden war. (Vgl. Kap. VII.)

Die Reactionsthätigkeiten gegen Hemmnisse, also auch die Hautentspannung und die Constanz resp. die Anschwellung des Turgors, werden eben von inneren Regulationen gelenkt, und diesen inneren Reizverkettungen ist es ebenso zu verdanken, dass der Turgor in wachsenden Zellen auf entsprechender Höhe erhalten wird. (Näheres Kap. VI.) Den allgemein specifisch verschiedenen Fähigkeiten ist es zuzuschreiben, dass die Reaction gegen Widerstände nicht ganz identisch in allen Pflanzenorganen abläuft. Wenn aber häufig, und so auch speciell in vielen Wurzeln, eine Turgorsteigerung mithilft, so muss ein solcher Zuwachs an disponibler Energie als eine ganz zweckentsprechende Anpassung erscheinen.

Wie schon bemerkt ergaben, ausser Mais, alle untersuchten Wurzeln eine Turgorschwellung, deren einfache Constatirung mir aber

genügte. Ueber die Höhe dieser Steigerung vermag ich deshalb nicht so exacte Angaben zu machen wie für *Faba*, doch scheint diese bezüglich der Turgorzunahme von keiner der geprüften Wurzeln übertroffen, von den meisten aber nicht erreicht zu werden. Annähernd gleiche Höhe mag diese Turgorschwellung bei *Lupinus albus*, vielleicht auch bei *Vicia sativa* erreichen. Dagegen dürfte der maximale Steigerungswerth für *Helianthus annuus*, *Polygonum fagopyrum*, *Brassica Napus*, *Sinapis alba*, *Ricinus communis* geringer ausfallen und möglicherweise übersteigt die Zunahme in der Wurzel der letztgenannten Pflanzen nicht wesentlich 0,5 Proc. Salpeter.

Die specifischen Eigenheiten und Reactionsfähigkeiten bringen es mit sich, dass die osmotische Energie in den Pflanzen, den verschiedenen Zwecken entsprechend, regulirt und nutzbar gemacht wird. Die Constanz des Turgors in einer wachsenden und an Volumen zunehmenden Zelle fordert ebenso eine regulatorisch geleitete Production osmotisch wirksamer Stoffe, wie die Constanz des Turgors bei mechanischer Wachsthumshemmung. Denn bei dieser muss eben jene Productionsthätigkeit sogleich auf Null zurückgehen, und die Realisirung dieser Forderung nur in gewissen, jedoch nicht in allen Fällen kennzeichnet die differenten Resultate sofort als die Folgen specifisch verschiedener Reactionsfähigkeiten. Wie in der Wurzel von Mais, unterbleibt eine Turgorschwellung in *Chara*, *Nitella*, *Spirogyra*, ferner in den Halmknoten von *Triticum vulgare* und *spelta*, wenn die in diesen geotropisch inducirte Wachsthumstreben mechanisch gehemmt wird, während unter gleichen Bedingungen in der am schnellsten wachsenden Unterseite im Knoten von *Hordeum vulgare* eine Turgorsteigerung auftritt.

Turgorschwankungen sind aber bekanntlich nicht nothwendig an Wachsthumsthätigkeit gekettet. Denn ohne solche vollzieht sich u. a. die Senkung und Rückregulation des Turgors, durch welche die Reizbewegungen von *Mimosa* ausgeführt werden und ebenso sind u. a. die geotropischen und heliotropischen Krümmungen in den Gelenken der Blätter von *Phaseolus* mit einem Turgorwechsel verknüpft¹⁾.

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 323.

Fallen aber Turgorsteigerung und Wachsthumshemmung zeitlich und räumlich zusammen, so ist doch keineswegs eine gleichzeitige Eliminirung der Turgorspannung der Zellhaut, wie sie in unseren Experimenten eintrat, eine nothwendige Voraussetzung. Thatsächlich wird sogar in gewissen Pflanzen bei Zunahme der Hautspannung durch mechanischen Zug eine Turgorsteigerung Hand in Hand mit einer Retardirung des Wachsens beobachtet¹⁾.

Nach unzureichenden Versuchen scheint in den Wurzeln von *Faba* eine Turgorsteigerung um 1 bis 1,5 Proc. Salpeter auch dann einzutreten, wenn ihr Wachsthum durch Aufenthalt bei 35° bis 39° C. verlangsamt wird. Solche Versuchsbedingungen, in welchen u. a. die Athmungsthätigkeit erheblich gesteigert wird, sind natürlich anders zu beurtheilen, als die Wachsthumshemmungen durch Entziehung von Sauerstoff oder durch niedere Temperatur. Doch dürften auch unter derartigen Verhältnissen in concreten Fällen biologisch bedeutungsvolle Turgorvariationen getroffen werden²⁾.

Bedeutungsvoll für die Anpassung an gewisse Lebensweisen sind auch die durch Salzlösungen veranlassten Turgorregulationen. Zu solchen sind offenbar alle Pflanzen, jedoch in einem sehr verschiedenen Grade befähigt und durch ESCHENHAGEN's³⁾ Untersuchungen ist bekannt, dass es hierbei sich keineswegs allein um eine äquilibrrende Salzaufnahme handelt, sondern dass in concreten Fällen die Salzlösung nur die Veranlassung für die entsprechende regulatorische Production der osmotisch wirkenden Stoffe ist.

Diese Hinweise mögen genügen, um in das Gedächtniss zu rufen, dass die Pflanze normalerweise während ihres ganzen Lebens und auch in der Reaction gegen äussere Eingriffe und Verhältnisse den

1) Vgl. PFEFFER, *Energetik* 1892, p. 245 und die demnächst erscheinende Arbeit HEGLER's.

2) Vielleicht hat auch in manchen Fällen, wie in den Blattgelenken von *Mimosa pudica*, das Chloroformiren eine gewisse Turgorzunahme zur Folge. Vgl. PFEFFER, *Physiologische Unters.* 1873, p. 65.

3) ESCHENHAGEN, *Einfluss von Lösungen auf das Wachsthum von Schimmelpilzen* 1889. — Speciell für Wurzelaccommodation siehe WIELER, *Berichte der botanischen Gesellschaft* 1887, p. 376; WORTMANN, *Botanische Zeitung* 1889, p. 280; STANGE, *Botanische Zeitung* 1892, p. 295. Auf Algen beziehen sich die Arbeiten von OLTMANN'S, *Sitzungsberichte der Berliner Akademie* 1891, p. 196 und RICHTER, *Flora* 1892, p. 4.

Turgescenzzustand ihrer Zellen regulatorisch zu lenken hat, dass demgemäss auch der Turgor je nach Entwicklungsphasen und Bedingungen veränderlich sein und von einem Normalturgor immer nur in Bezug auf bestimmte Entwicklungsstadien und Culturbedingungen die Rede sein kann.

3. Anschliessende Beobachtungen und Bemerkungen.

Im Anschluss an unsere Versuche mögen hier einige Bemerkungen Platz finden, die theilweise die Methodik, theilweise Nutz- anwendungen auf Fragen betreffen, welche nicht das nächste Ziel unserer Studien waren.

Es wurde schon hervorgehoben, dass und warum die isosmotischen Werthe durch die plasmolytische Methode etwas zu hoch und höher als durch die Verkürzungsmethode gefunden werden müssen (p. 295). Weil aber zur Markirung der Plasmolyse stets eine gewisse absolute Abhebung des Plasmakörpers, also ein entsprechender absoluter Ueberschuss des Salzes nöthig ist, so muss der procentische Fehler im Allgemeinen mit der Kleinheit der Zellen zunehmen. Doch ist der so begangene Fehler in Wurzeln und anderen Objecten nicht derart, dass allein dadurch das Ansteigen der Turgorcurve nach dem kleinzelligeren Scheitel veranlasst wird, ein Gang, den ja in diesem Hauptzuge auch die Verkürzungsmethode ergibt, welcher der eben erwähnte Fehler nicht anhaftet. Wenn der Abstand beider Curven nach der Wurzelspitze hin nicht allgemein zunimmt (vgl. übrigens Fig. 7), so kann das bei der etwas complexen Constellation nicht Wunder nehmen.

In beiden Methoden wird der als Maass benutzte Grenzwert erst erreicht, nachdem die elastische Flächendehnung der Zellhaut ausgeglichen, das Volumen der Zelle also demgemäss verkleinert ist. Im umgekehrten Verhältniss zum Volumen aber steigt der osmotische Druck, der eben von der Zahl der Salzmoleküle in der Volumeinheit abhängt¹⁾. Nun ist aber, wie bei Compression eines Gases, das Product aus Volumen und Druck (für welchen wir

1) Vgl. PFEFFER, Energetik 1892, p. 228 und 246. Hier ist auch hervorgehoben, dass diesen und anderen Fehlerquellen in den plasmolytischen Versuchen bisher keine Rechnung getragen zu werden pflegte.

auch die Molekölzahl in der Volumeinheit setzen können) eine Constante und hierdurch ergibt sich bei Kenntniss der Volumabnahme durch Wasseraustritt sofort, um wie viel der osmotische Werth der plasmolysirenden Lösung höher ist als die osmotische Energie, welche in der expandirten, turgescenzen Zelle wirksam war. Diese osmotische Energie ist also nur halb so hoch als der plasmolytisch gefundene Werth, wenn die Zelle auf die Hälfte ihres Volumens zurückgeht, ein Rückgang, welcher bei Plasmolyse der Staubbäden von Cynareen sogar übertroffen wird.

Aber auch in Wurzeln ist die Zellhaut in der wachsthumfähigen Region ziemlich weitgehend elastisch gedehnt, so dass bei Plasmolyse die Länge gewöhnlich um mehr als 10 Proc., der Querdurchmesser in einem geringeren Grade vermindert wird. Setzen wir diese Volumänderung nur zu 10 Proc. an, so würde doch für eine Zelle, in welcher im turgescenzen Zustand ein 5 Proc. Salpeter entsprechender osmotischer Druck bestand, die osmotische Leistung, bei Aufhebung der Turgordehnung der Wand, auf 5,55 Proc. Salpeter gestiegen sein und für 3 Proc. würde sich eine Steigerung auf 3,33 Proc. ergeben. Diese Differenz wird natürlich bei geringer elastischer Dehnung, wie solche zumeist in den Zellen besteht, verschwindend gering.

Mit unseren Methoden messen wir also nicht die osmotische Energie in der turgescenzen, sondern in einer bis zur Aufhebung der Turgordehnung der Wand comprimierten Zelle (resp. Zellcomplex). In diesem Zustand befinden sich in Folge der realisirten Entspannung die gegen den Gipsverband pressenden Wurzeln, welche demgemäss beim Befreien sich unter Volumzunahme verlängern, bei Plasmolyse aber wieder auf das dem Gefängniss entsprechende Volumen zurückgehen. Auf dieses Volumen aber ist die in der eingegipsten Wurzel vorhandene Turgorkraft zu beziehen, welche demgemäss durch unsere Methoden voll bemessen wird. Dagegen gibt diese Methode die osmotische Energie für die zum Vergleich zu wählende normale turgescenzen Wurzel zu hoch an und hiernach würde also die Eliminirung dieser Fehler die Differenz der Curven a und a' in Fig. 7 (pag. 297) nur steigern. Als Schluss aus diesen und anderen Erwägungen ergibt sich also stets nur, dass die construirten Curven zwar den realen Verhältnissen nicht in aller Exactheit entsprechen, dass indess über eine

sehr erhebliche Turgorsteigerung in *Faba* u. s. w. kein Zweifel bestehen kann.

Die Turgorschwellung vollzieht sich auch im Urmeristem der Wurzel, wo sie freilich in der Wurzel von *Faba* nur mittelst der Verkürzungsmethode bestimmt werden konnte (pag. 298). Im Urmeristem mancher anderer Pflanzen ist aber die plasmolytische Abhebung des Protoplasmakörpers ohne Tödtung möglich, so z. B. in der Wurzel von *Zea mais* und in den Sprossen von *Polygonum Sieboldi*, ebenso im Vegetationspunkt der Keimstengel von *Vicia faba*, und für letzteren wurde auf diesem Wege eine Turgorzunahme im Urmeristem als Folge des Eingipsens constatirt (Kap. IX).

Uebrigens ist für verschiedene Objecte ein schnelles Absterben bei plasmolytischen Eingriffen bekannt, und solche Empfindlichkeit kommt auch im hohen Grade dem Urmeristem in der Wurzel von *Vicia faba* zu. Thatsächlich kam es in einzelnen Fällen in dem Urmeristem dieser Wurzel durch Salpeter zu deutlicher Plasmolyse, die aber bald, in Verband mit Absterbungserscheinungen, rückgängig wurde. Immerhin verdienen diese Erscheinungen um so mehr eine nähere Untersuchung, als die Erfahrungen mit der Verkürzungsmethode lehren, dass ohne eine Schädigung die osmotische Energie im Urmeristem durch Kalisalpeter äquilibrirt werden kann. Möglich dass hier in einer gewissen Adhäsion zwischen Protoplast und Zellhaut, resp. in den mit der Trennung beider verknüpften Eingriffen die Ursache des Schädigens begründet ist.

Zwar fehlen im Urmeristem unserer Wurzeln kleine Vacuolen nicht, doch sei nachdrücklich daran erinnert, dass nicht an deren Existenz die Turgordehnung der Haut gekettet ist, wie es WENT und ebenso WORTMANN¹⁾ unbegreiflicher Weise annahmen, ein Irrthum, der consequenterweise zu dem falschen Schlusse führen musste, dass sich die Turgorcurve nach einem vacuolenfreien Urmeristem rapid senke. Uebrigens ergeben ebensowohl die Plasmolyse als auch die Verkürzungsmethode die ansehnliche Turgorkraft im Urmeristem.

Die Hauptzüge der durch Fig. 7 und 8 dargestellten Turgorvertheilung, d. h. eine annähernde Constanz nach vollendetem Längen-

1) Bot. Zeitung 1889, p. 263. — Gerügt ist dieser Fehler bei PFEFFER, Stud. zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 297, u. Stud. z. Energetik 1892, p. 246.

wachsthum. und ein allmähliches Ansteigen bis zum Urmeristem kommt allen untersuchten Wurzeln und in einer analogen Weise auch den Keimstengeln einiger Pflanzen zu (Kap. IX). Die Curve für die Intensität des Turgors fällt also keineswegs mit der Curve der Wachsthumsschnelligkeit zusammen, die für die Wurzel von *Faba* 3—7 mm von der Spitze entfernt ihren Culminationspunkt erreicht¹⁾.

Nach WORTMANN²⁾ soll freilich in Keimstengeln die Turgorcurve in den ausgewachsenen Theilen und von diesen ab bis zu dem Streckungsmaximum horizontal verlaufen, um von da ab erst langsamer, dann schnell gegen den jüngsten Spitzentheil hin zu fallen. Diese letztere Annahme gründet sich augenscheinlich allein auf die ganz unrichtige Voraussetzung, dass im vacuolenfreien Urmeristem keine Turgorkraft bestehe, denn empirisch ist nur für die an das Wachstumsmaximum anstossende Gewebezone eine Turgorabnahme um etwa 1 Proc. Rohrzucker notirt³⁾. Das entspricht aber nur 0,197 Proc. Kalisalpeter, also einem relativ geringen Turgorunterschied, wie er in benachbarten Zellen desselben Gewebes in diesen Objecten gewöhnlich gefunden wird (vgl. p. 300).

Thatsächlich finde ich aber z. B. für die Turgorcurve der Keimstengel von *Vicia faba* und *Phaseolus multiflorus* — zwei Pflanzen, die auch WORTMANN untersuchte — einen im Princip ähnlichen Verlauf wie für die Wurzeln, und wenn mit der Verlängerung der wachsenden Region die Turgorzunahme auf eine längere Abscissenachse fällt, so ist doch die Differenz zwischen Scheitelpunkt (4—5 Proc. Salpeter) und ausgewachsener Region (2,5 Proc. Salpeter) ebenso gross wie in der Wurzel von *Faba*. Es handelt sich also nicht um geringe, sondern um sehr erhebliche Differenzen, die vollwerthig

1) Vgl. Sachs, Arbeiten aus dem botan. Institut in Würzburg 1873, Bd. I, pag. 424.

2) Botan. Zeitung 1889, p. 251. — DE VRIES (Mechanische Ursachen der Zellstreckung 1877, p. 50) fand eine Turgorzunahme nach den jüngeren Geweben hin, verglich aber nur Sprosstheile mit schon ausgesprochener Gewebedifferenzirung.

3) Es ist eine unrichtige Annahme WORTMANN's (l. c. p. 250), dass durch Anwendung von Rohrzucker eine grössere Genauigkeit erreichbar sei. Denn die Schwierigkeiten hinsichtlich der Bestimmung des Grenzwertes bleiben bei jeder isotonischen Lösung dieselben, die Concentration der Salpeterlösung aber kann man ohne jede Mühe mit einer grösseren Genauigkeit herstellen, als für solche Zwecke nöthig ist.

weiterbestehen, wenn in der Curve kleinere secundäre Maxima und Minima aufgedeckt werden sollten. Die Existenz solcher halte ich für sehr möglich, behaupte auch nicht, dass stets die Turgorkraft einen Maximalwerth im wachsenden Scheitel erreicht. In *Cladophora* ist z. B. kein auffallender Turgorunterschied zwischen der Scheitelszelle und den älteren Segmenten zu finden und ähnlich scheint es auch bei *Chara* zu sein.

Bei Anwendung der Verkürzungsmethode wurde auch die in der markirten Zone bestehende Turgordehnung nebenbei bekannt und einige Bemerkungen über diese dürften deshalb hier angebracht sein.

Wie schon durch *SACHS*¹⁾ und für Mais näher durch *ASKENASY*²⁾ bekannt ist, besteht in der wachsenden Zone der Keimwurzeln eine sehr ansehnliche Turgordehnung, deren plasmolytische Aufhebung in unseren Versuchen bei *Faba* eine Verkürzung zwischen 10 und 20 Proc., bei Mais eine solche zwischen 14 und 24 Proc. herbeiführte. Mit dem Längenwachsthum aber nimmt die elastische Dehnbarkeit im hohen Grade ab, so dass die Aufhebung der Turgordehnung in den ausgewachsenen Wurzelpartieen nur eine Verkürzung um 0,5—1,5 Proc. veranlasst. Hier stossen wir also auf gewöhnliche Verhältnisse, während der Zellhaut in der Wachstumszone eine besonders hohe elastische Dehnbarkeit zukommt, die freilich in einzelnen Objecten, wie z. B. in den Staubfäden der *Cynareen*, noch weit übertroffen wird³⁾.

Ob, wie es *ASKENASY*⁴⁾ für Mais angibt, die Turgordehnung gegen den Scheitel der Wurzel allgemein etwas abnimmt, muss ich dahin gestellt sein lassen. Meine ziemlich zahlreichen, allerdings ohne Rücksicht auf diese Frage, an der Wurzel von *Faba* ausgeführten Messungen lassen eine derartige Abnahme nicht erkennen, denn ebenso oft wurde in oder hinter dem Wachstumsmaximum die grösste Turgorverkürzung beobachtet.

Nun nimmt aber die Turgorenergie spitzenwärts zu, und damit

1) Arbeiten a. d. bot. Institut in Würzburg 1873, Bd. I, p. 396.

2) Berichte der bot. Gesellschaft 1890, p. 69.

3) Vgl. *PFEFFER*, Physiologie Bd. II, p. 10.

4) l. c., p. 69.

trotzdem die Dehngrösse dieselbe bleibt, bedarf es einer entsprechenden Compensation. Ich wage nicht zu entscheiden, ob diese einfach durch entsprechende Zunahme des wirksamen Querschnitts der Wandmasse oder durch Mithilfe von Qualitätsdifferenzen der Haut erreicht wird. Eine sichere Beurtheilung ist auch keineswegs so leicht, da verschiedene Verhältnisse, wie z. B. die geringe Grösse der Zellen, der Einfluss des Gewebeverbandes u. s. w. mit in Betracht zu ziehen sind¹⁾.

Soviel ist aber gewiss, dass die maximale Turgorenergie nicht mit der Zone der maximalen Streckung zusammenfällt. Ebenso besteht kein Zusammenhang zwischen Dehngrösse und der Zuwachsschnelligkeit in Wurzeln, und dasselbe ist nach WORTMANN²⁾ auch in Stengeln der Fall. Die Frage nach solcher Coincidenz verliert aber überhaupt mit dem in dieser Arbeit zu führenden Nachweis an Bedeutung, dass eine hohe Turgordehnung keine Bedingung für das Flächenwachsthum der Haut ist. Auch lehren Versuche, in welchen durch Hemmung des Wachsens in der übrigen Wurzel der äusserste Spitzentheil zu einem ungemein schnellen Wachsthum angeregt wurde, in sehr schlagender Weise, dass andere Momente für die Wachstumsregulation entscheidend sind.

Im Gipsverband rückt das Dauergewebe spitzenwärts vor, so dass nach 2—3 Tagen die noch wachsthumfähige Zone auf die halbe normale Länge, d. h. in der Wurzel von Faba auf 5—6 mm, in der von Mais auf 3—4 mm verkürzt ist. Nur in dieser wachsthumsfähig gebliebenen Zone wird hohe elastische Dehnbarkeit bewahrt und deshalb musste die Turgorbestimmung mittelst der Verkürzungsmethode auf diese Zone eingeschränkt werden. Doch nimmt die Grösse der Turgordehnung etwas ab, denn die plasmolytische Verkürzung war nach 48stündigem Eingipsen in der Wurzel von Faba von 10—20 Proc. auf 8—13 Proc. (20 Versuche), bei Mais von 14—24 Proc. auf 8—17 Proc. zurückgegangen. Mit Rücksicht auf die erheblich gesteigerte Turgorkraft muss die Reduction in Faba sogar noch anscheinlicher sein, als sie die Versuche erscheinen lassen.

Wenn auch in der wachsthumsfähigen Zone der eingegipsten

1) Vgl. PFEFFER, Energetik 1892, p. 246; auch Pflanzenphysiologie Bd. II, p. 17.

2) Bot. Zeitung 1889, p. 234.

Wurzeln eine Wandverdickung nicht gerade auffällt, so muss ich doch dahin gestellt sein lassen, ob eine solche im Resultate betheiligt ist oder ob dieses sich als alleinige Folge einer modificirten Elasticität der Haut ergibt. Die Herstellung einer genügenden Widerstandsfähigkeit erscheint aber da ganz zweckentsprechend, wo in Folge der Turgorsteigerung die Zellwände der wieder befreiten Wurzeln zunächst einer höheren osmotischen Energie entgegenzuwirken haben.

C. Die Entspannung der Zellhaut.

Wird eine Wurzel so eingegipst, dass aus der Gipsplatte eine Längskante hervorsieht und bald nach dem Erstarren des Gipsgusses der Einwirkung einer 6—7procentigen Salpeterlösung ausgesetzt, so tritt in Folge der Aufhebung der Turgordehnung eine elastische Verkürzung ein, welche fast allein den wachsenden Spitzenthail betrifft. Nach vollendeter Plasmolyse erscheint die Spitze der Wurzel von Faba 0,9—1,8 mm', die von Mais fast ebenso ansehnlich von dem bisherigen Contactpunkt zurückgezogen.

Ganz anders, wenn die Wurzel in dem nach dem Muster von Fig. 2 (p. 241) dargestellten Gipsverband 2—3 Tage verweilte und inzwischen einen allseitigen, hohen Druck gegen diese Widerlage entwickelte. Durch vollkommene Plasmolyse ist nunmehr eine bemerkbare Abhebung des Wurzelkörpers von der Gipsform nicht mehr zu erzielen. Gegen diese Form aber wird die befreite turgescente Wurzel um 0,4—0,9 mm verlängert und dieselbe Länge nimmt auch die im plasmolytischen Zustand aus dem Gipsverband befreite und dann in Wasser gebrachte Wurzel an. Erneuerte Plasmolyse führt die auf die eine oder die andere Weise behandelte Wurzel wieder auf die Dimension der Gipsform zurück, die allseitige Anpressung an diese war also nicht etwa ein mechanisches Hemmniss für die Realisirung einer angestrebten Verkürzung.

Nach der vollen Reaction gegen die Widerlage waren also die Zellwände ganz entspannt, denn jedwede elastische Turgordehnung würde in einer Verkürzung bei Aufhebung der Turgorkraft zum Ausdruck kommen. Für Erzielung eines wahrnehmbaren Effectes sind die elastischen Eigenschaften immer noch ausreichend, wie schon aus der Behandlung dieses Gegenstandes (p. 309) und ebenso aus

der Längenzunahme der aus der Gipschülle entnommenen turgescenten Wurzeln hervorgeht. Da aber die Zellhaut vor dem Eingipsen den vollen Turgordruck zu äquilibriren hatte und bekanntlich erheblich elastisch verlängert war, so ist demgemäss die Entspannung herbeigeführt, indem die Zellwände in der Gipschülle in entsprechendem Maasse in die Fläche wuchsen und so es schliesslich dahin brachten, dass die turgorlos gedachte Wurzel die vollen Dimensionen der Gipsform erreichte. Nunmehr wirkt die ganze Turgorenergie gegen die Gipswand, ebenso wie gegen eine Glaswand der volle Druck des Wassers wirkt, wenn dieses von der Glaswand durch einen angepressten, spannungslosen Kautschuckschlauch getrennt wird, der beim Aufheben des hydrostatischen Druckes seine Form bewahrt, sich aber innerhalb der Glasform verkürzt, wenn er elastisch in Anspruch genommen war und natürlich in entsprechendem Grade den gegen die Glaswand wirksamen Wasserdruck herabminderte.

Mit Obigem ist die Entspannungs- und Wachstumsfrage der Hauptsache nach in zweifelloser Weise erledigt. Um aber die zu Grunde liegenden Grössen noch exacter kennen zu lernen, habe ich auch mikrometrische Messungen ausgeführt.

Unter verschiedenen misslungenen Versuchen hatten in einigen Fällen die aufgesetzten Tuschmarken das Eingipsen und Entgipsen ohne jeden Schaden überdauert, so dass vergleichende Messungen mit aller Exactheit ausgeführt werden konnten (vgl. p. 293). Die so mit Wurzeln von *Vicia faba* (30—40 mm lang) gewonnenen Resultate sind in Tab. III und IV zusammengestellt, von denen sich letztere auf eine während 48 Stunden, Tab. III auf zwei (a und b) während 50 Stunden eingegipste Wurzeln bezieht.

In der Horizontalreihe: »Lage der Marken« ist die Entfernung der Messpunkte von der Wurzelspitze in mm, in der Differenz der Zahlen 0,2—5,66 mm u. s. w. also zugleich die Länge der gemessenen Strecke an der turgescenten Wurzel vor dem Eingipsen angezeigt. Die Anwendung einer schwächeren Vergrösserung in Tab. III (1 Strich = 0,043 mm) bringt es mit sich, dass diese Strecke in Tab. III kürzer ist als in Tab. IV, in welcher ein Theilstrich = 0,013 mm entspricht.

Nach 54 resp. 56 Stunden wurden die dem Hüllgips entnommenen Gipsplatten (vgl. Fig. 2 p. 241) zunächst kurz mit 2,5 proc.

Salpeterlösung injicirt, darauf wurde die Wurzel isolirt und sogleich in 6 proc. Salpeterlösung gebracht, welche sich in kleinen Cuvetten befand. Die nach 25 und ebenso nach 30 Min., also nach vollständiger Plasmolyse, abgelesenen Markendistanzen finden sich in der dritten Horizontalreihe verzeichnet, während die Horizontalreihe »vor Eingipsen« die Messungen vor dem Eingipsen in Theilstreichen des Mikrometers wiedergibt. Die vierte Horizontalreihe »in Wasser« gibt den Markenabstand nach wiedererreichter Turgescenz an. In Tab. III ist ferner der nach Wiederherstellung der Plasmolyse gefundene Werth in der vorletzten Horizontalreihe verzeichnet. Unter »Verkürzung in Proc.« ist der in 6 proc. Salpeter und in Wasser gefundene Längenunterschied in Bezug auf die in Wasser gemessene Länge procentisch aufgeführt.

Tabelle III.
Keimwurzel von Vicia faba.

Lage der Marken	a			b	
	0,2—5,66 mm	5,66—10,69 mm	10,69—15,44 mm	0,17—5,16 mm	5,16—9,55 mm
Vor Eingipsen	127 Str.	117 Str.	103,5 Str.	116 Str.	102 Str.
Nach 54 Std. entgipst und in 6 % Kalisalpeter	126 »	116 »	103,5 »	116 »	102,5 »
In Wasser	143 »	122 »	104,0 »	136 »	106,5 »
In 6 % Salpeter	126 »	116 »	103,5 »	116,5 »	102 »
Verkürzung in Proc.	11,9 Proc.	4,9 Proc.	0,48 Proc.	14,7 Proc.	3,9 Proc.

1 Theilstrich (Str.) = 0,043 mm.

Tabelle IV.
Keimwurzel von Vicia faba.

Lage der Marken	0,6—1,7 mm	1,7—2,7 mm	3,4—4,6 mm
Vor Eingipsen	82 Str.	77,5 Str.	89 Str.
Nach 56 Std. entgipst und in 6 % Salpeter	81 »	77,0 »	89 »
In Wasser	92 »	87,5 »	100,5 »
Verkürzung in Proc.	12,4 Proc.	12,6 Proc.	11,4 Proc.

1 Strich = 0,013 mm.

Man ersieht aus dieser Zusammenstellung, dass in der Versuchszeit eine völlige (Tab. III b, Tab. IV 2. und 3. Verticalreihe) oder doch nahezu vollständige (Tab. III a und Tab. IV erste Verticalreihe)

Entspannung erreicht war. Denn die Plasmolyse ruft keine Verkürzung hervor, d. h. die Zellwände sind auf die der Gipsform entsprechende Länge herangewachsen und demgemäss ergibt sich nach dem Eingipsen für die turgorlose Wurzel dieselbe oder fast dieselbe Markendistanz wie für die turgescente Wurzel vor dem Eingipsen. Die Herstellung des turgescenten Zustandes beweist aber, dass in der entgipsten Wurzel hohe elastische Dehnbarkeit besteht, dass also bei unvollständiger Entspannung im Gipsverband eine Verkürzung durch Plasmolyse hätte eintreten müssen. Auf einen ganz geringen Rest der bezüglichen Zellhautspannung deutet der schon erwähnte kleine Rückgang auf 1 Theilstrich hin (127 Th. auf 126; 82 auf 81), ein Rückgang, der freilich so gering ist, dass er möglicherweise Messungsfehlern entstammt.

Mit dem Uebergang in Dauergewebe wird natürlich die Verkürzung gering und das trifft schon in der von 5,66 bis 10,69 mm reichenden Strecke (Tab. III a) zu, da in der eingegipsten Wurzel die zum Längenwachsthum befähigte Zone auf etwa 6 mm eingeengt wird.

Zu gleichem Resultate führte folgende Methode, in welcher die häufige Verwischung der Marken vermieden war. Die Wurzel wurde derart zwischen Glasplatten in eine Gipsplatte gebracht (p. 242), dass eine schmale Längsleiste frei blieb oder nur von sehr dünner Gipsmasse bedeckt war. Auch in letzterem Falle gelingt es, nach Herausnahme der Gipsplatte aus dem Hüllgips, durch sanftes Reiben mit einem nassen Läppchen eine Längslinie bis nahe an die Wurzelspitze so frei zu legen, dass die Wurzel in der Gipshülle völlig fixirt bleibt, also keine Verlängerung ausführen kann¹⁾. Nachdem diesem freien Längsstreifen Tuschmarken aufgesetzt waren, wurden vor und nach dem Befreien aus dem Gipsverband die nöthigen Operationen ausgeführt.

In solcher Weise sind die in Tab. V zusammengestellten Resultate mit Keimwurzeln von *Vicia faba* (25—40 mm lang) gewonnen. In jeder der Verticalreihen a—g sind die an je einer Wurzel ausgeführten Behandlungen aufgeführt. Am Kopfe ist die Dauer des

1) So vorbereitete Objecte dienten auch zu den im Eingang dieses Capitels beschriebenen Versuchen.

Tabelle V.

Keimwurzel von *Vicia faba*.

Zeitdauer des Eingipsens		a	b	c	d	e	f	g
		44 Std.	48 Std.	72 Std.	48 Std.	46 Std.	24 Std.	24 Std.
Im Gipsverband	Lage der Marken	1,7—4,8 mm	1,6—5,3 mm	0,6—4,6 mm	0,5—4,9 mm	0,6—5,3 mm	1,1—4,7 mm	2,0—6,4 mm
	In Wasser	70 Str.	82,5 Str.	88,0 Str.			80,0 Str.	91,5 Str.
	In 2,5% Salpeter	70 »			96,0 Str.	103 Str.		
	In 6—8% Salpeter		81,5 »	88,0 »	94,0 »	102 »	77,0 »	88,5 »
Eingipsst	In 2,5% Salpeter	72 »						
	In 6—8% Salpeter	68,5 »	82,0 »	88,0 »	94,0 »	104,0 »	76,0 »	88,0 »
	In 2,5% Salpeter				101,5 »	107,5 »	82,0 »	97,0 »
	In Wasser	79,5 »	94,0 »	95,5 »			90 »	107,0 »
	In 6—8% Salpeter	69,5 »	82,0 »	89,0 »	94,5 »	101,5 »	77 »	89,0 »
	In Wasser				105,5 »	114,0 »		
Verkürzung in Proc.		12,6 Proc.	42,8 Proc.	6,8 Proc.	10,4 Proc.	11,4 Proc.	15,6 Proc.	16,8 Proc.

1 Strich = 0,045 mm. — In den Versuchen a, b, c, e, g kam 8 proc., in den Versuchen d, f kam 6 proc. Lösung von Kalisalpeter zur Anwendung.

Eingipsens vermerkt. Dann folgen die innerhalb des Gipsverbandes vorgenommenen Operationen, unter welchen auch die auf diese Zwangslage bezügliche Lage der Messmarken, von der Wurzelspitze ab gerechnet, verzeichnet ist. Die nächsten Horizontalreihen geben die Markendistanz für die Messung »in Wasser« oder »in 2,5 Proc. Salpeter« in Theilstrichen ($\approx 0,045$ mm) an. Der nach völliger Plasmolyse gefundene Werth steht in der Reihe »6—8 Proc. Salpeter«.

Nun folgte das Entgipsen ohne Wechsel der Lösung und die einige Zeit darauf ausgeführte Messung ist in der bezüglichen Reihe »In 6—8 Proc. Salpeter« aufgeführt. Nur in Versuch *a* wurde in einer 2,5procentigen Lösung entgipst und dann erst der volle plasmolytische Zustand hergestellt. Die Objecte sind dann, wie aus der Signatur der Horizontalreihen ersichtlich ist, theilweise in Wasser gebracht und später nochmals mit 6—8 Proc. Salpeter behandelt, oder es wurde eine Behandlung mit 2,5 Proc. Salpeter eingeschaltet und theilweise die volle Turgescenz erst hergestellt, nachdem inzwischen nochmals volle Plasmolyse herbeigeführt worden war. In der letzten Horizontalreihe steht wiederum die in derselben Weise wie in Tab. III und IV berechnete procentische Verkürzung.

In analoger Weise ist die Tab. VI eingerichtet, welche sich auf 4 Maiswurzeln (*a, b, c, d*, 25—35 mm lang) bezieht und einer weiteren Erklärung nicht bedarf.

Tabelle VI.

Keimwurzel von Zea mais.

Zeitdauer des Eingipsens		<i>a</i> 46 Std.	<i>b</i> 47 Std.	<i>c</i> 47 Std.	<i>d</i> 49 Std.
Im Gips	Lage der Marken	0,7—5,0 mm	0,4—3,4 mm	4,0—4,6 mm	4,5—3,9 mm
	In Wasser	95,5 Str.	65,5 Str.	81,0 Str.	55,0 Str.
	In 10% Salpeter	94,5 »	64,0 »	78,0 »	54,0 »
Entgipst	In 10% Salpeter	94,0 »	63,0 »	78,0 »	54,0 »
	In Wasser	105,0 »	74,5 »	92,0 »	60,5 »
	In 10% Salpeter	94,5 »	64,0 »	79,0 »	
Verkürzung in Proc.		40,5 Proc.	48,3 Proc.	15,3 Proc.	10,7 Proc.

Zur Einstellung reicht, wie früher (p. 295) hervorgehoben, ein halbstündiger Aufenthalt in dem neuen Medium aus, doch wurde in

allen Versuchen der Tab. III bis VI durch zwei aufeinanderfolgende Messungen, nach 25 und nach 35 Minuten, die Herstellung der vollen Plasmolyse sicher gestellt. Dass diese durch 6proc. Salpeterlösung vollständig erreicht war, wurde ausserdem noch controlirt. Der Aufenthalt im Wasser wurde im Allgemeinen nur auf 20 Min. ausgedehnt, um den sonst unvermeidlichen Zuwachs zu vermeiden, der in unseren Versuchen, wie die nachfolgende Plasmolyse lehrt, ganz fehlte, oder doch auf ein Minimum eingeschränkt war. Sollte deshalb gelegentlich der höchste Turgescenzzustand bis zum Zeitpunkt der Messung nicht ganz vollständig erreicht worden sein, so ist dieses doch für unsere Schlussfolgerungen ohne jede Bedeutung, da dadurch nur die in der letzten Horizontalreihe verzeichneten Verkürzungswerthe etwas zu gering ausfallen.

Gleicherweise ist es ohne Belang, wenn einmal während der Operationen die Turgorenergie ein wenig zurückgegangen sein sollte.

Mit Rücksicht auf den möglichen Zuwachs wurde die Entgipsung der Wurzeln im plasmolytischen Zustand oder (Tab. V, Versuch *a*) nach Einwirkung von 2,5 Salpeter vorgenommen. In dieser Lösung kommt in einer $\frac{1}{2}$ Stunde ein merklicher Zuwachs nicht zu Stande, doch ist der Turgor nicht ganz aufgehoben und die Wurzel erfährt demgemäss beim Befreien eine gewisse Verlängerung.

Aus den Tab. V und VI, welche sachgemäss nur den wachstumsfähig bleibenden Spitzentheil berücksichtigen, folgt also, in Uebereinstimmung mit Tab. III und IV, dass in den Wurzeln durch das Eingipsen eine mehr oder weniger weitgehende Hautentspannung herbeigeführt wird. Diese ist nach 24 Stunden (Tab. V, *f* und *g*) nur partiell erreicht, dagegen nach 72 Stunden (*c*) vollständig geworden. Ist nun nach ungefähr 2 Tagen (*a*, *b*, *d*, *e*) bei Faba noch eine gewisse, theilweise auch keine (*b*) Hautspannung vorhanden, so steht dieses in vollem Einklang mit den Druckmessungen (Tab. I und Kap. IV), welche lehren, dass die Druckentwicklung individuell verschieden ansteigt und im Allgemeinen nach zwei Tagen zwar weitgehend, aber doch noch nicht ganz vollendet ist. Diese fernere Zunahme muss allein auf weitere Hautentspannung fallen, sofern, wie es scheint (p. 301), die Turgorsteigerung in dieser Zeit abgeschlossen ist, oder sofern, wie bei Mais, eine Turgorsteigerung überhaupt nicht eintritt. In diesem Sinne ist auch die nach zwei Tagen noch nicht

ganz vollendete Hautentspannung in den Maiswurzeln zu beurtheilen (Tab. VI).

Die plasmolytische Verkürzung in der Gipsform gestattet wohl eine gewisse Vorstellung über die Grösse der noch verbliebenen Spannung, jedoch keine ganz genaue Berechnung derselben. Der Mangel an Verkürzung ist dagegen ein voller Beweis für die gänzliche Entspannung und bei der erheblichen Verlängerung nach dem Entgipsen (7—15 Mikrometerstriche) sind die Messungen (mit einem Fehler von weniger als 1 Theilstrich) im Verein mit allen beigebrachten Argumenten ausreichend zur Begründung des Schlusses, dass in unseren Wurzeln, in der Reaction gegen eine unverrückbare Widerlage, allmählich eine gänzliche oder doch nahezu vollständige Entspannung der Zellhaut erreicht wird, dass also auch das zu diesem Ziele nothwendige Flächenwachsthum der Zellhaut ausgeführt wird, obgleich die Turgorspannung allmählich auf Null sinkt.

Natürlich muss nicht jede Pflanze oder jeder Pflanzentheil gleich befähigt sein und von den untersuchten Objecten scheinen es Keimstengel, sowie *Chara* nicht zu einer vollen Entwicklung der osmotischen Energie gegen eine Widerlage zu bringen. Dagegen wurde wiederum für die Wurzeln von *Helianthus annuus* und *Pisum sativum* eine volle Turgorentspannung in der in diesem Kapitel zuerst beschriebenen Weise constatirt.

Wie die Druckentwicklung muss auch das hierzu führende Mittel, die Hautentspannung, nach allen Richtungen, also auch in radialer Richtung thätig sein. Dem entsprechend zeigten auch einige Messungen an der Wurzel von *Faba*, dass diese durch Plasmolyse sogleich nach dem Eingipsen gegenüber der Gipsform an Querdurchmesser verliert, während eine solche Verminderung nach 2- bis 3 tägigem Aufenthalt im Gipsverband unterbleibt. Auf eine genaue Messung dieser Abnahme, die zudem Schwierigkeiten bietet, dürfte ich verzichten, und erinnere nur daran, dass, ebenso wie hinsichtlich des Aussendruckes, die Actionen in der Längs- und Querrihtung nicht gleiche Energie und Ausgiebigkeit erreichen müssen. Aus der Druckleistung der eingegipsten und der Verlängerung der aus dem Gips befreiten Wurzel folgt ferner mit vollster Sicherheit, dass für unsere Versuche die in älteren Wurzeltheilen eintretende Verkürzung (resp.

die damit verknüpfte Formänderung der Zellen)¹⁾ nicht in Betracht kommt.

Ich kann es dahin gestellt lassen, ob im Spitzentheil der Wurzel alle Zonen durch eigene Thätigkeit sich gleich schnell und gleich weit entspannen. Denn falls einzelne Partien weniger activ sind und demgemäss von Seiten anderer eine gewisse Compression erfahren, so ändert dieses doch an dem Wesen der Sache gar nichts. Ohnedies würde, falls überall die Entspannung complet wird, eine locale Compression nur dann ganz unterbleiben, wenn für alle Zonen das Product aus Querschnitt und Turgorkraft constant ist (vgl. p. 274). Nach der Tabelle IV war übrigens für die drei gemessenen Zonen (zwischen 0,6—4,6 mm von der Wurzelspitze liegend) die active Entspannung ungefähr gleich weit fortgeschritten.

Die selbstthätige Entspannung im Spitzentheil ist schon deshalb ausser Zweifel, weil die basipetal anschliessenden Zonen (etwa 6 mm von der Spitze ab) so fixirt sind, dass durch ihre Verlängerung eine Compression des Spitzentheils nicht erzielt werden kann. Zudem lehren die Versuche der Tab. III und IV für die gemessenen Strecken direct die nur activ erreichbare Längenzunahme kennen. Ausserdem ergaben directe Versuche, dass die auf der Wurzel von *Faba* aufgesetzten Marken gegenüber der Gipshülle keine Verschiebung erfahren, dass also der Spitzentheil keine Compression erfährt. Die Tuschmarken auf der Wurzel waren in der schon beschriebenen Weise angebracht, während als fixe Punkte in der Gipshülle einzelne dem Gipsguss incorporirte Wollefäserchen dienten. In Bezug auf diese wurden in zwei gelungenen Versuchen, bei mikrometrischer Messung, keine Verschiebungen der Tuschmarken gefunden, die von der Wurzelspitze 6,4; 4,0 und 3,5 mm entfernt ständen.

Wahrscheinlich wird auch der hintere Theil der normal wachsthumsfähigen Zone zunächst gewisse Entspannung erfahren, bevor er allmählich in Dauergewebe übergeht, das nach 48 Stunden bis auf etwa 6 mm gegen die Wurzelspitze gerückt ist. In solcher Weise ist dafür gesorgt, dass diese Spitzenpartie jederzeit eine wachsthumsfähige unverrückbare und nicht comprimirbare Widerlage gegenüber dem vom vorderen Spitzentheil ausgehenden Druck bietet.

1) PFEFFER, Pflanzenphysiologie Bd. II, p. 90.

In dem activ bleibenden Spitzentheil der eingegipsten Wurzel von Faba und Mais ist, ähnlich wie in der normalen Wurzel, Gewebespannung kaum vorhanden. Doch würde deren Existenz, wie schon bemerkt (p. 294), die Schlussfolgerungen nicht modificiren, da unsere Versuche direct zeigen, dass die in normalen Wurzeln vorhandene Gesammtspannung der Zellwände durch active Thätigkeit in dem Gewebe allmählich ganz eliminirt wird.

In dem activen Spitzentheil sind die Intercellularräume nur klein und fehlen in dem ebenfalls activen Urmeristem gänzlich. Dadurch ist völlige Widerlage im Inneren geschaffen und ein Ausbiegen und Ausweichen, das bei allseitiger Druckentwicklung zu den im Gipsverband erzielten Erfolgen führen könnte, ist ausgeschlossen¹⁾. Zudem ist dann, wenn der Turgor nicht zunimmt, eine Uebertragung der osmotischen Energie gegen eine Widerlage nur durch eine Entlastung der Haut, also durch ein zur Entspannung führendes Wachstum der Zellhaut gewinnbar. Sollte diese schliesslich Faltungen und Wellungen ausbilden — was ich nicht sicher ermitteln konnte — so würde daraus nur folgen, dass das Flächenwachsthum nach Entspannung der Zellhaut noch weiter fortgesetzt wird.

D. Schlussbetrachtungen.

An der Hand exacter empirischer Erfahrungen lassen sich also mit aller Strenge die nächsten Mittel kennzeichnen, mit deren Hilfe die Pflanze beim Auftreffen auf einen Widerstand in regulatorischer Weise eine Druckleistung zu Stande bringt. Diese Reaction läuft, wie schon zu Beginn dieses Kapitels geschildert wurde, darauf hinaus, dass der Turgor (osmotische Kraft) die Energie liefert, die Entspannung der Haut aber dazu dient, diese Energie gegen einen Widerstand zu lenken. Diesem Principe gemäss arbeitet die Pflanze auch dann, wenn durch gleichzeitige Turgorsteigerung eine Vermehrung der osmotischen Energie hinzukommt.

Das Wachsthum der Zellhaut liefert also nicht die Druckkraft, ist vielmehr nur das Mittel um diejenige Energie, durch welche die Zellhaut bisher in Anspruch genommen war, nach aussen zu übertragen. Für dieses Ziel ist es gleichgiltig, wie dieses Wachsen erreicht wird;

1) PFEFFER, Energetik 1892, p. 234.

in Bezug auf die Wachstumsmechanik aber werden wir die interessante Thatsache, dass das Flächenwachsthum trotz abnehmender Turgorspannung fortgesetzt wird, erst späterhin discutiren.

Zur Entwicklung des höchsten Aussendruckes muss die Haut gänzlich entspannt werden, denn so lange diese einen Theil der Turgorspannung für sich in Anspruch nimmt, wird um diesen Werth der Aussendruck vermindert. Andererseits kann der von zartwandigen Geweben ausgehende Druck nicht wesentlich über die Turgorenergie steigen. Denn wie bei künstlicher Compression nach Ueberwindung des Turgordruckes zarte Zellwandungen ausbiegen und sich falten, muss gleiches auch dann eintreten, wenn die Zellwände fortfahren in die Fläche zu wachsen, nachdem die volle Turgorenergie gegen die resistente Widerlage gelenkt ist. Eine solche Wandfaltung wird keineswegs durch den turgescenzen Zustand besonders erschwert, denn die Druckfestigkeit zartwandiger Gewebe fällt wesentlich nur auf den Gegendruck des Turgors und nach Ueberschreitung dieses kommen Wandfaltungen bald zuwege, wenn, bei allseitiger Widerlage, ein weiterer Druck, z. B. in Richtung der Längsachse ausgeübt wird.

Ein gewisser Energieaufwand ist natürlich zu solcher Faltung nothwendig und eine gewisse Steigerung des Druckes über die Turgorenergie hinaus würden demgemäss auch zartwandige Gewebe erzielen können, falls in den völlig entspannten Zellhäuten ein actives Flächenwachsthum noch weiter fortschreitet¹⁾. Welchen Werth diese active Druckentwicklung der Haut in unseren Objecten zu erreichen vermag lässt sich nicht ohne weiteres sagen, denn die Druckfestigkeit des turgorlosen Zustandes gibt dafür kein sicheres Maass ab. Aus verschiedenen Versuchen indess, deren Discussion ich hier unterlasse, darf ich entnehmen, dass durch den fraglichen activen Hautdruck im Spitzentheile einer kräftigen Wurzel von *Vicia faba* höchstens ein Druck von 20—25 g zu Stande gebracht werden könnte.

Dieser Werth ist gering gegenüber dem zu 226—353 g (p. 264) bemessenen Drucke. Zudem wurde diese Druckhöhe, der Hauptsache nach, in zwei oder doch in drei Tagen erreicht, also in einer Zeit, in welcher die Hautentspannung noch nicht oder soeben

1) Vgl. PFEFFER, Studien zur Energetik 1892, p. 216.

vollendet war und bis dahin kommt nur osmotische Energie für die Aussenleistung in Betracht. Denn so lange die Wandungen negativ gespannt sind, kann ein Flächenzuwachs nur zur Ausgleichung dieser Spannung führen und erst nach Erreichung dieses Zieles ist der Wand die Möglichkeit zu einer activen Pressung geboten.

Ob ein solcher activer Druck durch die Zellwände nicht in Betracht kommt, würde auch zu beurtheilen sein, wenn sowohl die disponible osmotische Energie, als auch der von der Wurzel entwickelte Druck genügend genau bemessen wären. Thatsächlich wissen wir aber nicht, ob der mittlere isosmotische Salpeterwerth ganz exact bestimmt ist (vgl. p. 300) und ferner ist früher (p. 276) erörtert, wie und warum die Bestimmung der activen Querschnittsfläche, resp. die Berechnung der Druckintensität an Unsicherheiten leiden. Immerhin ist nach den gefundenen Salpeterwerthen die osmotische Energie für die empirisch gemessenen Druckleistungen der Wurzel zureichend.

Denn da der Druckwerth einer 1 proc. Lösung von Kalisalpeter 3,6 Atmosphären beträgt¹⁾, so entwickelt eine 4,5 proc. Lösung einen Druck von 16,2 Atmosphären. Dieser Druck, welcher der auf die Spitze der eingegipsten Wurzel von *Faba* bezüglichen Turgorcurve *b* (Fig. 7 p. 297) entspricht, wird in unseren Druckmessungen an der Wurzel dieser Pflanze (p. 264) nicht erreicht, ausser in dem Versuche 6 A, in welchem es aber zweifelhaft ist, ob die realisirte Druckleistung allein auf die relativ geringe Querschnittsfläche der direct auf die Messplatte wirkenden Wurzelspitze bezogen werden darf. Wenn also selbst die Druckintensitäten, in Bezug auf die real active Fläche, um etwa 10 Proc. höher ausfallen sollten, so würde doch der höchste Werth von 10,67 Atm. (Versuch 3) nur auf 11,74 Atm. steigen und geringer bleiben, als die einer 3,5 proc. Salpeterlösung entsprechende Energie.

1) PFEFFER, Studien zur Energetik 1892, p. 227 Anm.

VI. Wachsthum und Arbeitsleistung gegen Widerstände.

In der Natur haben die Pflanzen nicht allein gegen unnachgiebige Widerlagen zu reagiren, vielmehr weit häufiger ihren Weg durch Medien zu nehmen, welche einen constanten, resp. einen allmählich oder sprungweise variirenden Widerstand entgegensetzen. Demgemäss fragt es sich, in welcher Weise sich die Wachsthumsthätigkeit gestaltet, je nachdem mit dem Vordringen eine grössere oder geringere Arbeitsleistung verknüpft ist. Den Fundamenten dieser Frage ist der erste Abschnitt dieses Kapitels gewidmet. Weiterhin sollen dann noch die Erfolge behandelt werden, welche durch verlängertes Eingipsen der Wurzeln und ferner durch die mechanische Einengung der Wachsthumsfähigkeit auf die äusserste Wurzelspitze erzielt werden.

A. Wachsthumsschnelligkeit und Aussenarbeit.

Ein Fortschieben der Widerlage wird natürlich erst möglich, nachdem die Wurzelenergie den Gegendruck erreicht, resp. überschritten hat. Von nun ab hat die fortwachsende Wurzel, neben dem auf das Wachsthum zu verwendenden Aufwand, auch die durch Wegstrecke und Last bemessene Arbeit zu leisten¹⁾. Zur Messung dieser Aussenarbeit sind unsere Federapparate nicht geeignet, wohl aber ist aus den damit gewonnenen Versuchen zu ersehen, wie naturgemäss die Abhebung des Gipsdeckels erst beginnt, nachdem der anpressende Federdruck erreicht und überschritten ist. Bliebe von nun ab der Widerstand constant, so würde die Wurzel unter dauernder Arbeitsleistung fortwachsen und die Herstellung solcher Verhältnisse muss in messenden Versuchen zunächst erstrebt werden.

Sicher ist, wie auch schon in der »Energetik« von mir (p. 230) hervorgehoben wurde, dass bei einem bestimmten Widerstand die Aussenarbeit einen Maximalwerth erreichen muss, denn die durch Wegstrecke und Last bestimmte Aussenarbeit wird sowohl in einem widerstandslosen Medium, als auch bei unverrückbarer Widerlage Null.

1) PFEFFER, Energetik 1892, p. 230.

Ob aber für die in der Zeiteinheit geleistete Aussenarbeit der grösste Werth erreicht wird, wenn der höchste zulässige oder wenn ein geringerer Widerstand zu überwäligen ist, lässt sich nicht voraussagen. Denn die Pflanze antwortet auf eine mechanische Gegenwirkung mit Reactionen, deren Werth und Bedeutung für die nach aussen entwickelte Energie sich nicht theoretisch abschätzen lassen.

An dieser Stelle war es mir aber nicht um exacte Messungen der Bedingungen für maximale Arbeit etc. zu thun, vielmehr kam es darauf an, die grundlegenden Principien auf empirischen Boden zu stellen. Demgemäss habe ich Methoden nicht weiter verfolgt, die es gestatten dürften, unter gleichzeitiger Verhinderung einer Ausbiegung einen genau bemessenen Widerstand constant zu erhalten. Vielmehr beschränkte ich mich auf die Anwendung homogener Medien, also auf Culturbedingungen, die auch unter natürlichen Verhältnissen geboten werden und benutzte zu diesem Zwecke besonders eine gute Qualität von plastischem Thon. Diesem genügend homogen herstellbaren und erhaltbaren Medium kann man, je nach dem Wassergehalt, eine sehr geringe, aber auch eine ziemlich hohe Consistenz geben, und zwar eine viel höhere als sie die noch anwendbare und auch angewandte Gelatine gewährt.

Aus dem tüchtigst durchgekneteten Thon wurden Würfel von 100 bis 120 mm Seite geformt und diese vor dem Versuch einige Tage im dampfgesättigten Raum gehalten, um eine ganz gleichmässige Vertheilung des Wassers zu erzielen. Mit Hilfe eines Eisenstäbchens, das man bis an ein fixirtes Schildchen einstiess, wurden dann Löcher von 20 mm (vereinzelt auch 15 mm) Tiefe in den Thon gebohrt und in diese die Wurzeln so eingesetzt, dass ihre Spitze aufstiess. Zur Controle dessen diente eine 20 mm (resp. 15 mm) von der Spitze entfernte Tuschmarke, während eine 5 mm weiter abstehende Marke die Basis für die Zuwachsmessung abgab. Durch möglichst geringen Durchmesser der Löcher und nachheriges Anpressen des Thons dürfte eine zumeist ausreichende Fixirung gewonnen werden, doch wurden stets die Cotyledonen (resp. die Samen) noch mittelst Nadeln an Holzplättchen befestigt, die in den Thon eingelassen waren. Unter diesen Umständen kam nie irgend ein Herauschieben der Wurzeln zu Stande, während der wachsende Spitzenthail in den Thon eindrang. Die Culturen befanden sich bei annähernd

constanter Temperatur im dampfgesättigten Raume und die Samen selbst waren mit nassem Fliesspapier umhüllt. Zum Schluss wurden dann die Wurzeln direct oder nach partiellem Wegräumen des Thones herausgenommen und ihr Gesammtzuwachs mit dem Maassstab bestimmt.

Zum Vergleich diente der mit Wasser zu einem flüssigen Brei aufgeschwemmte Thon. Die gleichartigen Wurzeln waren in diese, in Gläsern befindliche Masse gleich tief eingesenkt und wurden übrigens unter den gleichen Bedingungen wie in dem Parallelversuch mit consistentem Thon gehalten. In beiderlei Versuchen fiel der Zuwachs normal gestaltet und also auch frei von irgend welchen Anschwellungen aus, auch drangen die Wurzeln stets geradlinig in die Thonmasse ein.

Um wenigstens eine annähernde Vorstellung von dem Widerstand zu bekommen, welchen die vordringende Wurzel zu bewältigen hatte, wurde der Spitze eines eisernen Strickstocks die Form der Wurzelspitze gegeben. Für die Vergleichung mit der Wurzel von *Vicia faba* war dieser conische Spitzenthail 3,4 mm lang und hatte am oberen Ende 4,8 mm Durchmesser. Von da ab war der Eisenstab verdünnt, so dass er nicht mit der Wandung des gebohrten Loches in Contact kam. Aufwärts befand sich die durch einen Glasring hergestellte Führung und endlich ganz oben ein zur Aufnahme von Gewichten bestimmtes Tellerchen. Da erst bei Ueberschreitung eines Gesamtdruckes von 100—115 g, in anderen Versuchen 120—140 g, der Eisenstab in der Thonmasse sich fortbewegte, so hatte also die Wurzel von *Vicia faba* während ihres Fortwachsens mindestens einen solchen Widerstand zu überwinden, während im weichen Thon der Conus bei einem Gewicht von weniger als 1 g versank. Diese Angaben beziehen sich nur auf den ohne kräftige Erschütterung erzielten Erfolg, denn energische plötzliche Stosswirkungen, die natürlich den Eisenstab schon bei geringerem Gewicht in den Thon treiben, kommen bei dem Wachsthum der Wurzel nicht in Betracht.

In den Versuchen mit *Zea mais* hatte der der Form dieser Wurzel nachgebildete Conus eine Länge von 3 mm, einen Durchmesser von 1,2 mm. Mit diesem Stab ergab sich eine Tragfähigkeit von mindestens 70 g für einen Thon, dessen Wassergehalt ungefähr dem

oben mit einer Resistenz von 100 bis 115 g verzeichneten Thon entsprach. Diese Thonmasse verlor bei 100° C. 22,3 Proc., die etwas consistendere (120—140 g Widerstand) 18,3 Proc. Wasser.

In analoger Weise wurden vergleichende Versuche mit einer 0,6proc. eben noch erstarrenden Gelatine und einer 13proc. Gelatine¹⁾ in der Weise ausgeführt, dass die Wurzeln erst nach dem Erstarren der Gelatine eingesetzt wurden. In die consistente Gelatine sank die in Bezug auf Faba benutzte conische Eisenspitze bei einem Druck von 30 g, nicht aber bei einem Druck von 25 g ein.

Ueberblicken wir die in den Belegen in der Abth. II zusammengestellten Versuche Nr. 23—27, so ergibt sich für den fraglichen consistenten Thon eine mässige, für die Gelatine nur eine unsichere Wachthumsverzögerung. Als Mittel für den 24stündigen Zuwachs je einer Wurzel von Faba ist in dem mit je 7 Keimlingen angestellten Versuche 23 für den weichen Thon ein Zuwachs von 17,4 mm, für den härteren ein solcher von 12,9 mm verzeichnet, und für Mais (Versuch 27) stellen sich diese Mittelwerthe auf 21 mm und 16 mm. In diesen Experimenten hatte der harte Thon eine Resistenz von 100 g (so mag kurz gesagt sein), während diese Resistenz 120 g in den Versuchen 24 und 23 betrug, die auf 48 Stunden ausgedehnt wurden. Der mittlere Zuwachs in 24 Stunden berechnet sich für Versuch 24 zu 18,7 resp. 12,7 mm; für Versuch 25 zu 19,9 resp. 14,5 mm. Für den 24stündigen Gelatineversuch stellt sich dieser Zuwachs auf 19,4 resp. 18 mm. (Die zweite Zahl gibt den Zuwachs in dem consistenteren Medium an.)

Die Zuwachse dieser Wurzeln fielen bei Beachtung aller Vorsichtsmassregeln, wie schon bemerkt, durchaus normalgestaltet aus, und in dem flüssigen Thon wurde derselbe Zuwachs erreicht wie in anderen in Leitungswasser gehaltenen Wurzeln. Voraussichtlich wird also auch im flüssigen Thon die Wachsthumsschnelligkeit gegenüber lockerer Erde, besonders in den zweiten 24 Stunden, etwas verlangsamt erscheinen²⁾. Ich möchte in dieser Verzögerung aber nur einen der mannigfachen Reactionserfolge sehen, wie sie sich unter

1) Es wurde dazu die mit Salzsäure ausgezogene Gelatine benutzt. Vgl. den Abschnitt B. dieses Kapitels.

2) Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 410.

dem Einfluss verschiedener Medien in Wachsthum und Gestaltung in so vielseitiger Weise ergeben, nicht aber den Ausdruck unzureichender Sauerstoffversorgung¹⁾. Denn diese ist für die nicht sehr langen Wurzeln in der Thonmasse, auch in der harten, aus den schon in Bezug auf den Gipsverband angeführten Gründen (p. 245) offenbar völlig ausreichend. Das bestätigte auch der Zuwachs zweier Wurzeln, die in einem Thoncanal gegenüber den in Wasser gehaltenen Wurzeln von Faba in ähnlicher Weise auf ihren Zuwachs geprüft wurden, wie es für den Gipsanal geschah.

Nach diesem Ergebniss erhält sich auch die der Thonfläche angepresste Wurzel in voller Turgescenz, und dementsprechend ergab die mikrometrische Messung an dem wachsenden Spitzentheil keine Verlängerung, wenn die dem consistenteren Thon entnommenen Wurzeln in Wasser gebracht wurden²⁾.

Wir haben demgemäss allen Grund, die Verlangsamung des Wachsens allein auf die mechanische Hemmung durch die Thonmasse zu schieben. Sollte aber an dem Resultate irgend ein anderer Factor theilhaftig sein, so würde die reale Arbeitsleistung in dem consistenten Thone relativ noch grösser ausfallen, als sie nach den empirisch gefundenen Zuwachswerthen erscheint. Dieserhalb ist es auch nicht nöthig, die Frage hier weiter zu discutiren, ob ausser dem mechanischen Widerstand noch anderweitig eine gewisse Wachstumsverlangsamung veranlasst wird.

Bei einem zu hohen Gegendruck ist eine Verlängerung durch Wachsen überhaupt unmöglich, und ebenso wie mit zunehmender Gegenwirkung die zeitliche Druckzunahme mehr und mehr vermindert wird (Kap. IV), nimmt zweifellos auch die Wachsthumsschnelligkeit mit

1) Zu solchen Effecten zählt u. a. auch die stark veränderte Wachsthumsthätigkeit in einem mit Nährsalzen reichlich oder unzureichend versorgten Boden und der Einfluss des Mediums auf die Production von Wurzelhaaren. Andererseits ist durch Arbeiten von WIELER, STICH u. s. w. bekannt, dass eine Verlangsamung des Wachsens erst durch eine sehr weitgehende Herabsetzung der Partiärpressung des Sauerstoffs veranlasst wird.

2) Unsere Thonmasse enthielt 18—22 Proc. Wasser. Ein nur 8 Proc. Wasser enthaltender Leimboden vermag aber eine Pflanze noch mit Wasser zu versorgen (PFEFFER, Physiologie I, p. 76). In unseren Versuchen ist die genügende Versorgung schon gedeckt, wenn der Boden nur in keiner Weise der Pflanze Wasser entzieht.

dem Widerstande mehr und mehr ab. Gegenüber einem Widerstande von 200—250 g wird sich die Wurzel von *Faba* sicherlich nur ganz langsam verlängern, 300 bis 400 g aber vermag sie nicht mehr zu bewältigen¹⁾. Doch ist es zweifelhaft, ob ein jeder Widerstand eine gewisse Wachsthumshemmung veranlasst. Ja eine solche scheint nach den Versuchen in Gelatine durch einen Widerstand von 25 g in der Wurzel von *Faba* nicht erzielt zu werden, während die Hemmung in den Thonversuchen (Widerstand 100 bis 120 g) schon hervortritt, jedoch thatsächlich (nach Wiederaufnahme des Wachsens) geringer ist, als es nach den gefundenen Zahlenwerthen scheint.

Es ist nämlich zu bedenken, dass die Verlängerung so lange gänzlich stille steht, bis die Wurzel eine dem Widerstand gleiche Energie nach aussen entwickelt hat. Erst dann beginnt das Fortschieben der Last und das Längenwachsthum, das nun, wie wir noch hören werden, mit annähernd gleicher Schnelligkeit fortgesetzt wird. Für den Zuwachs ist also nicht die ganze, sondern die um die Hemmungsphase verkürzte Versuchszeit in Rechnung zu ziehen.

Nach Versuchen, in welchen die Wurzel von *Faba* sich hinter einer Glasscheibe in Thon (Resistenz 100 g) befand, dauerte es 4 bis 5 Stunden, ehe die Wurzel ihr Längenwachsthum begann²⁾.

1) Die Druckintensität, welche Wurzeln noch zu überwinden vermögen, liegt nach unseren Versuchen in der Wurzel von *Faba* und Mais etwa zwischen 8 und 10 Atmosphären. Das Dickenwachsthum der Bäume vermag noch höheren Widerstand zu überwinden. Denn KRABBE (Wachsthum des Verdickungsringes und der Holzzellen 1884) fand, dass Nadelhölzer gegen einen constant bleibenden Druck von 10 Atmosphären, Laubhölzer gegen einen solchen von 12 bis 15 Atmosphären ein wenn auch sehr stark vermindertes Dickenwachsthum ausführten.

2) Inzwischen spielt sich freilich das zur Entspannung führende Längenwachsthum der Zellhaut ab, welches verursacht, dass die Wurzel von *Faba*, nach vollständigem Entspannen, beim Isoliren sich um 0,4—0,9 mm verlängert (p. 311). Beim Herausnehmen der Wurzeln wird also diese Längenzunahme mitgemessen, die indess bei einem Widerstand von 100 g, also bei unvollkommener Entspannung, wahrscheinlich nicht die Hälfte des obigen Endwerthes erreicht. Die so in unseren Thonversuchen erreichte Verlängerung dürfte etwa dem halbstündigen normalen Zuwachs entsprechen, der sich auf 0,37 mm stellt, wenn die Wurzel in 24 Stunden um 18 mm an Länge gewinnt. In unseren Betrachtungen darf ich indess von einer solchen Correctur Abstand nehmen, da die Hauptsache unserer Schlussfolgerungen davon nicht betroffen wird. Ebenso lasse ich hier ausser Acht, dass bei einer Verkürzung der in Wachsthum begriffenen Strecke die auf die Längeneinheit bezogene Wachsthumsschnelligkeit sich relativ höher stellt.

Bis dahin blieb die Wurzelspitze (beobachtet wurde an einer 1 mm hinter der Spitze aufgesetzten Tuschmarke) unverrückt oder zeigte doch nur ganz geringe Verschiebungen, die durch das Ausweichen der angrenzenden Thonmasse ermöglicht wurden, ein Ausweichen, das die feste Gipsmasse in dieser Weise nicht gestattet. Im Gipsverband verfloss noch längere Zeit, ehe die Wurzel eine Aussenenergie von 100 g entwickelte, denn diese Zeit würde sich auf 6 bis 7 Stunden stellen, wenn wir die stündliche Druckzunahme ungewöhnlich hoch, nämlich zu 15 g in der Stunde annehmen. Doch sind, wie ich hier nicht näher darlegen will, in dem Gipsverband Verhältnisse geboten, welche wenigstens die zeitliche Entwicklung des Aussendruckes beeinflussen können und wir dürfen naturgemäss nur die aus dem Thonexperiment geschöpften Erfahrungen unseren Betrachtungen zu Grunde legen.

Nehmen wir die bis zur Aequilibrirung des Thonwiderstandes (= 100 g) verflossene Zeit zu 4 Stunden an, so würde der in Versuch 23 (vgl. Belege) notirte 24stündige Zuwachs von 12,9 mm in 20 Stunden realisirt und der hiernach für 24 Stunden berechnete Zuwachs auf 15,5 mm zu erhöhen sein, und dieser Werth stellt sich auf 17,2 mm, wenn eine Latenzzeit von 6 Stunden angenommen wird. Diese letztere Zahl stimmt aber mit dem für den fast widerstandslosen flüssigen Thon gefundenen Zuwachs (17,4 mm) überein. Für dieses Medium ergab Mais (Versuch 27) in 24 Stunden einen Zuwachs von 21 mm, für den consistenten Thon von 16 mm, und dieser Zuwachs erhöht sich auf 19,2 mm, wenn er statt in 24 in 20 Stunden ausgeführt wurde.

In den Versuchsreihen 24 und 25 mit Faba kam ein consistenterer Thon (Resistenz = 120 g) zur Verwendung, in welchem der übrigens nicht näher ermittelte Wachstumsstillstand wohl mindestens die ersten 6 Stunden umfasst, aber von der 48stündigen Versuchszeit in Abzug zu bringen ist. Auf Grund dieser Daten berechnen sich dann folgende Zuwachse für 24 Stunden: Versuch 24 (flüssiger Thon = 18,7 mm) 14,6 mm statt 12,7 mm; Versuch 25 (flüssiger Thon = 19,9 mm) 16,6 mm statt 14,5 mm.

In der consistenten Gelatine (25 g Resistenz) dürfte 1 bis 2 Stunden nach Beginn der Versuche die volle Wachsthumsschnelligkeit erreicht worden sein. Ein solcher Aufenthalt genügt aber, um den

an sich zweifelhaften Unterschied zwischen weicher und consistenter Gelatine auszugleichen. Denn der für letztere empirisch gefundene Zuwachs von 18 mm stellt sich bei 1- resp. 2stündiger Wachsthumshemmung für die consistenter Gelatine auf 18,8 mm resp. 19,6 mm.

Mit Rücksicht auf die individuellen Differenzen, die Unsicherheit der Latenzzeit u. s. w. sind unsere, auf eine mässige Zahl von Einzelversuchen basirten Erfahrungen unzureichend, um geringe Differenzen zu präcisiren. Immerhin dürfen wir folgern, dass die Wachsthumsschnelligkeit in der Wurzel von Faba (bei Anrechnung des Latenzstadiums) durch einen constanten Widerstand von 25 g nicht oder kaum, durch einen Widerstand von 100 bis 120 g zwar merklich, jedoch in einem geringen Grade verlangsamt wird und dass sich in letztgenannter Hinsicht die Wurzel von Mais ähnlich verhält. Mit höherem Widerstand wird aller Voraussicht nach, sowie für die Druckentwicklung, auch für die Wachsthumsschnelligkeit eine Beschleunigung der Abnahme eintreten.

Unter diesen Umständen steigt die Aussenarbeit — das Product aus Wegstrecke in den constanten Widerstand — nur bis zu einer gewissen Grenze proportional zum Widerstand, um dann, mit Verlangsamung des Wachsens, langsamer zuzunehmen. Da wir aber die Curve dieser Wachstumsverlangsamung nicht genau kennen, so lässt sich nicht sicher sagen, bei welchem Widerstand die Arbeitsleistung ein Maximum erreicht, das nothwendig existirt, weil ebenso bei fehlendem als auch bei unüberwindlichem Widerstand das Arbeitsproduct Null wird. Nach einer Calculation, die ich indess bei ihrer Unsicherheit hier nicht näher begründe, dürfte die Aussenarbeit fortwährend dem Maximalwerth nahezu gleichkommen, wenn zur Aequilibrirung des zu besiegenden Widerstandes die Aussenenergie auf $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ ihres höchsten Werthes anschwellen resp. sich erhalten muss.

Unsere Versuche zeigen aber evident, in wie hohem Grade die Aussenarbeit mit dem Widerstand steigt. Im Versuch 23 stellt sich die in 24 Stunden durch die Wurzel von Faba geleistete Aussenarbeit für den flüssigen Thon (Resistenz 1 g) auf 17,4 Grammmillimeter, für den härteren Thon (Resistenz 100 g) auf 1290 gmm, wenn nicht einmal die aus dem Latenzstadium sich ergebende Correctur angebracht ist. Das Verhältniss, welches in diesem Falle 1 : 74,2 ist, berechnet sich

in den Versuchen 24 und 25 für Faba zu 4 : 81,5 resp. 4 : 87,4. Für Mais (Versuch 27) erscheint diese Relation nur deshalb geringer (4 : 53,3), weil für den Widerstand des weichen Thons der Widerstand = 4 g beibehalten ist, obgleich derselbe mit dem Durchmesser der Wurzel thatsächlich einen geringeren Werth annahm.

Die Pflanze vermag also ihre Arbeitsthätigkeit zu steigern, denn eine solche Steigerung ist nothwendig, um neben der fortdauernden Wachstumsarbeit einen entgegnetretenden Widerstand vor sich her zu schieben. Dem Wesen der Sache nach verhält es sich wie mit einem Menschen, welcher ausser dem zur eigenen Fortbewegung stets nothwendigen Energieaufwand seine Arbeitsleistung entsprechend steigern muss, um nach dem Aufladen einer Last auf derselben Wegstrecke in derselben Zeit auf eine Anhöhe zu gelangen. Ebenso wie die Pflanze hat aber auch der Mensch und jede Maschine nur eine endliche Leistungsfähigkeit und bei genügender Last (Widerstand) wird ein Fortbewegen ganz unmöglich. Bei etwas geringerem Widerstand aber muss der Gang verlangsamt, d. h. die für eine Wegstrecke nöthige Zeit verlängert werden, um mit der zur Verfügung stehenden Energie vorwärts kommen zu können, und in diesem Sinne ist auch die Abnahme der Wachsthumsschnelligkeit der Pflanze bei Zunahme des Widerstandes zu betrachten. Und wie der Mensch ökonomischerweise den bequemsten Weg einschlägt, so kommt es auch in der Pflanze nur dann zu hoher und höchster Aussenleistung, wenn ein Umgehen der Hindernisse durch die Zwangslage unmöglich gemacht ist.

In solchem Vergleich mit dem Menschen tritt wohl am klarsten hervor, wie und in welchem Sinne es auch in der Pflanze regulatorisch geleiteter Thätigkeiten bedarf, damit, wie es Thatsache ist, gegen Widerstände eine zweckentsprechende Reaction zu Stande kommt. Eine selbstregulatorische Thätigkeit beherrscht aber überhaupt das ganze Getriebe aller lebendigen Organismen und ist auch zu bestimmten Zwecken sehr vielfach in Apparaten und Maschinen dienstbar gemacht. So in der Uhr, in dem sich selbst regulirenden Thermostaten und ebenso in dem Gasmotor, der bei zunehmendem Widerstand automatisch den Gasconsum und damit die Energieentwicklung steigert, der uns also in principieller Hinsicht eine Reaction vorführt, wie sie uns auch in dem gegen höhere Widerstände arbeitenden Organismus entgegentritt.

Die allgemeinste, in alle Theile und Thätigkeiten eingreifende selbstregulatorische Thätigkeit ist überhaupt eine nothwendige Forderung für Existenz und Entwicklung des Organismus, dessen grössere und kleinste Glieder und Organe in gegenseitiger Abhängigkeit und Unterstützung bestehen und arbeiten¹⁾. Dieses gilt ebenso für Spross und Wurzel wie für die einzelnen Glieder des Protoplasmaorganismus. Und wie der Organismus ein Ganzes ist, werden auch die zur regulatorischen Thätigkeit nöthigen Beeinflussungen durch das Ganze, also bei einem Baume auf sehr weite Strecken fortgepflanzt. Das Entblättern z. B. hat nicht nur das Austreiben von Reserveknospen zur Folge, sondern Hand in Hand mit dieser veranlassten neuen Thätigkeit macht sich auch eine vorübergehende Wachsthumshemmung im Wurzelsystem geltend. In der Wurzel aber — um bei dieser zu bleiben — wird sowohl durch Wegschneiden als durch Umgipsen des Spitzentheils beschleunigtes Produciren und Heranwachsen von Nebenwurzeln veranlasst (Kap. VII). Wird aber durch entsprechende mechanische Widerstände dafür gesorgt, dass nur der äusserste Spitzentheil der Wurzel sich fortentwickeln kann, so gibt die gewaltige Beschleunigung des Wachsens in diesem Spitzentheil von einer energischen correlativen Reaction Kunde (Abth. B dieses Kapitels).

Die Wachsthumsvorgänge sind aber stets mit Stoffwechselprocessen verkettet und die regulatorische Beherrschung des Getriebes erstreckt sich natürlich auf die Gesamtheit der Thätigkeiten, also sowohl auf den Stoffwechsel als auf den Kraftwechsel. Diese Regulationsverkettung ist somit auch ebenso bei der normalen Entwicklung im Spiele, wie in der Reaction gegen irgendwelche besondere Verhältnisse und Eingriffe. Dieser Regulation bedarf es u. a., um den Stoffumsatz so zu lenken, dass die osmotische Energie in einer Zelle bei langsamer und schneller Grössenzunahme constant bleibt und in richtigem Verhältniss zu dieser und zum Wachsen muss auch die Production von Cellulose und das Flächenwachsthum der Zellhaut geregelt werden.

Es entspricht dem allgemeinen Charakter der automatischen

1) Die allgemeine Bedeutung der Selbstregulation ist z. B. hervorgehoben bei PFEFFER, Physiologie Bd. I, p. 310; Zur Kenntniss der Oxydationsvorgänge 1889, p. 462.

Regulation, sowohl in Organismen wie in Mechanismen, dass in gegenseitiger Abhängigkeit Thätigkeiten (nöthigenfalls also auch Arbeitsleistungen) beschleunigt oder verlangsamt werden. Diesem Principe schliesst sich auch der Specialfall an, dass eine bis dahin schlummernde Fähigkeit in Action gesetzt und somit in Dienst gestellt wird oder dass die bis dahin activen Mittel zur Erreichung anderer Ziele in neue Bahnen gelenkt oder sistirt werden.

Den endlichen Erfolgen kann man schlechterdings nicht ansehen, welche Kette von Processen zwischen einem Anstoss und den letzten, die mechanische Ausführung besorgenden Gliedern einer Reaction eingeschaltet sind. So viel ist aber gewiss, dass es sich in den Regulations- und Reizvorgängen sehr oft um verwickelte Reaktionsketten handelt, in denen Auslösungen und mechanische Uebertragungen in mannigfachster Weise die Verbindung herstellen, um Reactionen, die zudem häufig nach fernen Punkten direct oder indirect ausstrahlen.

Wie dem aber auch sei, sobald die veranlasste Thätigkeit mit den in der Pflanze disponiblen Mitteln betrieben wird, sobald also die äussere Veranlassung nur den Anstoss dafür abgibt, dass die Thätigkeit der Pflanze in bestimmte Bahnen irgendwie und irgendwo einlenkt, haben wir mit vollem Rechte von einem Auslösungsvorgang zu reden, gleichviel welches energetische Verhältniss zwischen dem Anstoss und der ausgelösten Reaction besteht. Die Auslösungsvorgänge im lebendigen Organismus aber nennen wir Reizvorgänge¹⁾ und in diese Kategorie zählen auch die gewiss nicht einfachen Reaktionsketten, welche zu Druckleistungen gegen eine mechanische Widerlage führen. Es verschlägt nichts, dass hierbei, wie gar nicht anders möglich, Druck- und Gegendruck äquivalent sind. Denn Thatsache bleibt in jedem Falle, dass der Anstoss nur die Veranlassung dafür war, dass der Organismus mit den ihm zu Gebote stehenden Mitteln und Kräften die Reaktionskette ausführt, deren letzte mechanische Glieder — die Hautentspannung und nöthigenfalls die Turgorschwel-

1) Als Reizvorgänge sind eben die Auslösungsvorgänge im lebendigen Organismus zu bezeichnen. In diesem Sinne wurde zuerst von mir die Sache aufgefasst und es ist in der That ganz unmöglich, irgend eine andere Definition zu geben, welche die Gesamtheit der Erscheinungen umfasste. Vgl. PREFFER, Physiologie Bd. I, p. 4 und: Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen 1884, Bd. I, p. 473.

lung — allein uns bekannt sind. Ohne jeden Zweifel wird es Jedermann einen Reizvorgang nennen, wenn ein Mensch veranlasst wird, seine Kräfte zur Ueberwältigung von Widerständen anzuspinnen; dem Wesen der Sache nach verhält es sich aber analog bei einer Pflanze, die mit Aufbietung ihrer Kraftmittel gegen eine Widerlage arbeitet. Auch darf man sich diese Reaktionskette, die auf kleinem Raume und doch wieder nur bedingungsweise sich abspielt, die aber auch fernliegende Glieder des Körpers in Mitleidenschaft zieht, keineswegs einfach vorstellen und muss sich, wie stets, hüten, die letzten Acte als den ganzen Inhalt der Reaction zu nehmen. Dass es Zeit zur Entwicklung höheren Aussendruckes bedarf, ist eine Eigenschaft sehr vieler Reizreactionen, von denen nur gewisse sich plötzlich abspielen. Uebrigens erreicht unsere Druckreaction schnell ihr Endziel, wenn ihr nur ein geringer Widerstand entgegentritt.

Diese allgemeinen Auseinandersetzungen schienen mir geboten, um das Wesen der gegen einen Widerstand gerichteten Reaction ins richtige Licht zu setzen. Es mag noch daran erinnert werden, dass wie üblich, nur der Wechsel des Widerstandes zu einer Veränderung der Thätigkeit führt, die, wie in gar vielen Reizreactionen, nach der Uebergangsreaction bei Constanz der Verhältnisse auf dem nun erworbenen Niveau sich erhält¹⁾. Analog verhält sich z. B. der Muskel, welcher durch dauernde Reizung im Tetanus erhalten wird, und wie bei dem Muskel eine intermittirende elektrische Reizung, so würde bei der Wurzel ein discontinuirlicher Widerstand zur Folge haben, dass

1) So ist es natürlich in allen Reizungen, welche den Uebergang zu einem neuen Gleichgewichtszustand veranlassen. In gleichem Sinne führt auch die durch den Wechsel der Lichtrichtung erzielte heliotropische Reizung den Uebergang auf eine bestimmte Stellung, d. h. einen Gleichgewichtszustand herbei, der bei Constanz der Verhältnisse und durch diese Constanz erhalten wird. Analog ist aber auch ein Wärmewechsel eine Veranlassung, dass die mit den eigenen Energie-mitteln betriebenen Thätigkeiten erst beginnen oder beschleunigt resp. verlangsamt werden. Dieser Wechsel wirkt also jedenfalls nur auslösend, d. h. als Reiz, der eben die Thätigkeit auf den neuen Gleichgewichtszustand überführt, dessen Erhaltung von der Constanz der Temperatur (*ceteris paribus*) abhängig ist. So gut wie eine jede durch die Bedingungen constant erhaltene heliotropische oder geotropische Krümmung kann man also auch jede durch den Mangel des Temperaturwechsels constant erhaltene Thätigkeit als den jeweilig bestehenden Reizzustand bezeichnen. Ausführlicher werde ich diese und anschliessende Fragen in einem demnächst zu publicirenden Vortrag über die Reizbarkeit der Pflanzen behandeln.

die graphische Darstellung der Bewegung nicht eine gerade, sondern eine abwechselnd fallende und steigende Curve liefert. Uebrigens strebt auch die phototactische Schwärmspore so lange nach derselben Richtung, als derselbe Reiz anhält und so lange es die mechanischen Verhältnisse erlauben.

Wie allgemein muss auch hier das Streben dahin gehen, den Reactionsprocess in allen seinen Phasen und Beziehungen zu erleuchten. Indess dieses endliche Ziel ist noch für keinen vitalen Vorgang in aller Vollständigkeit erreicht und so müssen wir uns schon glücklich schätzen, wenigstens die zur unmittelbaren Ausführung benutzten Factoren präcisiren zu können. In diesen, dem Flächenwachsthum der Haut und der Turgorspannung, begegnen wir den auch im Wachsthum dienstbaren Mitteln, die hier zu dem besagten Reactionszwecke nutzbar gemacht werden.

Auch der Mensch, welcher durch Aufladen einer Last zu höherer Arbeitsleistung veranlasst wird, macht für die erhöhte Leistung nur die üblichen Energiequellen nutzbar. Andere als die im Organismus gebotenen und zu Arbeitszwecken disponiblen Energiemittel können überhaupt nie in Betracht kommen. Auch ist die Sachlage keineswegs principiell verschieden, wenn in einer Reizreaction eine schon vorhandene Bewegungsthätigkeit, resp. die sie vermittelnden Processe nur in quantitativer Hinsicht in andere Bahnen gelenkt werden, oder wenn, wie z. B. bei *Mimosa*, ein bestimmter Bewegungsvorgang nur so oft und so weit zur Ausführung kommt, als es Reize veranlassen, wodurch zugleich verursacht wird, dass die Pflanze einen grösseren Betrag von Arbeit zu leisten hat. Uebrigens tritt im Grasknoten die zur Krümmung führende Wachsthumsthätigkeit erst mit dem geotropischen Reize in Action und erst durch Entfesselung dieser Action werden Energiemittel für diese Bewegung in Anspruch genommen, die ebenfalls zur Vollbringung hoher Aussenarbeit befähigt ist.

Kommt zu dem fortdauernden Wachsen noch Aussenarbeit, so fordert die so vermehrte Leistung einen höheren Gesamtaufwand an Energie, es sei denn, dass die Pflanze bis dahin im Wachsen unnöthigen Energieaufwand trieb und ökonomischeres Arbeiten erst mit dem Entgegenreten des äusseren Widerstandes begann. Letzteres ist weder nach teleologischen Gesichtspunkten, noch nach Analogien wahrscheinlich, und so ist aller Grund zu der Annahme, dass die

erhöhte mechanische Inanspruchnahme in der Pflanze, analog wie im Menschen, einen energischeren Energieumsatz veranlasste. Wahrscheinlich wird Hand in Hand damit, wie im Thiere, so auch in der Pflanze eine Steigerung der Athmungsthätigkeit eintreten, eine Steigerung, welche z. B. auch die Reaction der Pflanze gegen Verletzungen begleitet¹⁾.

Nimmt der Turgor in der Reaction gegen die Widerlage zu, so ist damit eine gesteigerte Productionsthätigkeit osmotisch wirkender Substanz direct gekennzeichnet. Denn eine entsprechende Mehrproduction ist nothwendig, um bei gleichem Zuwachs (also bei gleicher Volumzunahme) den auf höheres Niveau gehobenen Turgor constant zu erhalten. Die Erhöhung wie das Unterbleiben der Turgorschwellung erfordert übrigens ebenso gut eine spezifische regulatorische Thätigkeit, wie die Erhaltung der Turgorconstanz in der wachsenden Pflanze und es ist also keineswegs nothwendig, dass in derselben Pflanze auf jedwache Wachstumsverlangsamung eine Turgorsteigerung folgen muss (vgl. p. 303).

Die regulatorische Steigerung der Arbeitskraft kann aber, in Organismen wie in Mechanismen, immer nur bis zu einem endlich begrenzten Werthe steigen und so ist es mit zunehmendem Widerstand schliesslich nur durch Verlangsamung der Bewegung möglich, dass die in der Zeiteinheit disponible Energie die Summe der zu leistenden Arbeit zu bewältigen vermag. Dem entsprechend wird mit zunehmender Aussenarbeit ebensowohl das Wachsen (das Fortbewegen) der Pflanze, wie der Gang des Menschen oder des best regulirenden Gasmotors verlangsamt. Mit dem merklichen Beginn solcher Verlangsamung muss natürlich die höchste mögliche Energieentwicklung nicht erreicht sein und dieses muss auch für die Pflanzen beachtet werden, die nach unseren Versuchen augenscheinlich — und man muss sagen in ökonomischer Weise — die Verlangsamung des Wachstums beginnen, bevor die Production der Arbeitskraft auf den möglichen Maximalwerth gelangt ist.

In diesen und ähnlichen Erwägungen ist es einleuchtend, dass die Aussenarbeit kein Maass für die unbekannte Energiesumme sein kann, welche durch Verlangsamung des Wachsens in der Innenarbeit

1) Vgl. PFEFFER, Energetik 1892, p. 204.

erspart wurde¹⁾. Schon die bis zu einer bestimmten Aussenleistung constante Wachsthumsschnelligkeit spricht entschieden gegen eine solche Auffassung, die auch ganz und gar nicht in Einklang mit der Erfahrung steht, dass die Pflanzen in trefflicher Weise regulatorisch arbeiten und den Bedürfnissen entsprechend die Ausgiebigkeit des Stoffwechsels und Kraftwechsels modificiren.

Neben solcher regulatorisch geleiteten Energientwicklung kann und wird auch der auf der einen Seite ersparte Arbeitsaufwand in dem angedeuteten Sinne zu Gunsten der Aussenarbeit oder irgend einer anderen Function Verwendung finden. Dem Wesen der Sache nach liegt in dieser wechselseitigen Uebertragung und Concession ein Fall von Correlation vor, der in so einfacher, durch nichts getrübt Weise im Organismus wohl kaum jemals realisirt sein dürfte. Doch tragen wenigstens den allgemeinen Stempel der wechselseitigen Uebertragungen und Concessionen mehr oder weniger die uns entgegnetretenden Effecte der Correlationserscheinungen, wie verwickelt immerhin ihre Verkettung und ihr Betrieb sein mag. Denn im Wesen laufen alle die mannigfachen Correlationen darauf hinaus, dass die Unterdrückung oder Hemmung eines Geschehens auf der einen Seite, auf der anderen Seite mit dem Erwachen oder Beschleunigen einer Function verknüpft ist, resp. dass die umgekehrte Beeinflussung uns entgegentritt²⁾.

Speciell in der Wurzel begegnen wir u. a. in der beschleunigten Nebenwurzelbildung bei Hemmung des Wachsens, sowie in der ungemein ansehnlichen Wachsthumbeschleunigung der allein in Freiheit gelassenen Wurzelspitze, auffälligen Correlationen, die, wie ebenso andere Correlationsvorgänge, sofort erkennen lassen, dass es sich nicht um einfache Energieübertragungen handelt. Denn die beschleunigten und modificirten Thätigkeiten werden durch die in den activ werdenden Partien selbst entwickelten Mittel betrieben und nicht die

1) Vgl. PFEFFER, Energetik 1892, p. 232.

2) Eine bestimmte Begriffsbestimmung für »Correlation« ist meines Wissens bisher nicht gegeben. Wenn man die Bezeichnung bisher wohl zumeist für äusserlich sichtbar werdende Gestaltungen anwandte, so ist doch kein Grund, warum man nicht auch die entsprechenden physiologischen Wechselbeziehungen in gleicher Weise als Correlationen bezeichnen soll, wenn es sich auch um äusserlich nicht hervortretende Processe handelt.

Betriebsenergie, sondern nur der auslösende Anstoss ging von dem correlativen Theile aus. Aber gerade in Hinsicht auf die ungänzlich unbekannten auslösenden Reizverkettungen müssen diese und andere Erfolge auch in energetischer Hinsicht stets beurtheilt werden.

Bei einer solchen verwickelten Sachlage lässt sich auch nicht voraussagen, was sich in dem durch mechanischen Widerstand im Wachstum gehemmten Theile abspielt. Denn wenn auf der einen Seite mit dem Wachstum die Production von Baumaterial, osmotisch wirkenden Stoffen u. s. w. sistirt werden, so kann man doch nicht wissen, in welcher Weise durch die auf Ueberwindung der Widerlage strebenden Reactionen die Thätigkeiten der Pflanze gelenkt werden und in welchem Verhältniss demgemäss der gesammte Energieumsatz bei sistirtem und freiem Wachstum sich gestaltet.

Eine weiterstrebende causale Zergliederung hat die entscheidenden und mitwirkenden Factoren zu präcisiren. In Bezug auf die mechanische Vermittlung wurde aber gezeigt, dass die gesammte Energie für die Aussenleistung durch die Turgorkraft geliefert wird, während das Flächenwachsthum der Zellwand nur dazu dient, die Haut zu entspannen und auf diese Weise die Turgorkraft ganz oder theilweise gegen die gebotene Widerlage zu lenken. Natürlich ist ein entsprechend geregeltes Flächenwachsthum für das Gesamtwachsthum und somit für die äussere Arbeitsleistung der Pflanze ebenso nothwendig, wie die Regulation des Turgors in den an Volumen zunehmenden Zellen. Doch spielt das Flächenwachsthum in Bezug auf die Aussenleistung in analogem Sinne eine nur auslösende Rolle, wie die Drehung eines Hahnes, durch welche das bis dahin zurückgehaltene Wasser zur Vollbringung von Leistungen gegen äussere Widerstände gebracht wird. Demgemäss sind die auf das Hautwachsthum (resp. Drehung des Hahnes) verwandte und die in der Aussenarbeit repräsentirte Energie ganz incommensurabel, denn für letztere ist es ganz gleich, ob für einen bestimmten Zuwachs (resp. eine gewisse Hahndrehung) eine sehr geringe oder eine sehr hohe Energie aufgewandt wurde. Auch ist es für das Wesen der Aussenleistung einerlei, mit welchen Betriebskräften die Hautentspannung oder die Drehung des Wasserhahnes ausgeführt wird.

Auf die an sich bedeutungsvolle Mechanik des Wachsthum der

Zellhaut waren unsere Untersuchungen zwar in erster Linie nicht gerichtet, doch gestatten sie in dieser Hinsicht eine wichtige Schlussfolgerung, wie in Kap. XIII gezeigt werden soll. Hier sei nur darauf hingewiesen, dass die zum Flächenwachsthum nothwendige Betriebskraft nicht der osmotischen Energie entstammen kann, da die Zellhaut bei der mehr und mehr nachlassenden Turgordehnung und bis zur gänzlichen Eliminirung dieser nur durch eine eigene Activität wachsen kann. Denn die so endlich auf Null reducirte Turgorkraft kann nicht die plastische Dehnung in Zellwänden bewirken, welche während der ganzen Reaction mindestens ihre volle Elasticität bewahren, eine Elasticität, welche nicht einmal bei voller Turgordehnung überschritten wird. Dieserhalb aber sind, wie es nothwendig ist, die Zellhäute befähigt, jederzeit der vollen Turgorenergie entgegenwirken zu können, wenn diese, bei plötzlicher Hinwegnahme der äusseren Widerlage, gegen sie gelenkt wird, und dieses auch dann, wenn die Turgorkraft durch Anschwellung der osmotischen Energie sehr gesteigert wurde.

Demgemäss muss die Zellhaut activ wachsen, d. h. die Arbeitskraft für das Flächenwachsthum muss auf dem Wege der Intussusception, durch Ausscheidungsenergie (Volumenergie) gewonnen werden¹⁾. Mit Constatirung dieser Fähigkeit ist aber nicht gesagt, dass das Flächenwachsthum stets mit demselben Energiemittel betrieben werden muss. Es muss vielmehr die Möglichkeit zugegeben werden, dass in anderen Fällen die Turgorenergie entscheidend oder unterstützend eingreift, ja, bei den correlativen Befähigungen wäre es denkbar, dass unter Umständen eine gewisse gegenseitige Vertretung dieser Energiequellen im Dienste der Pflanzen ausgenutzt wird.

Abgesehen davon, dass das Flächenwachsthum der Zellwand erst nach gewisser Abnahme der Turgordehnung langsamer zu werden beginnt, ist doch allein aus solcher Verlangsamung überhaupt nicht zu schliessen, dass die Turgorkraft die Arbeit im Flächenwachsthum leistet. Denn Verlangsamung wird auch durch Abnahme der Temperatur erzielt, obgleich die Wärme nicht die Energiequelle für das Wachsthum ist. Und wie die Wärme, so ist eben auch die Turgeszenz, resp. die richtige Turgorspannung der Haut in gewisser Hin-

1) PFEFFER, Energetik 1892, p. 216.

sicht und so auch in Rücksicht auf das besprochene Flächenwachsthum nur eine Allgemeinbedingung für Herstellung des thätigen Zustandes. Auch lehrt die Verlangsamung des Wachsens bei Steigerung der mechanischen Spannung, dass die Grösse der mechanischen Dehnkraft keineswegs für das Flächenwachsthum entscheidend ist¹⁾.

Wenn also das Flächenwachsthum der Zellwand nicht durch osmotische, sondern durch Ausscheidungs-Energie betrieben wird, so kommt doch der Turgorkraft eine andere mechanische Bedeutung darin zu, dass erst durch sie in zartwandigen Geweben die Straffheit und Tragfähigkeit hergestellt wird, ein Zustand, der natürlich bei Anschmiegen der Zellen an eine resistente Widerlage nicht verloren geht. Doch darf die Turgescenz überhaupt nicht ausschliesslich nach rein mechanischen Gesichtspunkten beurtheilt werden, denn thatsächlich gehen von jener auch regulatorische Beeinflussungen anderer Actionen aus. In welcher Weise diese in der Reaction gegen eine Widerlage im Näheren eine Rolle spielen, das ist zur Zeit nicht zu sagen. Nur soviel ist, wie auch schon betont wurde, in diesen und anderen Erwägungen gewiss, dass aus der äusseren Arbeitsleistung kein sicherer Maassstab für die Innenarbeit zu entnehmen ist, und speciell die im Flächenwachsthum der Zellhaut aufgewandte Arbeit wird in concreten Fällen gar nicht von der Turgorkraft betrieben, welche grade die nach aussen gerichtete Energie liefert²⁾.

Der Rückverfolg aller Thätigkeit im Organismus führt unvermeidlich zuletzt auf chemische Umsetzungen³⁾. Gleichzeitig hiermit habe ich auch betont, dass die in den chemischen Processen umgesetzte und disponibel gemachte Energie u. a. keinen Maassstab für diejenigen Leistungen im Organismus geben kann, welche zunächst nur an die Existenz eines Stoffes und dessen richtige Angriffsweise und Wirkung gekettet sind. Denn davon hängt es schon ab, ob z. B. überhaupt mechanische Leistungen durch osmotische oder Ausschei-

1) Vgl. PFEFFER, Energetik 1892, p. 245 und Kap. XIII dieser Arbeit.

2) Da man unter »Wachsthumsenergie« die im Wachsen aufgewandte oder geleistete Arbeit zu verstehen hat, so ist es, wie ich schon in der Energetik p. 231 bemerkte, nicht zweckentsprechend, die »Zuwachsgrösse« als »Wachsthumsenergie« zu bezeichnen. Denn beide sind keineswegs proportional und bei hoher Aussenarbeit kann z. B. die Zuwachsgrösse minimal sein.

3) PFEFFER, Energetik 1892, p. 209.

dungs-Energie vollbracht werden, und für das Ausmaass dieser ist es ohne jeden Belang, ob die Pflanze für Production und Gewinnung der wirkenden Stoffe eine möglichst geringe oder eine tausendmal grössere Energie aufzuwenden hatte. So ist es — um nur ein Beispiel anzuführen — für das nur durch seine Fallhöhe Arbeit vollbringende Wasser einerlei, ob Dampfkraft oder Menschenkraft die Hebung zum Bassin besorgt, oder ob die in dieser Hebung aufgewandte Energie dem theoretischen Minimum gleichkam, oder ein beliebiges Multipulum dieses Minimalwerthes war.

In diesen und ähnlichen Erwägungen ergibt sich auch die in der Energetik näher erläuterte völlige Unbestimmtheit der Beziehungen zwischen der in der Athmung disponibel gewordenen und der zu Arbeitsleistungen in und durch die Pflanze verwandten Energie. In Anschluss an das soeben Besprochene leuchtet dieses sofort ein, sobald man bedenkt, dass die Aufgabe der Athmungsthätigkeit vielfach in der Ermöglichung der Production bestimmter Stoffe gipfelt, deren fernere Leistung im Dienste des Organismus von der Entstehungsweise ganz unabhängig ist¹⁾. Und wenn u. a. die regulatorisch geleitete vermehrte Production eines Körpers im Allgemeinen von einer Steigerung der Athmung begleitet sein wird, so ist doch einmal eine Proportionalität zwischen beiden Grössen nicht nothwendig und zudem pflegen vitale Vorgänge gleichzeitig verschiedene Thätigkeiten und Bahnen in Mitleidenschaft zu ziehen. Deshalb schon kann die Beziehung zwischen Athmungsgrösse und Aussenarbeit nicht eindeutig sein, jedoch hat ein auf diese Relation gerichtetes Studium ein vielfaches Interesse.

Uebrigens ist die durch die Athmung disponibel werdende Energie sehr gross gegenüber der maximalen Aussenarbeit. Denn da die Verbrennung von 0,242 mg Stärke 1 Calorie liefert, eine solche Calorie aber einem Arbeitsäquivalent von 42350 gmm entspricht, so genügt für eine Arbeit von 1300 gmm, wie sie unsere Wurzelversuche in 24 Stunden ergaben (p. 330), die Verbrennung eines kleinen Bruchtheils von einem mg Stärke²⁾.

1) PFEFFER, Energetik 1892, p. 210.

2) Vgl. PFEFFER, l. c. p. 202.

B. Correlative Verschiebung der Wachstumsthätigkeit.

Durften wir in den auf Arbeitsleistung bezüglichen Versuchen unerörtert lassen, ob die wachstumsthätige Strecke die normale Länge bewahrt, so knüpft sich doch anderweitig ein hohes Interesse an die Frage: wie gestaltet sich die Zuwachsgrösse, wenn allein der äussersten Wurzelspitze die Möglichkeit der Verlängerung gewährt ist? Derartige Verhältnisse würden durch entsprechendes Eingipsen durchführbar sein, doch konnte ich mich auf Versuche in Gelatine beschränken, da schon diese in sehr klarer Weise das Resultat lieferten, dass in der Wurzelspitze eine ungemein beschleunigte Zuwachsthätigkeit entwickelt wird, wenn die anderweitige Verlängerung der Wurzel mechanisch gehemmt wird.

Zur Ausführung der Versuche kamen die Keimwurzeln von Faba in die bei 32° C. verflüssigte 13proc. Gelatine¹⁾, welche dann durch Einstellen der kleinen Cuvette in Wasser thunlichst schnell zum Erstarren und auf die gewünschte Temperatur gebracht wurde. An den zuvor an der Wurzel angebrachten Tuschmarken wurde darauf der Zuwachs resp. die Constanz der Länge ermittelt. Die Gelatine war durch Behandeln mit 1proc. Salzsäure und Auswaschen mit Wasser gereinigt. Diese Gelatine reagirte nur sehr wenig sauer und nach kurzem Erwärmen auf 100° C. kamen in ihr während der 24stündigen Versuche Bakterien nicht in störender Weise zum Vorschein.

Die mit fünf Keimwurzeln von *Vicia faba* ausgeführten Experimente sind in den Belegen Abth. III, Versuch 28—32 tabellarisch zusammengestellt. Die erste Verticalreihe gibt Lage und Länge der markirten Zone zu Beginn des Versuchs an und zeigt, dass die gesamte normale Zuwachsstrecke controlirt wurde. In den folgenden Verticalreihen ist für jede Zone die Ablesung in Theilstrichen des Mikrometers (1 Strich = 0,045 mm) notirt, welche sich zu der am Kopf der Reihe notirten Zeit ergab. In der ersten Horizontalreihe ist zugleich die diesen Ablesungen entsprechende Länge in

1) Im Wasser quillt lufttrockene Gelatine so lange, bis eine circa 14proc. Gelatine vorliegt (PFEFFER, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen, Bd. I, p. 489). Demgemäss wirkt unsere Gelatine nicht mehr wasserentziehend. Dieses wird auch dadurch erwiesen, dass das Einbetten in Gelatine bei *Spirogyra crassa* und *bellis* den zu eben merklicher Plasmolyse nothwendigen Salpeterwerth nicht beeinflusst.

mm hinzugefügt. Nur diesen Spitzentheil haben wir hier in Betracht zu ziehen, denn die verschwindenden Dimensionsänderungen in den übrigen gemessenen Strecken kommen für unsere Hauptfrage nicht in Betracht und eine kurze Besprechung derselben kann auf später verschoben werden.

Das Verhalten dieses Spitzentheils ist am besten aus der graphischen Darstellung in Fig. 9 zu ersehen, welche sich auf die Versuche 29, 30, 31 und 32 bezieht, während der zu ganz gleichem

Fig. 9. Graphische Darstellung der Wachstumsschnelligkeit in der äussersten Spitze von vier in Gelatine eingebetteten Wurzeln der *Vicia faba*. Versuch 29, 30, 31, 32 der Belege.

Resultat führende Versuch 28 nicht mit aufgenommen ist. Durch die Ordinaten wird die Länge in mm angezeigt, welche der Spitzentheil in den als Abscissen angegebenen Zeiten besass. Der zwischen der Spitze der Wurzelhaube und der nächsten aufgesetzten Marke eingeschlossene Spitzentheil war zu Beginn nur 0,45 bis 1,03 mm lang. Diese Länge wurde, wie der horizontale Verlauf der Curve ergibt, während der ersten zwei bis vier Stunden beibehalten, oder richtiger ungefähr während $2\frac{1}{2}$ bis $4\frac{1}{2}$ Stunden, da die Ablesung

erst begann, nachdem sich die Wurzeln ungefähr $\frac{1}{2}$ Stunde in der erstarrten Gelatine befanden.

Dann begann der Zuwachs, welcher mit ungefähr gleicher Schnelligkeit bis zum Schluss des Versuchs fortgesetzt wurde. Freilich ist für die letzten 13 bis 15 Stunden die Curve durch Verbindung der am Abend und der am nächsten Morgen vorgenommenen Messung construiert. Doch genügt der übrige Theil der Curve vollständig, um zu beweisen, dass das Wachsthum sogleich zu Beginn mit voller Schnelligkeit einsetzt und dann nur Schwankungen bietet, wie sie auch stets an den unter normalen Verhältnissen wachsenden Wurzeln gefunden werden. Auch wurde noch constatirt, dass am folgenden Morgen dieselbe Wachsthumsschnelligkeit fort dauerte, doch ist nur in der tabellarischen Zusammenstellung der Versuche 31 und 32 je eine dieser Messungen aufgenommen worden. Natürlich muss der stündliche Zuwachs geringer, die Curve also zu Beginn des Wachsthums weniger steil erscheinen, wenn das Wachsthum erst gegen Schluss des zeitlichen Ablesungsintervalles seinen Anfang nahm (vgl. z. B. Belege Versuch 30).

Aus der mittleren Wachsthumsschnelligkeit berechnet sich für 24 Stunden (vgl. die tabellarische Zusammenstellung der Versuche 28—31) ein Zuwachs von 13,3; 14,4; 14,6; 18,8 und 16,5 mm; also im Mittel 14,3 mm. Demgemäss ist eine gewisse Verlangsamung gegenüber denjenigen Versuchen in derselben Gelatine (Widerstand 25 g) erreicht, in welchen das Wachsthum nicht auf die äusserste Spitze eingeengt war, sondern sich in dem 10 bis 12 mm langen Spitzentheil in der üblichen Vertheilung und zwar ohne eine merkliche Verzögerung vollzog (p. 329). Eine solche Wachsthumsschnelligkeit von ungefähr 18 mm in 24 Stunden wird indess bei annähernd derselben Temperatur) in einzelnen unserer Versuche (Nr. 28—31) annähernd erreicht und so ist möglicherweise die Wachsthumsvlangsamung in unseren Experimenten in Wirklichkeit geringer, als es nach dem Mittelwerth einer beschränkten Anzahl von Experimenten der Fall zu sein scheint¹⁾.

1) Für vergleichende Versuche fallen anderweitige Einflüsse des Mediums aus. Uebrigens war, wie schon p. 327 besprochen, die Sauerstoffversorgung offenbar genügend. Zur Sicherheit war die bei 32° C. verflüssigte Gelatine durch Schütteln mit Luft gesättigt worden.

Die Einengung des Wachsens auf den Spitzentheil wird aber ganz allein durch den mechanischen Widerstand erzeugt, welchen die durch das Einschmelzen der Wurzel adhärende Gelatine bewirkt, da alle übrigen Verhältnisse dieselben bleiben, wenn die Wurzel in die schon erstarrte Gelatine eingeführt wird. Eine solche Wurzel gleitet bei mechanischem Zug leicht aus dem gebohrten Canal, während es einer sehr viel höheren Energie bedarf, um die eingeschmolzene Wurzel aus der Gelatine zu ziehen. Dabei pflegt die Gelatine der Wurzel zu adhären, das Zerreißen also in der Gelatinemasse einzutreten.

Dieses enge Anschmiegen und Ausfüllen aller Unebenheiten vermag also die subapicalen Wurzeltheile genugsam zu fixiren, während die glattere Spitze aus leicht begreiflichen Gründen, ohne eine höhere mechanische Intensität entwickeln zu müssen, sich leichter den Weg in die Gelatine bahnt. In dem so gebohrten Canal fehlt aber die höhere Adhäsion, der nicht adhärende Spitzentheil der Wurzel wird also verlängert und Hand in Hand mit der Verlängerung der wachstumsthätigen Strecke wird allmählich die normale Wachsthumstheilung wieder hergestellt.

Ein solches Verhalten folgt schon mit Nothwendigkeit aus den Erfahrungen an den gewaltsam in die erstarrte Gelatine eingesetzten Wurzeln. Von drei solchen Versuchen ist einer unter Nr. 33 der Belege mitgetheilt. Aus den 24-stündigen Zuwachsen (letzte Verticalreihe) ist zu ersehen, dass die Gesamtverlängerung für den zu Beginn 1,46 mm langen Spitzentheil nur 0,39 mm beträgt, während sie sich für die anschliessende Zone 1,46—5,16 mm auf 13,29 mm stellt, d. h. den grössten Theil des 16,52 mm betragenden Gesamtzuwachses ausmacht. Diese Vertheilung entspricht der in Erde oder in Wasser wachsenden Wurzel von *Faba*, in welcher die 24-stündige Messung für eine 2—4 mm von der Spitze entfernte Zone die grösste Zuwachsschnelligkeit ergibt¹⁾.

Die directe empirische Bestätigung bringt ausserdem Versuch 32 B (Belege). In diesem wurde der Spitzentheil vor dem Einschmelzen in Gelatine mit zahlreichen dichtstehenden Marken versehen, die

1) SACHS, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 422; PFEFFER, Pflanzenphysiologie Bd. II, p. 77.

zur Messung der Wachstumsvertheilung in dem Spitzentheil dienten, nachdem dieser zwischen $8\frac{1}{2}$ Mo und $2\frac{1}{2}$ Na von 0,43 mm auf 3,01 mm herangewachsen war¹⁾. Nach zwei Stunden waren die Marken des 1,39 mm langen äussersten Spitzentheils gar nicht auseinander gerückt, während sich inzwischen die Länge der ursprünglich zwischen 1,39 und 3,01 mm liegenden Strecke etwas mehr als verdoppelt hatte (von 36 auf 75 Theilstriche).

Wir begegnen also hier einer ausgezeichneten correlativen Wachstumsverschiebung, durch welche erreicht wird, dass der Gesamtzuwachs nur mässig verringert wird, wenn auch der Zuwachs in der normal wachstumsthätigsten Region mechanisch vollkommen gehemmt wird. Denn nun erfährt der sonst sehr langsam sich verlängernde äusserste Spitzentheil eine solche Beschleunigung, dass er den ausfallenden Zuwachs beinahe compensirt. Eine solche regulatorische Thätigkeit vermag schon der äusserste Spitzentheil allein zu vollbringen. Denn als (Versuch 32) der markirte Spitzentheil nur 0,43 mm lang war, erfuhr die unmittelbar anschliessende Zone keinen Zuwachs. Da aber von der Spitze der Haube ab gemessen wurde, die bei Faba 0,4 bis 0,8 mm lang ist, und in unserem Falle 0,55 mm lang war, so muss die compensirende Wachsthumsthätigkeit wesentlich von dem urmeristematischen Theile der Wurzelspitze übernommen worden sein und jedenfalls wird es wahrscheinlich, dass schon das Urmeristem allein in diesem Sinne einzutreten vermag²⁾.

Sobald indess die Zwangslage aufhört, rückt die Zone lebhaft

1) Durch die Reibung an der Gelatine kommt häufig ein Verwischen der auf einer fortgleitenden Strecke befindlichen Marken zuwege. Indem man gleichzeitig an verschiedenen Marken Messungen vornimmt, steigert man die Wahrscheinlichkeit des Gelingens eines Versuchs.

2) Eine ganz genaue Bestimmung ist so nicht möglich, da zunächst nur die Wurzelhaube, die etwa 1,7 mm weit vom Scheitelpunkt aus sich erstreckt, fixirt ist und ein gewisses Gleiten des Wurzelkörpers innerhalb dieser denkbar ist. Allerdings deutet die Gewebeanordnung in Schnitten, die bald nach Beginn des Wachstums in Gelatine angefertigt wurden, auf solches Gleiten nicht hin. Zudem war in Versuch 32 die Haube sorgfältig so weit abgeschabt, dass sie nur noch 0,6 mm von der Spitze ab reichte und also auf ihr noch die erste, nicht aber die zweite Tuschmarke sass. Schon die zweite Zone (0,45—1,12 mm) ergab aber keinen Zuwachs, während anderseits der ansehnliche Gesamtzuwachs zeigt, dass die Wurzel durch besagten Eingriff nicht gelitten hatte.

tester Streckung vom Scheitel hinweg und dieser tritt nach den mitgetheilten Erfahrungen (Versuch 32 B) so schnell als thunlich in den üblichen Wachsthumzustand zurück, während zugleich die maximale Streckungsthätigkeit sich offenbar so lange basipetal verschiebt, bis dieselbe die übliche Lage erreicht hat.

Wie ansehnlich diese apicale Wachthumsbeschleunigung ist, mag daraus erhellen, dass z. B. in Versuch 32 der 0,45 mm lange Spitzentheil in 24 Stunden um 16,5 mm, also um das 36,3fache zuwuchs, während in normalen Verhältnissen der 1 mm lange Spitzentheil in 24 Stunden Zuwachse von 1 bis 1,8 mm ergab¹⁾.

Da in normalen Verhältnissen das Wachsthum auf eine grössere Strecke vertheilt ist, wird nirgends eine solche Wachsthumsschnelligkeit wie in dem künstlich beschleunigten Spitzentheil erreicht, denn in der Streckungszone normaler Wurzeln kommt es in 24 Stunden höchstens zu einer 4- bis 9fachen Verlängerung einer markirten Strecke (Sachs, l. c.).

Diese Beschleunigung führt zunächst allein die Wurzelspitze aus, da erst mit der Verlängerung der mechanisch nicht fixirten Region das Wachsthum auch andere Strecken in Mitleidenschaft zieht. Dieserhalb ist aber aus unseren Versuchen nicht zu entnehmen, ob etwa der äusserste Spitzentheil allein dauernd eine solche Beschleunigung aufrecht zu erhalten vermag, wenn fortwährend dafür gesorgt ist, dass nur ihm die Freiheit zum Wachsen gewährt wird. Die Befähigung zu solcher continuirlich gesteigerten Activität darf wohl als wahrscheinlich angesehen, kann aber nur empirisch festgestellt werden. Jedenfalls kann aber die Streckungszone weitgehend verschoben werden und so ist es kein Wunder, wenn dieselbe schon unter normalen Verhältnissen nicht immer genau dieselbe Lage einhält.

Wenn in Folge der Hemmung oder Unterdrückung eines Strebens eine correlative Thätigkeit erweckt wird, muss der Erfolg mehr oder weniger den Anschein erwecken, als ob das Quantum der disponiblen Energie nunmehr zur Arbeitsleistung an anderer Stelle oder in anderer Weise käme. So ist es wenn z. B. austreibende Reserveknospen Ersatz für die verlorenen Triebe liefern, oder wenn die Wachsthumshemmung der Wurzelspitze veranlasst, dass Seitenwurzeln

1) Sachs, l. c., p. 422 ff.

beschleunigt gebildet werden und dass zugleich, wo es angeht, die Wachstumsthätigkeit Lücken in einer umhüllenden Form ausfüllt. Dieser Stempel wird in unserm Falle den Erscheinungen in erhöhtem Grade aufgedrückt, weil es sich einfach um Verlegung der Wachstumsschnelligkeit in demselben Organe handelt.

Wird umgekehrt das Wachstum der Wurzelspitze mechanisch gehemmt, so ist ein völlig gleicher Reactionserfolg ausgeschlossen, weil die subapicalen Theile allmählich in Dauergewebe übergehen, unter diesen Umständen also ein Längenwachsthum der Wurzel nur bis zu einem gewissen Grade möglich ist. Dafür wird jetzt durch die aus localen Productionsherden entspringenden Nebenwurzeln für einen passenden Ersatz der in der Fortbildung gehemmten Hauptwurzel gesorgt.

Der Anstoss für solchen Ersatz ist nur in der Hemmung der angestrebten Bildungsthätigkeit gegeben. Denn die beschleunigte Production von Nebenwurzeln wird ebensowohl durch Eingipsen als durch Abschneiden der Wurzelspitze veranlasst und die Gelatine wirkt in den soeben besprochenen Versuchen auch nur durch die mechanische Hemmung, denn ohne solche (so nicht bei dem Einstossen in die erstarrte Gelatine) kommt das beschleunigte Wachstum der Wurzelspitze nicht zu Stande.

Nach den früher gewonnenen Erfahrungen wird im ganzen Spitzenthail der in Gelatine eingeschmolzenen Wurzel in Folge des mechanischen Widerstandes die auf Aussenleistung hinarbeitende Thätigkeit sogleich beginnen und so lange fortschreiten, bis der Druck zum Fortschieben der Spitze, also zum Durchbrechen der Gelatine, ausreicht. Da hierzu ein Druck von 25 bis 30 g genügt (p. 326), so würde bei einer Druckzunahme von 40 g in der Stunde (vgl. Kap. IV) in $2\frac{1}{2}$ bis 3 Stunden die nöthige Energie erreicht sein und günstigen Falles kam in unseren Versuchen nach dieser Zeit das Fortwachsen der Spitze zu Stande. Die Realisirung dieses Wachsens wird vermuthlich die subapicalen Theile der Wurzel derart beeinflussen, dass in ihnen die Aussenleistung nicht oder doch nicht in solchem Maasse zunimmt, wie es bei einer allseitig unverrückbaren Widerlage der Fall sein würde. Dafür spricht die Fixirung der subapicalen Partie der Wurzel, welche bei weiterer Zunahme der Aussenenergie zweifellos die Gelatine durchbrechen würde, deren Widerstand, gegenüber der maximalen Druckleistung, doch immerhin nur gering

ist. Zudem geht diese Partie mit dem Fortwachsen des Spitzentheils bald in Dauergewebe über und mit dem Wachsthum in die Länge endet auch die Druckzunahme in der Längsrichtung. Uebrigens kann bei der allseitigen Correlation ein derartiges Verhalten nicht überraschen. Auch ist bereits früher (p. 302) mitgetheilt, dass die Turgorregulation in der Wurzel von *Faba* sich von den wachsenden auf die nicht mehr wachsenden Strecken ausbreitet.

Mag nun auch die Aussenenergie in allen wachsenden Wurzelpartien zuerst gleichmässig zunehmen und der erste Durchbruch und Wachsthumbeginnn der Spitze durch den an diesem Punkte relativ geringsten Widerstand bedingt sein, jedenfalls ist doch in der nun folgenden Wachsthumbschleunigung der Wurzelspitze eine besondere Reizreaction ausgesprochen. Diese ist als ein Correlationserfolg in den inneren Wechselbeziehungen begründet, durch welche, in Folge des realisirten localen Wachsthum, die Thätigkeiten in Bahnen gelenkt werden, die zu einer Wachsthumbschleunigung in analogem Sinne führen, wie in anderen Fällen Wachsthumshemmungen correlative Beschleunigung gewisser Thätigkeiten veranlassen. Und es ist wieder eine Folge dieser inneren Verkettungen, dass die Wachsthumbschleunigung in der Spitze aufhört, sobald eine subapicale Streckungszone sich ausbilden kann. Es ist dabei nicht zu vergessen, dass das Wachsen die Resultante einer complexen Thätigkeit ist, also keineswegs allein von Turgorhöhe oder Turgorschwellung abhängt, welche letztere ohnehin wohl bei *Faba*, jedoch nicht in anderen Pflanzen eintritt, die sicherlich in analogem Sinne reagieren.

Die biologische Zweckmässigkeit einer solchen Reactionsfähigkeit ist übrigens einleuchtend. Denn wenn z. B. eine Wurzel in einem engen Steinloch festgehalten wird, so wird sie durch beschleunigtes Spitzenwachsthum in ähnlicher Weise ins Freie gelangen, wie eine Wurzel, die bis auf den äussersten Spitzentheil in Gips fixirt ist. Und wenn in einem widerstandsfähigen Boden ähnliche Bedingungen wie in der Gelatine geschaffen werden, so ist in der Wachsthumbschleunigung der Spitze das Mittel geboten, um mit möglichst geringem Energieaufwand den Weg sich zu bahnen.

In Thon werden unter Umständen ähnliche Verhältnisse geboten sein wie in der Gelatine, und falls sich in dem Zuwachs immer wieder die genügende Adhäsion herstellt, wird die Wachsthumsthatigkeit

nicht nur vorübergehend, wie bei unserer Gelatine, sondern dauernd auf den Spitzentheil eingeengt bleiben. Wie weit solche Verhältnisse in unseren Experimenten mit plastischem Thon eintraten, habe ich nicht näher geprüft, doch dürfte, nach beiläufigen Beobachtungen, nicht allein die äusserste Spitze, vielmehr eine grössere Strecke, den Zuwachs vermittelt haben. Für die Beurtheilung der Arbeitsleistung sind diese Fragen deshalb von Interesse, weil für einen gegebenen Zuwachs mit der Verkürzung der wachsenden Strecke die Wachsthumsschnelligkeit und also auch die auf die Längeneinheit bezogene Aussenarbeit zunimmt. Ein näheres Eingehen auf diesen Punkt darf indess an dieser Stelle unterbleiben, da von einer näheren Präcision der Arbeitsgrösse unsere allgemeinen Schlussfolgerungen nicht berührt werden.

Während des correlativen Wachsthum's der Wurzelspitze nimmt die gesammte subapicale Strecke (bis 13 mm) in unseren Versuchen während 24 Stunden nur um 0,2 bis 1,4 mm an Länge zu (vgl. die Belege Abth. III, Nr. 28—32). Diese verhältnissmässig geringen und für die Wachsthum'sbeschleunigung in der Wurzelspitze bedeutungslosen Dimensionsänderungen durften wir um so mehr vernachlässigen, als sie ganz unterbleiben würden, wenn die Gelatine ein genügend starrer Körper wäre. Factisch ist aber die Gelatine in gewissen Grenzen elastisch und beim Ziehen an der Keimpflanze kann man leicht sehen, wie die Wurzel, mitsammt der adhären den Gelatine, gewisse elastische Nachgiebigkeit bietet. In Folge dessen muss auch die in der Wurzel entwickelte Zug- und Druckwirkung eine gewisse Verschiebung erzielen. Wenn z. B. eine einige Millimeter hinter der Spitze gelegene Zone eine relativ höhere Aussenenergie entwickelt, so muss eine Verlängerung derselben erfolgen, bis die Elasticität der mit ihr verketteten Gelatine, sowie die Gegenwirkung der beiderseits angrenzenden (mit Gelatine umhüllten) Wurzelpartien den Gleichgewichtszustand herstellen.

In dieser Weise sind auch die thatsächlich gefundenen Verlängerungen der subapicalen Zonen zu erklären, die öfters, jedoch aus naheliegenden Gründen nicht immer, von einer gewissen Verkürzung in anderen Zonen begleitet sind (vgl. die Tabellen), während die Wurzel in festem Verbande mit der angeschmolzenen Gelatine blieb.

Mit der Entwicklung von Aussenenergie in den subapicalen Theilen muss es in denselben, der elastischen Nachgiebigkeit der Gelatine halber, stets zu einer gewissen Verlängerung kommen. Und diese wird nicht überall dieselbe sein, wenn für die verschiedenen Zonen das Product aus Intensität des Druckes und wirksamem Querschnitt einen verschiedenen Werth hat (vgl. p. 349). Umgekehrt würde also auf Differenzen dieses Werthes aus der ungleichen Längenzunahme geschlossen werden können, wenn allen in Betracht kommenden Factoren Rechnung getragen wird. Dieses ist indess in meinen zu anderen Zwecken angestellten Versuchen nicht geschehen und so unterlasse ich auch ein Eingehen auf diese und die sich anschliessenden Fragen.

C. Wachsthum nach längerem Eingipsen.

In früheren Kapiteln wurde gezeigt, dass gegenüber einer starren Widerlage durch Entspannen der Haut, eventuell unter gleichzeitiger Turgorschwellung, der Aussendruck allmählich bis zu einem endlichen Grenzwerthe ansteigt. Mit Erreichung des stationären Zustandes hört das Flächenwachsthum der Zellhaut auf und die Wurzel befindet sich nunmehr in einer anderen Lage, als eine unter Arbeitsleistung dauernd, wenn auch verlangsamt fortwachsende Wurzel. Demgemäss kann nur empirisch entschieden werden, wie sich nach späterer Entfernung der starren Widerlage die Wachsthumsthätigkeit gestaltet.

Zunächst verlängert sich die Wurzel nach dem Befreien aus dem Gipsverband so lange, bis die Hautspannung der Turgorkraft äquivalent ist (p. 344). Darauf wird das zwangsweise unterbrochene Wachsthum wieder aufgenommen und somit die wichtige Thatsache festgestellt, dass die Gewebe der Wurzelspitze in wachstums- und bildungsfähigem Zustand verharrten. Dieser war noch vollständig conservirt, nachdem die Wurzeln von Faba, resp. Mais 28, resp. 25 Tage im Gipsverband zugebracht hatten¹⁾.

Diese Erhaltung der Wachsthumsfähigkeit erstreckt sich allerdings nur auf das Urmeristem und das zunächst angrenzende Ge-

1) Auch hier kommt in Frage, in wie weit correlative Wirkungen eine Verlängerung oder Verkürzung der Lebensdauer veranlassen.

webe (vgl. Kap. VII), so dass in entgipsten Wurzeln eine kürzere Strecke das Längenwachsthum aufnimmt, als in den normal in Erde oder Wasser gehaltenen Wurzeln. Letztere ergaben bei *Faba* für die wachsthumfähige Zone eine Länge von 10—13 mm, während diese Zone nach 2—3tägigem Eingipsen auf 5—6 mm, nach 25 Tagen auf 3 mm zurückgegangen war. Analog war nach 2—3tägigem Eingipsen die Zuwachszone annähernd auf die halbe normale Länge reducirt bei den Keimwurzeln von *Mais* (normale Länge 6—7 mm), *Pisum sativum* (normal 7—9 mm) und *Vicia sativa* (normal 7—8 mm) und es ist anzunehmen, dass bei verlängertem Eingipsen die Verkürzung ebenfalls etwas ansehnlicher ausfallen wird¹⁾.

Diese Verkürzung der wachsthumfähigen Strecke beruht auf der acropetal, jedoch nur bis zu einer gewissen Grenze fortschreitenden Ausbildung von Dauergewebe. Naturgemäss wird mit der Zuwachsthätigkeit in der freien Wurzel die normale Länge der Zuwachszone bald wieder hergestellt. Uebrigens ist — was hier nicht weiter behandelt zu werden braucht — an freien Wurzeln die Länge der Zuwachszone individuell und nach äusseren Verhältnissen in gewissen engeren Grenzen veränderlich²⁾ und wir haben schon gehört (p. 342), wie durch mechanische Hemmung die Zuwachsthätigkeit auf eine sehr kurze Strecke eingeengt werden kann.

In der wachsthumfähigen Strecke wird das Längenwachsthum offenbar sogleich wieder aufgenommen, nachdem die Wurzeln entgipst sind und der normale Turgescenzzustand wieder hergestellt ist. Denn an die Wiederherstellung der normalen Hautspannung muss unmittelbar das Wachsthum anschliessen, da die mikrometrische Messung zu keiner Zeit einen Stillstand in der Verlängerung zu erkennen vermag. Doch fällt nach Versuchen mit Keimwurzeln von *Vicia faba* der Gesamtzuwachs der ersten 24 Stunden geringer aus, als der der folgenden 24 Stunden, in welchen die normale Wachs-

1) In allen Fällen wurden die aus dem Gips befreiten Wurzeln $\frac{1}{2}$ Stunde in Wasser gebracht, darauf mit Tuschmarken von 1 mm Abstand versehen und in feuchten Sägespänen cultivirt. Die Messung geschah direct mit Maassstab, was für unseren Zweck ausreichend war.

2) Nach Sachs (Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I p. 418) ist bei *Faba* die Länge der Zuwachszone in feuchter Luft etwas geringer als in Wasser oder Erde. Nach Askenasy (Berichte d. bot. Gesellschaft 1890, p. 82) wird in der Wurzel von *Mais* die Zuwachszone in niedriger Temperatur etwas verlängert.

thumsthätigkeit wieder erreicht war. Aus der tabellarischen Zusammenstellung (Belege Abth. IV, Versuch 34B) ist zu ersehen, dass nach 48stündigem Eingipsen der Zuwachs in den ersten 24 Stunden im Mittel für eine Wurzel 11,2 mm, in den folgenden 24 Stunden aber 23,2 mm betrug. Aehnliche Werthe, nämlich 23,9 und 22,3 mm (Versuch 34A) ergaben die nach einstündigem Eingipsen befreiten und nun bei gleicher Temperatur in Sägespänen gehaltenen Wurzeln, und ebenso Wurzeln, die ohne die Operation des Eingipsens in sonst gleicher Weise behandelt worden waren.

Nach den eben mitgetheilten Erfahrungen wird die Wachsthumshemmung nicht etwa durch die mit dem Eingipsen und Entgipsen verknüpften Eingriffe herbeigeführt, sondern hängt mit der Reaction gegen die mechanische Widerlage zusammen. Diese Reaction ist aber ein verwickelter Vorgang und so lässt sich nicht ohne weiteres sagen, welche näheren Factoren für den Erfolg entscheidend waren. Auf die Verkürzung der wachsthumsfähigen Strecke kann aber nicht wohl allein der Effect geschoben werden, da bei einer viel weitergehenden Einengung die Zuwachseinbusse geringer ausfiel (p. 344). Ein mit in Betracht zu ziehenden Factor ist ferner die früher (p. 309) besprochene Veränderung der Elasticitätsverhältnisse der Zellhäute, die indess sicherlich nicht allein entscheidend ist. Hier können und müssen wir uns mit den Thatsachen begnügen, zu denen auch die Hand in Hand mit dem realisirten Zustand erstrebte und erreichte Rückregulation auf die normale Wachstumsvertheilung zählt. Demselben Streben begegneten wir übrigens schon in den Versuchen, in welchen die Wachsthumsthätigkeit durch mechanische Mittel auf die Wurzelspitze eingeengt war und ebenso ist schon früher der Rückregulation der in der Wurzel von *Faba* gesteigerten Turgorkraft gedacht worden.

Die nach 24 Stunden vorgenommene Messung lässt natürlich den näheren Gang der Zuwachscurve unbestimmt und wenn wahrscheinlich zu Ende der Versuchszeit die mittlere Wachsthumsschnelligkeit überschritten wurde, so ist doch nicht ausgeschlossen, dass zuerst eine gewisse Beschleunigung stattfand. Insbesondere muss es möglich erscheinen, dass die gewaltige Steigerung der Turgorkraft, wie sie u. a. die Wurzel von *Faba* im Gipsverband erfährt, in der isolirten Wurzel eine gewisse plastische Verlängerung der Zellwände

erzielt. Einige mehr beiläufige Versuche führten zu keinem ganz entscheidenden Resultate. Denn es ist eben schwer zu sagen, wann in der befreiten Wurzel die einfache elastische Dehnung aufhört¹⁾ und wann wirkliches Wachsen beginnt. Letzteres wird allerdings durch Einbringen in Wasser von 0,5° C. in normalen Wurzeln ganz unmerklich²⁾, während die 48 Stunden lang eingegipsten Wurzeln noch nach $\frac{1}{2}$ und selbst 1 Stunde fortfahren sich etwas zu verlängern um dann bald stationär zu werden. Aber diese gesammte Verlängerung ist so gering — sie betrug nach mikrometrischen Bestimmungen höchstens 0,2 mm — dass sie sehr wohl aus einer gewissen, nur allmählichen Ausgleichung in dem zuvor in einer Zwangslage gehaltenen Gewebeverband entspringen kann. Demnach ist die in der Wurzel von *Faba* sehr gesteigerte Turgorkraft nicht oder doch nicht in nennenswerther Weise im Stande, ein Wachsthum durch plastische Dehnung der Zellwände zu erzielen und biologisch ist es bedeutungsvoll, dass die Wurzel nach der Isolation nicht urplötzlich durch die hohe Turgorenergie im Uebermaass verlängert wird. Mit Rücksicht auf die Wachsthumsmechanik würde übrigens aus einer plastischen Verlängerung nur folgen, dass, wie es bekannt ist, eine genügend gesteigerte mechanische Energie die Zellwandungen über die Elasticitätsgrenze hinaus zu dehnen vermag.

VII. Anderweitige Reactionserfolge in der Wurzel.

Durch einen äusseren Widerstand wird die Pflanze nicht allein zu Druck- und Arbeitsleistungen veranlasst, vielmehr spielen sich theils im Verband mit diesen, theils unabhängig von diesen mannigfache Reactionen ab, welche wir nur deshalb nicht näher zu verfolgen haben, weil sich unsere Aufgabe auf die Aufhellung der mechanischen Aussenleistungen beschränkt. Im Verfolg dieser Auf-

1) Ueber elastische Nachwirkung vgl. u. a. PFEFFER, *Physiolog.* Bd. II, p. 43.

2) Wurden die Wurzeln nach einem 42stündigen Aufenthalt in Wasser von 0,5° in ein wärmeres Medium gebracht, so wuchsen sie zunächst fast gar nicht und begannen erst allmählich sich wieder zu erholen. Aehnliches wurde auch schon an Maiswurzeln von ASKENASY (*Berichte d. bot. Gesellschaft* 1890, p. 85) beobachtet.

gabe wurden indess eine Anzahl von Erfahrungen gewonnen, auf die hier in Kürze aufmerksam gemacht werden soll. Damit ist natürlich nicht gesagt, dass diese hier nebenbei behandelten Erfolge für das Gesamtgetriebe der Pflanze minder wichtig sind und es ist klar, dass das was hier nebensächlich erscheint, bei anderer Fragestellung in den Vordergrund treten wird.

Für das Wesen der Aussenleistung ist z. B. die beschleunigte Production von Nebenwurzeln, sowie die Verkürzung der Wachstumszone nicht von principieller Bedeutung, und ebenso bedarf es keiner weiteren Discussion, in wie weit vermöge des plastischen Wachsens verschieden geformte Gebilde zu erzielen sind (vgl. p. 267). Auch ist es nicht nöthig, die anatomischen Differenzen näher zu verfolgen, die sich in Folge mechanischer Hemmung einstellen, da es für das Wesen der Sache einerlei ist, ob die Zelle etwas kleiner oder grösser, die Zellhaut dicker oder dünner ausfällt. Denn entscheidend für den Erfolg ist die Wachsthumsfähigkeit, welche durch die Gestalt der Zelle allein nicht verrathen wird und so wenig wie das Wachsen der Zellhaut vermögen wir auch diejenigen Processe in die Kette der maassgebenden unmittelbaren und vorausgegangenen Thätigkeiten aufzulösen, welche durch Production geeigneter Stoffe für die Regulation des Turgors zu sorgen haben.

Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass in Folge der allgemeinen und nothwendigen Wechselwirkungen eine mechanische Hemmung nicht nur das unmittelbar betroffene Organ, sondern vermöge correlativer Beziehungen auch die Thätigkeit anderer Organe mannigfach in Mitleidenschaft zieht (vgl. p. 346).

Im starren Gipsverbande rückt, wie schon erwähnt, die Ausbildung von Dauergewebe allmählich acropetal vor und Zellen gehen dabei ohne Verlängerung in den Dauerzustand über, welche ohne diese mechanische Hemmung auf die doppelte Länge herangewachsen wären. Das Urmeristem aber und das diesem zunächst sich anschliessende Gewebe bewahrt die Wachsthumsfähigkeit, so dass beim Befreien durch den stark verkürzten wachsthumsfähigen Spitzenthail die Weiterverlängerung der Wurzel und damit die Wiederherstellung der normalen Wachsthumsvertheilung erreicht wird (vgl. p. 352).

Ein analoges Verhalten, das auch für die Sprosse von Keimpflanzen constatirt wurde (Kap. IX), dürfte wohl allgemein da zu-

treffen, wo eine Scheidung in Dauergewebe und Bildungsgewebe eintritt, und nach unseren Erfahrungen ist wahrscheinlich, dass alle diejenigen Zellen endlich in den Dauerzustand übergehen, welche sich bis zu einem gewissen Grade von dem embryonalen Gewebestand entfernten. Dem entsprechend dürfte z. B. in einem begrenzt wachsenden Blatte alle Wachsthumsfähigkeit erlöschen, wenn das Eingipsen in einem geeigneten Entwicklungsstadium vorgenommen wird, während sich in *Spirogyra* nach zweimonatlichem Eingipsen die gleichwerthigen Zellen des Fadens sämtlich wachsthumsfähig erwiesen. Dem Gesagten entsprechend wurde auch das Dickenwachsthum der Wurzeln nach dreiwöchentlichem Eingipsen wieder aufgenommen und sicherlich bewahrt auch der Cambiumring seine Bildungsfähigkeit, wenn das Dickenwachsthum eines Baumes mechanisch gehemmt wird¹⁾.

Uebrigens wird der embryonale Zustand auch dann conservirt, wenn die Wachsthumsthätigkeit durch niedere Temperatur, durch Austrocknen (wo solches zulässig) etc. oder auch durch autonome Ruheperioden sistirt wird. Diese wichtige und nothwendige Eigenschaft findet natürlich eine zeitliche Grenze durch das endliche Absterben, welches sowohl bei niederer Temperatur als auch im trocknen Samen und schliesslich auch im Gipsverband eintritt. In diesem erwiesen sich Wurzeln von *Faba* noch nach fünf Wochen vollständig lebendig und wachsthumsfähig, während nach zehn Wochen das Absterben der Wurzelspitze begonnen hatte.

Gleichzeitig mit der Ausbildung von Dauergewebe rückt die Bildung von Nebenwurzeln acropetal vor, so dass diese in der Wurzel von *Faba* schliesslich nur 4 mm von der Wurzelspitze entfernt sind, während sie bei normalem Wachsthum in Erde einen Abstand von ungefähr 50 bis 70 mm einzuhalten pflegen. Dieses Vorrücken vollzieht sich ziemlich schnell, denn schon nach zweitägigem Eingipsen waren Wurzelanlagen 6 mm von der Spitze entfernt zu finden und nach 6 Tagen war die höchste mögliche Annäherung erreicht.

1) So fand KRABBE (Wachsthum des Verdickungsringes 1884, p. 58) Cambiumzellen noch lebend, die während längerer Zeit ein nur geringes Dickenwachsthum, gegenüber dem hemmenden mechanischen Widerstand, ausführen konnten.

Ganz analoge Resultate ergaben die Wurzeln von *Zea mais*, *Pisum sativum*, *Vicia sativa*, *Phaseolus multiflorus*, *Helianthus annuus* und ich halte es deshalb nicht für nöthig, die Zahlenwerthe mitzutheilen, welche übrigens für den Abstand von Wurzelspitze und nächster Wurzelanlage zwischen 3—6 mm sich bewegen.

In dem starren Gipsverband ist natürlich ein Weiterwachsen der Wurzelanlagen unmöglich, welche aber durch Compression des bedeckenden Rindenparenchyms erzielen, dass an den befreiten Wurzeln entsprechende Hervorwölbungen erscheinen, aus denen die sich nun fort entwickelnden Wurzeln bald hervorbrechen. Bei Anwendung eines weichen Gipses kommt ein Hervorbrechen schon innerhalb des Verbandes vor, indem sich die Wurzeln etwas in den Gips einbohren oder auch zuweilen zwischen Gipshülle und Wurzelkörper sich einen Weg bahnen.

In Folge der dauernden Verlängerung und der nachrückenden Nebenwurzelbildung ist an freien Wurzeln nach einiger Zeit eine längere Strecke mit Nebenwurzeln versehen, als an den eingegipsten oder an solchen Wurzeln, deren Spitze decapitirt, oder durch alleiniges Umhüllen mit Gips an der Fortbildung verhindert war. Doch wird durch alle diese Wachsthumshemmungen die Nebenwurzelbildung beschleunigt, wie man am besten sieht, wenn man ungefähr 20 mm lange Keimwurzeln von *Vicia faba* zu vergleichenden Versuchen verwendet. Nach 36 Stunden findet man dann in den inzwischen auf etwa 50 mm herangewachsenen freien Wurzeln keine oder doch nur am basalen Theile Nebenwurzelanlagen, während sich solche in Folge der Wachsthumshemmung auf einer Strecke von etwa 12 mm, also bis etwa 8 mm von der Spitze einstellten.

Analog wie nach dem Decapitiren wird auch durch Umhüllung eines 10 mm langen Spitzentheils der Wurzel von *Faba* mit Gips eine kräftigere Ausbildung der heranwachsenden Nebenwurzeln und ein verstärkter Geotropismus dieser veranlasst¹⁾. Ebenso wird durch Wegschneiden des Epicotyls, sowie durch Umgipsen dieses, das Hervortreiben von Sprossen aus dem Winkel der Cotyledonen verursacht. Demgemäss wirkt das Decapitiren zunächst durch die mit der Entfernung der Sprossspitze herbeigeführte Hemmung oder Sistirung

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 338.

des Wachsens¹⁾. Daneben mag aber immerhin begünstigend ein traumatischer Reiz mitwirken, welcher auch die Veranlassung der auf die Vernarbung berechneten Thätigkeiten ist.

Durch die mechanische Hemmung ist den einzelnen Zellen die Möglichkeit geraubt sich zu vergrössern und in Zellen, die normalerweise noch gewachsen wären, muss sich eine fernere Fortbildung und Umbildung bei Constanz des äusseren Umfangs vollziehen²⁾. Unter diesen abnormen Verhältnissen hat sich also das Vorrücken des Dauergewebes gegen den Spitzentheil der Wurzel abzuspielen. Die Hemmung des Dickenwachstums aber bringt es mit sich, dass die Constituirung des Cambiumringes, und Hand in Hand damit das Absterben der Aussenrinde unterbleiben. Durch die Zwangshemmung wird also die so angestrebte Productionsthätigkeit unterdrückt und potentielle Fähigkeiten schlummern, bis sie mit Wegräumen des Hemmnisses in Action zu treten vermögen. So kann, ähnlich wie durch andere Ruhezeiten, auch das Leben von solchen Zellen verlängert werden, die bei normaler Fortentwicklung ein baldiges Absterben erfahren hätten.

Die Zellen des Urmeristems der Wurzel bleiben im Gipsverband dauernd in formeller Hinsicht unverändert, während sich in den anschliessenden Partien anatomische Differenzen einstellen. So rücken, mit der Ausbildung von Dauergewebe, auch die Gefässbündel bis nahe an die Spitze vor und nach der zwangsweisen Hemmung werden endlich 1 bis 2 mm von der Spitze entfernt ausgebildete Gefässe gefunden, die normalerweise erst in gleicher Ausbildung 20 bis 40 mm hinter der Spitze auftreten.

Dazu kommt, dass in der Region, welche durch die Gipsumhüllung an dem angestrebten Längenwachsthum verhindert wurde, die fusionirenden Gefässzellen, sowie auch die Zellen von Rinde und

1) Auch DUHAMEL (Naturgeschichte d. Bäume 1764, Bd. I, p. 106) beobachtete schon, dass es einen ähnlichen Effect wie das Decapitiren hatte, wenn das Fortwachsen der Wurzelspitze durch zufälliges Einklemmen zwischen Steine gehemmt war.

2) Ich gehe hier nicht auf die anatomischen Abweichungen ein, welche die durch plastisches Wachsen erzielten abnormen Gestaltungen begleiten. — Auch soll in Folgendem nur ein Hinweis auf die zunächst in die Augen fallenden anatomischen Verhältnisse gegeben werden. Weitere Studien über die in mancher Hinsicht interessante Frage: welchen Einfluss hat mechanische Hemmung auf die Gewebebildung u. s. w.? sind bereits im hiesigen botanischen Institut im Gange.

Füllgewebe kürzer sind, als in äquidistanten Zonen normal wachsender Wurzeln. Ein solcher Unterschied besteht noch nicht in der Nähe des Urmeristems, wo die Zellen mehr oder weniger quadratisch sind, wird aber bei basipetalem Fortschreiten mehr und mehr bemerklich, erreicht ungefähr in der Zone schnellster Streckung sein Maximum, um mit der Streckungszone wieder aufzuhören. Ausserdem sind im Gipsverband, wie als Folge der mechanischen Hemmung leicht verständlich ist, die Intercellularen etwas enger, ohne indess zu fehlen.

Da die Zellen der Streckungszone wesentlich kürzere Maasse aufweisen, als sie zur Zeit des Eingipsens in demselben Gewebe besaßen, so ist erwiesen, dass nach dem Eingipsen die Zelltheilung in den am Wachsen verhinderten Zellen fortschritt. Demgemäss kann die Theilung noch in Zellen eintreten, deren Längendimension unter das normal vorkommende Maass gesunken ist, d. h. die Zellen müssen nicht, damit eine Theilung eintritt, bis auf diejenige Grösse heranwachsen, die sie in normalen Wurzeln erreichen. Doch wird auch in den eingegipsten Wurzeln die Länge der Zellen nur auf eine gewisse, für ein jedes Gewebe specifische Grösse reducirt und damit im Zusammenhang steht, dass die Zellen des Urmeristems und ebenso die anschliessenden noch wenig gestreckten Zellen in freien und eingegipsten Wurzeln dieselbe Grösse besitzen. Uebereinstimmend fand auch KRABBE¹⁾, dass, als in Bäumen der Dickenzuwachs durch mechanischen Widerstand sehr weitgehend reducirt war, die Cambiumzellen ihre Form bewahrten, während die unter diesen Umständen producirten Folgezellen in radialer Richtung verkürzt waren. Uebrigens sind Abweichungen von dieser Regel zu erwarten und ich will z. B. beiläufig erwähnen, dass in einer eingegipsten *Spirogyra* die Zellen durch Theilung unter die normale Minimalgrösse gebracht wurden, obgleich sie im Gipse ihre Wachsthumsfähigkeit, also ihren embryonalen Charakter bewahrten.

Nach dieser Orientirung mögen etwas näher die anatomischen Differenzen geschildert werden, die endlich, d. h. nach 15- bis 27tägigem Eingipsen in einer Keimwurzel von *Vicia faba* erreicht wurden. In einer solchen waren ausgebildete Tüpfel- und Spiralgefässe nur 1,4 mm von dem Scheitelpunkt des Wurzelkörpers entfernt (der von

1) Wachsthum des Verdickungsringes 1884, p. 58.

einer 0,6 mm mächtigen Wurzelhaube bedeckt war), während in normalen Wurzeln diese Gefässe erst 25 bis 35 mm von der Spitze entfernt eine gleiche Ausbildung erreichen. Zwischen dieser definitiven Verdickung und Verholzung und dem Entwicklungsbeginn, der 6 bis 8 mm hinter der Spitze liegt, ist also in normalen Verhältnissen eine ansehnliche Wegstrecke eingeschaltet, während diese minimal in den eingegipsten Wurzeln ist, in welchen die endgültig ausgebildeten Gefässe und Gefässbündel fast unvermittelt abbrechen, jedoch mit ihrem apicalen Theile in die wachsthumsfähig bleibende Zone ragen.

Die fusionirten Zellen der Gefässe sind am Spitzenthail des Bündels etwa $4\frac{1}{2}$ mal so breit als lang (Länge 0,02—0,04 mm) und nehmen 9—10 mm rückwärts von der Wurzelspitze (d. h. in der beim Eingipsen nahezu ausgewachsenen Strecke, die übliche Länge an, in welcher eine Gliedzelle 0,3—0,6 mm lang ist. Grösse und Distanz der Tüpfel bietet keinen auffälligen Unterschied, ebenso sind die Spiralverdickungen in den eingegipsten Wurzeln nur unbedeutend flacher gewunden, was daher kommt, dass die Ausbildung dieser Verdickung erst in einer Region erfolgt, welche den grössten Theil ihrer Streckung bereits durchgemacht hat.

Die Zellen des Rindenparenchyms besitzen normalerweise 4—5 mm von der Wurzelspitze entfernt noch quadratische Form, werden von da ab längsgestreckt und sind gegen das Ende der Streckungszone und im ausgewachsenen Theil etwa $2\frac{1}{2}$ mal so lang als breit geworden. In dem ausgewachsenen Theile findet man diese Form auch nach dem Eingipsen, während in der beim Eingipsen noch streckungsthätigen Partie die Zellen kürzer werden und schon 6—8 mm von der Wurzelspitze entfernt quadratische Form annehmen. Aehnliche Relationen bieten die übrigens absolut längeren Füllzellen des Centrcylinders. Beiläufig sei noch bemerkt, dass in den eingegipsten Wurzeln die Zellen der Endodermis vielfach eine tangentielle Theilung erfahren hatten.

Nach kürzerem Eingipsen ist natürlich die Differenz noch nicht zu dem eben geschilderten Extrem fortgeschritten. Nach dreitägigem Aufenthalt in Gips waren übrigens schon 3 mm vom Vegetationspunkt entfernt Tüpfelgefässe zu erkennen, die ihre volle Wandverdickung freilich erst 7 mm weiter rückwärts erreichten.

Ähnliche Verhältnisse wurden für die Keimwurzeln von *Zea mais* und *Pisum sativum* gefunden. Ich beschränke mich deshalb auf die Bemerkung, dass bei Mais nach 41tägigem Eingipsen die Gefässe bis auf 0,4 mm gegen den Scheitelpunkt vorgerückt waren, während sie normalerweise erst 30—40 mm von diesem entfernt die gleiche Ausbildung erreichen. Auch im Stengel der Keimpflanzen wurden in principieller Hinsicht ähnliche Veränderungen durch das Eingipsen erzielt, deren nähere Schilderung ich aber an dieser Stelle unterlassen will.

Nach dem Aufenthalt im Gipsverband bietet also ein Querschnitt einige Millimeter hinter der Wurzelspitze im wesentlichen den Bau, welcher in normalen Wurzeln erst 30 bis 50 mm weiter rückwärts erreicht wird und diese Ähnlichkeit erstreckt sich auch darauf, dass in beiden Schnitten gleichartige Elementarorgane dieselbe Ausbildung der Zellwand besitzen¹⁾. Zur Erreichung dieses Zieles genügt die acropetale Verschiebung der Gewebedifferenzirung und auf auffällige anderweitige Effecte durch die mechanische Hemmung ist in diesem Falle in Bezug auf die Ausbildung der Zellwände nicht zu schliessen. Diese Erfahrung darf jedoch nicht generalisirt werden, da es sehr wohl möglich ist, dass andere Objecte ein abweichendes Resultat ergeben. Denn so gut wie ein gesteigerter Zug eine Verdickung gewisser Elemente zu veranlassen vermag, ist es auch möglich, dass die nachlassende Gewebespannung oder der gesteigerte Druck die Veranlassung für Ausbildung dünnerer oder dickerer Wände werden.

1) Auch KRABBE (Wachsthum d. Verdickungsringes 1884, p. 58) fand in den gegen hohen Druck ausgebildeten Wandungen der Holzzellen in Bäumen keine veränderte Wanddicke. Dagegen berichtet WORTMANN (Bot. Zeitung 1879, p. 286) von Verdickungen, die sich in verschiedenen Pflanzen einstellten, als der Stengel durch Umwickeln mit Bindfaden am Wachsthum gehemmt war. Ob es sich hierbei nur um ein acropetales Vorrücken der Gewebedifferenzirung handelt, ist aus WORTMANN's Mittheilungen nicht zu ersehen. Geringe Dickendifferenzen sind natürlich in meinen Beobachtungen nicht ausgeschlossen und dieses gilt auch hinsichtlich des Urmeristems, das möglicherweise in Ruhezuständen zuweilen etwas stärkere Wandungen bekommen mag. Ueber das Cambium vgl. KRÜGER, Bot. Zeitung 1892, p. 706.

VIII. Ausblick auf die mechanische Action der Wurzel in der Natur.

Die Kenntniss der Fähigkeiten und Thätigkeiten bildet die Grundlage für das Verständniss der Wirkungsweise der Wurzeln, doch konnte in den bisherigen, auf die causale Aufhellung dieser Fundamente gerichteten Studien nicht im Zusammenhang dargestellt werden, wie sich das Verhalten und die Action der Wurzel unter den in der Natur gebotenen Verhältnissen gestaltet. Auf diese Vorgänge wollen wir hier einen orientirenden Blick werfen, wobei wir uns indess auf die mechanischen Actionen beschränken, also z. B. die eine bestimmte Wachstumsrichtung inducirenden Reizreactionen ausser Acht lassen, da thatsächlich für das Arbeiten gegen Widerstände nur das entsprechende Entgentreten dieser massgebend ist. Ebenso ist die morphologische Dignität der Wurzel ohne Bedeutung, so dass die Berücksichtigung der Hauptwurzel genügt.

Wie schon wiederholt betont wurde arbeitet die Wurzel in dem Sinne regulatorisch und zweckentsprechend, dass sie nur dann höhere Aussenenergie entwickelt, wenn ein Ausbiegen, resp. ein Umgehen des Widerstandes unmöglich ist. Demgemäss kommt es in Luft, im Wasser oder im Boden zumeist nur zu geringfügiger Aussenarbeit vgl. p. 323. Denn trifft die in bekannter Weise fortwachsende Wurzel auf irgend einen festen Gegenstand, so biegt sie schon nach Erreichung geringer Aussenenergie vermöge ihrer biegsamen und plastischen Eigenschaften aus, und der wachstumsfähige Spitzentheil gleitet längs der Widerlage so lange weiter, bis er an deren Ende umzubiegen und seine frühere Wachstumsrichtung fortzusetzen vermag.

Hinsichtlich der näheren Gestaltung dieses Ausbiegens, Fortwachsens und Umbiegens kann ich auf die schon (p. 271) citirten Abhandlungen von SACHS und von DETLEFSEN verweisen. Auch genügt es daran zu erinnern, dass das umgebende Medium natürlich Einfluss auf den Vorgang hat. Denn ein seitliches Ausbiegen der subapicalen Theile ist nur so weit möglich, als es der Widerstand der Erde erlaubt, kann also auch ganz verhindert werden. Das ist z. B. erreicht, wenn aus dem Gipsverband nur ein kurzer Spitzentheil hervorsieht, welcher mit seinem Wachstum sogleich auf eine widerstehende Platte trifft. Aber selbst dann, wenn dieser Zwischenraum

nur gering ist, gelingt es der jetzt allein zuwachsenden Wurzelspitze vermöge ihrer plastischen Eigenschaften umzubiegen und so vermag sogar die relativ dicke Keimwurzel von *Faba* durch einen 1 mm breiten Spalt sich durchzuzwängen und den Weg in das lockere Erdreich zu finden.

Von besagten Verhältnissen hängt auch der Druck ab, welcher bis zur Erzielung des Ausweichens entwickelt wird. Denn mit der Reduction des Spaltes auf minimalen Werth kommt die maximale Druckenergie zu Stande, während die völlige Freiheit eines längeren Wurzeltheils die Leichtigkeit des Ausbiegens begünstigt. Uebrigens zeigen früher besprochene Versuche (p. 271), dass ein nur 6 mm langer freier Spitzentheil der kräftigen Hauptwurzel von *Vicia faba*, bei senkrechtem Auftreffen, nur einen mässigen Druck (etwa 10—15 g) entwickelt, der nach Realisirung der Ausbiegung, also nachdem die Wurzel schiefwinklig gegen die Platte gerichtet ist, auf 4—2 g sinkt, ein Druck, der sich in dieser Höhe erhält, während die wachsende Wurzel auf der Platte fortgleitet¹⁾.

Vermöge dieser Eigenschaften kommt es auch dann nicht zu höherer Aussenleistung, wenn die Wurzel auf ihrem angestrebten Wege vielfach auf Steine trifft und dieserhalb oft genöthigt wird, längs des Widerstandes hinzuwandern und vielleicht eine zickzackförmige Bahn zu durchlaufen. Im Allgemeinen wird dabei, soweit es mit der erstrebten Wachstumsrichtung verträglich ist, der den geringsten Widerstand bietende Weg eingeschlagen. Dieses Verhalten erklärt sich ganz naturgemäss aus den besprochenen Eigenschaften und es muss dieserhalb nicht eine dirigirende Contactsensibilität in der Wurzelspitze gefordert werden, welche DARWIN zu erweisen suchte (vgl. den Schluss dieses Kapitels). Auch haben die an sich nur schwachen Nutationen²⁾ der Wurzelspitze für besagtes Ziel keine besondere Bedeutung, da schon die nach Bedürfniss gesteigerte Druckwirkung für entsprechendes Ausbiegen sorgt, dessen zweckent-

1) Wegen des Ausbiegens vermag keine angestrebte Krümmung grösseren Druck zu leisten. Es ist deshalb ein Irrthum CH. DARWIN'S (Bewegungsvermögen 1881, p. 168) aus der geringen Kraft, mit welcher eine nach geotropischer Krümmung strebende Wurzel gegen den Boden wirkt, auf eine geringe geotropische Energie zu schliessen. Dass diese sehr hoch sein kann, werden wir für Gras-knoten (Kap. XI) kennen lernen.

2) DARWIN, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881, p. 169.

sprechende Wiederholung auf den Beschauer wohl den Eindruck machen kann, als ob die Wurzelspitze tastend und suchend fortschritte.

Bei solcher geringen Druckentwicklung genügt eine mässige Befestigung der ausgewachsenen Wurzeltheile im Boden, um ein Herausschieben zu verhindern, das bei höherer Energieentwicklung erreicht werden kann. Im Gipsverband z. B. (vgl. Fig. 3 p. 251) sucht die durch die Feder bemessene Kraft den Topf zu heben, resp. die Wurzel und den anschliessenden Keimstengel nach oben zu treiben. Dieser vollen Energie ist aber die Befestigung einer Keimwurzel im Boden nicht gewachsen und wenn beispielsweise nur die Wurzelspitze in einem fixirten Gipsklotz steckt, kommt solches Herausschieben aus dem Boden in schöner und kontinuierlicher Weise zu Stande, weil das Gleiten der Wurzelspitze in der Gipshülle (p. 249) eine dauernde Rückwärtsschiebung durch die neu hinzuwachsenden Partien gestattet. Uebrigens ist seit alter Zeit bekannt¹⁾, dass unter geeigneten Verhältnissen Keimstengel, Zwiebeln und selbst schwerere Pflanzentheile durch die Activität der Wurzeln emporgehoben und eventuell aus dem Boden hervorgeschoben werden können. Ebenso ist ohne weiteres klar, warum es zu Ausbiegungen und schliesslich zu eigenthümlichen Schleifenbildungen kommt, wenn die äussere Wurzelspitze und der Samen fixirt, der zwischenliegende Wurzeltheil aber ohne genügende Widerlage ist.

Zur Veranschaulichung der Befestigung in einem mässig lockeren Gartenboden mögen hier zwei Versuche mit Keimpflanzen von *Vicia faba* Platz finden, in welchen der Zug bestimmt wurde, der auf das Epicotyl ausgeübt werden musste, um das Wurzelsystem nebst dem von einer 20 mm hohen Bodenschicht bedeckten grossen Samen aus dem Boden hervorzuziehen. In dem einen Fall, in welchem die Keimwurzel 30 mm lang, also frei von Nebenwurzeln war, erfolgte ein allmähliches Herausziehen durch 150 g, aber nicht durch 100 g. Zu dem anderen Versuch diente eine 120 mm lange Wurzel, welche zehn Seitenwurzeln zwischen 2—22 mm Länge trug und demgemäss viel ansehnlicher fixirt war. Denn es wurden jetzt 320 g getragen, während 380 g allmählich ein Herausziehen bewirkten. Eine solche Befestigung ist also der maximalen Energieentwicklung gleich, resp. gewachsen, die bei *Faba* zwischen 220—350 g gefunden wurde.

1) Vgl. TREVIRANUS, Physiologie d. Gewächse 1838, Bd. II, p. 157.

Doch ist nicht zu vergessen, dass eine noch so gute Verankerung des älteren Wurzelsystems das Ausbiegen der jungen Theile einer Wurzel nicht hindern kann, wenn der Mangel geeigneter seitlichen Widerlagen ein solches Ausbiegen gestattet.

Uebrigens ist es hier nicht meine Absicht, die Verankerung grosser und kleiner Pflanzen zu besprechen, oder speciell die Einrichtungen für Befestigung von Samen und keimenden Pflanzen, resp. die Bedeutung dieser Einrichtungen für Eindringen der Wurzel in den Boden zu beleuchten¹⁾.

Das Ausweichen der Wurzel bringt es mit sich, dass sie in den natürlichen Verhältnissen in der Regel nicht zu hoher Druckentwicklung veranlasst wird. Ja selbst dann, wenn die bisher in lockerer Erde wachsende Wurzelspitze auf resistenten Thon trifft, wie wir ihn in unseren Versuchen (Kap. VI) anwandten, erfolgt oft ein Ausweichen und Hinwachsen längs der Thonfläche. Indess gelingt unter solchen Umständen sehr häufig der Uebergang in einen Thon- und Lehm Boden, wie er in der Natur gewöhnlich geboten wird und nach dem Eindringen wächst, ebenso wie in unseren Versuchen, die Wurzel unter erhöhter Arbeitsleistung weiter²⁾. Doch ist die Aussenarbeit — des geringeren Widerstandes im Boden halber — zumeist weniger ansehnlich als in den früher (Kap. VI) mitgetheilten Experimenten, in welchen weniger als die Hälfte der potentiellen Aussenenergie genügte, um den Thon zu durchwandern. Dieses geschieht in dem ziemlich homogenen Medium naturgemäss in gradliniger Richtung, während z. B. beim Aufstossen auf einen Stein die Wurzelspitze in scharfer Krümmung sich seitlich wendet (vgl. p. 270).

Ändert sich mit dem Uebergang von einer zu einer anderen Bodenart der Widerstand im positiven oder negativen Sinne, so spielt sich die Thätigkeit der Wurzel nach den Kap. VI behandelten Principien ab. Bei zunehmendem Widerstand erfolgt also eine Hemmung des Wachsens, bis die Aussenenergie auf die genügende Höhe angeschwollen ist, bei abnehmendem Widerstand wird die bis dahin nach aussen gewandte Turgorkraft durch entsprechende Spannung

1) Vgl. hierüber z. B. DARWIN, *Bewegungsvermögen d. Pflanzen* 1881, p. 471; KLEBS, *Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen* 1885, Bd. I, p. 536.

2) Es ist damit nicht ausgeschlossen, dass andere Ursachen, insbesondere Reizwirkungen, ein Vermeiden oder Verlassen des Thons veranlassen können.

der Zellhaut äquilibrirt. Damit ist eine gewisse elastische Verlängerung verknüpft, dann aber schlägt das Wachsthum das übliche Tempo ein. Dieses ist nur wenig, vielleicht auch gar nicht schneller als in dem resistenteren Medium, da erst höhere Widerstände ansehnliche Verlangsamung des Wachsens veranlassen. Die Wurzel arbeitet eben, wie früher betont, in der Weise regulatorisch, dass sie bei höherem Widerstand eine grössere Gesamtenergie entwickelt und also trotz höherer Arbeitsleistung mit annähernd gleicher Schnelligkeit vorrückt. In principieller Hinsicht ist das dieselbe Regulation, welche es einem Menschen ermöglicht, auch dann noch einen Berg mit gleicher Schnelligkeit wie zuvor hinaufzuwandern, wenn ihm eine mässige Last aufgeladen wird.

Gelegentlich gelangt auch einmal eine Wurzel in einen engen cylindrischen Canal oder in einen Spalt, den Steine oder Holzmassen darbieten, und wenn dann durch Dickenzunahme der subapicalen Theile Anpressung und genügende Fixirung erzielt werden, so sind ähnliche Verhältnisse hergestellt, wie in einem entsprechend geformten, eine resistente Widerlage bildenden Gipsverband. Am häufigsten wird wohl in der Natur das Eindringen in einen engeren Steinspalt und damit Entwicklung von Querdruck vorkommen, während die Wurzelspitze selbst gewöhnlich im Stande sein wird, den Spalt zu durchwandern oder seitlich auszubiegen.

Vermöge der plastischen Eigenschaften kann eine Wurzel sogar durch einen recht engen Canal oder Spalt den Weg finden und dieses auch dann, wenn allein die äusserste Spitze vorzudringen vermag, während die rückwärts anschliessenden Partien an die Widerlage fixirt werden. Unter solchen Umständen beginnt, in Folge einer zweckentsprechenden Correlationswirkung, ein sehr beschleunigtes Wachsen der äussersten, unter normalen Verhältnissen sich sehr langsam verlängernden Wurzelspitze, so dass ziemlich schnell das Fortrücken in einer so eingeeengten Zwangslage gelingt (p. 349).

Mit Herstellung geeigneter Führung vermag die Wurzel einen hohen Spitzendruck ebenso gut in der Natur zu entwickeln, wie in unseren Versuchen, in welchen die im Gips canal geleitete Wurzel gegen die Messfeder traf¹⁾. Es ist deshalb nicht wunderbar,

1) Vgl. p. 274. Wichtig ist, dass auch die Spitze für sich allein schon eine so hohe Druckkraft entwickelt.

dass eine Wurzel unter geeigneten Verhältnissen in der Natur hohe Widerstände überwindet und z. B. gelegentlich, wie es u. a. DUHAMEL¹⁾ beobachtete, in weichen Tuff eindringt, der wohl keinen höheren Widerstand bot als ein weicher Gipsguss, in welchen sich eine Keimwurzel rein mechanisch, d. h. ohne irgend eine lösende Wirkung, den Weg zu bahnen vermag.

Bildet ein lockerer Erdboden die Führung und Widerlage, so vermag, wie schon besprochen, die senkrecht auftreffende Wurzelspitze zwar nur einen mässigen, jedoch genügenden Druck zu entwickeln, um merkliche Leistungen zu vollbringen, z. B. um dünnes Stanniol zu durchbohren, das übrigens auch von einer der Wurzelspitze ähnlich geformten Eisenspitze durchbrochen wird, wenn diese mit 20—30 g belastet wird. Jedenfalls ist dieses Durchbrechen des Stanniols, wie auch DETLEFSEN²⁾ hervorhebt, leicht zu beobachten und wenn DARWIN³⁾ zu einem negativen Resultate kam, muss der Grund in der Dicke des Stanniols oder in der Versuchsanstellung gesucht werden.

In einer für die Druckentwicklung günstigen Lage befinden sich u. a. die Anlagen der Seitenwurzeln. Es ist deshalb wohl möglich, dass diese rein mechanisch sich ihren Weg durch das Rindenparenchym bahnen, wenn es auch scheint, als ob ausserdem eine Activität des letzteren, veranlasst durch eine correlative Thätigkeit, eine Rolle mitspielt. Uebrigens vermögen unter entsprechenden Bedingungen die Keimwurzeln, allein durch ihre Druckkraft, ihren Weg in das Innere lebendiger parenchymatischer Gewebe von Stengeln, Knollen etc. zu finden⁴⁾.

Die Fähigkeit zur Entwicklung von hohem Querdruck wird in der Natur durch das Auseinandertreiben grosser Steine, ja sogar durch das Sprengen von Felsstücken erwiesen, was dadurch veranlasst wird, dass die nach Dickenwachsthum strebende Wurzel (oder auch der Stengel) gegen das mechanische Hemmniss Aussenenergie producirt. Durch diese Energie kommt es auch zur Sprengung von Gipszylindern, und da diese Sprengung oft erst nach zwei bis drei Wochen erfolgt, so ist damit dargethan, dass diese Druckleistung längere Zeit,

1) Naturgeschichte d. Bäume 1764, Bd. I, p. 408.

2) Arbeit d. bot. Instituts in Würzburg 1882, Bd. 2, p. 630.

3) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 60 und 109.

4) Ein näheres Studium dieses Gegenstandes wurde bereits im hiesigen Institut begonnen.

wenn auch nach einigen Tagen nur langsam zunimmt (p. 281). Die endliche Zerreißung einer cohärenten Masse ist aber für die Pflanze in jedem Falle von hoher Bedeutung, da damit die Wurzel (oder der Stengel) die Freiheit gewinnt und nun bei geringer Leistung von Aussenarbeit fortzuwachsen vermag. Wichtig und entscheidend aber ist, dass die Pflanze solchen plötzlichen Widerstandswechsel ohne Schaden erträgt und dieses ist erreicht, indem die plötzliche Uebertragung der vollen Aussenenergie auf die Zellwandungen kein Zerreißen oder Schädigen veranlasst.

Zwar ist die Druckintensität in radialer Richtung vielleicht etwas geringer als in der Längsrichtung, aber bei der Grösse der wirkenden Fläche kommen deshalb doch absolut höhere Leistungen zu Stande (vgl. Kap. III, C.). Schon eine 40 mm lange Keimwurzel von *Vicia faba* vermag einen Querdruck von mehr als 5 kg gegen den intacten Gipsverband zu entwickeln (p. 281). Befindet sich aber eine Wurzel (oder ein Stengel) zwischen zwei Platten, so nimmt mit dem nach zwei Seiten fortschreitenden Dickenwachsthum die wirksame Fläche, also der Querdruck fortwährend zu. In diesem Sinne wirken auch die mit dem Dickenwachsthum sich gleichfalls anpressenden Nebenwurzeln, so dass es schliesslich doch zur Sprengung oder allgemein zur Beseitigung eines Hindernisses kommen kann, welches längere Zeit der Aussenwirkung der Wurzel oder des Wurzelsystems zu widerstehen vermochte. Steigt die wirksame Fläche auf 1000 qcm (was bei dickeren Wurzeln und grosser Widerstandsfläche leicht möglich ist), so genügt eine Druckintensität von 6 Atmosphären, um einen Gesamtdruck von rund 6000 kg zu erzielen. Eine solche Kraftentwicklung aber macht die Thatsache wohl verständlich, dass selbst gewaltige Steinblöcke durch eingeklemmte Wurzeln (resp. Stämme) gehoben oder bei Seite geschoben werden können. In Folge des fortschreitenden Dickenwachsthumes kommt solche Wirkung auch in solchen Spalten zu Wege, welche den jungen, in die Länge wachsenden Pflanzentheilen freien Durchtritt gestatteten. Da das Dickenwachsthum nach Vollendung des Längenwachsthums fort dauert, so ist auch die Möglichkeit für Ausübung von Radialdruck noch geboten, nachdem die Befähigung zur Entwicklung von Längsdruck verloren ging.

Doch dürfte (besonders bei jüngeren Pflanzentheilen) der höchste Radialdruck nur dann entwickelt werden, wenn die Widerlage all-

seitig, also jedwelches Wachsen ausgeschlossen ist (p. 282). Übrigens ist solches nur eine der vielen zweckmässigen Correlationen, welche auch anderweitig im Kampfe gegen Hemmnisse eine wichtige Rolle spielen. So ist schon (p. 356) der beschleunigten Wurzelproduction und des kräftigeren Hervorwachsens von Seitenwurzeln gedacht, welche durch Hemmung des Wachstums der Spitze der Hauptwurzel und gleichsinnig durch Decapitiren hervorgerufen werden. In analogem Sinne wird bei Umgipsen oder bei Wegschneiden der ganzen Wurzel durch die Production von Wurzeln aus dem hypocotylen und dem epicotylen Gliede Ersatz geschaffen.

Wie sich die Wurzel durch eine fortschreitende Sprengwirkung den Weg zu bahnen vermag, demonstriert sehr anschaulich die in Fig. 4 (p. 240) abgebildete Gipssprengung. Wird in der beschriebenen und aus der Figur ersichtlichen Weise eine Keimwurzel von *Faba* zwischen zwei Glasplatten in Gips gebracht, so erfolgt, wenn ein weicher Gipsguss gewählt wurde, nach 4 oder 2 Tagen die abgebildete Sprengung, welche keine sehr hohe Energie erfordert, da die an sich dünne Gipsplatte bei Benetzung mit Wasser leicht auf der Glasfläche gleitet, so dass selbst ein harter Gipsguss schliesslich gesprengt zu werden pflegt¹⁾. Wie beim Eintreiben eines Keiles läuft der Spalt fortwährend der Wurzel voraus, die dauernd nachdrängt und weiter rückt, so dass endlich die Gipsplatte in zwei Hälften zerlegt ist und die Wurzel frei weiter wachsen kann. Die Wurzel bahnt sich also durch die Sprengung vermittelt Keil- und Hebelwirkung den Weg durch ein Medium, das die Energie des directen Spitzendruckes (226—352 g) nicht zu durchbrechen vermag, und zwar ist der Erfolg bei weicherem Gips so günstig, dass, vom Beginn der Sprengung ab, die Wachstumsschnelligkeit anscheinend nicht mehr beeinträchtigt wird, als in unseren Thonversuchen (Kap. VI). In analoger Weise wird aber auch ein Zerspalten von Steinen erzielt werden, nachdem die Wurzel, resp. ein Wurzelsystem, durch Eindringen in einen passenden Spalt den geeigneten Angriffspunkt gefunden hat.

Diese Spaltung, welche durch das Zusammenwirken von Querdruck

1) Solche Präparate lassen sich in Alcohol als Demonstrationsobjecte aufbewahren.

(Dickenwachsthum) und Längsdruck, resp. Längenwachsthum, erreicht wird, kann man einem Keil vergleichen, der gleichzeitig durch eine vorwärts treibende Kraft und eine, etwa durch Quellung erzielte, senkrecht gegen den Spalt gerichtete Druckenergie wirksam ist. Der nach Vollendung des Längenwachsthums fortdauernde Querdruck greift in einer für das Fortschreiten der Sprengung sehr günstigen Weise an. Liegt z. B. bei der schon (p. 368) erwähnten Druckentwicklung von 5 kg durch eine 40 mm lange Wurzel von *Faba* der Schwerpunkt der parallelen Kräfte in der Mitte, also 20 mm von der Wurzelspitze entfernt, so sucht an dieser Stelle ein nach beiden Seiten wirkendes statisches Moment von 100 kg den Gips auseinanderzureissen. Und während die Wurzel in dem vorauslaufenden Spalt fortschreitet, pressen sich stets neue Partien der Gipswandung an, so dass diese Querdruckenergie fortwährend auch dann erhalten wird, wenn die Erweiterung des oberen Spalttheils den Contact mit den nicht in gleichem Maasse in die Dicke wachsenden Wurzelpartien aufhebt.

Gleichzeitig drängt die wachsende Zone nach vorn, und gleichviel ob der Längenzuwachs auf einer grösseren oder kleineren Strecke gelingt, jedenfalls kommt damit eine keilartige Wirkung zu Stande. Beim starren Keil würde, bei einem Verhältniss der Höhe zur Länge von 1 : 5, durch eine Triebkraft von 200 g ein Druck von 1 kg gegen die Spaltwand zur Geltung kommen, eine Energie, die ebenfalls mit dem entsprechenden statischen Moment für das fernere Zerreißen des Gipses wirksam wird¹⁾.

Durch Wachsthum, Plasticität u. s. w. sind allerdings besondere Eigenheiten geboten, auf deren Erörterung ich indess verzichten darf, da es hier nur darauf ankam zu zeigen, in welchem Sinne Keil- und Hebelwirkungen die allerdings mächtige Sprengkraft der Wurzel vermitteln. Entscheidend ist, dass diese Sprengkraft die genügende Intensität erreicht und es thut nichts, dass mit dem Realisiren des Sprengens der Widerlage resp. dem Auseinanderweichen, die Druckenergie sogleich

1) Diese rein mechanische Wirkung ist auch bedeutungsvoll für die Zerkümmern von Gesteinen und andere Veränderungen in der festen Erdrinde. Uebrigens spielen in solchem Sinne die Pflanzen auch durch Secretion von Säuren und anderweitige Eingriffe eine Rolle und die Bildung von Humusboden ist ebenfalls nur von der Productionsthätigkeit von Pflanzen abhängig.

stark sinkt, denn nunmehr ist durch die einmalige intensive Anspannung der freie Weg gebahnt. In dem vorauslaufenden Spalt aber hat die äusserste Wurzelspitze gar nicht mit Widerständen zu kämpfen und ist also, da wo Sprengung erreicht ist, weniger Unbilden ausgesetzt als in der Erde, wo sie immer wieder auf feste Partikel aufstösst und wo die Wurzelhaube eine schätzenswerthe Schutzhülle abgibt.

Mit der Thatsache des Querdruckes und des durch Wachsthum vermittelten gewaltsamen Fortschiebens der conischen Spitze ist die besprochene Keil- und Hebelwirkung eine physikalische Nothwendigkeit, sobald nur das geeignete Substrat und die geeignete Angriffsweise geboten werden, die für die Aussenleistung überhaupt eine Bedingung sind.

In der Erde, in welcher jedes einzelne Theilchen ausweicht, kann mit dem Mangel des Zusammenhaltes eine Sprengwirkung wie in einer cohärenten Masse nicht zu Stande kommen. Immerhin aber muss das Eintreiben der Wurzelspitze zwischen zwei Partikel keilartig wirken, wenn auch dieser Action praktisch nicht die Bedeutung zukommt, welche DARWIN¹⁾ ihr beizumessen scheint, welcher übrigens das Wesen der Sprengwirkung nicht richtig erkannte. Andererseits ist DETLEFSEN²⁾ im Unrecht, wenn er der Keilwirkung allgemein alle Berechtigung abspricht.

Die Eigenschaften des widerstehenden Mediums bringen überhaupt Besonderheiten für die unter Arbeitsleistung fortwachsende Wurzel mit sich. Während z. B. die Wurzel in einer grobkörnigen Erde unter Umständen zum Umgehen von Widerständen vielfach ausbiegen, also sich gleichsam schlängelnd hindurchwinden muss, fällt eine solche Anforderung in dem sehr feinkörnigen Thon so gut wie ganz, in homogener Gelatine gänzlich weg. In diesem bis zu einem gewissen Grade elastischen Medium sind die Widerstandsverhältnisse wieder verschieden, wenn die Gelatine nicht adhärirt oder wenn eine starke Adhäsion durch Einschmelzen erreicht ist (p. 345). Solche Adhäsion kommt ferner beim Thon mehr als in humöser oder sandiger Erde in Betracht. In Erde, und auch in anderen Medien,

1) *Bewegungsvermögen d. Pflanzen* 1881, p. 63.

2) *Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg* 1882, Bd. II, p. 633.

hängt es ferner von verschiedenen Umständen ab, ob mit dem Beiseiteschieben der Partikel der Widerstand schnell steigt, wie es z. B. der Fall sein muss, wenn die Erdtheilchen sogleich gegen eine starre Widerlage angepresst werden.

Soweit aber die potentielle Energie ausreicht, findet die Wurzel ihren Weg durch die verschiedensten Medien und Hindernisse, wenn sie auch in mannigfachster Weise sich durchzwängen und durchschlängeln muss. Dieserhalb bietet ein grobkörniges Medium z. B. für die Wurzel nicht den gleichen Widerstand wie für einen starren Eisenstab, den vielleicht ein Steinchen aufhält, während die das Hemmniss umgehende Wurzel mit viel geringerer Energie ihren Weg fortzusetzen vermag. Bei diesem und anderem Fortschreiten ist im Allgemeinen Druck, nicht aber die lebendige Kraft eines Stosses wirksam. Denn schnelle Bewegungen kommen nur untergeordnet vor, wenn irgendwo und irgendwie eine Spannung plötzlich ausgeglichen wird und sind z. B. auf eine kurze Wegstrecke wirksam, wenn beim plötzlichen Durchbrechen eines Hindernisses die ja gleichsam elastisch comprimirt Wurzel sich etwas verlängert (p. 311).

Für den endlichen Erfolg spielen ferner die specifischen Eigenheiten der Wurzel eine Rolle, die in Bezug auf Energieentwicklung, Form und Dimension, Verankerung und andere Umstände Verschiedenheiten bietet. Auf Einiges in dieser Hinsicht ist früher (p. 278) hingewiesen, eine nähere Specialbehandlung aber liegt nicht im Rahmen dieser Studien. Für den Erfolg mögen ausserdem noch besondere Reizwirkungen, wie Aerotropismus, Contactreiz etc. mit ins Gewicht fallen, so dass in Hinsicht auf alle diese und andere Umstände eine ungleiche Fähigkeit zum Eindringen in ein Medium noch kein Argument für eine geringere energetische Fähigkeit ist¹⁾. Bis zu einem gewissen Grade kann bei den Wurzeln die Säuresecretion bei Bahnung des Weges mitwirken, und z. B. bei parasitischen Pilzen ist das Durchlösen mit Hilfe von Secreten vielfach im Gebrauch.

Ferner soll hier nicht das Durchbrechen der Samen und Fruchtschalen beim Keimen behandelt werden, wobei (abgesehen von der

1) So fand z. B. DUHAMEL (Naturgeschichte d. Bäume 1764, Bd. I, p. 108), dass in einen weichen Tuff die Wurzeln vom Weinstock und Nussbaum, nicht aber die einer daneben befindlichen Ulme eingedrungen waren.

Quellung) theilweise vielleicht sehr hohe Aussenleistungen zur Wirkung kommen, aber, wie bekannt, auch mannigfach verschiedene Einrichtungen entscheidend mithelfen.

Eine Berücksichtigung der ablenkenden Reizbewegungen ist an dieser Stelle nicht nothwendig, da wir diejenigen Reactionen zu behandeln haben, welche zu Stande kommen, wenn eine Wurzel in der von ihr unter den gegebenen Bedingungen angestrebten Wachstumsrichtung auf einen mechanischen Widerstand stösst. Dieser, oder präciser die durch diesen Widerstand hervorgebrachte mechanische Wachsthumshemmung, ist dann die Veranlassung, dass die Pflanze mit den ihr zu Gebote stehenden Mitteln die auf Überwindung des Hemmnisses gerichtete Aussenenergie entwickelt. Wir haben es also mit einer Reizreaction zu thun, welche in correlativer Weise auch andere Thätigkeiten veranlasst oder in Mitleidenschaft zieht (vgl. p. 333).

Sobald aber mechanische Energie auf die Wurzel in hinreichender Weise einwirkt, muss diese bei ihren biegsamen und plastischen Eigenschaften unvermeidlich ein entsprechendes Ausweichen erfahren und dieser rein mechanische Erfolg ist vollständig ausreichend, um alle diesbezüglichen Beobachtungen zu erklären. Doch ist damit nicht ausgeschlossen, dass aus dem Contact ausserdem ablenkende Reizbewegungen entspringen und es ist bekannt, dass die Berührung (Reibung) in der Streckungszone, analog wie in Ranken, eine schwache Reizkrümmung erzielt, welche u. a. beschleunigend auf eine gleichsinnige geotropische Krümmung einwirkt¹⁾.

Ausserdem trat DARWIN²⁾ für eine Contactsensibilität der Wurzelspitze ein, welche in der Wurzel eine von dem berührenden Körper hinweggewandte, active Krümmungsbewegung veranlasse. Doch kann ich mit DETLEFSEN³⁾ diese Annahme DARWIN'S nicht als erwiesen ansehen und in Uebereinstimmung mit DETLEFSEN sprechen meine Erfahrungen dafür, dass solche Reizbarkeit nicht oder doch nicht in bedeutungsvoller Weise besteht.

1) SACHS, Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 437.

2) Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, p. 119, 163.

3) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1882, Bd. 2, p. 634.

Dagegen muss ich mit DARWIN als eine Reizbewegung, als Traumatropismus, diejenigen Krümmungen ansehen, welche oberflächliche einseitige Beschädigung durch etwas Höllestein, durch heissen Draht u. s. w. in der Weise veranlassen, dass die in der Streckungszone ausgeführte Krümmung von der afficirten Flanke hinweggewandt ist. Dieser Erfolg ist sicher nicht, wie es DETLEFSEN (l. c.) will, ein mechanisch, durch die localisirte Hemmung des Wachsthum der Wurzelhaube erzielter Effect. Auch ist die räumliche Trennung von Perceptions- und Actionszone im Getriebe der Pflanze allgemein, wenn auch nicht immer in unmittelbar hervortretender Weise im Spiele¹⁾. Und die Wachsthumshemmungen, welche bei Verwundung der Wurzel sich bis in den Stengel erstrecken, ferner die auf Vernarbung hinarbeitenden Thätigkeiten, welche Stoffzuwanderung von benachbarten und ferner gelegenen Zellen veranlassen, sind auch schon Beispiele des Ausstrahlens eines traumatischen Reizes.

Führen also Eingriffe zu einer leichten einseitigen Verletzung an der Wurzelspitze, so wird eine abgewandte traumatische Bewegung die Folge sein und solches wird sich zwar nicht als Regel, doch dann und wann beim Wachsen durch den Boden ereignen. Vielleicht ist ein Theil der Krümmungen, welche DARWIN auf Contactsensibilität der Spitze schob, dem Traumatropismus zuzuzählen, doch ist ein anderer Theil der von DARWIN erzielten Erfolge, wie hier nicht discutirt werden kann, offenbar durch andere Ursachen veranlasst worden.

Nicht zu vergessen ist aber, dass jedwelcher Organismus immer nur nach Maassgabe der jeweils gegebenen Eigenschaften und Dispositionen reagirt, die von äusseren Bedingungen und Verhältnissen, also auch von der Inanspruchnahme durch andere Reizvorgänge abhängig sind. Dieserhalb ist es also wohl möglich, dass bei Inanspruchnahme durch Aussenarbeit die Wurzel ein quantitativ oder auch qualitativ verändertes Reactionsvermögen gegen Reizein-

1) Auf die Wichtigkeit dieser Verhältnisse wurde schon in meiner Physiologie Bd. II, z. B. p. 251, 327 hingewiesen. Sobald man übrigens die regulatorische Gesamthätigkeit beachtet ist klar, dass überall Reiztransmissionen im Spiele sind. Von Erscheinungen die ohne Ueberlegung überzeugen, sei aus neuerer Zeit noch auf die Untersuchungen ROTHERT's über heliotropische Sensibilität hingewiesen (Berichte d. bot. Gesellschaft 1892, p. 374).

griffe bietet. Thatsächlich sprechen Erfahrungen hierfür, die ich indess übergehe, da ich specielle Studien über dieses Thema nicht anstellte.

IX. Stengel von Keimpflanzen.

Bei der Mittheilung der Versuche mit Keimstengeln kann ich mich kurz fassen, da analoge Resultate wie mit Wurzeln erhalten wurden. Nach den Erfahrungen mit dem Epicotyl von *Faba vulgaris* und *Phaseolus multiflorus*, sowie mit dem Hypocotyl von *Helianthus annuus* wird die mechanische Reaction gegen eine Widerlage ebenfalls erreicht durch eine mehr oder weniger weitgehende Entspannung der Haut. Diese wird bei *Faba* von einer ansehnlichen Turgorschwellung begleitet, während eine solche, wenn überhaupt, bei *Helianthus* in nur sehr geringem Grade eintritt, so dass offenbar ähnliche specifische Differenzen wie bei Wurzeln bestehen.

Die Wurzeln sind übrigens, schon vermöge ihrer Lebensweise, günstiger für unsere Studien als Stengelorgane, die zudem mit dem Einbetten in Gips dem Licht ganz oder weitgehend entzogen werden. Dieserhalb sind zum Vergleiche stets etiolirte Pflanzen gewählt und die Versuche auf mässig lange Zeit ausgedehnt worden. Die Krümmung der Stengelspitzen, die Gliederung in Nodien und Internodien und andere Verhältnisse sind ferner z. B. bei vergleichenden Versuchen über die Turgorverhältnisse hinderlich und die geringe Dimensionsänderung durch die in Betracht kommenden Dehnkräfte erschwert eine genaue Feststellung der Hautentspannung, welche in Folge der Hemmung des Wachsens sich einstellt.

A. Druckversuche.

Die umstehende tabellarische Zusammenstellung der Versuche über Längsdruck (Tab. VII), resp. Querdruck (Tab. VIII) schliesst sich ganz der für Wurzeln gegebenen Zusammenstellung an (Tab. I und II p. 264 u. 266). Die dort gegebene Erklärung gilt also auch für unsere Tab. VII und VIII. Bemerkt sei nur, dass die Lage der wirksamen Zone (Taf. VII Verticalreihe *b* und Taf. VIII unter *c*) bei *Helianthus* von der Basis der Cotyledonen, bei *Faba* und *Phaseolus* von dem

Scheitelpunkt der Krümmung in der Sprossspitze ab gemessen wurde. Die wirksamen Zonen liegen in allen Versuchen in einer Region, in welcher sich während des Eingipsens die Wachstumsfähigkeit erhielt. Ueber das Eingipsen u. s. w. vgl. p. 249 ff.

Tabelle VII.
Längsdruck von Keimstengeln.

Nr.	Versuchs- dauer <i>a</i>	Wirksame Zone			Gesamt- druck <i>e</i>	Druck pr. 4 qmm <i>f</i>	Druck in Atmosphär. <i>g</i>
		Entfernung von Spitze <i>b</i>	Durch- messer <i>c</i>	Fläche <i>d</i>			
<i>Faba vulgaris.</i>							
35	167 Std.	9 mm	5 mm	19,6 qmm	1190 g	60,7 g	5,88 Atm.
<i>Helianthus annuus.</i>							
36	92 Std.	3 mm	2,6 mm	5,2 qmm	400 g	76,9 g	7,45 Atm.

Tabelle VIII.
Querdruck des Keimstengels.

Nr.	Versuchs- dauer	Wirksame Zone		Gesamt- druck	Druck pr. 4 qmm	Druck in Atmosphär.
		Lage	Median- schnitt			
	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>
<i>Faba vulgaris.</i>						
37	142 Std.	5,5—13 mm	37,5 qmm	2154 g	57,5 g	5,56 Atm.

Bei der geringen Zahl von Versuchen und bei der nur annähernden Bestimmung, resp. Berechnung der Druckintensität muss es fraglich bleiben, ob die Keimstengel einen gleichen, oder wie es nach den Versuchen der Tab. VII scheinen möchte, einen etwas geringeren Längsdruck entwickeln, als die Wurzeln. Nach dem in Tab. VIII aufgeführten Versuche ist die Intensität für Längs- und für Querdruck im Epicotyl von *Faba* dieselbe. Der grössere Durchmesser dieses Stengels bringt es natürlich mit sich, dass der absolute Druck wesentlich höher ausfällt als in der Keimwurzel dieser Pflanze.

Zu weit ansehnlicherer Druckentwicklung muss es im Cambium der Bäume kommen. Denn KRABBE¹⁾ fand, dass dieses Gewebe einen.

1) Wachsthum d. Verdickungsringes 1884, p. 57 und 70.

wenn auch geringen Zuwachs, noch erzielte, als ihm ein constanter Gegendruck bei Coniferen von 10 Atmosphären, bei Laubbölzern bis zu 45 Atmosphären entgegenwirkte. Bei der Zartwandigkeit der activen Cambiumzellen kann aber die Aussenleistung nur in analoger Weise, wie in der dünnwandigen Wurzel entwickelt werden¹⁾.

Voraussichtlich wird sich die äussere Arbeitsleistung analog wie bei Wurzeln gestalten und bei relativ mässigem Widerstand dürfte also, trotz der Aussenleistung, eine nur geringe Wachsthumshemmung eintreten. Damit stehen auch Beobachtungen von KRABBE²⁾ an Bäumen im Einklang. Dieser fand nämlich, dass eine 2—3fache Steigerung des Rindendrucks (der bei Coniferen 0,5, bei Laubbäumen 0,5 bis 1 Atmosphäre beträgt) noch keine, eine 3- bis 3,5fache Steigerung aber eine geringe Verminderung des Dickenzuwachses erzielte.

B. Turgorverhältnisse.

Schon früher (p. 308) wurde besprochen, dass, ähnlich wie in Wurzeln, in Keimstengeln der Turgor von den ausgewachsenen Partien aus allmählich bis zum Urmeristem des Vegetationspunktes steigt, dass also in der schnellst wachsenden Streckungszone nicht der höchste Turgor besteht.

Zu diesen allgemeinen Schlüssen berechtigen mit Sicherheit die vorliegenden Versuche, in welchen aber eine ganz exacte Construction der Turgorcurve nicht beabsichtigt war. Nach diesen Experimenten kommt im Gipsverband im Keimstengel von *Faba* eine ansehnliche, in dem von *Phaseolus multiflorus* eine schwächere, in dem von *Helianthus annuus* eine nur unsichere Turgorsteigerung zu Stande. Wo diese Schwellung deutlich ist, also im Epicotyl von *Faba*, stellt sich ein ähnliches Verhältniss heraus wie in der Wurzel, d. h. die Turgordifferenz beginnt schon in dem normal nicht in die Länge wachsenden Theile, erreicht in einem gewissen Abstand vom Scheitelpunkt ein Maximum, ist aber auch im Urmeristem noch merklich.

Von den plasmolytisch ausgeführten Versuchen will ich hier nur kurz die Hauptresultate in der Weise angeben, dass der Abstand der

1) Hinsichtlich der Turgorschwellung dürften wohl spezifische Differenzen bestehen.

2) l. c. p. 45.

bezüglichen Zone vom Scheitelpunkt in mm und daneben der procentische Salpeterwerth für die mittleren Zellen des Rindenparenchyms angeführt wird und zwar bezieht sich die erste Zahl auf die frei erwachsene etiolirte, die eingeklammerte Zahl auf die während 2 bis 4 Tagen eingegipste Pflanze (Temp. 18—20° C).

Epicotyl von *Vicia faba*, 60—70 mm lang. 0,5 mm von der Spitze 5 Proc. (5,5 Proc.); 20 mm 4 Proc. (5,5 Proc.); 40 mm 3 Proc. (4 Proc.); 70 mm 2,5 Proc. (2,5 Proc.).

Epicotyl von *Phaseolus multiflorus*, 75—90 mm lang. 1—2 mm vom Scheitelpunkt 4 Proc. (4,5 Proc.); 30 mm 3 Proc. (3,5 Proc.); 60 mm 2,5 Proc. (2,5 Proc.).

Helianthus annuus. Hypocotyl 50—60 mm lang. 2 mm hinter dem Urmeristem 4 Proc. (4 Proc.); 40 mm 3 Proc. (3,5 Proc.?); 20 mm 2 Proc. (2 Proc.).

Eine sehr genaue Feststellung dürfte aus verschiedenen Gründen kaum erreichbar sein. Ich erwähne nur, dass die benachbarten Zellen des mittleren Rindenparenchyms schon unter sich gewisse Differenzen bieten und dass in dem gekrümmten Spitzentheil zwischen Convex- und Concavseite ein merklicher Turgorunterschied besteht. Die Epidermis pflegt auch an diesen Stengeln vor und nach dem Eingipsen einen etwas geringeren Turgorwerth zu besitzen.

C. Die Entspannung der Zellhaut.

Zur Prüfung der Entspannung wurden die etiolirten Keimstengel in der p. 239 beschriebenen Weise eingegipst, nachdem sie zuvor durch Begiessen mit Wasser und Aufenthalt im dampfgesättigten Raum in den maximalen Turgescenzzustand versetzt worden waren. Die Gipsform selbst diente dann als Maass für die Dimensionsänderungen, indem der Gips, nach Entfernung der gekrümmten Stengelspitze, zuletzt mit einem Rasirmesser, so weit abgetragen wurde, dass Stengel- und Gipsquerschnitt genau in eine Ebene fielen. Nachdem Gleiches am Basaltheil der Gipshülle durchgeführt war, wurde das Stengelstück in der früher (p. 241) angegebenen Weise durch Zerbrechen der Gipsplatte befreit.

Hatte die Pflanze zwei bis drei Tage im Gipsverband verweilt, so verlängerte sich das Stengelstück sogleich beim Isoliren und war einige Minuten später, nach dem Eintauchen in Wasser, um 0,2 bis 0,7 mm länger als die Gipsform. Beim Tödten durch Eintauchen in

heisses Wasser oder beim Behandeln mit 10 Proc. Salpeter ging das turgorlose Stengelstück auf die Länge der Gipsform oder 0,4 mm unter diese Länge zurück. Geschah aber das Befreien sogleich nach dem Erstarren des Gipsgusses, so waren die befreiten Stengelstücke höchstens 0,4 mm länger als die Gipsform und wurden bei der Aufhebung des Turgors, durch Abtöden oder Plasmolysiren, 4,5 bis 2,5 mm kürzer als diese.

Ich beschränke mich hier auf diese kurze Mittheilung der Resultate ziemlich zahlreicher Versuche mit dem etiolirten *Epicotyl* von *Vicia faba* und *Phaseolus multiflorus*, sowie mit dem *Hypocotyl* von *Helianthus annuus* und *Cucurbita pepo*. Aus den übereinstimmenden Resultaten folgt aber, dass, analog wie bei den Wurzeln, bei Aufenthalt in Gips die Zellwände fortfahren zu wachsen, bis ganz oder nahezu die Länge der Gipsform erreicht ist.

So exact wie bei den Wurzeln lässt sich indess der Grad der Entspannung bei diesen viel ungünstigeren Versuchsobjecten nicht ermitteln. Schon die geringere elastische Amplitude macht die Bestimmungen um so mehr ungenauer, als in den Experimenten der ganze Spitzentheil entfernt wurde. Nach dem Aufenthalt in Gips fällt zudem die Dimensionsänderung noch geringer aus, weil einmal die hier gemessene absolute Verkürzung mit der Verringerung der wachsthumfähigen Zone abgenommen und ferner, analog wie in den Wurzeln, die Elasticität zugenommen hat. Auf Gewinnung exacterer Resultate durch anderweitige Versuchsanstellung durfte ich aber verzichten, nachdem durch die Experimente mit Wurzeln die Hauptfrage in zweifellosester Weise entschieden war.

Durch die Existenz von Gewebespannung, die in den etiolirten Stengeln zwar schwächer¹⁾ als in normalen Stengeln, jedoch immer noch ansehnlich ist, wird am Wesen der Sache nichts geändert, wie früher (p. 291) auseinandergesetzt wurde. Doch ist klar, dass gegen eine Widerlage eine Druckleistung schon durch ein alleiniges Wachsen, also durch alleinige Activität in den negativ gespannten Geweben erzielt werden kann. Denn diese befinden sich gegen die positiven Gewebe in einer ähnlichen Lage wie der Kautschuckschlauch, welcher durch die Energie der umhüllten und sich

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 33.

anschniegender Wurzel gedehnt wird (vgl. p. 260). Ist aber hierdurch die Aussenleistung der umhüllten Wurzel um einen äquivalenten Energiewerth vermindert, so wird sie natürlich durch Nachlassen der negativen Spannung des Kautschucks um einen entsprechenden Betrag vermehrt werden, ohne dass die Aussenenergie der Wurzel selbst deshalb einen Zuwachs erfahren muss.

Die höchste Aussenleistung wird selbstverständlich erreicht, wenn die negative Spannung ganz eliminirt wird und einer positiven Spannung in denselben Geweben Platz macht. Ein solches Verhalten kommt in der That in den Grasknoten vor (Kap. XI); in den Keimstengeln aber scheint, soweit ich untersuchte, im Gipsverband der Sinn der Spannung unverändert zu bleiben, wenn auch Verschiebungen der Spannungsintensität zwischen der negativen Epidermis nebst den angrenzenden Zelllagen einerseits und den übrigen umschlossenen Geweben andererseits sich einstellen.

Dieser Schluss ergibt sich aus Folgendem. Wird nach dem Aufenthalt in Gips an dem befreiten Stengel die Epidermis in Längstreifen abgetrennt, so sind diese kürzer als der centrale Cylinder, jedoch länger als die Gipsform. Dieser relative Unterschied aber erhält sich, nachdem bei Plasmolyse die Epidermis etwas kürzer als die Gipsform, der Innencylinder aber etwas länger als diese geworden ist. Erst dieses Verhalten nach Aufheben der Turgordehnung ist entscheidend, da, wie Jedermann weiss, bei Vereinigung zweier ungleich elastischer Massen (so auch von Eisen und Kautschuck) die Spannung bei Dehnung ihren Sinn sogar umkehren kann. So könnte auch in dem Gipsverband die negative Spannung der Epidermis fehlen, sich aber mit dem Verlängern der Stengel nach dem Isoliren einstellen.

Ob Gleiches für die Längsspannung von Stengelorganen allgemeinere Gültigkeit hat, muss dahin gestellt bleiben. Ueber Querspannung habe ich keine Versuche angestellt. Nach den Erfahrungen von KRABBE (l. c.) dürfte die Rinde bei mechanischer Hemmung des Dickenwachsthums negativ gespannt bleiben, wenn auch nicht gerade erwiesen ist, dass diese negative Spannung während der Wirkung der mechanischen Widerlage bestand.

Die negative Spannung eines Gewebes fordert nothwendig eine äquivalente mechanische Aussenleistung des positiv gespannten Gewebes, eine Leistung, deren Zustandekommen als eine Reaction gegen eine äussere

Widerlage nach denselben Gesichtspunkten zu beurtheilen ist, wie etwa die Entstehung der negativen Spannung des Kautschuckschlauches durch die Aussenleistung der umschlossenen Wurzel. Auch ist bekannt, dass in der Gewebespannung positive und negative Intensitätswerthe von 5—7 Atmosphären erreicht werden¹⁾.

Der Antagonismus von Geweben veranlasst also, analog wie äussere Widerstände, in den positiv gespannten Geweben eine regulatorische Entwicklung von Aussenenergie, welche als Dehnkraft auf die negativ gespannten Geweben wirkt. Doch ist nicht zu vergessen, dass ein in entsprechender Weise regulatorisch geleitetes Wachsen Voraussetzung ist, dass also die Gewebespannungen nur secundäre Erfolge, nicht die primären Ursachen des Wachsens sind. Das Wachsthum wird in den zu einem organischen Ganzen vereinigten Geweben in erster Linie durch die in aller Thätigkeit sich aussprechende gegenseitige regulatorische Beeinflussung, in der Art gelenkt, dass die erzielten Differenzen und Antagonismen selbst wieder, wie nothwendig, den Anstoss für eine selbstregulatorische Thätigkeit abgeben.

In dem Antagonismus positiv und negativ gespannter Gewebe fallen also noch andere Momente ins Gewicht, als bei dem Antagonismus zwischen Kautschuckschlauch und Wurzel. Man darf deshalb auch nicht fordern, dass da wo die Befähigung zu einer Turgorschwellung gegeben ist, die positiv gespannten Zellen einen höheren Turgor als die negativ gespannten besitzen müssen. Thatsächlich trifft solches nicht allgemein im Keimstengel von *Faba* zu, wenn auch möglicherweise die negative Spannung der Epidermis für die etwas geringere Turgorkraft in der Epidermis mit verantwortlich sein mag.

D. Anderweitige Beobachtungen.

Schon früher (p. 355) wurde hervorgehoben, dass sich in den umgipsten Keimstengeln auch anderweitige ähnliche Reactionen einstellen wie in den Wurzeln. So wird in ungefähr gleichem Maasse wie in den Wurzeln die wachthumsfähige Zone verkürzt. In dem Epicotyl von *Vicia faba* war die Länge des wachsthumsfähigen

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 35.

Spitzentheiles nach 3- bis 5tägigem Eingipsen von 30—40 mm auf 15—20 mm zurückgegangen. Ähnliche Verhältnisse ergaben sich für das Epicotyl von *Phaseolus multiflorus*, sowie für das Hypocotyl von *Helianthus annuus*.

Im Princip gestalten sich in Folge der Wachsthumshemmung auch die anatomischen Verhältnisse in den Keimstengeln ähnlich wie in den Wurzeln, doch war in den von mir untersuchten Keimstengeln das Vorrücken der Gefässbündel gegen den Vegetationspunkt nicht so auffällig als in den Wurzeln. Ich darf indess aus den schon (p. 355) angegebenen Gründen ein weiteres Eingehen auf diesen Gegenstand hier unterlassen.

Der Allgemeinheit und Nothwendigkeit anderweitiger und correlativer Reactionen in Folge des Eingipsens wurde bereits gedacht (p. 357) und speciell wurde schon hervorgehoben, dass die so erzielte Wachsthumshemmung auf das Austreiben von Ruheknospen ähnlich wirkt wie ein Decapitiren der Sprosse. Hier schliesst sich u. a. die interessante Frage an, in wie weit mit gehemmtem Wachsthum normal absterbende Elementarorgane functionstüchtig verharren, eine Frage, die z. B. auch für die Bäume in Betracht kommt, in welchen mit der Unterdrückung des Jahreszuwachses der letztgebildete Jahresring nothwendig länger functionstüchtig bleiben muss, wenn der Baum nicht frühzeitig absterben soll.

Jedenfalls sind in Bezug auf die Reaction gegen die Wachsthumshemmungen noch mancherlei interessante Fragen zu beantworten. So viel ist aber gewiss, dass allgemein eine specifisch verschiedene Druckintensität von jeder wachsenden Pflanze gegen eine unverrückbare Widerlage entwickelt wird. Die absolute Druckhöhe hängt selbstverständlich von der Grösse der wirksamen Fläche ab und kann mit dieser ungeheure Werthe erreichen (vgl. p. 281). Bei einer Aussenenergie von 40 Atmosphären würde z. B. das Stück eines Baumes von 50 cm Durchmesser und 200 cm Länge einen Gesamtdruck von ungefähr 400 000 kg entwickeln. Es ist also auch nicht wunderbar, dass in Versuchen CLARK's die wachsende grosse Frucht von *Cucurbita maxima* ein Gewicht von 4000 Pfund zu heben vermochte. Denn, wie schon der Referent dieser kritiklosen Arbeit¹⁾

1) Flora 1875, p. 557. — Mir ist nur dieses Referat bekannt.

hervorhebt, bedarf es dazu bei der muthmasslichen Grösse des wirk-samen Stückes wahrscheinlich nur einer Druckintensität von 1 Atmo-sphäre.

Es ist hier nicht Absicht näher, oder auch nur so weit als es für die Wurzel geschah, darzulegen, wie die potentielle Energie im Vereine mit den Eigenschaften der Organe im Dienste der Pflanze zur Erreichung bestimmter Ziele in Verwendung kommt. Dabei sind übrigens sehr häufig in der Pflanze selbst die Bedingungen für Auf-wand von Aussenenergie in bestimmten Organen oder Geweben ge-geben, so z. B. in der Gewebespannung und in der Hebung der eigenen Last, wovon noch gelegentlich bei Besprechung der geotro-pischen Energie der Grasknoten die Rede sein wird. Hierher zählen ferner u. a. die Sprengung der Samenschale oder das Durchbrechen der Knospen, ein Vorgang, in welchem das beschränkte Mitwachsen der Knospenschuppen zugleich ein Beispiel correlativen Zusammen-wirkens ist.

Zur richtigen Beurtheilung des Verhaltens der Rhizome, der aus dem Boden hervorbrechenden Triebe u. s. w. muss, ebenso wie bei der Wurzel, nothwendig nicht nur die mechanische, sondern auch die biologische Seite berücksichtigt werden. Die für das Vordringen und Hervorbrechen ausreichende Energie wird durch das Fortwachsen in einem hartem Boden documentirt und nicht selten sieht man eine ganze Erdscholle durch einen Spross abgerissen und gehoben.

Für solches Durchbrechen erscheint mechanisch die Spitzenform am vortheilhaftesten, welche z. B. die im Boden fortwachsenden Knospen, sowie Crocus, Hyacinthen, Gramineen u. s. w. beim Hervor-treten aus dem Boden bieten. Die Härte der schon ziemlich oder ganz ausgewachsenen Blattspitzen, sowie die verhältnissmässig massive und nicht so leicht ausbiegende Construction sind hierbei von Vor-theil für das Durchbrechen.

Wenn sich aber bei den meisten Keimpflanzen ein bogenförmig gekrümmtes Stengelstück (Hypocotyl oder Epicotyl) durch den Boden drängt¹⁾, so müssen hier biologische Motive berücksichtigt werden, die z. B. in Schutzerzielung oder in der Aufgabe das Endosperm auszusaugen, gegeben sind. Denn im Allgemeinen wird sich bei

1) Näheres in den Schriften von DARWIN, HABERLANDT, KLEBS u. a.

solcher Bogenform ein ungünstigeres Verhältniss zwischen dem Widerstand und der treibenden Energie (resp. den wirksamen Querschnitten) ergeben, selbst wenn, wie gewöhnlich, während der Arbeit des Durchbrechens der Spitzentheil noch im Samen gestützt ist. Damit kommen eben zwei wachsende Säulen für das Hinaustreiben des Bogenstückes in Betracht oder richtiger in dem sich vergrössernden Ringe ist die von jedem Punkt nach aussen wirkende Kraft bestimmt, wenn die der Achse parallel wirkende Kraft und der Krümmungsradius bekannt sind. Doch wächst eben auch mit der Fläche des Bogens, selbst wenn diese dachig zugeschärft ist, die Widerstand bietende Fläche in solchem Grade, dass die Summe der aufzuwendenden Arbeit zumeist wohl mehr als das zweifache derjenigen Energiemenge ist, welche auf das Durchpressen einer einzelnen Spitze aufzuwenden sein würde. Eine weitere Arbeit ist für das Herausziehen der Samenlappen aufzuwenden, wobei unter Umständen von Bedeutung die Festigkeit des basalen Stückes des Keimstengels sein kann, welches z. B. bei *Ricinus* anscheinlich verdickt ist.

Schon bei Besprechung der Arbeitsweise der Wurzeln wurde dargethan, wie Hebelwirkungen von Bedeutung bei Bahnung des Wegs werden können. Gelegentlich mag auch wohl das Princip des Kniehebels einmal zur Geltung kommen, um unter entsprechender Verkürzung der Wegstrecke eine hohe Kraftwirkung an einem Punkte auszuüben. In ziemlich reiner Form würde der so überaus energisch wirkungsfähige Kniehebel, der bekanntlich in der Wirkungsweise des Knies realisiert ist, unter folgender Annahme durch einen Grashalm zur Wirkung kommen.

Es sei der im Knoten etwas gekrümmte Grashalm mit dem einen Schenkel so auf eine Platte befestigt, dass der Halm wie ein aufgerichtetes Dreieck auf der Platte steht. Strebt dann, z. B. durch geotropische Wirkung, der Halm nach Geradestreckung, so wird der andere starre Arm gleitend fortgeschoben und wirkt, analog wie ein Kniehebel, mit grosser Energie gegen eine sich entgegenstellende Widerlage. Es geschieht im Princip dasselbe, wenn das gebeugte Knie des Menschen die Körperlast hebt, während der Erdboden dem anderen Schenkel die Widerlage gewährt.

Bis zu einem gewissen Grade können auch wohl Wurzel und Stengel nach obigem Princip wirksam werden, wenn die nöthigen Bedingungen

realisirt sind. Dabei ist auch zulässig, dass zwei vereinigte Schenkel gegen einen Punkt wirken, so dass auf diese Weise eventuell der gekrümmte Stengeltheil eines Keimlings beim Durchbruch durch die Erde an Energie gewinnen kann, wenn beide Schenkel nach Annäherung streben. Man hüte sich übrigens die Hebelwirkung in diesem Falle zu überschätzen und vergesse nicht, dass Starrheit der Schenkel, resp. die Verhinderung der Ausbiegung derselben eine unerlässliche Voraussetzung für sehr intensive Druckleistungen ist.

X. Algen.

Mag auch mit Hilfe veränderter Methoden die Bestimmung der Druckleistung kleinerer Objecte möglich sein, so habe ich mich doch derzeit darauf beschränkt, in einigen Algen den Einfluss des Eingipsens auf die Turgorenergie und auf das Wachsthum der Zellhaut zu controliren. Zu diesen Untersuchungen dienten *Spirogyra crassa* Kg., *Sp. bellis* Petit und *setiformis* (Roth)¹⁾, sowie *Chara fragilis* und eine unbestimmte *Nitella*.

Des Eingipsens und der Erhaltung des Lebens dieser Pflanzen bei passender Culturmethode ist schon früher gedacht (p. 240). Ich fand in der That *Chara* und *Nitella* noch vollständig lebendig und wachsthumsfähig, nachdem die Spitzentheile von Anfang Mai bis Anfang August im Gipsverband verweilt hatten. Auch von *Spirogyra crassa* und *bellis* waren einzelne der isolirt im Gips liegenden Fäden nach zwei Monaten noch vollständig lebend und im Stande, nach dem Befreien ihr Wachsen wieder aufzunehmen (p. 356). Ja *Spirogyra crassa* hatte sich in dieser Zwangslage besser erhalten als in Wasser, in welchem sie inzwischen copulirt hatte und dann zu Grunde gegangen war.

In allen diesen Pflanzen bewirkt das Eingipsen keine merkliche Turgorsteigerung. Dieses ist besonders scharf für *Spirogyra* zu constatiren, da bei dieser die plasmolytischen Werthe für Zellen desselben Fadens öfters nur um 0,1 Proc. Salpeter untereinander verschieden sind und ganz dieselben Werthe auch nach dem Eingipsen

¹⁾ Diese Bestimmungen verdanke ich Herrn P. RICHTER in Leipzig.

fortbestehen. Zu solchem Vergleiche zerschnitt ich einen Faden in drei Stücke, von welchen Nr. 1 frei, neben dem eingegipsten Stück Nr. 2, in demselben Wasser gehalten und schliesslich (also nach gewissem Wachsthum) gleichzeitig mit Nr. 2 auf den Turgorwerth untersucht wurde, der für Nr. 3 zu Beginn des Versuches festgestellt worden war. Mochte nun der Aufenthalt im Gips 2, 4, 8 oder 20 Tage gedauert haben, stets ergab sich derselbe plasmolytische Werth für alle drei Stücke, der durchschnittlich bei *Spirogyra crassa* 1,7 Proc., bei *Sp. bellis* 2,2 Proc. Kalisalpeter, bei *Sp. setiformis* 12 Proc. Rohrzucker betrug.

Die Bestimmung dieses Grenzwertes gelang bei den genannten Arten ganz gut, wenn sie auch durch die Plasmolyse bald, jedoch weniger als manche andere Arten von *Spirogyra*, geschädigt wurden. Empfindlicher und weniger geeignet für solche Versuche sind *Chara* und *Nitella*, bei welchen ich es vortheilhaft fand Rohrzucker anzuwenden. Als Markstein ist dann ziemlich gut die an verschiedenen Stellen einer Zelle beginnende Abhebung und Einbuchtung des Protoplasmakörpers zu benutzen. In dieser Weise wurden bei *Chara fragilis* Blätter und Berindungszellen, bei *Nitella spec.* Blätter und Internodialzellen beobachtet. Dabei ergab sich, dass zu beginnender Plasmolyse 11 bis 13 Proc. Rohrzucker nöthig waren und dass diese Schwankungen in gleicher Weise in gleichwerthigen und gleichalterigen Theilen einer Pflanze vorkamen. Eben solche Verhältnisse wurden dann nach 3-, 8- und 20 tägigem Eingipsen sowohl in *Chara*, wie in *Nitella* gefunden. — Nach einer mehr beiläufigen Beobachtung schien auch in einer *Cladophora* sp. das Eingipsen keine Turgorsteigerung erzielt zu haben.

Bei fehlender Turgorsteigerung muss für Erzielung der thatsächlichen Aussenleistung Hautentspannung nothwendig mitwirken. Für den Nachweis dieses entspannenden Hautzuwachses sind unsere Objecte allerdings schon deshalb nicht günstig, weil sich bei Aufhebung des Turgors *Spirogyra crassa* circa um 2 Proc., *Chara* und *Nitella* etwa um 3—4 Proc. verkürzen, doch gelang es immerhin dieses Hautwachsthum im Gipsverband in zureichender Weise nachzuweisen.

An *Spirogyra crassa* wurden in einem Faden 5—8 Zellen mikrometrisch vor und nach 6 tägigem Eingipsen gemessen. In Theilstrichen ($\approx 0,013$ mm) ergab sich dabei für zwei Fälle *a* und *b*

	Vor Eingipsen:	Nach Entgipsen:	Nach Plasmolyse mit 3 Proc. Salpeter:
<i>a</i>	95,5	97,0	95,0
<i>b</i>	104,0	105,5	103,5

Das entgipste turgesciente Fadenstück ist also länger geworden und wenn dasselbe bei Plasmolyse ungefähr auf die vor dem Eingipsen gemessene Länge zurückgeht, so ist nicht zu vergessen, dass der Faden vor dem Aufenthalt im Gipsverband durch Aufhebung des Turgors ebenfalls um etwa 2 Proc. verkürzt worden wäre.

Chara wurde behufs der Messung auf einen Glasmaassstab gelegt und unter Benutzung von bestimmten Stipularzellen als Marke konnte, unter Zuhilfenahme mikroskopischer Ablesung, der Messungsfehler unter 0,4 mm herabgedrückt werden. Von den vier übereinstimmenden Versuchen theile ich hier für einen die Maasse mit, welche an dem der Knospe nächsten (*a*) und an dem darauf folgenden Internodium (*b*) bestimmt wurden. Sie zeigen, dass während des 5tägigen Aufenthalts im Gips die Wandung einen merklichen Zuwachs erfahren hatte. Freie Internodien ähnlicher Grösse hatten in dieser Zeit ihre Länge fast verdoppelt.

	Vor Eingipsen:	Nach Entgipsen:	Nach Eintauchen in heisses Wasser:
<i>a</i>	4,8 mm	5,0 mm	4,8 mm
<i>b</i>	12,3 -	12,6 -	12,2 -

Bei voller Entspannung, die nach den obigen Versuchen erreicht zu werden scheint, würden unsere Pflanzen allmählich die volle Turgorenergie gegen den äusseren Widerstand wenden, also für ein plasmolytisches Aequivalent von 2 Proc. Salpeter einen Druck von ungefähr 7,2 Atmosphären entwickeln. Das dürfte also ausreichend sein, um zur Besiegung der Hindernisse zu führen, welche diesen Pflanzen in der Natur der Regel nach in nicht zu hohem Grade entgegentreten. *Spirogyra* ist übrigens günstiger gestellt, als *Chara*, deren grosse Knospe relativ ansehnlichen Widerstand bedingt. In wie weit bei *Spirogyra* der geringe Durchmesser und die damit verknüpfte verhältnissmässig ansehnliche Reibung bei Durchwanderung eines widerstehenden Mediums ins Gewicht fällt, bleibt hier unerörtert (vgl. p. 278).

Nach einigen Versuchen scheinen allerdings *Spirogyra crassa* und *bellis* nicht im Stande den Widerstand eines Thones zu besiegen.

durch welchen die Wurzeln von *Faba* leicht ihren Weg finden. In Thon, der diesen Wurzeln 80 g resp. 40 g Widerstand entgegensetzte (p. 324), wurden Fadenstücke von *Spirogyra* so gebracht, dass sie dem aufgedrückten Deckglas angepresst und also dem Lichte und der mikrometrischen Messung zugänglich waren. Bei Aufenthalt im dampfgesättigten Raum hatten nach 12 Tagen die Fäden in dem weicheren Thon 20—25 Proc. an Länge gewonnen, während in dem härteren Thon kein Zuwachs an den lebenden und nach dem Befreien wachsthumsfähigen Fäden eingetreten war.

XI. Versuche mit Grasknoten.

A. Allgemeines.

Trifft eine angestrebte Krümmung auf einen Widerstand, so kommt es zu einer erheblichen mechanischen Aussenleistung nur dann, wenn das Ausbiegen genügend vermieden ist. Deshalb üben die sich geotropisch krümmenden Wurzeln einen nur geringen Druck aus (p. 363), während die biegungsfesteren Stengel schon durch die Hebung der eigenen Last die Befähigung zu höherer mechanischer Arbeitsleistung demonstrieren.

Wie hoch aber bei voller Vermeidung der Ausbiegung die Aussenenergie zu steigen vermag, habe ich nur für die geotropische Krümmung der Grasknoten studirt, welche in der That besondern Vortheil gewähren. Denn indem die geotropische Reizung nur das zur Krümmung nothwendige Wachsen veranlasst, schliesst sich diese Mechanik enger an die Variationsbewegung ausgewachsener Gelenke an. In anderen Pflanzen dagegen schreitet das Längenwachsthum während und nach der Krümmung fort und wenn man auch durch geeignete Anbringung eines Gipsverbandes die Ausführung der Krümmung auf eine kurze Strecke einschränken könnte, würde diese doch weiterhin so lange an Länge zunehmen, bis sie ausgewachsen ist. Würde man aber zwei aneinanderstossende Gipshüllen einseitig durch ein Gelenk verbinden, so wäre eine nach der Verbindungsstelle concave Krümmung die nothwendige Folge des nach Möglichkeit fortschreitenden Längenwachsthums und

bei Hemmung dieser Krümmung würde die entsprechend umgesetzte Energie des Längenwachstums zur Wirkung kommen. Durch solche Einengung der activen Strecke kann also bei fortwachsenden Pflanzen z. B. die Energie der geotropischen Krümmungskraft nicht ermittelt werden.

Diese Bemerkungen sollten einerseits den Vortheil der nur zum Krümmungszweck wachsenden Grasknoten hervorheben und zugleich daran erinnern, dass jede entsprechende ungleiche Vertheilung des Wachsens zur Krümmung führen muss, gleichviel ob diese Differenz durch einseitige mechanische Hemmung oder durch active Thätigkeit der Pflanze herbeigeführt wird. Für die mechanische Leistung ist wieder nur die reale Existenz eines Krümmungsstrebens entscheidend und der geotropische Reiz vermag also allein durch das ausgelöste Wachsen Aussenleistungen zu veranlassen. Doch ist es erlaubt ebensowohl von geotropischer Aussenleistung, wie von geotropischer Krümmung zu reden, da beide nur die sichtbar werdenden Erfolge der Reaction sind.

Zur Ermittlung der mechanischen Aussenleistungen dienten abgeschnittene Grashalme, welche nach einem Controlversuch an Leistungsfähigkeit nichts einbüßen. Der Halm wurde, wie es Fig. 40 in natürlicher Grösse zeigt, bis an den Knoten mittelst Gips (*a*) in das Glasrohr (*b*) eingesetzt, das eine Füllung von feuchten Sägespänen erhielt. Der andere Halmschenkel wurde durch Eingipsen in das Glasröhrchen (*c*) fixirt. Dieses trug die Metallschlinge (*d*), welche mittelst eines steifen Drahtes mit dem Dynamometer verbunden wurde. Als solches diente theilweise die Druckfeder, nachdem an Stelle

Fig. 40. Natürl. Grösse.
Das Rohr *b* ist abgekürzt
gezeichnet.

der Glasplatte (*c*) (Fig. 3 p. 251) ein Häkchen angebracht war, theilweise ein Hebel dynamometer¹⁾, das 16fach vergrößerte. Durch Beobachtung der Zeigerspitze des letzteren mit dem Messmikroskop lieferte dieses die gleiche, ausreichende Genauigkeit wie die Druckfeder, während die Halme, bis zur Erreichung des nöthigen Gegen druckes, nur eine geringe, zu vernachlässigende Krümmung aus führten.

In den uns hier beschäftigenden Grashalmen wird bekanntlich die geotropische Aufwärtskrümmung allein in den Knoten ausgeführt. Diese bewahren, nachdem sie in normaler Verticalstellung ausgewachsen sind, die Fähigkeit, durch den geotropischen Reiz das zur Krümmung führende Wachsen aufzunehmen, eine Fähigkeit, die erst im höheren Alter erlischt und die auch nur eine begrenzte Ver längerung, also nicht eine öftere Wiederholung der geotropischen Krümmung gestattet²⁾.

Fig. 44. Medianer Längs schnitt durch den Blatt knoten von *Triticum spelta*. Vergr. 8fach.

Geotropisch activ ist aber nur der der Blattscheide angehörende Theil des Knotens, sagen wir kurz der Blattknoten (*b* in Fig. 11). Der umschlossene Stengeltheil (*h*) verhält sich rein passiv. So lange er noch jugendlich und sehr wachsthumthätig ist, setzt derselbe keinen nennenswerthen Wider stand entgegen, allmählich aber nimmt letzterer zu, und kann mit dem Alter so weit gehen, dass er die Ausführung der angestrebten Krümmung des Blattknotens nahe zu verhindert. Dem entsprechend erfolgt beim Entfernen des Blattknotens eines nicht zu jugendlichen geotropisch gekrümmten Knotens ein erhebliches Zurückschnellen des passiv gebeugten Stengeltheils. Im Einklang hiermit reagiren die isolirten Stengeltheile nicht geotropisch und in der Jugend sind sie so weich und plastisch, dass sie unter der eigenen Last sich herabsenken. Dagegen bewahren die Blattknoten, nach Entfernung des Stengels, ihre volle Activität,

1) Abgebildet in PFEFFER, Periodische Bewegungen 1875, p. 9.

2) SACHS, Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. I, p. 205.

gleichviel ob sie bei dieser Entfernung intact blieben oder in zwei oder mehrere Hälften gespalten wurden¹⁾.

Auf den besonderen biegungsfesten und wachsthumsfähigen Bau dieses Blattknotens müssen wir späterhin noch in etwas eingehen. Hier sei nur erwähnt, dass in dem Blattknoten und in der anschliessenden nur biegungsfest construirten Blattscheide²⁾ der intercalär wachsende Halm eine volle Widerlage findet. Derselbe befindet sich also in einer analogen Lage, wie der in einem Gipsrohr gleitende Spitzentheil der Wurzel, dessen Plasticität er theilt. Wie die Wurzel vermag aber auch der Stengeltheil, bei solcher ein Ausbiegen verhindernden Widerlage, hohe Aussenenergie zu entwickeln und demgemäss unter Hebung der Last des Halmes in die Länge zu wachsen.

Obiges gilt zunächst für unsere Versuchsobjecte, für *Triticum spelta*; *Tr. sativum*; *Hordeum vulgare*; *Secale cereale*; *Glyceria spectabilis* und für die meisten Gräser. Indess gibt es auch Abweichungen. So sind im Knoten von *Zea mais*³⁾ Halm und Blatttheil geotropisch activ und bei der mässigen Dicke des Blatttheils ist ein solches Zusammenwirken nöthig, um die hier in Betracht kommenden hohen Lasten zu überwinden. Ferner ist bei Mais das ganze junge Internodium mitsammt der Blattscheide merklich geotropisch, ein Verhalten, das in Andeutungen bei manchen anderen Gräsern gefunden wird. Die Wachstumsrichtung z. B. der Rhizome von *Triticum repens* mag noch daran erinnern, dass nicht alle Grasknoten dieselben Eigenschaften besitzen müssen. Und für den Knoten von *Tradescantia* und *Polygonum* ist umgekehrt die Blattscheide der passive, das umschlossene Stengelstück der active Theil⁴⁾.

B. Druckleistungen.

Sehen wir zunächst ab von der Ungleichwerthigkeit der Gewebecomplexe im Blattknoten, so ist doch die in diesem activen Gewebe-

1) Vgl. DE VRIES, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880, Bd. IX, p. 483.

2) SCHWENDENER, Das mechan. Princip im anatom. Bau der Monocotylen 1874, p. 92.

3) Anatomisches über *Zea mais* bei DE BARY, Vergleichende Anatomie 1877, p. 344; STRASBURGER, Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen 1891, p. 340.

4) Ueber Passivität des Marks u. s. w., vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 318.

ringe entwickelte Druckintensität aus den empirischen Druckbestimmungen noch weniger präcis ableitbar, als bei den in gerader Richtung fortwachsenden Organen.

Wie ich seiner Zeit in den Periodischen Bewegungen (1875, p. 99) entwickelte, ist auch der Krümmungsmechanismus in den Grasknoten einem Winkelhebel zu vergleichen, dessen Drehpunkt, resp. neutrale Achse, in unseren Knoten nahe unter der concav werdenden Flanke zu suchen ist. Man denke sich etwa an Stelle des Blattknotens einen Kautschuckeylinder gesetzt, der an der oberen Seite mit einem Stahlstreifen verkittet ist, das mit den entsprechenden Theilen der den Blattknoten begrenzenden Gewebe fest verbunden ist. Der comprimirt Kautschuckeylinder ist an die Stelle des activ wachsenden Blattknotens getreten und entwickelt, wie dieser, eine Summe paralleler Kräfte gegen die plattenförmige Widerlage, die den einen kurzen Schenkel des Hebels bildet, dessen langer Schenkel das gegen den Messapparat wirkende Halmstück vorstellt.

Lässt man an Stelle des Kautschucks etwa ein cylindrisches Wurzelstück treten, so geht die Energie im Hebelsystem von diesem aus. Der Erfolg einer erzielten Krümmung aber mag ins Gedächtniss rufen, dass die mit dem Abstand von der neutralen Achse nothwendigerweise ungleiche Grösse des Zuwachses nichts über die Wachstumsenergie und die potentielle Aussenenergie in den bezüglichen Bogenstücken aussagen kann, denn Wachsthum und Leistungsfähigkeit sind in diesem radiär gebauten Wurzelstücke symmetrisch vertheilt.

Die Höhe der Energie, welche gegen den Halm wirken muss, um die durch das Gelenk entwickelte Krümmungskraft zu äquilibriren, ist natürlich genau genug bestimmbar. Aus der Länge des Hebelarmes ergibt sich ferner das statische Moment für jeden Knotenquerschnitt. Das von uns für die Mitte des Knotens berechnete Moment fällt übrigens, bei Benutzung eines längeren Hebelarmes, für andere Zonen des Knotens nicht sehr verschieden aus.

Für eine exacte Berechnung der Energieentwicklung in dem activen Knotengewebe fehlt die correcte Kenntniss der Lage des Drehpunktes (der neutralen Achse) und die Angriffsweise der parallelen Kräfte, d. h. die Lage des Schwerpunktes.

Ein ziemlich sicherer Schluss auf die Lage der neutralen Achse ist aus den Krümmungen abzuleiten. Nach genauen mikrometrischen

Messungen an den sich schwach ($20\text{--}25^\circ$) krümmenden Knoten von *Triticum spelta* und *Hordeum vulgare* ist die Verkürzung der Concavseite, gegenüber der Verlängerung der Convexseite gering, so dass hiernach bei einem 4 mm dicken Knoten die neutrale Achse etwa 0,25 mm unter der höchsten Stelle der Convexflanke zu suchen ist¹⁾. Schwache Krümmungen aber sind zur Beurtheilung dieser Lage jedenfalls für unseren Zweck massgebender als stärkere Krümmungen. Doch ist zuzugeben, dass bei mechanischer Hemmung der angestrebten Bewegung die neutrale Achse eine Verschiebung erfahren könnte, die sie aber dann wahrscheinlich der Concavflanke nur noch mehr nähern würde.

Lassen wir aber die neutrale Achse mit dem höchsten Punkte der Concavseite zusammenfallen, so ist damit diejenige Lage des Drehpunktes angenommen, bei welcher eine gegebene Energiesumme den höchsten, möglichen Druck gegen den Messapparat entwickelt, also umgekehrt der gemessene Druck die geringste Energieentwicklung im Knoten erfordert.

Bei gleichmässiger Vertheilung der parallelen Kräfte im Knoten fällt der Schwerpunkt dieser in den Mittelpunkt des Knotenquerschnitts, während er bei bevorzugter Leistung der Unterseite nach der Convexflanke rückt, die er natürlich nie erreichen kann, da anderweitige Gewebe activ betheiligt sind. Der Schwerpunkt muss also zwischen diesen Extremen liegen. Demgemäss sind in der

1) Die Messungen wurden an Tuschmarken an zwei opponirten Stellen auf Strecken von etwa 0,6 mm ausgeführt (1 Mikrometerstrich = 0,013 mm), so dass bei der schwachen Krümmung die Differenz zwischen Sehne und Bogen vernachlässigt werden konnte. So ergab z. B. in einem Falle der 4 mm dicke Knoten von *Triticum spelta* nach einer Krümmung von 22° (auf den Winkel der beiden Halmstücke bezogen), wenn man den Abstand der Messmarken vor der Krümmung beiderseits zu 100 Mikrometerstrich annimmt, für die Concavkante einen Rückgang auf 96 Strich, für die Convexkante eine Verlängerung auf 164 Strich. Aus vier weiteren Versuchen berechnete sich in gleicher Weise annähernd die im Text erwähnte Lage der neutralen Achse. Uebrigens ergaben Messungen von SACUS (Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. I, p. 206) an den Knoten von Mais, welche der Methode wegen die Genauigkeit unserer Versuche nicht erreichen konnten, zumeist wohl auch sich auf stärkere Krümmungen beziehen, dass die Verlängerung der Convexseite 2,7- bis 20 mal ansehnlicher war als die Verkürzung der Concavseite. — Ueber die Lage der neutralen Achse in den nicht wachsenden Gelenken vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 181.

folgenden Tabelle einmal die statischen Momente für diese Lage unter der Annahme berechnet, dass die neutrale Achse mit der Convexflanke zusammenfällt. Wahrscheinlicherweise ist der Schwerpunkt nahe der Mitte des Knotens zu suchen und die auf die Mitte bezogenen Werthe kommen deshalb wohl der Wahrheit am nächsten. Wenigstens ist der gesammte Blattknoten activ und bis dahin fordert keine Thatsache, dass bei Hemmung der Krümmung die untere Knotenhälfte in besonders bevorzugter Weise Energie entwickelt.

Thatsächlich ergeben die beiden Hälften eines längsgespaltenen Knotens gleiche Krümmung und gleiche Energie, doch ist, des möglichen Einflusses der Separirung halber, daraus kein vollgültiger Beweis zu entnehmen. Aus der nach der Concavseite abnehmenden Zuwachsgrösse kann aber, wie schon hervorgehoben wurde, kein Argument für eine gleichsinnige Abstufung der energetischen Leistung gegen eine Widerlage abgeleitet werden. Factisch müssen übrigens beim Krümmen alle Partieen des Blattknotens in einer ihrer Lage entsprechenden Weise activ, d. h. in correlativer Abhängigkeit wachsen, da, wie wir hören werden, die entwickelte Energie nicht ausreicht, um die Gefässbündelstränge passiv zu dehnen.

Mit der mechanischen Verhinderung des Krümmens, also bei unseren Messungen der Maximalleistung, fallen die passiven Widerstände des umschlossenen Halmstückes hinweg. Ebenso kommen die passiven Compressionen der Zellen der Concavflanke nicht zur Ausbildung, die bei ausgeführter Krümmung sich real einstellen¹⁾.

Nach diesen Gesichtspunkten sind in der Tabelle VII die in den Belegen unter gleicher Nummer aufgeführten Versuche zusammengestellt. Unter *a* steht die Versuchszeit, unter *b* der Durchmesser des Knotens, unter *c* die Querschnittsfläche der Mitte des Blattknotens. Columnne *d* bezeichnet das aus der Druckmessung, in Bezug auf den Abstand der Mitte des Blattknotens und für den Hebelarm von 1 mm Länge, berechnete statische Moment. Die Division dieses durch den Radius des Knotens liefert das statische Moment, welches in der Mitte des Knotens wirksam sein muss, wenn in diesen der Schwerpunkt der parallelen Kräfte zu liegen kommt (Columnne *e*), während bei Annahme des Schwerpunkts an der Convexkante das unter *f* verzeichnete,

1) Ueber Compressionen in Gelenken vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II. p. 184.

also durch Division von d durch den Durchmesser erhaltene statische Moment erhalten wird. Der Quotient aus e und der Querschnittsfläche (c) kennzeichnet die Energie, welche, bei gleichmässiger Vertheilung dieser, für 1 qmm Querschnittsfläche in dem activen Blattknoten entwickelt werden muss, wenn der Schwerpunkt in der Mitte liegt und der Hebelarm dem Radius entspricht. In h ist dieser auf Atmosphärendruck ausgerechnete Werth aufgeführt.

In dem Versuche 42 mit Mais ist unter c die Querschnittsfläche des ganzen Knotens, also einschliesslich des umschlossenen Halmtheils, verzeichnet und in Bezug auf diesen Querschnitt sind auch die Werthe in der Columnne g und h berechnet.

Tabelle VII.

Nr.	Versuchsdauer	Durchmesser d. Knotens	Active Querschnittsfläche	Statisches Moment für 1 mm	Statisches Moment f. d. Mitte d. Knotens	Statisches Moment für die Convexkante	Energie e/c	
							pr. 1 qmm	in Atm.
a	b	c	d	e	f	g	h	
<i>Triticum spella</i>								
38	159 Std.	4,2 mm	11,5 qmm	3437 g	1637 g	818 g	141,7 g	43,7
39	94 -	4,4 -	12,0 -	4286 -	1948 -	974 -	162,3 -	15,7
<i>Triticum vulgare</i>								
40	93 Std.	3,6 mm	8,2 qmm	2291 g	1273 g	637 g	155,2 g	15,0
<i>Hordeum vulgare</i>								
41	92 Std.	5,0 mm	13,4 qmm	5006 g	2000 g	1001 g	149,3 g	14,4
<i>Zea mäs</i>								
42	87 Std.	9,4 mm	69,4 qmm	22110 g	4704 g	2352 g	67,8 g	6,6

Wie aus den Resultaten hervorgeht, findet in den Knoten eine sehr hohe Kraftentwicklung statt, zu der sie aber auch befähigt sein müssen, um z. B. unter Bewältigen des ansehnlichen Eigengewichts des Halmes die geotropische Hebung eines Halmes bewirken zu können (Kap. XI, E).

Dem entsprechend ist auch die in den activen Geweben entwickelte Intensität der Energie sehr ansehnlich. Wahrscheinlich wird

sie annähernd durch die in den Columnen *g* und *h* angeführten Werthe wiedergegeben. Jedenfalls kann diese Intensität nicht auf die Hälfte sinken, da dieses die unmögliche Lage des Schwerpunktes der Kräfte auf der Convexkante voraussetzt. Ja man darf sicher erwarten, dass dieser Schwerpunkt nicht um den halben Weg von der Mitte gegen die Convexkante vorrückt und selbst wenn dieses zuträfe, würde die Energie-Intensität doch nur von 15 Atmosphären auf 11,2 Atmosphären sinken. Dazu kommt, dass jede Verschiebung des Drehpunktes (der neutralen Achse), von der Concavseite gegen die Mitte hin für die Erzielung der gemessenen Leistung eine entsprechende Erhöhung der Energie-Intensität fordert.

Thatsächlich sind aber die heterogenen Elemente des Blattknotens nicht gleichwerthig und die unter Voraussetzung der Gleichwerthigkeit vorgenommene Reduction kennzeichnet deshalb nicht, wie schon bei Behandlung der Wurzeln (p. 276) erörtert wurde, die Leistung der einzelnen Zellen, welche theilweise sicherlich eine höhere Aussenenergie entwickeln.

Es ist deshalb auch nicht gesagt, dass in dem Knoten von *Zea* mais geringere Druckintensität erzeugt wird, da wir den Gesamtquerschnitt der Rechnung zu Grunde legten, während es wohl möglich ist, dass entweder der Blatttheil, oder der Stengeltheil des Knotens hervorragend in der Aussenleistung betheiligt ist.

Nach den Resultaten mit *Triticum* und *Hordeum* ist die Intensität der Aussenleistung in den geprüften Keimwurzeln geringer als in unseren Knoten, deren energetische Leistung die des Cambiums der Bäume erreicht, oder vielleicht übertrifft (p. 376).

Bei Hemmung des angestrebten Längenwachsthums kommt auch in den Grasknoten in correlativer Weise ein Dickenwachsthum zu Stande, das, wie längst bekannt ist, eine Hervorwulstung der unteren Gelenkhälfte herbeiführt¹⁾. Bringt man unsere Objecte so in einen Gipsguss, dass der Halm beiderseitig bis in die Nähe des Knotens fixirt, der Knoten selbst aber allseitig frei ist, so sind die Erfolge der geotropischen Reizung, bei Hemmung der Krümmung, schön zu beobachten. Nach 4—5 Tagen ist die genannte Hervorwulstung an mittelalten Knoten sehr gering und selbst an jüngeren Knoten oft

1) DE VRIES, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. IX, 482; NOLL, Arbeit. d. botan. Instituts in Würzburg 1888, Bd. III, p. 509.

noch recht schwach, weiterhin kann sie aber sehr ansehnlich werden und selbst das Auftreten eines Spaltes zwischen oberer und unterer Knotenhälfte erzielen. Dieses ist wesentlich durch die entsprechenden Druck- und Zugcomponenten bedingt, welche durch das nach Thunlichkeit ausgeführte Längenwachsthum der Convexseite erzielt werden, ein Wachsthum, das auch die Abhebung des Blattknotens von dem umschlossenen Halm herbeiführen kann.

Eine Umgipsung des Knotens macht diese Wachsthumsvorgänge unmöglich, doch wird jetzt naturgemäss ein Druck gegen die Gipshülle ausgeübt. Ein näherer Verfolg dieses Druckes lag nicht in meinem Plane und so wurde nur ein Versuch mit einem Knoten von Cinqantino-Mais nach der Manier der Querdruckbestimmung ausgeführt. Es ergab sich dabei für den fixirten Knoten eine Energie des Querdrucks von 53,3 g pr. 4 qmm⁴).

Anders ist die Sachlage, wenn man den Halm durch Umgipsen zwischen zwei sich aneinander schliessende Gipsplatten bringt, von denen jede eine Längshälfte des Halmes und des Knotens umschliesst. Nach Horizontalstellung der Gipsplatten sucht dann der nach geotropischer Krümmung strebende Halm den oberen Gipsdeckel abzuheben und wenn die zur Verhinderung dieses Abhebens nöthige Energie bestimmt ist, so muss diese mit der Länge der im Gips steckenden Halmhälfte multiplicirt werden, um das im Knoten krümmend wirkende statische Moment zu finden. Der Gewinnung exacter Resultate stellen sich indess einige Schwierigkeiten entgegen und so beschränke ich mich, ohne näher auf diese Versuchsanstellung einzugehen, darauf die Resultate eines Experimentes mit *Hordeum vulgare* mitzutheilen. Für den 4,2 mm dicken Knoten berechnete sich nach 7 Tagen für die Knotenmitte ein statisches Moment von 1844 g. Bei einer Querschnittsfläche des Blattknotens von 42,4 qmm ergibt sich daraus eine Druckintensität von 449,9 g, also zufällig ebensoviel wie in dem unter Nr. 41 in Tab. VII auf *Hordeum* bezüglichen Versuche.

Nach diesen und anderen Erfahrungen ist also eine geringe Hervorwulstung der abwärts gewandten Knotenhälfte ohne Bedeutung für die Aussenleistung. Die durch solches Wachsen erzielte, in den in Tab. VII

4) Wie und warum sich bei diesen vollen Wachsthumshemmungen die anatomischen Verhältnisse anders gestalten, als bei Ausbauchung des Knotens, wird in einer Arbeit von Dr. HEGLER dargethan werden.

mitgetheilten Versuchen kaum merkliche Vergrößerung der Querschnittsfläche wurde ohnedies mitbestimmt. Die geringe Verminderung des Querdurchmessers, welche das mit dem Aufhören des Gegendruckes sich vollziehende Krümmen bedingt, durfte ich ausser Acht lassen, da dadurch z. B. in einem concreten Falle eine Verkleinerung der Fläche von 12,6 auf 12,0 qmm bedingt war.

Die allmählich ansehnlicher werdende geotropische Anschwellung veranlasst während längerer Zeit ein langsames Ansteigen der gegen den Messapparat ausgeübten Druckwirkung. Ich habe indess dieses, sowie überhaupt den Gang der Druckzunahme nicht näher verfolgt. Die in den Tabellen (Anhang Abth. VI) berechneten stündlichen Zunahmen lassen denselben Verlauf erkennen, wie wir ihn für Wurzeln und Keimstengel fanden. Doch muss in diesem Reizvorgange im Grasknoten die Bewegung und somit auch der Druck zunächst langsam beginnen. Davon lassen aber unsere Versuche naturgemäss nichts erkennen, da die erste Ablesung erst lange nach Beginn des Versuches geschah und da zudem sogleich mit dem Beginn ein gewisser Gegendruck gegen den Halm eingestellt wurde.

C. Turgorverhältnisse.

Die mechanische Vermittlung der Aussenleistung kommt in den Grasknoten ebenfalls durch entsprechende Entspannung zuwege, die, analog wie bei den Wurzeln, von einer Turgorschwellung begleitet sein kann. Eine solche wurde bisher bei der mechanischen Hemmung der geotropischen Bestrebungen im Knoten von *Hordeum vulgare* beobachtet, während unter gleichen Umständen der Turgor in den Knoten von *Triticum vulgare* und *spelta* unverändert blieb und nach flüchtigen Beobachtungen scheint es, dass sich wie die letztgenannten Pflanzen auch *Triticum polonicum* und *Glyceria spectabilis* verhalten.

Die Grasknoten sind schon deshalb keine günstigen Versuchsobjecte, da wohl die gleichen Gewebepartien in demselben Gelenk annähernd gleichen Turgor besitzen, in verschiedenen Gelenken derselben Pflanze aber erhebliche Differenzen bieten, so dass z. B. in *Triticum* und *Hordeum* der plasmolytische Grenzwert des Aussen-

parenchyms in der Knotenscheide zwischen 5—9, der des interfascicularen Parenchyms zwischen 8—12 Proc. Kalisalpeter gefunden wurde.

Bei alledem herrscht in dem einzelnen Knoten eine Turgorvertheilung, welche in ihren allgemeinen Zügen durch die nebenstehende Skizze Fig. 12 versinnlicht wird, welche namentlich auf Grund der Erfahrungen an *Triticum vulgare* construiert wurde. In diesem schematisirten Knotenquerschnitt bezeichnen die eingeschriebenen Zahlen die Salpeterprocente, welche innerhalb des umgrenzten Areales zu beginnender Plasmolyse nöthig waren, wobei es sich natürlich nur um annähernde Mittelwerthe handelt und wobei nicht zu vergessen ist, dass der Turgor sich nicht sprungweise sondern allmählich ändert.

Fig. 12. Darstellung der Turgorvertheilung in dem schematisirten medianen Längsschnitt des Knotens von *Triticum vulgare*. In der linken Blattknotenhälfte ist der Verlauf des Gefässbündels punktiert angegeben.

Von dem interfascicularen Parenchym aus nimmt der Turgor gegen die Epidermis bis auf 8 Proc. Salpeter ab. Dieser Abfall geht in der Längsrichtung des Knotens noch weiter, so dass nach beiden Seiten, ausserhalb des Knotens, ein Werth von 5 Proc. Salpeter erreicht wird. In den Leitbündeln ist der plasmolytische Werth schlecht zu controliren, doch ist er in den Collenchymzellen anscheinend etwa so hoch wie in der Epidermis, also geringer als in dem turgorreichsten, in dem interfascicularen Parenchym.

Diese Turgorverhältnisse erhalten sich in den abgeschnittenen Halmen und bleiben auch bei *Triticum vulgare* und *spelta* unverändert, wenn die Knoten im eingegipsten Zustand 3—8 Tage horizontal gehalten werden. Nach solcher Behandlung ist aber bei *Hordeum vulgare* der Turgor auf der Unterseite in dem gleichsittirten Parenchym um 4—2 Proc. Salpeter höher als auf der nach oben gerichteten Seite. Doch ist auch ohne solche Steigerung der Turgor so

hoch, dass in jedem Falle eine höhere osmotische Energie zur Verfügung steht als in den Wurzeln.

Schon die Erfahrungen mit *Hordeum* sprechen entschieden dafür, dass nicht etwa geotropisch eine transitorische, unter dem Einfluss von Salpeter schwindende Turgordifferenz inducirt wird (vgl. p. 295). Die directe empirische Bestätigung hierfür ergab sich durch Controle der Biegungsfestigkeit in den Knoten von *Triticum vulgare*, welche geprüft wurde: 1) nachdem die Knoten 3 Tage im Gipsverband horizontal gehalten worden waren; 2) nach darauf folgender einstündiger Behandlung mit 7proc. Lösung von Kalisalpeter und 3) nachdem die Knoten durch einstündigen Aufenthalt in Wasser wieder völlig turgescent geworden waren. Sie ergaben nun dieselbe Biegungsfestigkeit wie sogleich nach dem Entgipsen, d. h. die durch den Salpeter sehr stark deprimirte Biegungsfestigkeit kehrte im Wasser voll auf den ursprünglichen Werth zurück.

D. Die Mechanik der Aussenleistungen.

Auch in den Grasknoten wird die Aussenleistung erreicht, indem die Turgorenergie gegen die Widerlage gelenkt wird, doch ist diese Vermittlung, in Rücksicht auf die Verschiebung der ansehnlichen Gewebespannung, etwas näher zu betrachten.

Der allein active Blatttheil des Knotens wird bekanntlich von ringförmig angeordneten Leitbündeln durchzogen, welche durch das

Fig. 43. Stück des Querschnitts aus dem Blatttheil des Knotens v. *Triticum spelta*. Auf der Innenseite der Leitbündel ist der Xylemtheil markirt.

umgebende dünnwandige Parenchym in Zugspannung versetzt sind (Fig. 11 p. 390 und Fig. 13). Beim Isoliren verlängert sich dieses positiv gespannte Parenchym in unseren Objecten um 30 bis 40 Proc., während das Leitbündel sich um weniger als 1 Proc., also bei der geringen absoluten Länge in einer für das freie Auge nicht bemerklichen Weise verkürzt.

Diese Gefäßbündel bestehen ganz vorwiegend aus dickwandigem Collenchym; Xylem und alle anderen Elemente sind also auf ein Minimum reducirt und es mag deshalb erlaubt sein, schlechthin von Collenchymsträngen zu reden. Mit dem Austritt aus dem Blattknoten

wird das Collenchym durch Sclerenchymfasern ersetzt und damit geht die biegungsfeste und zugleich wachstumsfähige Construction verloren, welche in dem Knoten factisch erzielt ist¹⁾. Die bedeutende Mächtigkeit der Gefässbündel — sie nehmen bei *Triticum* etwa 30 Proc. des Querschnitts im Blattknotenringe ein (vgl. Fig. 13) — kommt der Festigung des Knotens des weiteren zu statten.

Die Collenchymstränge verbinden also, als genügend feste Pfeiler, die dem Blattknoten sich anschliessenden Gewebemassen, so dass diese als Widerlage dem positiv gespannten Parenchym des Knotens dienen können, das natürlich überall mit den Leitbündeln fest verkettet ist. Das Parenchym aber vollbringt die zur Erzielung der Zugspannung nöthige Aussenleistung in principiell gleicher Weise wie ein Gewebe, das gegen einen Gipsverband oder gegen einen umhüllenden Kautschuckschlauch zu arbeiten hat, d. h. also durch Entspannen der Zellhaut vermittelt des entsprechenden Flächenwachthums (p. 379). Und zwar wurde dieses Entspannen hier so weit getrieben, dass ganz oder nahezu die volle Turgorkraft zur Wirkung gegen die lebendige Widerlage kam, eine Kraft, die indess bei der hohen Elasticität der Collenchymstränge nur eine sehr geringe Verlängerung dieser zur Herstellung einer äquivalenten Gegenspannung benöthigte. Mit dieser Zugkraft ist die Elasticitätsgrenze der Collenchymstränge noch lange nicht erreicht und wenn bei geotropischer Reizung des Grasknotens neues Wachsen beginnt, so ist eben durch diesen Reiz ein actives Wachsen in den Collenchymsträngen veranlasst, ein Wachsthum, welches diese Stränge mit dem Krümmen in der unteren Hälfte des Knotens auf die doppelte Länge zu bringen vermag.

Dieses durch die geotropische Reizwirkung veranlasste Wachsen im Collenchym wird auch aufgenommen, wenn die mechanische Hemmung die Ausführung der angestrebten Krümmung unmöglich macht. Mit Verlängerung des Bündels aber wird die bis dahin von dem Collenchym getragene Aussenenergie des Parenchyms disponibel und demgemäss gegen die Widerlage gerichtet. Diese Uebertragung schreitet so lange fort, bis endlich die ganze Druckkraft des Parenchyms gegen die Widerlage wirkt, bis also das Collenchym die Zugspannung verloren hat.

1) Vgl. SCHWENDENER, Das mechan. Princip im Bau d. Monocotylen 1874, p. 92.

Bis dahin diente das Wachsthum im Collenchym nur dazu, die Aussenenergie des Parenchymis auf einen anderen Körper zu übertragen, und sofern schon gegen das Collenchym die höchste Aussenleistung entwickelt war, ist eine Steigerung über dieses Maass ausgeschlossen. Von da ab setzt aber das Collenchym sein Hautwachsthum fort und bringt hierdurch auch seine Turgorkraft gegen die Widerlage zur Wirkung. Das Collenchym kommt dadurch, ebenso wie das Parenchym, in positive Spannung gegen den äusseren Widerstand, der frühere Spannungsantagonismus zwischen beiden Geweben ist jetzt somit aufgehoben. Doch kehrt dieser sogleich nach Beseitigung des äusseren Hemmnisses wieder, da das hoch elastische Collenchym schon nach sehr geringer Verlängerung dem ansehnlichen Verlängerungsstreben des Parenchymis Schranken setzt¹⁾.

Selbstverständlich kommt es nur zu einer entsprechenden Verminderung besagter Gewebespannung, wenn der Grashalm schon durch das Aufbieten eines Theils seiner potentiellen Energie das Hemmniss besiegt und vor sich herschiebt. Jetzt wächst also das Collenchym, trotz der verminderten Zugspannung, weiter und um gegen einen grösseren Widerstand die eigene Turgorenergie zur Wirksamkeit zu bringen, hat das activ thätige Collenchym in derselben Weise zu verfahren, die auch sonst dazu dient, die bis dahin von der Zellwand getragene Turgorspannung nach aussen zu wenden. Die besagten Spannungsverschiebungen aber sind die naturgemässe Folge davon, dass das Flächenwachsthum der Haut bei unbesiegbarem mechanischen Widerstand nach Möglichkeit fortschreitet und dass demgemäss in dem schon auf seinen Grenzwert zuvor angelangten Parenchym das fernere Wachsen ebensogut stille steht, wie in einer Wurzel, die auch nicht mehr weiter wächst, nachdem in einem Gipsverband die höchste Aussenleistung erreicht ist.

Der besprochene Erfolg sagt also nur aus, dass im Streben nach Wachsthum Collenchym und Parenchym gegen eine Widerlage in gleichem Sinne reagiren. Die normal gebotenen Spannungsverhältnisse und Eigenschaften bringen es aber mit sich, dass das Wachs-

1) Eine Verschiebung der Spannungsverhältnisse wird stets erzielt, wenn man Gewebe genügend comprimirt. Uebrigens spielen sich Verschiebungen und Umkehrungen der Gewebespannungen im Leben vielfach ab, so z. B. auch wenn ein Anfangs positiv gespanntes Mark späterhin negativ gespannt wird.

thum des Collenchyms die Uebertragung der Aussenenergie des Parenchyms gegen einen fremden Widerstand regelt und ebenso dafür sorgt, dass bei Aufhebung des Widerstandes das Parenchym in den ihm normal gezogenen Schranken gehalten wird. Bei den specifisch verschiedenen Reactionsvermögen muss es natürlich nicht jede Pflanze und nicht jedes Gewebe bei mechanischer Hemmung des Wachsens bis zur völligen Entspannung der Zellhaut bringen und so ist es auch verständlich, dass in den eingegipsten Keimstengeln sich das normale Spannungsverhältniss, wenigstens dem Sinne nach, erhält (p. 380), wie es anderseits auch klar ist, dass ein positiv gespanntes Parenchym so lange seine Aussenleistung steigern kann, als es nicht zur totalen Entspannung gekommen ist.

Mit Rücksicht auf die Zellmechanik der Aussenleistung bietet also der Grasknoten in principieller Hinsicht nichts Neues. Auch ist schon betont (p. 294), dass die Gewebespannung im Wesen der Druckleistung gegen einen Widerstand nichts ändert. In der That würde in dieser Hinsicht der Gesamteffect derselbe bleiben, wenn, unter Ausfall der Collenchymstränge und der Gewebespannung die einzelnen Zellwandungen des Parenchyms entsprechend verstärkt und elastisch gemacht wären, wenn also jetzt die von dem Wachsthum und der Elastizität der Haut besorgte Regulation bei steigendem und fallendem Aussenwiderstand von jeder einzelnen Zelle besorgt würde.

Für die gemessenen Leistungen reicht die sehr ansehnliche Turgorenergie aus, denn durch 8 Proc. Salpeter — dem ungefähren osmotischen Aequivalente im Parenchym — wird ein Druck von ungefähr 28 Atmosphären entwickelt. Bei solcher Intensität genügt aber schon das Parenchym, um z. B. die im Versuch 39 (Tab. VII) verzeichnete Leistung zu erzielen. Denn wenn die active Fläche auch nur $\frac{2}{3}$ des Blattknotenquerschnitts (also 9 qmm) ausmacht, fordert der Befund dieses Experimentes nur 21,6 Atmosphären Druckintensität. Thatsächlich ist aber auch das Collenchym activ, wenn auch, bei der Dicke der Zellwandungen, die wirksame osmotische Fläche nicht gross ausfällt. Solche hohe Leistungen sind schon ohne jede Turgorschwellung möglich, die ohnehin nicht in allen Grasknoten bei Reaction gegen eine Widerlage eintritt.

Als Beleg für das Gesagte möge noch Folgendes mitgeteilt werden.

Die hohe Elasticität des Gefässbündels ergeben die noch mitzuteilenden Dehnungsversuche, doch zeigen auch directe Messungen, dass der Collenchymstrang durch die im Gelenk auf ihn wirkenden Kräfte eine nur sehr geringe Dimensionsänderung erfährt. Denn nach mikrometrischen Messungen kommt beim Tödten oder Plasmolysiren des Knotens im Collenchymstrang und mit ihm im Knoten, nur eine Verkürzung von etwa 1 Proc., d. h. von 0,05 mm in einem 5 mm langen Knoten, zu Stande.

Dagegen ist, wie schon bemerkt, das umgebende Parenchym sehr verlängerungsfähig und an einer Längslamelle des Knotens stellen sich deshalb mannigfache Faltungen ein. Einen Einblick in den Sinn der Spannungen gewährt auch eine nach Art von Fig. 44 hergestellte Lamelle. An der einst ebenen Querschnittsfläche sind nach *q* hin inneres (*i. p.*) und äusseres (*r. p.*) Parenchym convex hervorgewölbt und haben durch ihre Zugwirkung die etwas concave Krümmung des Gefässbündelquerschnittes *c. x.* erzielt. Die Epidermis bewahrt, beiläufig bemerkt, beim Isoliren annähernd die Länge, welche sie im intacten Knoten besitzt.

Fig. 44. Der Knoten von *Hordeum vulgare* wurde zunächst quer durchgeschnitten u. dann diese Längslamelle aus dem Blatttheil dargestellt.

In Folge dieser Hervorwulstung des Parenchyms erscheinen an einem Querschnitt durch den Knoten die Gefässbündel erheblich eingesenkt und dieses Bild erhält sich in stark abgeschwächtem Grade auch dann, wenn der Turgor sogleich durch Eintauchen in heisses Wasser oder durch Plasmolyse aufgehoben wird. Da aber die Collenchymstränge sich kaum verkürzen, so folgt in Erwägung aller Umstände, dass das turgorlose Parenchymgewebe so lang oder etwas länger als das Gefässbündel ist, dass also diese Wandungen, um die im turgescenten Gelenk bestehenden Dimensionen anzunehmen, nicht mehr gedehnt werden müssen, d. h. also dass sie im intacten Gelenk entspannt sind. Die Erwägung aller Verhältnisse, insbesondere auch der Dimensionsänderungen in radialer Richtung, fordert, wie ich hier nicht detaillirt ausführen will, diesen Schluss für das

ganze Parenchymgewebe, mit Ausnahme der Epidermis und vielleicht der nächst anstossenden Zelllage.

Die constante Länge der vertical stehenden Grasknoten beweist unmittelbar, dass durch die auf das Gefässbündel wirkende Dehnkraft die Elasticitätsgrenze desselben nicht überschritten wird. Um eine solche Ueberschreitung zu erzielen, muss das Collenchym einen Zug von mehr als 1 bis 2 kg für 1 qmm erfahren¹⁾, eine Spannkraft, die thatsächlich in dem Grasknoten nicht erreicht wird. In einem concreten Falle betrug z. B. die Querschnittsfläche des Blattknotens von *Triticum spelta* 44 qmm, wovon 3,3 qmm auf das Gefässbündel, 7,7 qmm auf das Parenchym fielen. Dieses entwickelt eine absolute Kraft von etwa 2,3 kg, welche sich auf 3,3 qmm vertheilen, so dass 1 qmm des Gefässbündelstranges mit 0,7 kg gespannt wird. Selbst bei reichlicher Verdoppelung dieser Zugkraft, erreicht durch Anhängen eines Gewichts von 2,5 kg, erwies sich der Knoten noch vollkommen elastisch, während das Anhängen von 5 kg eine merkliche Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze erzielte²⁾. Nach dem Tödten durch Eintauchen in heisses Wasser fällt die Turgorspannung hinweg und jetzt brachte eine Belastung mit 5 kg, d. h. ein Zug von ungefähr 1,5 kg für 1 qmm, keine Dehnung über die Elasticitätsgrenze hervor. Innerhalb der Elasticitätsgrenze lassen die Knoten und ebenso die thunlichst isolirten Leitbündelstränge eine Verlängerung von 1—1,5 Proc. zu.

Die in dem Knoten wirksame Spannkraft ist also nie im Stande, eine plastische Dehnung des Collenchyms herbeizuführen. Dieses bewahrt auch gleiche Elasticitätsverhältnisse während des geotropischen Wachsens oder wenn die Ausführung dieses durch mechanischen Widerstand unmöglich gemacht ist, d. h. es ändert seine Elasticität nicht in einer bleibenden, durch den Versuch nachweisbaren Art. Uebrigens wird auch das Wachsen thatsächlich nicht durch mechanische, plastische Dehnung vermittelt (Kap. XIII).

1) Nach AMBRONN; vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 41. — Ueber Einfluss von Tödten auf das Collenchym vgl. J. COHN, Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, Bd. 24, p. 171.

2) In diesen und ähnlichen Versuchen kann man mit Vortheil die Objecte durch Eingipsen in Glasröhren fixiren, die zum Befestigen an ein Stativ, resp. zum Anhängen des Gewichts dienen.

Das zum Entspannen führende Wachsen des lebensthätigen Collenchyms im Gipsverbande ist in keiner Weise merkwürdiger wie das entsprechende Wachsen anderer Zellen. Dieses Wachsen ist aber eine absolute Nothwendigkeit, um überhaupt die hohe Energie des Parenchyms gegen die Widerlage zu lenken. Mit dem Wachsen ist ferner eine Abnahme der Spannung zwischen Collenchym und Parenchym unvermeidlich und nach den vorliegenden Erfahrungen geht das Collenchym schliesslich in positive Spannung gegen die Widerlage über. Dieses ist zwar, bei den geringen elastischen Dimensionsänderungen, durch directe Messungen am Collenchymstrang vor und nach dem Eingipsen kaum sicher zu ermitteln, wohl aber auf andere Weise nachzuweisen.

Eingegipste und 2 bis 4 Tage horizontal gehaltene Halme krümmten sich nämlich gleich nach dem Entgipsen um 5 bis 8 Grad und dieses trat auch dann ein, wenn längsgespaltene und von dem umschlossenen Stengel befreite Knoten angewandt wurden, also wenn ein sehr vollständiges und allseitiges Anschmiegen an die Widerlage erreicht war. Beim Tödten durch heisses Wasser geht diese Krümmung auf 3 bis 4 Grad zurück und erscheint in dieser Ausdehnung auch dann, wenn dieses Tödten vor dem Entgipsen vorgenommen wurde. Ein solches Krümmen fordert aber eine Verlängerung, die für die Convexflanke, in annähernder Uebereinstimmung mit der Rechnung, durch mikrometrische Messung zu 11—16 Proc. gefunden wurde, und die in den der convexen Flanke näheren Partien des Collenchymbündels eine Längenzunahme von mindestens 8—9 Proc. verlangt. Zu einer derartigen elastischen Verlängerung ist das Gefässbündel nicht befähigt; für ein plastisches Ausziehen fehlt die Kraft und so ist die Thatsache nur folgendermassen zu verstehen: das nach Wachsthum strebende Collenchymbündel stemmte sich, activ drückend, gegen die beiderseits gebotene Widerlage und in Folge dieses Längsdruckes kam ein gewisses seitliches Ausweichen zu Stande. Ein solches geringes Ausweichen ist in der That innerhalb des Gewebes des Blattknotens wohl möglich, ohne dass sich dieserhalb der äussere Umriss des Organes merklich ändern muss und es genügt hier wohl daran zu erinnern, dass neben gewissen Verschiebungen auch Compression von Parenchymzellen u. s. w. eine Rolle spielen kann.

Die positive Druckentwicklung des Collenchyms fordert aber wieder die mehr oder weniger weitgehende Lenkung der Turgorkraft gegen die Widerlage, wenn man nicht eine besondere, von den dünnwandigen Zellen abweichende Entwicklung der Aussenenergie annehmen will. Zugleich muss sich aber die Frage aufdrängen, ob nicht etwa, nach voller Entspannung der Haut, die Collenchymzelle noch fortwuchs und durch Intussusceptionswachsthum der Wandung, d. h. durch Ausscheidungsenergie, noch weiteren Druck gegen die Widerlage entwickelte. Möglich wäre solches sehr wohl (Kap. XIII), doch fordern die bisherigen Erfahrungen diesen Vorgang nicht nothwendig und für die Aussenleistung der Knoten ist die zur Verfügung stehende osmotische Energie thatsächlich genügend.

E. Vorgänge beim Ausführen der Krümmung.

In der Action gegen eine unverrückbare Widerlage sind auch die Grundzüge für die Beurtheilung der Leistungen bei Realisirung der angestrebten Krümmungsbewegung gegeben, in der aber doch besondere Verhältnisse und Bedingungen geschaffen werden. Ganz abgesehen von der stets nur begrenzten Krümmungsfähigkeit, von der Abnahme der geotropischen Reizung mit zunehmender Aufrichtung u. s. w., ist u. a. zu bedenken, dass mit dem Wachsen die gesammte auf die Ausführung dieses berechnete regulatorische Thätigkeit ins Spiel tritt.

Hierzu gehört die je nach dem zu bewältigenden Widerstand ungleiche Abschwächung der negativen Spannung des Collenchymstranges (p. 402). Und wenn für die Leistung von Aussenarbeit die früher entwickelten Principien allgemein gelten, so ist doch im Speciellen den mit der Krümmung sich ändernden Verhältnissen Rechnung zu tragen. Dazu zählt u. a. die durch Faltungen kenntlich werdende, mit zunehmender Krümmung sich steigernde passive Compression der Concavseite. Während so an dieser der Widerstand wächst, nimmt die Action und die Wachsthumsthätigkeit in dem Parenchym der Convexseite ab, so dass schliesslich bis auf das Collenchym reichende Risse auftreten können, d. h. das Parenchym wurde endlich gegen das noch activ fortwachsende Collenchym in negative Spannung gebracht.

Besser als durch diese Einreissungen im Gewebe kann die Rissbildung in aufgetragener Tusche zeigen, dass die neutrale Achse sehr nach oben gerückt liegt, wie das die schon besprochenen Messungen (p. 392) lehrten. Diese bezogen sich freilich nur auf geringere Einkrümmungen und lassen, wie meine anderweitigen Untersuchungen, die Frage offen, ob mit dem Fortschreiten des Einkrümmens die neutrale Achse eine Verschiebung erfährt.

Trotz des Antagonismus in gewissen Geweben muss doch im Allgemeinen die Ausgiebigkeit des Wachsens in den von der neutralen Achse ungleich entfernten Zonen regulatorisch gelenkt werden. Insbesondere gilt dieses auch für das Collenchym, das durch die im Gelenk entwickelbare, maximale Energie nicht plastisch dehnbar ist, dessen active Wachsthumsfähigkeit also dem verschiedenen Abstand von der neutralen Achse entsprechen muss.

Als Folge der während des Krümmens fortbestehenden Gewebespannung kommt beim Längsspalten des Halmes eine Zunahme der Krümmung in der oberen Hälfte, eine Abnahme in der unteren Hälfte zu Stande, analog wie solches in anderen geotropisch wachsenden Stengelorganen gefunden wird. Deshalb wird aber doch in jedem Krümmungsbogen, resp. in der entsprechenden Lamelle, in activer Weise Krümmung erstrebt. Es ergiebt sich dieses aus verschiedenen, hier nicht zu discutirenden Thatsachen. Und in Uebereinstimmung hiermit krümmt sich nach dem Halbiren des Halmes jede der beiden Längshälften ungefähr gleich schnell, gleichviel ob die Schnittebene aufwärts oder abwärts gewandt ist¹⁾.

Die Schnelligkeit der Krümmung ist indess kein Maassstab für die Energie und speciell für die gegen eine unverrückbare Widerlage ausgeübte Druckleistung. Neben den durch das Spalten veranlassten internen Reactionen fallen rein mechanische Momente ins Gewicht, so schon der Umstand, dass das Gelenk und somit der in diesem liegende Hebelarm auf die halbe Höhe reducirt sind. Bei so verwickelter Sachlage kann ich auch auf einen Versuch kein Gewicht legen, in welchem die obere und untere Hälfte eines Halmes von *Hordeum vulgare*, jede für sich, in der dem intacten Halm entsprechenden Stellung gleichzeitig auf ihre geotropische Druckenergie geprüft wurden.

1) Vgl. DE VRIES, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880, Bd. 9, p. 483.

Nach 3 Tagen ergab sich als statisches Moment für die obere Knotenhälfte (6,4 qmm Querschnitt) 806 g, für die untere (6,2 qmm Querschnitt) 698 g. Die Summe der Leistungen = 1504 g bleibt also weit zurück hinter dem statischen Moment von 5006 g, welches ein nur sehr wenig stärkerer intacter Knoten von *Hordeum vulgare* erzielte (Versuch 44 p. 395). Diese Leistung wird auch nicht erreicht, wenn man obige Summe von 1504 g, mit Rücksicht auf den im halbirten Knoten kürzeren Hebelarm, verdoppelt.

Geotropisch activ ist, wie schon erwähnt (p. 390) zumeist nur der Blatttheil des Knotens. Der noch jugendliche Stengeltheil ist so plastisch wie die wachsende Wurzelspitze und setzt deshalb der Krümmung nur geringen Widerstand entgegen. Allmählich gewinnt aber der Stengeltheil mehr Elasticität und sein Widerstand kann so weit wachsen, dass er die Krümmung ganz hindert, was ich besonders schön an alten Knoten der *Glyceria spectabilis* beobachtete. In Folge solcher Spannung schnellt bei Entfernung des Blattknotens der elastisch gebeugte Stengel erheblich, bis 30 Grad und mehr, zurück. Die zur Wiederherstellung der Krümmung nöthige Kraft gibt aber ein Maass für den Widerstand, welcher der Krümmungsthätigkeit des Blattknotens entgegen wirkte. Dieser Widerstand entsprach in mittelalten und sich kräftig geotropisch krümmenden Halmen einem statischen Moment von 400 und von 730 g. In entsprechendem Maasse ist also die Arbeitsfähigkeit des sich krümmenden Halmes gegen ein anderes äusseres Hemmniss vermindert. Bei Vermeidung der Ausbeugung, also in unseren Druckmessungen kommt aber diese Hemmung nicht oder doch nur in geringem Grade in Betracht.

Die mit dem Alter ohnehin abnehmende Actionsfähigkeit der Knoten wird durch den mechanischen Widerstand des umschlossenen Stengeltheils noch mehr herabgedrückt; die alten Knoten verlieren eben an geotropischer Hubkraft, während sie an Tragfähigkeit und Biegungsfestigkeit gewinnen. Thatsächlich sind auch oft alte Gelenke nicht mehr fähig, den horizontal gelegten Halm durch geotropische Krümmung zu heben, während sie, wie auch der Halm überhaupt, dessen Last, natürlich mit entsprechender Ausbiegung, zu tragen vermögen. Freilich tritt auch mit dem Heranreifen der Frucht in der Aehre eine erhebliche Zunahme des Gewichtes ein, dem durch seine Lage am

Halmende, in Bezug auf den untersten Knoten, ein sehr hohes statisches Moment entspricht. Von diesem Gesichtspunkt ist der obere Knoten weit besser situirt und wenn in ihm, wie in jedem Knoten, mit der Hebung, resp. der Einkrümmung, die Energie schwächer wird, so vermindert sich doch zugleich mit der Annäherung an die Verticalstellung der Hebelarm und damit die dem Gelenke entgegenwirkende Last. Hand in Hand damit wird das statische Moment in Bezug auf jeden folgenden Knoten verringert, so dass jetzt vielleicht die Krümmung in einem Knoten beginnt, der bisher die Last nicht zu bewältigen vermochte.

Bei der apicalen Lage der Aehre und der ansehnlichen Länge des Halmes ist das statische Moment für den basalen Knoten eines horizontal gehaltenen Grashalmes sehr ansehnlich. Zur Ermittlung dieses statischen Moments bestimmt man den Schwerpunkt, den Punkt bei dessen Unterstützung der Halm in horizontaler Lage balancirt, ferner das Gesamtgewicht. Das Product dieses mit der Distanz des Schwerpunktes von der Basis ist das in Bezug auf diesen Punkt gesuchte statische Moment.

Ein kräftiger 1,46 m hoher Roggen, dessen Aehre der Reife entgegen ging, wog z. B. 8,5 g. Da der Schwerpunkt von dem basalen Knoten 630 mm entfernt war, so hatte, bei Horizontalstellung des Ganzen, das 5,5 mm dicke Gelenk einer Kraft entgegenzuwirken, die, in Bezug auf einen Hebelarm von 1 mm, einem statischen Moment von 5355 g entsprach.

Für ein etwas jüngeres Exemplar von *Triticum vulgare*, dessen basaler Knoten annähernd den in Versuch 40 (p. 395) angegebenen Dimensionen entsprach, ergab sich ein statisches Moment von 2500 g. Da der Versuch 40 aber als Maximalleistung ein statisches Moment von 2291 g verzeichnet, so ist zur Bewältigung des Momentes von 2500 g kaum ein jüngerer Knoten geeignet, ein älterer mit schon starrem Stengeltheil aber nicht mehr befähigt. Ohne weiteres Eingehen auf Details mag nur noch erwähnt sein, dass für einen blühenden, kräftigen, 1,04 m hohen Cinquantinomais, bei Horizontalstellung, für die Basis ein statisches Moment von 46,2 kg ermittelt wurde.

F. Bemerkungen über die Krümmungsmechanik.

Es dürfte hier am Platze sein, einen kurzen Ausblick auf die Mechanik der Krümmungsbewegungen anzuschliessen, wenn ich auch thatsächlich nichts principiell Neues den in der Physiologie (Bd. II, p. 177) entwickelten, aber öfters nicht genugsam beachteten Grundzügen hinzuzufügen habe.

Selbstverständlich ist zur Erzielung der Krümmung eine relativ ungleiche Verlängerung der antagonistischen Hälften nothwendig und dieses Ziel wird entweder durch entsprechende Vertheilung des Wachstums (Wachsthumskrümmung) oder durch elastische Dehnung der Zellwände (Variationsbewegung) erreicht. Der Krümmung an sich aber verlaag man, ebensowenig wie einer Bewegung überhaupt, anzusehen, mit welchen Energie- und Hilfsmitteln sie erreicht wurde. Die Aufdeckung dieser ist eben eine der Aufgaben und diese fällt bei Wachsthumsbewegungen mit der Ermittlung der Wachstumsmechanik zusammen, die durchaus nicht in allen Fällen völlig identisch sein muss, ja im weitem Rückverfolg auf die Kette der maassgebenden und mithelfenden Factoren sicher sehr oft Differenzen aufzuweisen hat.

Da aber eine Turgorsteigerung keineswegs eine allgemeine Bedingung für die Beschleunigung des Wachsens ist, so ist eine Turgorsteigerung, resp. eine Turgordifferenz auch nicht als allgemeine oder primäre Ursache der das Krümmen herbeiführenden Wachstumsvertheilung zu erwarten. Wo während des Krümmens eine Turgorsteigerung sich einstellt, werden wir dieselbe vielmehr als ein unterstützendes Mittel im analogen Sinn anzusehen haben, wie in den Leistungen gegen Widerstände, in denen ebensowohl Veränderlichkeit als Constanz des Turgors gefunden wird.

In *Triticum vulgare* und *spelta*, in deren Knoten bei voller mechanischer Hemmung der Krümmung eine Turgorschwellung fehlt, bleibt eine solche begreiflicherweise auch aus, wenn die Krümmung, unter Leistung geringer oder ansehnlicher Aussenarbeit, realisirt wird. In *Hordeum* dagegen wird die Turgorschwellung um so ansehnlicher, je höher der zu überwindende Widerstand ist. Fehlt deshalb eine Turgorsteigerung unter normalen Krümmungsbedingungen, so ist nicht

ausgeschlossen, aber nicht nothwendig, dass jene sich bei Steigerung des zu bewältigenden Widerstandes einstellt. Thatsächlich scheint eine Turgorsteigerung in normalen Wachsthumskrümmungen häufig nicht einzutreten und WORTMANN¹⁾ sowie NOLL²⁾ vermissten eine solche in den von ihnen untersuchten geotropischen Krümmungen gänzlich. Ja diese Forscher beobachteten sogar bei Krümmungsbewegungen, in dem schneller wachsenden Gewebe der Convexhälfte, eine geringe Abnahme der Turgorkraft. Ein solches Verhalten ist übrigens gut zu verstehen, da auch das Constanterhalten der Turgorkraft eine regulatorische Thätigkeit fordert und schliesslich jede Selbstregulation nur innerhalb gewisser Grenzwerte eine Differenz zu vermeiden vermag (vgl. p. 304).

Dagegen können bei constanter Elasticität der Zellwand Bewegungen nur durch Turgorveränderungen erzielt werden und dieses Mittel ist bei den Reizbewegungen der Staubfäden der Cynareen, der Gelenke von Mimosa u. s. w. in der Pflanze dienstbar gemacht. Auch die geotropischen und heliotropischen Variationskrümmungen der Gelenke von Phaseolus u. s. w. mag die real gefundene Turgoränderung³⁾ betreiben, wenn es auch noch fraglich bleibt, ob letztere allein in diesen und den nyctitropischen Variationsbewegungen entscheidend ist⁴⁾.

Schon der Vergleich der Variations- und Wachsthumsbewegungen lehrt, dass die mechanischen Mittel der Ausführung selbst dann

1) Berichte d. botan. Gesellschaft 1887, p. 964.

2) Arbeit. d. bot. Instituts in Würzburg 1888, Bd. III, p. 511. Vgl. auch PFEFFER, Energetik 1892, p. 227.

3) HILBURG, Untersuch. a. d. botan. Institut in Tübingen 1881, Bd. 1, p. 31. Die gefundenen Differenzen von 1 Proc. Kalisaltpeter entsprechen einer Turgorintensität von 3,6 Atmosphären.

4) Eine nur transitorische und stets rückgängig werdende Turgorschwankung ist natürlich auf plasmolytischem Wege nicht zu erkennen. So liegt die Sache bei Mimosa u. s. w. und möglich wäre auch, dass aus solchem Grunde in den aus den Gelenken hergestellten Schnitten bei nyctitropischen Bewegungen eine Turgordifferenz nicht zu erkennen ist (vgl. PFEFFER, Energetik 1892, p. 228). Doch ist eine Vermittlung durch eine im Dienste des Lebens sich vollziehende Elasticitätsänderung in der nicht wachsenden Haut ebenfalls möglich und Torsionserscheinungen dürften eine solche bis zu einem gewissen Grade erfordern. Dass in Wurzeln und in Grasknoten sich die durch Widerstände reducirte Turgorsteigerung bei Plasmolyse erhält, wurde in dieser Arbeit speciell erwiesen.

nicht immer dieselben sind, wenn formell ähnliche Erscheinungen durch dasselbe äussere Agens veranlasst werden. Die immer und speciell auch in Bezug auf Krümmungsbewegung wiederkehrende Forderung, dass die Mechanik überall identisch sei, ist nur aus der natürlichen Neigung zu vereinfachendem Schematisiren oder aus engherziger Betrachtung der lebenden Natur zu verstehen. Denn in dem gesammten organischen Getriebe tritt allgemein eine bewundernswerthe Mannigfaltigkeit uns entgegen und dieses auch in Bezug auf die Wege und Mittel, auf die Combinationen, mit denen die Ziele erreicht werden. Der morphologischen Betrachtungsweise drängt sich solches so unwiderstehlich auf, dass es längst anerkannt wurde, doch liefert auch die Verwendung der Blattoorgane zum nahrungsbereitenden grünen Laubblatt, zur Construction der Sexualorgane, zur Uebernahme der Functionen der Wurzel sprechende Beispiele dafür, dass mit demselben Ausgangsmittel Verschiedenes erzielt wird. Umgekehrt wird auch der functionellen Bedeutung nach Gleiches mit verschiedenen Mitteln erreicht. Dieses lehrt nicht minder die verschiedene Manier, in welcher organische Nahrung gewonnen, in welcher ferner dasselbe Product erzeugt wird und das Leben mit und ohne Sauerstoffathmung liefert ein schönes Argument, wie engherziges Schematisiren sich gegen eine physiologisch so bedeutungsvolle Thatsache verschloss, die auf differente Gewinnung der nöthigen Betriebsenergie hinausläuft.

Auch speciell die Wachsthumsmechanik der Zellhaut spielt sich sicher nicht in allen Fällen in ganz identischer Weise ab und selbst wenn die letzten Acte volle Uebereinstimmung bieten sollten, muss der causale weiter und weiter gehende Rückverfolg auf Differenzen führen, sofern überhaupt solche Differenzen, wie es Thatsache ist, in dem Stoff- und Kraftwechsel geboten sind. Krümmungsbewegungen aber können in der maassgebenden nächsten Mechanik noch dann Unterschiede bieten, wenn die Wachsthumsmechanik der Zellhäute sich in gleicher Weise vollzieht.

Es wäre aber nicht nur unpraktisch, sondern auch historisch ungerechtfertigt, den Begriff von Geotropismus, Heliotropismus u. s. w. auf eine ganz bestimmte einzelne Bewegungsmechanik einzuschränken. Denn diese Bezeichnungen wurden ohne jede Kenntniss der inneren Vermittlung eingeführt, um damit habituell ähnliche, durch einen

bestimmten äusseren Anstoss veranlasste Erscheinungsformen zu kennzeichnen. Eine solche generelle, auf leicht zugängliche Indicien gebaute Zusammenfassung ist aber absolut unerlässlich, wenn man nicht Gefahr laufen will, mit der fortschreitenden Erkenntniss von Differenzen in dem irgendwie vermittelnden Getriebe den wohlberechtigten Einheitsbegriff für Gruppen von Erscheinungen zu verlieren¹⁾. Auch der Name Dampfmaschine hat sich in generellem Sinne erhalten, obgleich die jetzt bekannten Maschinen von der ersten zu Bewegungen benutzten Maschine in ihren näheren Constructionen und Anordnungen wesentlich abweichen.

Was die nächste mechanische Vermittlung der Krümmung anbelangt, so ist klar, dass bei einzelligen Organismen im allgemeinen die Wachsthumsdifferenz in den antagonistischen Flanken der Zellwand eine nothwendige Bedingung ist. In Geweben dagegen kann eine Krümmung zu Stande kommen, ohne dass die einzelne Zelle ein actives Krümmungsstreben entwickelt. Denn es genügt, dass excentrisch situirte Elemente eine totale oder relative Wachsthumshemmung erfahren, um die Bedingungen für die Krümmung in analoger Weise herzustellen, wie in einer Wurzel, deren eine Flanke mit einem Stahlstreif oder Kautschuckstreif verkettet ist (p. 392). Die Einkrümmung erfolgt jetzt, obgleich die Wurzel für sich geradlinig zu wachsen strebt, und die dem Abstand von der neutralen Achse entsprechend geregelte Ausgiebigkeit des Wachsens mag daran erinnern, dass zu solcher harmonischen Regulation die mechanischen Wechselwirkungen und nöthigenfalls die daraus entspringenden Reizwirkungen zureichend sein können²⁾.

1) Heliotropismus, Geotropismus etc. bezogen sich zunächst nur auf entsprechende Krümmungen, das einzig mögliche Reactionsvermögen festgewurzelter Pflanzen. Historisch ist also nichts dagegen zu sagen, wenn man einer mit der freien Ortsbewegung anderen Erscheinungsform der Reaction die Bezeichnung Geotaxis, Phototaxis, Chemotaxis u. s. w. gibt. Ein solches Vorgehen ist aber praktisch, um stets zu kennzeichnen, ob man die Erscheinungsform der Krümmungsbewegung oder freien Ortsbewegung im Auge hat. Ueber die innere Vermittlung u. s. w. ist also damit gar nichts Näheres ausgesagt. Doch müssen bei aller physiologischen Uebereinstimmung gewisse Differenzen bestehen, schon weil beim Schwimmen die nächste mechanische Erzielung der forttreibenden Kraft in anderer Weise als beim Krümmen sich vollzieht.

2) Dieses gilt auch für die passiv mitgekrümmten Theile.

Ich bin weit entfernt, diese einfache Mechanik für alle Krümmungsvorgänge zu fordern. Für die Grasknoten habe ich im Gegentheil hervorgehoben, dass und warum eine active correlative Wachsthumsthätigkeit in den verschiedenen Collenchymsträngen nothwendig ist und analog wird es gewiss sehr gewöhnlich in den autonomen oder in den durch Reize inducirten Krümmungen sein. Ich wollte hier nur hervorheben, dass in Geweben eine Krümmung auch ohne Krümmungsbestrebungen der einzelnen Zelle möglich ist und es würde eher wunderbar sein, wenn diese Möglichkeit in der Pflanze nicht ausgenutzt wäre, z. B. indem die Retardirung des Wachsens in einzelnen geeignet gelegenen Elementen, oder die Ausbildung resistenterer Zellen die Veranlassung zu Krümmungen im oben angedeuteten Sinne abgibt.

Eine solche Mechanik ist aber nur in Geweben möglich und nur in solchem Sinne habe ich auf die ja unbestreitbare theoretische Möglichkeit einer derartigen Krümmung mit dem Bemerken aufmerksam gemacht, dass unter Umständen ein Unterschied zwischen der Krümmung einer einzelnen Zelle und eines Gewebes bestehen könne¹⁾. Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass das Krümmungsbestreben der einzelnen Zellen für sich nicht ausreicht, um einen dicken Stengel zum Krümmen zu bringen, da zur Realisirung dieses zugleich eine relative Verschiebung der Wachsthumsschnelligkeit eintreten muss, also das schon oben erwähnte Fundament der Gewebekrümmung unerlässlich ist.

Es bezieht sich alles dieses — was offenbar vielfach nicht beachtet ist — ganz allein auf die Mechanik des Krümmens, nicht auf die des Wachsens. Ueber diese sagt keine Bewegungserscheinung an sich etwas aus und mit derselben Wachsthumsmechanik kann ebensowohl die Krümmung einzelliger, wie vielzelliger Organe erreicht werden, wenn nur, was immer Voraussetzung bleibt, die entsprechende Vertheilung des Zellhautwachstums erreicht ist. Auch ist einleuchtend, dass es sich nur um einen Unterschied in der Krümmungsmechanik nicht aber in der Wachsthumsmechanik handelt, wenn als active Krümmungsursache die Wandung der einzelnen Zelle das einmal eine gleichmässige, das anderemal eine local verschiedene Aenderung des Wachsens anstrebt.

1) Physiologie Bd. II, p. 182, 322.

Was in einem concreten Falle zutrifft, ist nur schwer zu entscheiden, da die Realisirung der Krümmung jedenfalls eine ungleicheitige Verlängerung in der einzelnen Zelle herbeiführt. In dem Knoten der Gräser dürfte, so möchte ich glauben, in den einzelnen Elementen, insbesondere in den Collenchymzellen eine active Krümmungsthätigkeit durch die geotropische Reizung veranlasst werden. Entscheidende Beweise für diese Meinung kann ich freilich nicht beibringen und diese sind u. a. auch nicht aus der Thatsache abzuleiten, dass nach Entfernung des äusseren und inneren Parenchyms des Blattknotens die geotropische Reactionsfähigkeit noch vorhanden ist.

So viel ist aber hinsichtlich der Wachstumsmechanik sicher, dass eine plastische Dehnung nicht die Ursache der geotropischen Krümmung im Grasknoten sein kann, denn die elastischen Verhältnisse des Collenchyms erhalten sich dauernd derartig, dass selbst eine viel höhere als die im Knoten zur Verfügung stehende mechanische Energie eine Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze nicht herbeizuführen vermag (p. 405). Das in diesem und in anderen Objecten im Gipsverband bis zum Entspannen fortschreitende Wachsen kann überhaupt nicht durch plastische Dehnung der Haut erklärt werden.

Als Folge dieses, trotz der mechanischen Hemmung fortschreitenden entspannenden Wachsens, kommt mit dem Entgipsen die Verlängerung der isolirten Wurzeln und analog die mässige Krümmung der zuvor horizontal gehaltenen Grasknoten zu Stande¹⁾. Doch ist natürlich nicht für jede sichtbar werdende Krümmung ein realisirtes Flächenwachsthum der Zellhaut nothwendig, denn die Krümmung kann, abgesehen von Turgordifferenzen, auch durch eine ungleiche Dehnbarkeit der Wandung veranlasst werden, welche im Näheren wiederum auf Differenzen in der Dicke oder in der Elasticität beruhen kann. Wenn aber in der Vertheilung solcher Verhältnisse eine Asymmetrie besteht, muss bei

1) Wird eine eingegipste Wurzel von Faba 3 Tage horizontal gehalten und dann, mit thunlichster Vermeidung von Zerrungen, entgipst, so tritt eine merkliche geotropische Krümmung weder sogleich, noch nach Injection mit Wasser ein. Die plastischen Eigenschaften der Wurzel fallen freilich in diesen Versuchen ins Gewicht, doch ist immerhin dem besagten Erfolge zu entnehmen, dass unter diesen Versuchsbedingungen, in welchen die Gesamtreaction gegen eine Widerlage zur Geltung kam, eine erhebliche Differenz in der Dehnbarkeit der Wandungen oder im Turgor zwischen Ober- und Unterseite sich nicht einstellte, da in diesem Falle eine Beugung hätte eintreten müssen.

symmetrischer Vertheilung der Turgorenergie eine entsprechende Beugung eintreten. Falls eine solche gänzlich fehlt, kann auch kein Unterschied in der Ausbiegung eintreten, wenn ein Object durch ein bestimmtes Gewicht abwechselnd nach der einen und andern Seite gebeugt wird, eine Methode, die zunächst nur auf leichtere Wahrnehmbarkeit der besagten Widerstandsdifferenzen berechnet ist.

Solche Beugungsunterschiede können aber immer noch das Resultat verschiedener Complicationen sein. Ohne näher hierauf einzugehen ist doch klar, dass man nicht aus denselben mit NOLL¹⁾ auf eine Zunahme der Dehnbarkeit in der Convexseite schliessen darf, da jede relative Verschiebung, also auch eine Zunahme der Elasticität auf der Concavseite, den analogen Erfolg haben muss. Weiter aber darf eine gemessene Differenz der Dehnbarkeit als Ursache der Krümmung, d. h. des entsprechenden Wachstums, doch erst dann angesprochen werden, wenn erwiesen ist, dass jene nicht selbst die Folge des Wachsens ist. Letzteres ist aber z. B. gewiss der Fall, wenn die Dehnbarkeit der Zellwandungen mit dem Eingipsen abnimmt oder wenn ein mechanischer Zug ziemlich schnell eine Steigerung der Tragfähigkeit in den Zellwandungen veranlasst²⁾. In beiden Fällen ist dieser Unterschied schon physikalisch messbar, bevor man eine Verdickung der Wandungen unzweifelhaft zu erkennen vermag und Aehnliches kann sehr wohl bei geotropischen und anderen Krümmungen zutreffen. Zugleich kommen mit dem Anstreben der Krümmung antagonistische Wirkungen der Gewebe zur Geltung, die selbst wieder Veranlassung zu Wachstumsunterschieden geben können.

Ohne die Möglichkeit leugnen zu wollen, dass Zunahme der Dehnbarkeit eine Ursache des Flächenwachstums der Zellhaut in concreten Fällen werden kann (vgl. Kap. XIII), muss doch betont wer-

1) Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg 1888, Bd. III, p. 544. Aehnliche Versuche wurden auch schon von WIESNER angestellt. Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 322.

2) Näheres wird die demnächst erscheinende Arbeit HEGLER's bringen, über die ich eine vorläufige Mittheilung gab in Bericht. d. Sächs. Gesellschaft d. Wissenschaften 1891, p. 638. — In dieser Arbeit HEGLER's werden auch die anatomischen Aenderungen bei ausgeführten oder gehemmten Bewegungen der Grasknoten erörtert werden.

den, dass NOLL's Versuche diese Annahme nicht beweisen. Nur um auf dieses hinzuweisen, musste ich hier auf diese Beugungsversuche etwas eingehen, die auch wir, in methodisch ähnlicher Weise wie NOLL, mit Grasknoten anstellten, welche während 24 bis 48 Stunden in horizontaler Lage in einem anschliessenden Gipsverband zugebracht hatten.

Der Ausfall der Resultate lehrte indess, dass es sich hier um verwickelte Verhältnisse dreht, deren Zergliederung hier nicht versucht werden soll. An den direct dem Gips entnommenen intacten oder halbirtten Knoten ergab sich keine sichere Bevorzugung der Ausbiegung nach der zuvor aufwärts oder abwärts gerichteten Seite¹⁾. Wenn aber auf die Objecte einige Zeit eine nicht plasmolysirende Salpeterlösung eingewirkt hatte, kehrte in Wasser wohl die frühere Biegungsfestigkeit zurück, die Ausbiegung nach der (geotropisch oberen und unteren Seite zeigte aber jetzt Unterschiede, die wenigstens zumeist in demselben Sinne ausfielen.

XII. Rückblick.

Zum Schluss dürfte ein allgemeiner Ausblick am Platze sein, der zugleich eine Zusammenfassung der wesentlichsten Resultate unserer Studien bietet.

Es ist eine wichtige und wesentliche Eigenschaft der Pflanzen, dass sie beim Auftreffen auf Hemmnisse ihr Wachsthum fortzusetzen streben und Hand in Hand damit gegen Widerstände Druckwirkungen und Arbeitsleistungen zu vollbringen vermögen. Diese Fähigkeit ist sicherlich eine allgemeine Eigenschaft jedes wachsenden Pflanzentheils und jeder wachsenden Zelle, eine Fähigkeit, die erst mit dem Wachsthum erlischt, also auch dann, wenn etwa durch die von dem Widerstand ausgehende Reizwirkung das Wachsthum sistirt und so das Zustandekommen von weiterer Aussenleistung verhindert wird.

1) Nach vollständiger Aufhebung des Turgors sinkt die Biegungsfestigkeit im jungen Grasknoten etwa auf $\frac{1}{3}$ der normalen Grösse, während in älteren Grasknoten ein viel geringerer Rückgang eintritt.

Naturgemäss wird aber diese Fähigkeit in sehr verschiedenem Grade in Anspruch genommen. Denn ohne äusseren Widerstand gibt es keine Aussenleistung, die also gering ausfällt, wenn der Widerstand von Wasser oder Luft zu überwinden ist, während sie z. B. im Erdboden geringe, aber auch sehr hohe Werthe erreichen kann. Uebrigens ist auch die Hebung der eigenen Last, die Sprengung der Knospenschuppen durch den wachsenden Spross, der Durchbruch der Seitenwurzeln u. s. w. für das active Pflanzenorgan eine Aussenarbeit, wie denn überhaupt für jede einzelne Zelle in einem Gewebe die umgebenden Zellen eine Aussenwelt sind, welche thatsächlich sehr hohe Widerstände bieten kann.

Zu höherer Aussenleistung kann es nur dann kommen, wenn Ausweichen und Ausbiegen ausgeschlossen ist, und nur wenn die genügende Widerlage geboten ist, wird die Entwicklung des höchsten Druckes möglich. Diese Bedingungen wurden in unseren Versuchen durch den Gipsverband hergestellt, doch werden sie gelegentlich in der Natur realisirt, so z. B. wenn Wurzeln in enge Kanäle eindringen oder wenn ein Stamm in geeigneter Weise zwischen Felsen geräth. Auch in der Führung des wachsenden Grasstengels in der Halm-scheide und in ähnlichen Verhältnissen sind die Bedingungen für hohe Leistungen (Gewichtshebung etc.) durch an sich wenig resistente Gewebe hergestellt.

Wie weit ohne allseitige Widerlage, aber bei zureichender Befestigung, das Ausbiegen vermieden wird, also die Aussenenergie der Pflanze steigen kann, hängt selbstverständlich von den Eigenschaften des Pflanzenorgans, insbesondere von dessen biegungsfestem Bau ab. Dieserhalb vermögen die leicht biegsamen und plastischen Wurzeln nur geringen, die Stengel aber schon höheren Druck in Richtung der Längsachse zu entwickeln. Auch müssen die Stengelorgane an sich genügend biegungsfest gebaut sein, da sie die Last der höher stehenden und ansitzenden Theile zu tragen und in deren geotropischer Hebung unter Umständen eine ansehnliche Arbeit zu leisten haben, ein Fall, der in Bezug auf die Grasknoten näher behandelt wurde. So kann auch die feste Widerlage des Holzkörpers die Entwicklung eines hohen Druckes durch die Thätigkeit des Cambiums und der wachsenden Zellen gestatten. Ferner vermögen selbst jugendliche Wurzeln durch ihr Dickenwachsthum mit hoher Energie gegen zwei Platten zu wir-

ken, wenn auch so, während seitliche Verbreiterung ausgeführt wird, der Druck nicht dieselbe Höhe zu erreichen scheint, wie bei allseitiger Widerlage. Eine solche kann übrigens vollständig durch Umhüllung einer nach Wachstum strebenden Zelle mit anderen Elementen im Inneren eines Gewebes hergestellt werden.

Vermöge der biegsamen und plastischen Eigenschaften wird also eine Wurzel in einem Boden zumeist unter Umgehen von Steinen u. s. w. ihren Weg finden und demgemäss in dem Streben nach Längenwachstum gewöhnlich geringe Aussenenergie entwickeln, die eben nur dann höher angespannt wird, wenn ein Ausweichen unmöglich ist. Höher steigt schon der Querdruck der in einen engen Spalt gerathenen Wurzel, die sich durch das nach Möglichkeit ausgeführte Wachsen abflacht. Ein solches thunlichstes Realisiren des Wachsens führt überhaupt zur festen Anschmiegung an eine Widerlage und ermöglicht der plastisch bildsamen Wurzel ihren Weg selbst durch eine recht enge Oeffnung zu finden. Analoges tritt übrigens in mehr oder minder auffälligem Grade allgemein ein. So ist z. B. der hervorbrechende Callus ebenso zur Ausfüllung einer Form, gleichsam wie eine plastische Masse, befähigt, und durch locale mechanische Hemmung des Dickenwachstums kann man z. B. dem Stamme die mannigfachste Gestaltung des Umrisses ertheilen.

Die specifisch differente Fähigkeit zur Druckentwicklung gegen eine unnachgiebige, allseitige Widerlage wird zweifellos der Inanspruchnahme der Pflanzen mehr oder weniger angepasst sein. In unseren Versuchen entwickelten die Keimwurzeln in der Längsrichtung eine Druckintensität von etwa 7 bis 12 Atmosphären, während die Intensität des Querdruckes etwas geringer, annähernd zwischen $4\frac{1}{2}$ bis $6\frac{1}{2}$ Atmosphären (vielleicht zufällig gefunden wurde. Eine solche Differenz zwischen Längs- und Querrichtung zeigen nicht die Versuche mit Keimstengeln, die als Druckintensität $5\frac{1}{2}$ bis $7\frac{1}{2}$ Atmosphären ergaben. Diese Intensität dürfte in der geotropischen Action der Grasknoten 15—16 Atmosphären erreichen, also derjenigen gleichkommen, welche nach KRABBE das angestrebte Dickenwachstum der Bäume zu entwickeln vermag. Diese Mittelwerthe schliessen nicht aus, ja lassen sogar erwarten, dass die Intensität der Aussenleistung in einzelnen Zellen erheblicher ist und für die Wurzel wurde z. B. dargethan, dass diese Intensität nach der Spitze hin zunimmt.

Voraussichtlich sind die meisten Pflanzen zu erheblicher Energieentwicklung befähigt und wahrscheinlich wird die Druckfähigkeit wachsender Pflanzentheile selten unter 3 bis 5 Atmosphären sinken. Die absolute Energie ist natürlich bei kleinen Pflanzen gering, während sie mit Zunahme der wirksamen Fläche sehr hohe Werthe erreichen kann. So ist es möglich, dass grössere Wurzeln oder Stammstücke mit einer Kraft von mehr als 6000 kg wirken und es wird wohlverständlich, dass durch solche Aussenenergie selbst Felsen gesprengt werden können.

Nach dem Auftreffen auf eine Widerlage beginnt sogleich die Entwicklung von Aussendruck, dessen anfangs schnellere Zunahme allmählich langsamer und langsamer wird. So war z. B. bei Wurzeln schon nach 3 bis 4 Tagen die Druckzunahme sehr gering, doch nicht ganz, wenigstens nicht in der Querrichtung erloschen, da gelegentlich erst nach 2 bis 3 Wochen die Sprengung eines Gipszylinders erreicht wurde. Erfolgt aber die Durchbrechung des Hindernisses früher, so kommt es überhaupt nur zu der entsprechenden Drucksteigerung. Bei constantem Widerstand, also z. B. in einem Thonboden, wächst nunmehr die Pflanze unter gleich bleibender äusserer Arbeitsleistung weiter, während mit veränderlichem Aussendruck, also z. B. beim Uebergang aus einem resistenteren in einen weniger resistenten Boden, die Intensität des Aussendrucks und die Grösse der Aussenarbeit einen entsprechenden Wechsel durchzumachen haben. Dabei ereignet sich, z. B. bei Sprengungen, dass nach Erreichung der maximalen Aussenenergie der äussere Widerstand urplötzlich auf Null sinkt und es ist für die Pflanze wichtig, ja unerlässlich, dass sie solchen sprungweisen Wechsel der Inanspruchnahme, ebensowohl wie den langsamen Uebergang ohne Nachtheil zu ertragen vermag. Die Pflanze wächst in der That sogleich und ohne wesentliche Störung weiter, wenn sie plötzlich aus der Widerlage befreit wird.

Bei dem allmählichen Fortschreiten der Druckschwellung verstreicht eine je nach dem Widerstand kürzere oder längere Zeit, bis es zum Aequilibriren und dann zum Fortschieben der Widerlage kommt. Von da ab wächst die Pflanze gegen einen constanten, aber verhältnissmässig hohen Widerstand, also etwa in einem homogenen geeigneten Boden, jedenfalls verlangsamt und bei sehr hohem Widerstand sehr stark verlangsamt weiter, während bei relativ mässigem

Widerstand das Wachstum der Wurzel — und ebenso wohl anderer Organe — nur wenig oder vielleicht gar nicht retardirt wird.

Zu der Energie, die nach wie vor für das Wachsen im Inneren der Pflanze aufzuwenden ist, ist nunmehr die Aussenarbeit hinzugekommen, d. h. die Pflanze vermag bei solcher Inanspruchnahme eine höhere Gesamtsumme von Energie in Arbeit umzusetzen.

Es waltet hier also eine ähnliche Beziehung wie in einem Menschen, welcher nach dem Aufladen einer mässigen Last mit derselben Schnelligkeit wie zuvor einen Berg hinaufzugehen vermag. Doch darf die Last nicht zu gross sein, denn sonst ist auch der Mensch genöthigt, seinen Gang zu verlangsamen, um mit der in jedem regulatorisch arbeitenden Organismus (und Mechanismus) doch stets begrenzten Energie gleichzeitig sich selbst und die Last fortbewegen zu können. Mit der Beseitigung des zu bewältigenden Widerstandes bedarf es aber wiederum im Menschen wie in der Pflanze eines geringeren Energieaufwandes, um die eigene Bewegung in der früheren Schnelligkeit aufzunehmen und in der That stellt sich, nach Aufhören der hemmenden Aussenarbeit, in der Pflanze die frühere Wachsthumsschnelligkeit wiederum ein.

In solchem Vergleich mit dem Menschen, oder auch mit dem Gasmotor, der den Gasconsum nach Maassgabe der Aussenarbeit in den zulässigen Grenzen regulirt, ist es wohl verständlich, dass trotz der regulatorisch gesteigerten Entwicklung von Energie, doch in der Zeiteinheit ein geringeres mechanisches Aequivalent für Innenarbeit aufgewandt wird, indem eben durch Verminderung der Bewegungsschnelligkeit eine entsprechende Energiesumme für die Aussenarbeit disponibel wird. Doch ist bei solcher regulatorischer Thätigkeit die Aussenarbeit nicht etwa dem Ausfall der Innenarbeit äquivalent und es ist auch ohne weiteres klar, dass ein constantes Verhältniss zwischen Innen- und Aussenarbeit nicht bestehen kann.

Da aber sowohl ohne, als bei unüberwindlichem Widerstand die Aussenarbeit Null wird, so muss diese bei einem bestimmten Widerstand einen Maximalwerth erreichen. Eine empirische Ermittlung dieses letzteren wurde indess nicht versucht und bei der verwickelten Sachlage ist theoretisch eine sichere Ableitung nicht zulässig.

Für die realen Leistungen kommen aber die jeweils gebotenen Verhältnisse, z. B. die Grösse, Biegungsfestigkeit, Gestalt des Organes,

sowie die Natur und Angriffsweise des Widerstandes wesentlich mit in Betracht. Es ist u. a. (p. 372) darauf hingewiesen worden, wie es dieserhalb von Umständen abhängt, ob ein dickerer oder dünnerer Pflanzentheil für Bahnung eines Wegs im Vorthail ist¹⁾. Die Spreng- und Keilwirkung der Wurzeln (p. 369) ist ein Beispiel, wie die Angriffsweise der Pflanze und die Cohäsion des Mediums ins Gewicht fallen. Die Grasknoten gaben Gelegenheit von einem Falle zu sprechen, in welchem die Hebelwirkung sehr hohe statische Momente für die activ krümmenden und bewegenden Theile verursacht.

Die Druckentwicklung bildet indess nicht den ganzen Inhalt der durch eine mechanische Hemmung des Wachsens erzielten Reaction. Abgesehen davon, dass dieses Sistiren des Wachsens auf die Gesamtheit der im Dienste des Wachsens thätigen Processe rückwirken muss, veranlasst auch die im Organismus allgemein thätige und nothwendige regulatorische Verkettung noch anderweitige correlative Reactionen.

Dazu zählt die bedeutende Beschleunigung des Wachstums der Wurzelspitze, welche diese dann erfährt, wenn ihr allein die volle Freiheit geboten ist, alle übrigen Theile aber am Wachsen mechanisch gehemmt sind. Eine derartige Correlation dürfte wohl in mehr oder weniger auffallender Weise allgemein verbreitet sein und in dieses Gebiet zählt u. a. die Erfahrung, dass, wenigstens in concreten Fällen, die Hemmung des Längenwachstums das Dickenwachstum beschleunigt, und dass unter Umständen nur bei allseitiger mechanischer Widerlage die volle Druckenergie durch das angestrebte Dickenwachstum erreicht wird. Ferner wurde besprochen, dass die mechanische Wachsthumshemmung, in analoger Weise wie das Decapitiren, beschleunigtes Produciren, resp. Austreiben von Wurzeln, und Knospen und ebenso Veränderungen der geotropischen Reactionsfähigkeit veranlassen kann. Die Gewebespannungen wiederum geben Veranlassung, dass sich im Inneren einer Pflanze Reactionen gegen die mechanischen Widerstände entwickeln, welche freilich durch den lebendigen Verband der Antagonisten vielfach modificirt werden mögen und schon deshalb eine Besonderheit bieten, weil

1) Ueber *Spirogyra* vgl. p. 387.

in den in Zugspannung gesetzten Geweben besondere Reizbedingungen hergestellt sein können.

Von hoher Bedeutung ist, dass bei mechanischer Hemmung des Wachsens die embryonalen Gewebe ihre Wachstumsfähigkeit conserviren, dass also mit Entfernung des Gipsverbandes das Wachsen wieder aufgenommen wird. Diejenigen Zellen dagegen, welche bis zu einem gewissen Grade den embryonalen Zustand verliessen, gehen im Gipsverband in Dauergewebe über, das, bei der Unmöglichkeit das angestrebte Wachsen zu realisiren, gewisse anatomische Differenzen bieten kann.

Die Energie für die Aussenleistung wird in zartwandigen Geweben allein durch die Turgorkraft, also durch die osmotische Energie, geliefert, welche bis dahin durch die Spannung der Zellwand äquilibrirt war, nunmehr aber gegen die Widerlage gelenkt wird. Dieses wird durch die fortdauernde Wachsthumsthätigkeit der Zellhaut erreicht, welche mit der Flächenzunahme natürlich mehr und mehr an Spannung verliert. Diese Spannung kehrt aber sofort wieder, sobald durch Hinwegnahme der Widerlage der frühere Zustand hergestellt wird.

Zu solcher Aussenleistung bedarf es demgemäss keiner Turgorsteigerung, doch wird mit einer solchen die disponible osmotische Energie erhöht. Und wenn sich thatsächlich als Reaction gegen eine Widerlage vielfach eine Turgorschwellung einstellt, so bieten doch selbst verwandte Objecte Unterschiede und Abstufungen. Näheres ist an früherer Stelle mitgetheilt, wo auch zu sehen ist, dass die Turgorschwellung das osmotische Aequivalent von 2 Proc. Kalisalpeter überschreiten kann.

Zur Erzielung der höchsten möglichen Energie muss die Zellhautspannung gänzlich aufgehoben werden. Dieses wird auch in der That in Wurzeln und in Grasknoten erreicht, während es in den Stengeln der Keimlinge und in Chara zwar zu weitgehender, jedoch nicht zur vollständigen Entspannung der Zellwand kommt. Dem schon erwähnten Gang der Drucksteigerung entsprechend geht dieses Entspannen, resp. das dazu führende Flächenwachsthum der Haut erst schneller, dann langsamer von statten, kann aber schon nach 2 bis 3 Tagen das Endziel ziemlich erreicht haben, und Hand in Hand mit

dieser Hautentspannung vollzieht sich, da wo sie vorkommt, die Steigerung des Turgors.

Für die gemessenen Drucke erscheint die Turgorenergie ausreichend. Dieses ergibt sich aus den (p. 321 und 403) angestellten Betrachtungen, aus welchen auch zu ersehen ist, warum sowohl die directe Druckmessung, als auch die plasmolytische Methode nur annähernde Werthe liefern. Nach diesen Annäherungswerthen kann also nicht sicher beurtheilt werden, ob im gegebenen Falle, neben der osmotischen Energie, durch actives Wachsen der Zellhaut — also durch Ausscheidungsenergie — Druck gegen die Widerlage erzeugt wird. Allerdings werden auf diesem Wege nur solidere Wandungen eine erhebliche Leistung vollbringen können, da zartwandige Gewebe, falls sie nach dem durch die Eigenthätigkeit erzielten Entspannen noch weiter wachsen, bald ausbiegen und Faltungen bilden müssen.

Abgesehen von der noch fraglichen Druckwirkung durch das active Wachsen dickerer Zellwände ist das Flächenwachsthum der Zellhaut nur das Mittel, um die Turgorenergie nach aussen wirksam zu machen. Demgemäss ist es für die Aussenleistung ohne Belang, wie das Wachsthum der Wandungen realisirt und ob eine geringere oder grössere Energiesumme darauf verwendet wird. Die That- sache aber, dass das Flächenwachsthum der Haut sich trotz der abnehmenden Turgordehnung und bis zur gänzlichen Eliminirung dieser fortsetzt, ist für die Wachsthumsmechanik von hoher Bedeutung, wie noch im folgenden Capitel darzulegen sein wird. Hier sei aber hervorgehoben, dass die Haut während des entspannenden Wachsens, sowohl nach den Erfahrungen an Wurzeln, als an Grasknoten, ihre Elasticität eher vermehrt als vermindert. Ein solches Verhalten ist in der That nothwendig, damit die Zellwand der vollen Turgorenergie zu widerstehen vermag, wenn diese, nach Durchbrechung der Widerlage, wiederum durch die Hautspannung zu äquilibriren ist, eine Turgorkraft, welche da, wo Turgorschwellung die Reaction begleitet, nunmehr sehr viel höher als zuvor ausfällt.

Da der Aussendruck, resp. das zur Erzielung desselben nöthige Hautwachsthum, nur so lange fortschreitet, bis die Widerlage nachgibt, so ist damit erreicht, dass die Pflanze in regulatorischer Weise nur den jeweils nöthigen Aussendruck entwickelt. Bleibt dann der

Widerstand constant, so wächst die Pflanze trotz der verminderten Turgorspannung der Haut weiter, und dieses Wachsen wird erst bei erheblichem Widerstand in ausgesprochener Weise verlangsamt.

Das oben Gesagte gilt ebenso, wenn in der Reaction sich gleichzeitig Turgorschwellung einstellt. Denn thatsächlich nimmt diese ebenfalls mit dem Widerstande zu und die schwächere Turgorschwellung, welche sich in den gegen geringeren Widerstand fortwachsenden Organen erhält, hat nur zur Folge, dass die Spannung der Haut nicht ganz so weit herabgedrückt wird, als es ohne den Turgorzuwachs der Fall sein würde. Für Arbeitsleistung auf einer längeren Strecke ist aber natürlich Wachsthum unerlässlich, das im Grasknoten erst durch den geotropischen Reiz veranlasst wird, denn durch elastische Dehnung von Häuten vermag eine Turgorschwellung nur eine Arbeitsleistung auf einer begrenzten Strecke zu erzielen¹⁾.

Dem Wesen der Sache nach gilt Gleiches für den einzelligen Organismus und für einen Gewebecomplex mit oder ohne Gewebespannung. Denn thatsächlich bleibt stets das Flächenwachsthum der Haut das Mittel, um die Turgorenergie gegen eine Widerlage zu übertragen, und es hat keine principielle Bedeutung, wenn bei solcher Wandentspannung verschiedenwerthige Zellen in ungleichem Grade betheiligt sind.

Der Grasknoten gab Gelegenheit, die Gewebespannung in Bezug auf die Aussenleistung für einen concreten Fall zu besprechen. In dem normalen Grasknoten ist in dem parenchymatischen Grundgewebe des Blattknotens die Zellwand gänzlich entspannt und die ganze so disponibel gewordene Energie wird von dem negativ gespannten Gefässbündel äquilibrirt. Diese ganze Energie wird nun, indem das Gefässbündel wächst, allmählich ihrem vollen Betrage nach gegen eine unverrückbare Widerlage gelenkt, gegen welche dann ferner auch noch das Collenchym in üblicher Weise activ pressend wirkt.

Die frühere Gewebespannung im Knoten ist nunmehr gänzlich verschwunden, kehrt aber bei Wegnahme der Widerlage sofort wieder, indem das hoch elastische Gefässbündel bei minimaler Verlängerung die angestrebte Ausdehnung des positiv gespannten Parenchyms unmöglich macht. Dieses wirkt also gegen die Gefässbündel

1) Näheres PFEFFER, Energetik 1892, p. 234.

in einem analogen mechanischen Sinne, wie eine wachsende Wurzel, die den umhüllenden Kautschuckschlauch durch die volle nach aussen gewandte Turgorenergie in Zugspannung versetzt, während zugleich durch den Gegendruck des negativ gespannten Schlauches das fernere Wachstum unmöglich gemacht wird. In analoger Lage befinden sich aber die nach Wachstum strebenden Gewebe gegenüber dem nicht nachgebenden Widerstand der Gefässbündel. Diese zügeln also, wenn sie selbst wieder das Wachstum aufnehmen, die Wachstums-schnelligkeit der positiv gespannten Zellen und sind zugleich in dem beschriebenen Sinne regulatorisch thätig, wenn eine Widerlage entgegentreift. Doch ist wohl zu beachten, dass die Gewebespannung nur die Folge einer durch die Bildungsthätigkeit hergestellten Gewebedifferenzierung und Arbeittheilung ist, und dass die regulatorische Arbeitsfähigkeit gegen Widerstände in anderen Pflanzen ebenso gut ohne die Zuhilfenahme der Gewebespannung erreicht wird.

Schiebt der sich krümmende Grashalm einen Widerstand vor sich her, so wird bei mässiger Inanspruchnahme der Aussenenergie die negative Spannung entsprechend vermindert, bleibt aber dem Sinne nach erhalten. Es ist aber auch ohne weiteres klar, dass nicht eine jede Pflanze befähigt sein muss, die normal vorhandene Gewebespannung, bei mechanischer Hemmung des Wachsens, ganz aufzuheben, so wie nicht jede Zelle unter diesen Verhältnissen die gänzliche Aufhebung der Turgorspannung der Zellhaut erreicht. In der That hatte sich in den untersuchten Keimstengeln bei Aufenthalt im Gipsverband die übliche Gewebespannung, wenigstens dem Sinne nach, erhalten.

In jedem Falle ist aber die mechanische Hemmung nur die äussere Veranlassung, dass die Pflanze mit den ihr zu Gebote stehenden Mitteln den auf Beseitigung des Hemmnisses hinzielenden Aussendruck entwickelt und mit Hilfe dieses die nöthige Arbeit während des Fortschiebens leistet. Der äussere Widerstand wirkt also, wie p. 333 ausgeführt wurde, nur auslösend, nur als Reiz, der nicht nur die Druckentwicklung, sondern Hand in Hand damit Modificationen in der Gesamththätigkeit veranlasst, Modificationen, welche z. B. in den besprochenen correlativen Productionen zu äusserlich hervorstechenden Erfolgen führen. Da aber bei der regulatorischen Verkettung des Gesamtgetriebes, nahe und ferne von dem Angriffs-

punkt der Aussenwirkung, Thätigkeiten beschleunigt, verlangsamt oder auch erst hervorgerufen werden, so lässt sich nicht übersehen, ob in einem gegebenen Falle der gesammte Energieumsatz gesteigert oder vermindert wird. Schon in der Erwägung, dass die Pflanze in der Reaction gegen Widerstände in modificirter Weise arbeitet, ist klar, dass, wie auch schon früher ausgeführt wurde, die genau bemessene Aussenleistung keinen sicheren Maassstab für diejenige Energie geben kann, welche unter normalen Verhältnissen auf die Wachstumsarbeit verwendet wird. Vielmehr reagirt die Pflanze in analogem Sinne wie der Mensch, wie der Gasmotor, in welchem mit der höheren Inanspruchnahme regulatorisch die Energieentwicklung zunimmt, aber natürlich immer nur bis zu einem gewissen Grenzwertb gesteigert werden kann.

Ein vollständiger Einblick in das verwickelte und verkettete Innengetriebe des Organismus ist noch in keinem Falle gewonnen und man muss sich schon glücklich schätzen, wenn es wenigstens, wie hier in Bezug auf die Aussenleistung, gelingt, die zunächst zur Action führenden Factoren aufzudecken. So viel ist übrigens sicher, dass der äussere Widerstand nicht etwa, wie in den Ranken¹⁾, als ein specifischer Stossreiz wirkt, sondern dass vielmehr von der Hemmung des Wachsens die Veranlassung zu den besprochenen Reactionen ausgeht. Mit dem Wachsen wird auch die Gesammtheit der auf das Wachsen berechneten Thätigkeiten sistirt oder in Mitleidenschaft gezogen, und von diesen Veränderungen gehen regulatorisch, direct oder indirect, die verschiedenen Ketten von Wirkungen und Anstössen aus, die in den mannigfachen Erfolgen einen wahrnehmbaren Ausdruck finden, ebenso wie auch während des Wachsens die in diesem dienstbaren Factoren regulatorisch wirksam sind.

Wenn z. B. in Pflanzen dieselbe Turgorhöhe bei schnellem und langsamem Wachsen sich erhält, so ist damit gesagt, dass jedwelche Abweichung eine entsprechende Beschleunigung oder Verlangsamung in der Production der osmotisch wirkenden Stoffe veranlasst. Ebenso erklärt sich, dass der Turgor mit gänzlicher Wachsthumshemmung nicht oder bis zu einem gewissen Grenzwertb ansteigt. Diese

1) PFEFFER, Untersuch. a. d. botan. Institut in Tübingen 1885, Bd. I, p. 483.

Differenz hinsichtlich der Turgorregulation ist indess nur der Ausdrück spezifischer Eigenheiten, ebenso wie die Turgordifferenz, die in benachbarten ungleichwerthigen Zellen gefunden wird. Der causale Rückverfolg dieser Verhältnisse hat aber im Näheren die regulatorische Wirkung des Turgors aufzudecken. In dieser Hinsicht muss sich u. a. die Frage aufdrängen, ob die Production eines bestimmten Körpers, etwa nach dem Principe der Massenwirkung, durch die in der Flüssigkeit gelöste Menge gelenkt wird¹⁾, oder ob der osmotische Druck mechanisch oder als Reiz regulatorisch wirksam wird. Auch letzteres ist wohl denkbar, da z. B. der gegen die Zellwand gepresste Protoplast mit dem Wechsel der osmotischen Energie Druck- und Volumschwankungen erfährt²⁾, die fort dauern, wenn auch die auf eine fremde Widerlage gestützte Zellhaut gänzlich entspannt ist.

Fragen dieser und anderer Art tauchen auch auf, sobald man zu eruiern sucht, in welcher Weise das verlangsamte oder aufgehobene Flächenwachsthum der Zellwand regulatorisch wirksam wird. Doch kann man aus den beigebrachten Thatsachen sicher entnehmen, dass die sinkende Turgordehnung der Haut nicht allein in rein mechanischem Sinne reguliren kann, da die Zellwand trotz Nachlassens dieser mechanischen Dehnung und bis zur gänzlichen Eliminirung dieser zu wachsen vermag.

XIII. Ergebnisse in Bezug auf die Wachsthumsmechanik der Zellhaut.

In dieser Arbeit sollte und konnte nicht die Gesammtheit der zahlreichen Fragen behandelt werden, welche sich an die durch die mechanische Wachsthumshemmung direct und indirect erzielten Erfolge knüpfen. Doch kam im Laufe dieser Studien Verschiedenes nebenbei zur Sprache, und an dieser Stelle soll noch kurz auf die

1) Auf die hohe Bedeutung der Massenwirkung für die Regulation habe ich z. B. in den p. 332 citirten Stellen hingewiesen.

2) Vgl. PFEFFER, Zur Kenntniss d. Plasmahaut u. d. Vacuolen 1890, p. 291, und die dort citirte Literatur. — Nicht zu vergessen ist, dass die plasmolytische Entspannung der Zellwand in physiologischer Hinsicht eine andere Bedeutung haben kann.

für die Wachstumsmechanik bedeutungsvolle Erscheinung eingegangen werden, dass die Zellwand zur Erzielung von Aussenenergie bis zur Entspannung wächst, dass also die Turgorkraft nicht die Energie für die Flächenvergrößerung der Zellwand liefern kann.

Die Energie für das Flächenwachstum der Zellwand muss, wie ich in der Energetik näher auseinandersetzte, entweder durch die Turgorkraft, d. h. durch osmotische Energie, oder durch Intussusception, d. h. durch Ausscheidungsenergie (Volumenergie Ostwald's) geliefert werden, da einfache Quellung (= Oberflächenenergie für dauerndes Wachsen unzureichend ist¹⁾. Bei Intussusception, und ebenso bei Quellung, entspringt die Wachstumskraft einer activen Betätigung der Zellhaut, und ich schlug vor, in diesem Falle von activem Wachstum der Zellhaut zu reden, im Gegensatz zu passivem Wachstum, in welchem das Flächenwachstum durch eine Dehnung über die Elasticitätsgrenze erreicht wird. In letzterem Falle liegt in jedem Falle eine plastische Vergrößerung vor, gleichviel ob sich dieselbe bei Constanz der elastischen Eigenschaften der Wand vollzieht oder ob erst eine entsprechende Herabsetzung der Cohäsion der Zellwand, also eine Variation der Haut, die plastische Dehnung durch die von aussen angreifende Kraft ermöglicht. Diese Energie entstammt normalerweise der Turgorkraft und es ändert nichts an der Sachlage, wenn die nöthige Energie durch die Gewebespannung oder auch durch andere aus der Aussenwelt stammende Kräfte geliefert werden sollte.

In den »Studien zur Energetik« konnte ich in ganz unzweifelhafter Weise darthun, dass das normale Wachsen zumeist nicht in einer plastischen Dehnung der invariablen Haut besteht, dass vielmehr eine Veränderung in dieser Bedingung für das Flächenwachstum ist. Doch musste ich dahingestellt lassen, inwieweit diese Variation in einer Herabsetzung der Elasticität besteht, ob also passives Wachsen vorliegt, oder ob und inwieweit actives Wachsen durch Intussusception das Flächenwachstum der Zellwand erzielt. Und wenn auch verschiedene Thatsachen an der Realität der Intus-

1) PFEFFER, Studien zur Energetik 1892, p. 218, 240. — Die Kenntniss dieser Studien muss hier unbedingt vorausgesetzt werden, da ich andernfalls zu weit ausholen müsste.

susception in concreten Fällen nicht zweifeln liessen, so lag doch kein Fall vor, in welchem unzweifelhaft feststand, dass das Flächenwachsthum durch Ausscheidungsenergie (Intussusception) erreicht wird. Ein solcher Modus ist aber nothwendig, um in der Reaction gegen mechanischen Widerstand das Entspannen der Zellwand, durch Flächenwachsthum dieser, zu erzielen.

Wie unsere Untersuchungen mit vollster Sicherheit ergeben, schreitet nach Herstellung einer unverrückbaren Widerlage das zur Aussenleistung führende Wachsthum der Zellhaut so weit fort, dass endlich, z. B. in Wurzeln und Grasknoten, die frühere Turgorspannung der Zellwand gänzlich aufgehoben ist (vgl. p. 339, 354, 405, 425 u. s. w.). Hierbei vermindert sich also die Turgordehnung der Haut mehr und mehr und die endlich auf Null zurückgehende Dehnkraft kann unmöglich die plastische Dehnung von Zellwänden erzielen, deren Elasticität während dieser ganzen Zeit nicht herabgeht und derart ist, dass selbst die volle Turgorkraft eine Dehnung über die Elasticitätsgrenze nicht herbeizuführen vermag. Eine solche Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze trat in den Wurzeln von *Vicia faba* selbst dann nicht ein, als auf die Wandungen, mit dem Entgipsen, plötzlich die sehr erheblich, in gewissen Zonen fast auf das Doppelte gesteigerte Turgorkraft spannend wirkte. In den Grasknoten aber bewahren die Collenchymstränge bei der Ausföhrung und bei der Verhinderung der geotropischen Krümmung jederzeit eine so hohe Cohäsion, dass selbst eine Verdoppelung der normal auf sie wirkenden Zugkraft sie nicht über die Elasticitätsgrenze zu dehnen vermag. Und doch wachsen, wie gesagt, auch diese Collenchymstränge bei mechanischer Hemmung der geotropischen Krümmung trotz abnehmender, endlich auf Null reducirter Spannung der Haut. Aber auch bei Realisirung der Krümmung ist die auf die Collenchymstränge spannend wirkende Kraft ganz und gar unzureichend, um eine plastische Verlängerung zu erzielen, das erhebliche Längenwachsthum kann also nur durch active Verlängerung der Zellwand erzielt werden.

Während sich die völlige Entspannung der Zellhaut empirisch sicherstellen liess, musste es für den Augenblick fraglich gelassen werden, ob nach diesem Entspannen das Flächenwachsthum der Zellhaut unter Umständen noch fort dauert. Es ist dieses sehr wohl möglich, ja sogar wahrscheinlich, und vielleicht ist solches Fortwachsen in den Collen-

chymsträngen der Grasknoten Tatsache, doch sind die derzeitigen Erfahrungen unzureichend, um diese wichtige Frage zu entscheiden (vgl. p. 406). In zartwandigen Geweben würde ein solches Fortwachsen keine wesentliche Drucksteigerung gegen die Widerlage erzielen, weil eben die Zellwände ausweichen und sich falten¹⁾. Die Verlangsamung des Wachsens mit zunehmender Entspannung vermag aber nach keiner Seite in unserer Frage zu entscheiden, da eben die Wachstumsthätigkeit, wie schon wiederholt hervorgehoben wurde, ein complexer, regulatorisch gelenkter Process ist.

Wegen des Stillstandes des Wachsens mit dem Entspannen ist die Verlängerung der Zellwände bei unverrückbarer Widerlage natürlich gering. Doch geht aus dem Verhalten beim Isoliren aus dem Gipsverband hervor, dass immerhin dieses Wachsen die Wandungen der Wurzeln um 8—17 Proc., die der Collenchymstränge um 8—9 Proc. zu verlängern vermag (p. 310, 406). Diese Verlängerung wird aber ansehnlich, sobald der Widerstand bewältigt wird, und solches Wachsen würde, wenn auch stark verlangsamt, fort dauern, wenn die Höhe des Widerstandes nahezu die maximale Aussenenergie fordert, falls also dauernd eine beinahe vollständige Entspannung während des Wachsens unterhalten wird (vgl. p. 327). Uebrigens ist wohl möglich, dass in Pflanzen öfters, wie in den Grasknoten (p. 401), positiv gespannte Gewebecomplexe mit ihrer vollen Turgorenergie gegen die in Zugspannung gesetzten Gewebe wirken und dass dieser vollständig entspannte Zustand sich längere Zeit während des Wachsens erhält. In dieser Richtung habe ich indess besondere Untersuchungen nicht angestellt, in welchen wohl zu beachten ist, dass allein aus der Existenz hoher Druckspannung noch nicht der Mangel von Turgorspannung in der Haut folgt.

Die Erwägung dieser Verhältnisse lässt aber klar erkennen, dass das bei aufgehobener oder minimaler Turgorspannung erzielte Flächenwachsthum nicht der Erfolg einer Quellung sein kann, die doch immer nur begrenzte Verlängerung zu erzielen vermag. Zudem nimmt mit

1) Dass aber die Existenz von Wandfaltungen nicht ohne weiteres auf solches Wachsen nach dem Entspannen zu schliessen erlaubt, wurde schon in der »Energetik« p. 246 hervorgehoben. Uebrigens dürften thatsächlich manche Wandfaltungen durch solches nach dem Entspannen fortgesetztes Wachsen entstanden sein.

der Quellung die Cohäsion ab¹⁾), während in Wurzeln und Grasknoten weder eine solche Abnahme eintritt, noch eine compensirende Dickenzunahme der bezüglichen Zellwände zu bemerken ist.

Die Elasticität der Wandungen wird durch die Reaction gegen eine Widerlage in Wurzeln und Grasknoten eher erhöht als vermindert. Dieses Verhalten ist aber in biologischer Hinsicht nothwendig, da andernfalls, nach weitgehender Herabsetzung der Cohäsion, bei einem plötzlichen Durchbrechen des Widerstandes die nun voll auf die Zellwand wirkende Turgorkraft eine weitgehende plastische Dehnung und nöthigenfalls ein Zerreißen der Zellwände herbeiführen müsste²⁾.

Dem experimentellen Nachweis könnte sich nur eine transitorische und mit dem Entlasten augenblicklich rückgängig werdende Herabminderung der Elasticität entziehen, eine Herabminderung die ungemein weit, ja bis zu breiartiger Consistenz gehen müsste, wenn sie ermöglichen sollte, dass die auf ein Minimum reducirte Turgorspannung ein Wachsthum der Zellhaut herbeiführt. Ich glaube, dass eine solche Annahme Niemand wagen wird und unterlasse es deshalb auszumalen, zu welchen absonderlichen Consequenzen eine solche Voraussetzung führt, mit der unerbittlich die Forderung verknüpft ist, dass die hohe Elasticität mit dem Hinwegräumen der Widerlage augenblicklich zurückgebildet wird³⁾. Und wenn, was in concreten Fällen wahrscheinlich zutrifft, das Wachsthum der Zellwand nach völliger Entspannung auch nur ein wenig fortschreitet, so kann die Turgorkraft doch keinesfalls die Energie für diese Flächenvergrößerung liefern.

Mit dem Entspannen der Haut sind eben wesentlich andere Bedingungen geschaffen, als bei voller Turgorspannung der Haut. Bei Existenz dieser letzteren ist es theoretisch wohl zu verstehen, dass durch vitale Thätigkeit die Herabminderung der Cohäsion in der Zellhaut derart geleitet werden kann, dass ein Zuwachs durch

1) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. I, p. 27.

2) Vgl. Energetik 1892, p. 249.

3) Man beachte wohl, dass zur Erreichung der plastischen Dehnung durch die Turgorkraft die Cohäsion so herabgesetzt sein muss, dass jedwelcher äquivalente Zug ebenfalls dauernde Verlängerung erzielt. Eine entsprechende Veränderung in einer einzelnen Ringzone kann also dieser Forderung genügen, während die Verflüssigung einzelner Punkte in der ausserdem resistent bleibenden Zellhaut keinen Erfolg haben kann.

plastische Dehnung erreicht und regulatorisch gelenkt wird¹⁾. Der Beweis freilich ist bis dahin nicht erbracht, dass das Wachstum in einem concreten Falle in dieser Weise zu Stande kommt und es ist ebenso möglich, dass in dem Flächenwachsthum der Haut zumeist durch Ausscheidungsenergie die Betriebskraft geliefert wird.

Da nun die Turgorkraft unzureichend ist, um ein Flächenwachsthum der Zellhaut durch plastische Dehnung zu erzielen, so muss die Energie für die ansehnliche Arbeitsleistung in dem Flächenwachsthum in der Wandsubstanz selbst entwickelt werden²⁾.

Dieser Anforderung vermag in jeder Weise ein Wachsthum durch Intussusception zu genügen, denn das Auskrystallisiren oder eine durch chemischen Umsatz erzielte Ausscheidung wird mit so ungleich hoher Energie ausgeführt, dass im Vergleich zu dieser Ausscheidungsenergie (Volumenergie) die Intensität der Turgorkraft im Allgemeinen nur sehr gering ist (Energetik p. 252). In der Energetik habe ich ferner auseinandergesetzt, wie in der Continuität der Intussusception, d. h. in der stetigen Wiederholung dieses Auseinander-treibens der Zellhautpartikel durch die sich einkeilende Substanz, alle Bedingungen für ein fortdauerndes und regulatorisch gelenktes Flächenwachsthum gegeben sind.

Dagegen kann durch Aufquellen immer nur eine begrenzte Vergrößerung einer Zellhautlamelle erreicht werden und nur wenn die fortwährend neu apponirten Lamellen plastisch dehnend auf die übrige Zellsubstanz wirken, wäre ein fortgesetztes Wachsthum der Zellhaut ebenfalls denkbar³⁾. Doch ist theoretisch die Realisirung eines solchen Flächenwachsthums an verschiedene, nicht so einfache Bedingungen

1) PFEFFER, Energetik 1892, p. 249. — Auf p. 417 ist auch schon angedeutet, dass die bezüglichen Versuche von NOLL und WIESNER eine wirkliche Cohäsionsabnahme in der Zellwand nicht sicher erweisen, welche übrigens, die Interpretationen dieser Forscher als richtig vorausgesetzt, eine permanente wäre. Wenn aber solche Cohäsionsabnahme zutrifft, so muss doch immer erst erwiesen werden, dass sie zureichend ist, um eine plastische Dehnung durch die gegebene Turgorkraft zu ermöglichen.

2) Gewebespannungen, von denen wir absehen dürfen, werden erst durch das Wachsthum erzielt.

3) Vgl. Energetik 1892, p. 222. — In gleichem Sinne kann auch ein Intussusceptionswachsthum von Lamellen mechanisch gegen die übrige Wandsubstanz wirken.

geknüpft und die empirischen Erfahrungen sprechen entschieden gegen das ausgedehnte Vorkommen dieses Wachstumsmodus¹⁾. Wir dürfen deshalb unsere Betrachtungen um so mehr auf Wachstum durch Intussusception beschränken, als auch die Quellungskraft (Oberflächenenergie) schliesslich einer Intussusception von Wasser entspringt und eine solche Energieentwicklung in der schon imbibirten Membran wiederum an active physikalische oder chemische Veränderungen in der Wandsubstanz gekettet ist²⁾.

Bei der Geringfügigkeit der Turgorenergie gegenüber der Ausscheidungsenergie muss es fraglich erscheinen, ob die constant erhaltene Turgorspannung eine rein mechanische Bedeutung in der Art hat, dass durch sie die Einlagerung neuer Substanz durch Intussusception erleichtert wird³⁾. Sollte dieses aber zutreffen — und die Möglichkeit ist immerhin zuzugeben — so würde doch die eigentliche Wachstumsarbeit durch die Intussusception, d. h. durch die Ausscheidungsenergie geleistet werden. Jedenfalls folgt aber eine derartige mechanische Betheiligung der Turgorkraft nicht aus der Verlangsamung des Wachstums mit der Entspannung der Haut. Denn solcher Erfolg ist ebensogut mit einer formalen Bedeutung des Turgors verträglich, der in zartwandigen Geweben durch Herstellung genügender Tragfähigkeit stets eine anderweitige mechanische Bedeutung hat.

Auf Grund der energetischen Erfahrung ist also vollkommen

1) Die erhebliche Quellung müsste mikroskopisch wahrnehmbar werden. Zudem pflegen die Zellwände gerade nach ihrer Bildung am wasserreichsten zu sein.

2) Ebenso würde es auf eine Energieentwicklung in der Wandsubstanz selbst herauskommen, wenn irgendwie durch eine Umlagerung in den aufbauenden Partikeln die Flächenvergrösserung erreicht würde, gleichviel ob dabei Auflösung und Neubildung, Zertrümmern von Molekularcomplexen etc. im Spiele wäre. Durch solche Modalitäten könnte unter Umständen auch eine Ortsverschiebung durch eine Art Wandern der Wandung erreicht werden, wie solches in der That in künstlichen Niederschlagsmembranen durch den Antagonismus von Lösung und Neubildung erzielbar ist.

3) Vgl. PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 57. — Hier ist übrigens schon darauf hingewiesen, dass die Turgordehnung eine nothwendige Bedingung in allen Fällen nicht sein muss. — Vgl. ausserdem meine Energetik p. 252. — Ferner wäre in gegebenen Fällen eine correlative Vertretung von Turgorenergie und Ausscheidungsenergie für den Betrieb des Flächenwachstums denkbar. Vgl. auch p. 339.

sicher gestellt, dass die Turgorenergie vielfach (und wohl zumeist) für die Erzielung eines plastischen Flächenwachstums unzureichend ist, dass also die Energie für das Flächenwachstum durch Intussusception geliefert werden muss. Damit ist also auch die Realität des Intussusceptionswachstums für bestimmte Fälle erwiesen, ohne dass etwas Bestimmtes über die nähere Modalität dieses Wachsens ausgesagt wäre. In dieser Hinsicht lehren Entscheidendes aber auch nicht anderweitige Erfahrungen, die ohnedies das Wachsen durch Intussusception nur im hohen Grade wahrscheinlich machen konnten, ohne für dasselbe einen so unbedingt zwingenden Beweis zu erbringen, wie unsere energetischen Studien. Die Sachlage ist genugsam in meiner Energetik (p. 250) gekennzeichnet und ich füge nur hinzu, dass in jüngster Zeit noch weitere Argumente für ein Wachsen durch Intussusception durch CORRENS¹⁾ und ZIMMERMANN²⁾ beigebracht wurden. Letzterer lässt übrigens (wie alle anderen Forscher) unentschieden, ob nicht die Turgorspannung der Haut eine mechanische Bedingung für deren Wachstum durch Intussusception ist.

Wiederholen kann ich hier nur — was ich an verschiedenen Stellen aussprach³⁾ — dass die Wachstumsmechanik nicht in jedem Falle dieselbe sein muss, ja die Thatsachen lehren auch in diesem Falle, dass der Organismus, wie üblich, seine Ziele je nach Umständen mit verschiedenen Mitteln erreicht. So scheint mir in einzelnen Fällen ein Wachstum durch einfache plastische Dehnung unzweifelhaft zu sein. Auch ist es wohl möglich, dass öfters eine Herabsetzung der Elasticität der Haut benutzt wird, um ein Flächenwachstum durch die Turgorkraft zu ermöglichen, ja dass solches in gegebenen Fällen Hand in Hand mit dem Wachsen durch Intussusception geht, einem Wachstumsmodus, der allem Anscheine nach nicht nur vereinzelt, sondern sogar sehr gewöhnlich das Flächenwachstum vermittelt und zugleich mechanisch betreibt. Ebenso erfolgt nicht aus der Sicherstellung des Appositionswachstums dessen Allmächtigkeit. Und wenn Apposition vielleicht sogar das gewöhnlichste Mittel ist, um das Dickenwachstum der Haut zu erreichen,

1) Beiträge zur Morphologie und Physiologie herausgegeben von ZIMMERMANN 1893, Heft 3, p. 302.

2) Ebenda p. 198. Vgl. auch Kny, Berichte d. bot. Gesellschaft 1893, p. 377.

3) Physiologie II, p. 57 ff.; Energetik I. c.

so ist damit nicht ausgeschlossen, dass gleichzeitig Intussusceptionswachsthum die Energie für das Flächenwachsthum derselben Zellwand liefert oder lieferte. Von denjenigen Forschern aber, welche alle Massenzunahme der Zellwand durch Apposition und alles Flächenwachsthum durch plastische Dehnung zu Stande kommen lassen, darf man billigerweise fordern, dass sie in Erwägung ziehen, ob die für diese Dehnungsarbeit nöthige Energie in zureichender Weise zur Verfügung steht¹⁾.

Wie alles Wachsen resultirt auch speciell das Wachsthum der Zellhaut aus dem Zusammengreifen verschiedener Factoren, und so ist klar, dass das Getriebe des Wachsens verlangsamt wird oder ganz zum Stillstand kommt, wenn auch nur eine der Bedingungen ungenügend erfüllt ist. Demgemäss ist aus der Retardirung des Wachsens mit abnehmender Turgordehnung der Haut nicht zu folgern, dass der Turgor die Wachsthumarbeit leistet²⁾. Denn dieses thut auch nicht die Wärme, mit der ebenfalls die Zuwachsbewegung steigt und fällt, und in irgend einer analogen Weise kann auch, wie schon p. 339 bemerkt wurde, eine gewisse Turgorspannung der Haut eine Bedingung für die Herstellung und Erhaltung des wachsthumsfähigen Zustandes sein. In der That kommt diese Bedeutung in irgend einer Weise der Turgorspannung da zu, wo die gesammte Arbeit des Flächenwachsthums nicht durch die osmotische Energie, sondern durch die Ausscheidungsenergie geleistet wird. Thatsächlich steigt auch das Flächenwachsthum nicht mit der mechanischen Dehnung, ja eine Steigerung dieser veranlasst sogar eine Retardirung des Flächenwachsthumes der Haut (HEGLER), und ferner besteht in wachsenden Wurzeln und Stengeln keine Coincidenz zwischen Turgorenergie, Hautdehnung und Wachsthumsschnelligkeit (p. 308). Die Turgorspannung ist übrigens in zartwandigen Geweben für Herstellung der genügenden Tragfähigkeit nothwendig, und schon hierdurch, sowie als Energiemittel für Aussenleistungen, gewinnt die Turgorkraft eine hervorragende mechanische Bedeutung.

1) Leider begegnet man in der botanischen Literatur nicht so selten Forderungen, die mehr oder weniger offenkundig gegen das Princip der Erhaltung der Kraft verstossen, indem sie mechanische Actionen ohne zureichenden Energieaufwand postuliren.

2) So schon aufgefasst in PFEFFER, Physiologie Bd. II, p. 57.

Es wurde auch schon wiederholt betont, dass das Wachsthum in gegenseitiger Abhängigkeit vom Gesamtgetriebe regulatorisch gelenkt wird. Diese Regulation betrifft die Gesamtheit der im Wachsen zusammenwirkenden Factoren und wird nie allein durch mechanische Uebertragungen, sondern auch durch directe und indirecte Auslösungsverkettungen (Reize) geregelt. Eine solche Regulation ist ebenso klar ausgesprochen, wenn das Wachsthum langsamer oder schneller sich abspielt, als wenn es zum Stillstand gebracht und damit die das Wachsthum unterhaltenden Processe selbstregulatorisch sistirt oder modificirt werden. Auf diese wechselseitige Verkettung ist in dieser Arbeit und auch schon in der Energetik (p. 248) so nachdrücklich hingewiesen, dass eine nochmalige ausgedehnte Erörterung dieses Themas unnöthig erscheint.

Diese Selbstregulation ist in allgemeinen Zügen in der That so offenkundig, dass jede Wachsthumstheorie, welche sie entbehren zu können glaubt, eben den realen Thatsachen keine Rechnung trägt. Leistet z. B. die Turgorenergie die Arbeit im Flächenwachsthum, so muss nicht nur die Turgorhöhe, sondern auch der Widerstand der Zellhaut entsprechend gelenkt werden, gleichviel ob ein statischer elastischer Zustand angenommen wird, oder ob das Wachsthum von einem Herabsetzen der Elasticität der Haut abhängig gemacht wird. Nicht minder steht einige Zeit nach einer mechanischen Hemmung die Intussusception stille, obgleich der Wiederbeginn des Wachsens nach Hinwegnahme des Hindernisses lehrt, dass die Fähigkeiten für diesen Wachsthumsmodus potentiell in bester Weise vorhanden waren.

Aus Betrachtungen dieser Art lässt sich aber nicht ein Schluss auf die specielle Wachsthumsmechanik ziehen, denn dem Erfolge allein ist nicht anzusehen, welche Factoren zur Erreichung des Endresultates zusammengriffen. Zu diesen Factoren zählen auch die unbekannten specifischen Eigenheiten, welche es bewirken, dass z. B. die einzelnen Zellen sich verschieden in Bezug auf den Umriss und die Dicke der Wand gestalten, dass in der einen Zellwand früher als in einer anderen ein dauernder oder transitorischer Wachsthumstillstand sich einstellt. Erwacht dann das Wachsthum wieder, ohne dass eine Steigerung der Turgorkraft eintritt — wie es z. B. bei geotropischer Reizung der Knoten von *Triticum* zutrifft —, so ist nur soviel zunächst gewiss, dass irgend eine Action in der Zellhaut

sich abspielen musste, ohne dass sich sogleich sagen lässt, ob es sich um ein Erweichen der Wand oder um einen Betrieb durch Intussusceptionswachsthum handelt. Dass aber das gewöhnliche Flächenwachsthum nicht ohne eine Veränderung oder Action in der Wandung möglich ist, wurde in der Energetik so unwiderleglich nachgewiesen, dass andere Theorien (so die von WORTMANN) ihre Existenzberechtigung verloren haben.

Die Forschung muss natürlich dahin streben, die Gesamtheit der im Wachsthum sich abspielenden Vorgänge mehr und mehr aufzudecken, und wie sich auch speciell in Bezug auf die Selbstregulation sogleich bestimmte Fragestellungen aufdrängen, wurde früher (p. 428) beispielsweise dargelegt.

XIV. Belege.

Abth. I. Druckversuche mit Wurzeln von Keimpflanzen.

Die Resultate der in dieser Abtheilung aufzuführenden Versuche über Längs- und Querdruck der Wurzeln sind in Tab. I u. II (p. 264, 266) zusammengestellt worden. Ausserdem ist unter Nr. 22 die Druckentwicklung einer nicht eingegipsten Wurzel mitgetheilt.

Ueber die Methodik ist in Kap. II das Nöthige gesagt und nur das zur Charakterisirung des einzelnen Experiments Nothwendige wird an entsprechender Stelle mitgetheilt. So ist auch jeweils angegeben, ob zur Messung des Querdrucks die Schraubklemme (Apparat B) oder der Zangenapparat (Apparat C) diene, während zur Bestimmung des Längsdrucks, mit alleiniger Ausnahme des Kautschuckversuchs (Nr. 7), stets die Messfeder (Apparat A) benutzt wurde.

Die erste Zahl der Zeitcolumnne kennzeichnet diejenige Zeit, in welcher der Messapparat fertig angepasst war. Bis dahin war, vom Beginn des Eingipsens ab, durchschnittlich $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ Stunde verflossen. Der zu Beginn eingestellte Gegendruck der Feder wurde nicht angeführt, da dieser für die nächste Zeit sich durch Ausdehnung des Gipsgusses änderte, eine Eigenschaft, die, wie an geeigneter Stelle (p. 286) entwickelt wurde, auf die endlichen Druckwerthe keinen Einfluss hat, sofern die Wurzel eine gewisse active Abhebung des Gipsdeckels weiterhin ausführt. Die Länge der auf dem Tisch der Messfeder senkrecht stehenden Achse des Gipsgusses wurde nicht angegeben. Uebrigens ist diese Achse nennenswerth kürzer als die jeweils notirte Wurzellänge und beträgt für die Querdruckversuche meist weniger als 35 mm.

Während der Versuche standen die Objecte in einem matt erleuchteten Zimmer. Dabei war für ausreichend constante Temperatur und für genügende Feuchtigkeit in früher beschriebener Weise gesorgt. Die Wurzeln befanden sich also in der Gipshülle fast im Dunkeln, während die Sprosse, wenn solche aus der Erde oder den Sägespänen hervorkamen, sich, besonders in den Wintermonaten, in mässiger Beleuchtung entwickelten. Dieses hat indess wenig Bedeutung, da innerhalb der von uns benutzten Versuchsdauer nur ein kleiner Theil der Reservestoffe consumirt wurde, ein Nährstoffmangel also ausgeschlossen war. Nähere Angaben über den Entwicklungsgrad der nicht eingegipsten Theile sind nur soweit gemacht, als es Interesse zu haben schien.

Die Ablesungen sind durchweg in verkürzter Form wiedergegeben. Nur in Vers. 4 ist, als Beispiel, der direct abgelesene Spitzenabstand der Nadeln angeführt, während ausserdem nur der entsprechende Druck in Gramm mitgetheilt ist. In der nächsten Verticalreihe steht die für den markirten Zeitintervall sich berechnende stündliche Druckzunahme. Ebenso sind, mit Ausnahme von Versuch 4, nur die Extreme angegeben, in welchen sich die Temperatur bewegte.

Unter »Federstärke« ist das zur Annäherung der Nadelspitzen um einen Theilstrich des Mikrometers nöthige Gewicht in Gramm, unter »Weite des Gipsspalts« oder »Spaltweite« die Distanz notirt, um welche sich der Gipsdeckel von seiner Unterlage abhob. Wie einige directe Controlmessungen ergaben, wird diese Weite des Gipsspaltess durch das in den Ablesungen bemessene Nachgeben der Feder genügend genau bestimmt.

Ueber die Bestimmung des activen Querschnitts findet sich das Nöthige p. 277 und 280. Ebenso ist aus Früherem zu entnehmen, wie und warum in manchen Versuchen zwei verschiedene Querschnittsflächen angenommen wurden.

Die in Gramm angegebenen Druckwerthe sind bei den Versuchen über Längsdruck um das Gewicht des ebenfalls auf der Feder lastenden Gipsdeckels zu gross. Dieses meist 2—3 g betragende Gewicht ist demgemäss zur Gewinnung des realen Druckes abzuziehen, und die Angabe z. B. in Vers. 1: Enddruck 260 — 2,5 = 257,5 g, trägt dieser Reduction Rechnung.

A. Messungen des Längsdrucks der Wurzeln von Keimpflanzen.

Versuche I—XII.

Versuch I. *Vicia faba*.

Wurzellänge 35 mm. Der Kanal im Gipsdeckel wurde so verlängert, dass die Wurzelspitze zur Ausfüllung 1,2 mm in die Länge wachsen musste und dass dann ein 6,2 mm langer Spitzentheil im Gipsdeckel steckte.

Federstärke: 4 Strich à 0,0169 mm = 13,33 g. — Ohne Druck betrug in der Messfeder der Abstand der Nadelspitzen 54 Strich. Gipsspalt am Schluss = 0,5 mm. Der Querschnitt der mässig angeschwollenen Krause = 3,4 qmm; der mittlere Durchmesser = 2,4 mm, d. h. um 0,2 mm grösser als der Durchmesser des Gipskanals. Enddruck = 260—2,5 = 257,5 g. Druckintensität = 7,04 Atmosphären = 72,8 g p. 1 qmm.

Zeit	Abstand der Spitzen in Theilstrichen à 0,0169 mm	Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde	Temperatur ° C.
26./XII. 1892. 10½ Mo.				
12 »	52,5 Str.	20 g		18,8° C.
2 Ab.	51,0 »	40 »	13,5 g	18,9 »
4 »	48,8 »	69,3 »		19,1 »
6 »	46,4 »	101,3 »		19,4 »
8 »	44,1 »	132,0 »	15,3 »	18,6 »
10 »	42,0 »	160,0 »	14,0 »	19,3 »
27./XII. « 7 Mo.	37,0 »	226,6 »	7,4 »	
12 »	36,0 »	240,0 »	2,7 »	20,2 »
7 Ab.	35,5 »	246,7 »	0,95 »	19,5 »
28./XII. « 8 Mo.	35,0 »	253,3 »	0,60 »	18,9 »
29./XII. « 8 »	34,5 »	260,0 »	0,56 »	18,6 »
				19,2 »

Versuch II. *Vicia faba*.

Wurzellänge = 42 mm, davon 5 mm im Gipsdeckel. — Temp. 19,1—20,3° C. — Federstärke: 1 Strich à 0,0169 = 13,33 g. — Gipsspalt = 0,4 mm. — Krause sehr mässig; Durchm. = 2,2 mm; Querschnitt = 3,7 qmm.

Enddruck = 296,7—2,4 = 294,3 g. — Druckintensität = 7,7 Atm. = 79,5 g p. 1 qmm.

Zeit	Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde
17./XII. 1892. 7½ Mo.		
10 »	33,3 g	14,78 g
12 »	66,5 »	
2 Ab.	93,3 »	13,4 »
6 »	139,9 »	11,65 »
10 »	173,1 »	8,3 »
18./XII. » 7 Mo.	219,4 »	5,14 »
7 Ab.	253,6 »	2,85 »
19./XII. » 7 Mo.	276,9 »	1,94 »
7 Ab.	290,2 »	1,11 »
20./XII. » 7 Mo.	296,7 »	0,54 »

Versuch III. *Vicia faba*.

Wurzellänge = 35 mm, davon 4 mm in der Gipskappe. — Temp. 18,6—19,5° C. — Federstärke: 1 Strich à 0,021 mm = 2,7 g. — Gipsspalt = 0,55 mm. — Krause: Durchmesser = 2,0 mm (0,2 mm mehr als Gipskanal); Querschnitt = 3,2 qmm.

Enddruck = 356,9—4,2 = 352,7 g. — Druckintensität = 10,67 Atm. = 110,2 g p. 1 qmm.

Zeit			Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde
28./X. 1892.	8½	Mo.	.	12,71
	10	»	230	
	10	Ab.	235	
29./X.	7	Mo.	286,7	5,85
	1	Ab.	321,8	4,86
	6	»	316,1	2,7
	10	»	356,9	

Versuch IV. *Vicia faba*.

Wurzel 37 mm lang, davon 3,5 mm in der Gipskappe. — Temp. 18,2—19,8° C. — Federstärke: 1 Strich à 0,0169 = 13,33 g. — Gipsspalt 0,07 mm. — Krause: Durchmesser = 1,8 mm (0,05 mm mehr als im Gipskanal); Querschnitt = 2,6 qmm.

Enddruck = 262,6—2,0 = 260,6 g. — Druckintensität = 9,7 Atm. = 100,2 g p. 1 qmm.

Zeit		Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde
12./I. 1893	8 Mo.	.	6,28 g
	10 »	194,6 g	
	10 Ab.	206,6 »	
13./I.	8 Mo.	206,6 »	4,27 »
	7 Ab.	219,9 »	
14./I.	8 Mo.	236,6 »	0,47 »
15./I.	8 »	247,8 »	0,33 »
16./I.	8 »	254,7 »	0,11 »
18./I.	8 »	260,0 »	0,05 »
20./I.	8 »	262,6 »	

Versuch V. *Vicia faba*.

Wurzel 32 mm lang. Gipskappe derart ausgebohrt, dass die hineingewachsene Wurzel cylindrisch wird und einen Durchmesser erreicht, der erst 12 mm rückwärts vom Gipsspalt wiederkehrt (vgl. p. 274). Das in den Gipsdeckel ragende Wurzelstück ist zu Beginn 2,8 mm lang und wächst auf 4,2 mm, bis zur Ausfüllung heran. — Temp. 17,6—19,1° C. — Federstärke: 1 Strich à 0,0444 mm = 14,08 g. — Gipsspalt sehr gering. Der diesem entsprechende Querschnitt hat ungefähr gleichen Flächeninhalt wie das cylindrisch geformte Spitzenstück im Gipsdeckel; nämlich Durchm. = 2,0 mm; Fläche = 3,1 qmm.

Enddruck 274,5 — 2,5 = 272,0 g. — Druckintensität = 8,49 Atm. = 87,7 g p. 1 qmm.

Zeit		Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde
9./X. 1892.	8 Mo.		6,25 g
	10 »	169,3 g	
	10 Ab.	190,4 »	
10./X. »	8 Mo.	190,4 »	4,95 »
	7 Ab.	218,6 »	
11./X. »	8 Mo.	244,0 »	0,84 »
12./X. »	8 »	264,1 »	0,30 »
13./X. »	8 »	271,2 »	0,14 »
14./X. »	8 »	274,5 »	

Versuch VI. *Vicia faba*.

Wurzel = 34 mm lang. — Temp. 18,2—19,2° C. — Federstärke: 1 Strich à 0,0182 mm = 22,8 g.

Die Wurzel ist nach p. 247 so eingegipst, dass die wachsende Wurzelspitze auf die Glasplatte oberhalb der Druckfeder stösst. Der Spalt zwischen Gips und Glasplatte ist sehr gering, etwa 0,09 mm. Die Wurzelspitze ist am Schlusse des Versuches abgeflacht und der Glas-

platte angeschmiegt. Die Contactfläche misst 1,13 qmm, bei einem mittleren Durchmesser von 1,2 mm. Da wo der Gipsdeckel angegipst wurde, d. h. 4,8 mm von der Contactfläche mit der Glasplatte entfernt, hatte sich an der Wurzel eine geringe Krause ausbilden können, die also jedenfalls an dieser Stelle die Wurzel fixirte. Der Querschnitt dieser Krause mit 2,01 qmm (Durchm. 1,6 mm), ist der unter B. verzeichneten Rechnung zu Grunde gelegt, während sich A. auf die Fläche der abgeflachten Spitze bezieht (vgl. p. 263).

Enddruck. A. 226 g. Druckintensität 19,36 Atm. = 200 g p. 1 qmm.

B. 226 » » » 10,44 » = 107,9 g p. 1 qmm.

Zeit	Druck	Druck-
		zunahme p. 4 Stunde
14./XII. 1892. 10 Mo.		5,42 g
10 Ab.	148,2 g	
15./XII. » 8 Mo.	148,2 »	
7 Ab.	178,8 »	
16./XII. » 8 Mo.	194,8 »	1,23 »
17./XII. » 8 »	217,0 »	0,92 »
18./XII. » 8 »	226,0 »	0,37

Versuch VII. *Vicia faba*. Messung mittelst Gummischlauchs.

Die 30 mm lange Wurzel war in der (p. 260) beschriebenen Weise in den Gummischlauch eingesetzt. Nach 1½ Stunden, also nachdem schon ein gewisser Druck bestand, begannen die Ablesungen, die, wie auch die stündliche Zunahme, in Theilstrichen mitgetheilt sind. Der Abnahme um 1 Theilstrich entspricht eine mittlere Druckzunahme von 7,14 g. Die Verlängerung war nicht genau proportional zum spannenden Gewicht. Der Enddruck wurde zu ca. 250 g gefunden.

Von der Wurzel befand sich der 3 mm lange Spitzentheil in der Glashülse *a* (vgl. Fig. 6 p. 260). Die anschliessende Strecke in dem Kautschukschlauch war 6 mm lang. Zum Schluss ergaben sich für diesen Theil der Wurzel folgende Maasse:

A) für das spitzenwärts liegende Ende: Querschnitt = 3,46 qmm;
Durchmesser = 2,4 mm.

B) für das basalwärts liegende Ende: Querschnitt = 4,71 qmm;
Durchmesser = 3,0 mm.

Hiernach berechnet sich die Druckintensität

für A = 6,98 Atm. = 72,2 g p. qmm,

» B = 5,16 » = 53,1 » » »

Temp. 17,4—18,4° C.

Ein zweiter nicht ganz so günstig verlaufener Versuch gab ein ähnliches Resultat.

Zeit		Distanz der Nadelspitzen	Differenz in Theilstrichen p. 1 Std.
10./XII. 1892.	9 Mo.	57	1
	10 »	56	
	1 Ab.	53	1,3
	6 »	46,5	
	10 »	43,0	0,88
11./XII. »	8 Mo.	31,0	1,2
	1 Ab.	22,0	
	8 »	17,0	0,71
12./XII. »	7 Mo.	16,0	0,09
	7 Ab.	16,0	

Versuch VIII. *Zea Mais.*

Zu den Versuchen 8, 9, 10 diente Cinquantino-Mais. In diesem Versuch war die Wurzel 36 mm lang und hiervon befanden sich 3,0 bis 3,2 mm im Gipsdeckel. — Tpt. 19,1—20,2° C. — Federstärke: 1 Strich à 0,0169 m = 13,33 g. — Gipsspalt = 0,06 mm. — Krause: Durchm. = 1,4 mm, Querschnitt = 1,54 qmm. Die Wurzel misst oberhalb und unterhalb des Gipsspalt: Durchm. = 1,2 mm, Querschnitt = 1,23 qmm.

Enddruck 160 — 2 = 158 g. Druckintensität berechnet für:

A: unterhalb Gipsspalt (1,23 qmm) = 12,51 Atm. = 129,2 g p. qmm,
 B: Krause (1,54 ") = 9,93 " = 102,6

Zeit		Druck	Druck- zunahme p. 4 Std.
11./I. 1893.	10 Mo.		4,4 g
	10 Ab.	120,0	
12./I. "	8 Mo.	120,0	
	7 Ab.	133,3	
13. I.	8 Mo.	119,7	4,0 g
14./I. "	8 "	157,3	0,97 "
15./I. "	8 "	160,0	0,23 "

Versuch IX. *Zea Mais.*

Wurzel = 24 mm lang, davon 2,6 mm im Gipsdeckel. — Tpt. 18,8 — 20,1° C. — Federstärke: 1 Strich à 0,0169 = 13,33 g. — Gipsspalt 0,3 mm. — Krause: Durchm. 1,8 mm. Fläche 2,52 qmm. Die anschliessende Wurzelspitze misst: Durchm. = 1,2 mm, Fläche = 1,13 qmm.

Enddruck 293,2 — 2,1 = 291,1 g. Druckintensität berechnet für:
 A: unterhalb Krause im Gips = 24,94 Atm. = 257,7 g p. 1 qmm,
 B: Krause = 11,18 " = 115,5 " " 1 "

Zeit		Druck	Druck- zunahme p. 4 Std.
3./I. 1892.	9 Mo.		5,21 g
	6 Ab.	86,5 g	
	10 "	86,5 "	
4./I. "	8 Mo.	119,9 "	1,76 "
	9 Ab.	181,8 "	1,27 "
5./I. "	8 Mo.	233,1 "	1,78 "
	8 Ab.	290,5 "	0,22 "
6./I. "	8 Mo.	293,2 "	

Versuch X. *Zea Mais.*

Wurzel 25 mm lang, davon 2,3 mm im Gipsdeckel. — Tpt. 19,4—20,2° C. — Federstärke: 1 Strich à 0,0169 = 2,94 g. — Gipsspalt = 0,4 mm. — Krause: Durchm. = 1,6 mm, Querschnitt = 2,0 qmm. Der an die Krause basipetal anschliessende, im Gips steckende Wurzeltheil misst: Durchm. = 1,4 mm, Querschnitt = 1,54 qmm.

Enddruck 198,8 — 1,7 = 197,1 g. — Druckintensität für

A: unterhalb Krause im Gips = 12,39 Atm. = 128 g p. qmm,

B: Krause = 9,53 » = 98,5 » » »

Zeit		Druck	Druck- zunahme p. 1 Std.
21./XII. 1892.	9 Mo.		8,0 g
	6 Ab.	126,3 g	
22./XII. »	8 Mo.	184,4 »	1,3 1/2 »
	7 Ab.	198,8 »	

Versuch XI. *Vicia sativa.*

Wurzel = 23 mm, davon im Gipsdeckel 2,2 mm. — Tpt. 18,7—19,5° C. — Federstärke: 1 Strich à 0,0169 = 2,94 g. — Krause: Durchm. 0,8 mm; Querschnitt 0,5 qmm. Wurzel unterhalb Gipsspalt im Gips: Durchm. 0,6 mm, Querschnitt 0,31 qmm.

Enddruck 44,1 — 1,5 = 42,6 g. Druckintensität für

A: Wurzeltheil im Gips (0,31 qmm) = 13,33 Atm. = 137,7 g p. qmm,

B: Krause (0,5 ») = 8,26 » = 85,3 » » »

Zeit		Druck	Druck- zunahme p. 1 Std.
18./I. 1893.	10 Mo.		6,4 g
	10 Ab.	29,4 g	
19./I.	8 Mo.	29,4 »	0,61 »
20./I.	8 »	35,3 »	
21./I.	8 »	42,6 »	
22./I.	8 »	44,1 »	

Versuch XII. *Aesculus hippocastanum*.

Wurzel 45 mm lang, davon 3,2 mm in der Gipskappe. — Tpt. 17,6—19,4° C. — Federstärke: 1 Strich à 0,0182 mm = 22,8 g. — Gipsspalt gering und Wurzel an dieser Stelle kaum angeschwollen. Durchm. = 2,5 mm, Querschnitt = 4,9 qmm.

Enddruck 340 — 3,2 = 336,8 g. — Druckintensität = 6,65 Atm. = 68,7 g p. qmm.

Zeit	Druck	Druck- zunahme p. 4 Std.
22./XI. 1892. 11 Mo.		5,55 g
10 Ab.	205,2 g	
23./XI. » 8 Mo.	205,2 »	2,33 »
24./XI. » 8 »	250,8 »	
25./XI. » 8 »	306,8 »	1,38 »
26./XI. » 8 »	340,0 »	
27./XI. » 8 »	340,0 »	0,0 »

B. Messungen des Querdrucks an Wurzeln von Keimpflanzen.

Versuche XIII—XXI.

Versuch XIII. *Vicia faba*.

Activ gegen den Gipsdeckel wirkt der 8 mm lange Spitzentheil der 45 mm langen Wurzel. Der Deckel wird nur um 0,06 mm abgehoben und die Wurzel hat eine kaum merkliche Ausbauchung nach diesem Spalt hin gebildet. Flächeninhalt des Medianschnitts des activen Theiles = 29 qmm. Seitenwurzelanlagen bilden sich in üblicher Weise in allen diesen Gipsversuchen (vgl. Kap. VII). Bis zum Schluss hat sich der Stengel 92 mm hoch über den Boden erhoben.

Apparat: Schraubklemme. — Federstärke: 1 Strich à 0,0182 mm = 57,17 g. — Tpt. 17,3—18,9° C.

Enddruck 1830 g. Druckintensität = 6,41 Atm. = 63,1 g p. qmm.

Zeit		Druck	Druck- zunahme p. 4 Std.
12./I. 1893.	9 Mo.		4,36 g
	10 Ab.	1401 g	
13./I. »	8 Mo.	1401 »	4,07 »
	6 Ab.	1458 »	
14./I. »	8 Mo.	1515 »	10,75 »
Druck durch Anschrauben verstärkt auf			
	8 Mo.	1716 g	1,17 »
15./I. 1893.	8 »	1773 »	
16./I. »	8 »	1801 »	0,5 »
17./I. »	8 »	1813 »	0,71 »
18./I. »	8 »	1830 »	0 »
19./I. »	8 »	1830 »	

Versuch XIV. *Vicia faba*.

Activ gegen den Gipsdeckel wirkt der 5,5 mm lange Spitzentheil der 38 mm langen Wurzel. Der Deckel wurde nur um 0,05 mm abgehoben und die Wurzel zeigte kaum eine Ausbauchung nach dem Spalt. Flächeninhalt des Medianschnitts im activen Theil = 10,5 qmm.

Apparat: Schraubklemme. — Federstärke: 1 Strich à 0,0099 mm = 24,2 g. — Temp. 17,0—18,9° C.

Enddruck = 500 g. — Druckintensität = 4,61 Atm. = 47,6 g p.qmm.

Zeit		Druck	Druck- zunahme p. 4 Stunde
12./XI. 1892.	8 Mo.		8,04 g
»	9 Ab.	339 g	
13./XI. »	8 Mo.	344 »	4,04 »
14./XI. »	8 »	386 »	
Nun Druck gesteigert auf:			0,5 »
14./XI. 1892.	8 Mo.	458 g	
15./XI. »	8 »	483 »	0,02 »
16./XI. »	8 »	495 »	
17./XI. »	8 »	500 »	

Versuch XV. *Vicia faba*.

Gegen den Gipsdeckel wirkt der 5 mm lange Spitzenthail der 30 mm langen Wurzel. Der Deckel wurde um 0.17 mm abgehoben und die Wurzel hatte sich etwas nach dem Spalt hin ausgebaucht. Der Flächeninhalt dieses grössten Medianschnittes im activen Spitzenthail betrug 9,5 qmm.

Apparat: Zangenapparat. — Federstärke: 1 Strich à 0,0204 mm = 9,4 g. — Temp. 17,9—19,6° C.

Enddruck 599,6 g. — Druckintensität = 6,11 Atm. = 63,1 g p. qmm.

Zeit	Druck	Druck- zunahme p. 4 Stunde
5./XI. 1892. 8½ Mo.		6,11 g
» 6 Ab.	394,8 g	
6./XI. » 7 Mo.	399,5 »	
7./XI. » 8 »	399,5 »	
8./XI. » 8 »	437,4 »	5,68 »
Druck gesteigert auf 502,9 g		
8./XI. 1892. 8 Mo.	502,9 g	
9./XI. » 8 »	573,4 »	
10./XI. » 8 »	592,6 »	0,8 »
11./XI. » 8 »	597,3 »	0,2 »
12./XI. » 8 »	599,6 »	0,09 »

Versuch XVI. *Vicia faba*.

Dieser hier nicht näher mitgetheilte Versuch wurde mit demselben Apparat und mit derselben Feder wie Versuch 5 ausgeführt. — Temp. 18,4—20,1° C. Gegen den Gipsdeckel wirkte der 6,2 mm lange Spitzenthail der Wurzel. Der Versuch dauerte 6 Tage. Der Gips-spalt erreichte 0,2 mm und eine Ausbauchung der Wurzel in jenen war merklich. Der grösste Medianschnitt der activen Partie ergab = 12,2 qmm.

Enddruck = 542 g. — Druckintensität = 4,3 Atm. = 44,4 g p. qmm.

Versuch XVII. *Vicia faba*.

Von der 44 mm langen Wurzel war der 7 mm lange Spitzentheil fix eingegipst, so dass die Wurzelstrecke von 7 bis zu 15,7 mm gegen den Gipsdeckel wirkte. Dieser wurde um 0,16 m abgehoben und eine nur mässige Hervorwulstung entstand. Der entsprechende grösste Medianschnitt hatte 15,8 qmm Flächeninhalt. Am Schluss war über dem Boden ein 70 mm hohes Stengelstück erschienen.

Apparat: Zangenapparat. — Federstärke: 1 Strich à 0,0204 = 13,9 g. — Tpt. 17,8—19,2° C.

Enddruck = 897,3 g. — Druckintensität = 5,5 Atm. = 56,8 g p. qmm.

Zeit	Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde
3./X. 1892. 12 Mo.		6,77 g
7 Ab.	587,7 g	
4./X. » 8 Mo.	594,7 »	
5./X. » 8 »	594,7 »	
6./X. » 8 »	594,7 »	
7./X. » 8 »	622,5 »	7,36 »
Druck gesteigert auf	733,7 »	
8./X. 1892. 8 Mo.	733,7 »	1,56 »
6 Ab.	872,7 »	
9./X. » 8 Mo.	894,6 »	0,11 »
10./X. » 8 »	897,3 »	

Versuch XVIII. *Vicia faba*.

Die 38 mm lange Wurzel wurde so eingegipst, dass ein 7,5 mm langer Spitzentheil frei aus dem Gipse hervorsah, während die anschliessende 10,7 mm lange Strecke, also von 7,5—18,2 mm, gegen den Gipsdeckel zur Wirkung kam. Die frei hervorsehende Wurzelspitze wurde zunächst zwischen nassem Fliesspapier gehalten und, nachdem sie 10 mm Länge überschritten hatte, in einen Topf mit feuchten Sägespänen gelenkt. In diesem wuchs während der zehn-

tägigen Versuchsdauer der Spitzentheil zu einer Länge von 130 mm heran und producirt Nebenwurzeln bis zu einer Länge von 60 mm. Der aus dem Topf hervorsehende Stengel war inzwischen 120 mm lang geworden und das Hypocotyl, sowie die Basis vom Epicotyl hatten Nebenwurzeln in die umgebenden Sägespäne getrieben.

Die Basis des freien Wurzeltheils war bei Schluss des Versuches nur wenig, etwa um 0,2 mm, dicker als das angrenzende unter dem Gipsdeckel eingeeengte Wurzelstück. Dieses hatte nur eine minimale Ausbuchtung gegen den geringen, etwa auf 0,13 mm erweiterten Spalt entwickelt. Der dem Spalt entsprechende Medianschnitt des unter dem Deckel befindlichen Wurzelstückes betrug 17,1 qmm.

Apparat: Zangenapparat. — Federstärke: 1 Strich à 0,0204 mm = 12,5 g. — Tpt. 17,4—19,0° C.

Enddruck = 689,2 g. — Druckintensität = 3,9 Atm. = 40,3 g p. qmm.

Zeit		Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde
16./X. 1892.	10 Mo.		8,22 g
	5 Ab.	430 g	
17./X. »	7 Mo.	432,5 »	
18./X. »	7 »	432,5 »	
	8 Ab.	477,2 »	2,24 »
Druck erhöht auf		530,5 »	
19./X. 1892.	8 Mo.	530,5 »	
20./X. »	7 »	555,5 »	
		605,5 »	2,34 »
Druck erhöht auf		611,7 »	
21./X. 1892.	7 Mo.	611,7 »	
22./X. »	7 »	649,2 »	
23./X. »	7 »	674,2 »	0,42 »
24./X. »	7 »	684,2 »	
25./X. »	7 »	688,0 »	
26./X. »	7 »	689,2 »	

Versuch XIX. *Vicia faba*.

Wie in Versuch 17 wurde die 42 mm lange Wurzel so eingegipst, dass der 8 mm lange Spitzentheil in Gips fixirt war und die anschliessende Strecke von 8—21 mm gegen den Gipsdeckel wirkte. Dieser wurde bis zum Schluss des Versuches um 0,4 mm abgehoben. In Folge des so gewonnenen Spielraums gelang es einigen Seitenwurzelanlagen auszuwachsen und sich durch den Spalt hindurch nach aussen zu drängen. Die erste hervortretende Nebenwurzel wurde am 12. Juni, also nach 9tägiger Versuchsdauer sichtbar. Am Schluss, also nach 13 Tagen, ergab sich, dass von den Nebenwurzelanlagen es 5 Stück zum Auswachsen gebracht hatten. Die drei längsten (10—20 mm lang) traten aus dem Deckel heraus, während unter diesem die 3 mm und 5 mm langen Würzelchen verborgen blieben.

Die Hauptwurzel selbst hatte sich gegen den Gipsspalt erheblich ausgebaucht, so dass die Durchmesser in dieser Richtung 2,1—2,4 mm, senkrecht dazu 1,8—2,0 mm betrugen. Auch die entstandenen Seitenwurzeln, besonders die länger gewordenen, waren durch Anpressen an den Deckel deutlich abgeflacht.

Der der Spaltfläche entsprechende Medianschnitt des Stückes der Hauptwurzel unter dem Deckel wurde zu 24 qmm bestimmt. Für den Medianschnitt der gegen den Deckel pressenden Stücke der Seitenwurzeln ergab sich der ungefähre Werth von 25 qmm.

Nehmen wir demgemäss die gesammte wirksame Fläche zu 49 qmm an, so berechnet sich aus dem Enddruck von 1514 g eine Druckintensität: $B \text{ von } 2,98 \text{ Atm.} = 30,8 \text{ g p. qmm.}$

Diese Nebenwurzeln konnten aber nur mit der Zeit und mit entsprechender Abhebung des Deckels auftreten. Da nun zwischen dem 7. und 8. Juni die Druckzunahme minimal geworden war (0,05 g p. 1 Std.), dann aber zunächst wieder beschleunigt wurde (2,17 bis 3,71 g p. 1 Std.), um endlich späterhin wieder zu sinken, so ist anzunehmen, dass vom 8. Juni ab die Action der Seitenwurzeln ins Spiel trat. Die spätere Senkung der Druckzunahme ist dann die natürliche Folge der mit der Zeit auch in den Nebenwurzeln verlangsamten Druckanschwellung. Unter dieser allerdings unsicheren Annahme wurde zur Veranschaulichung aus dem am 8. Juni erreichten Druckwerth von 877 g die Druckintensität unter der Voraussetzung

berechnet, dass bis dahin nur die 24 qmm grosse Fläche der Hauptwurzel gegen den Gipsdeckel wirksam war. Als Druckintensität ergibt sich dann: $A \ 3,53 \text{ Atm.} = 36,5 \text{ g p. qmm.}$

Am Schlusse des Versuchs ragte der Sprosstheil 100 mm über den Boden.

Apparat: Zangenapparat. — Federstärke: 1 Strich à 0,02 mm = 12,5 g. — Temp. 22,2—24,0° C.

Zeit		Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde
3./VI. 1892.	10 Mo.		
3./VI.	» 6 Ab.	682 g	11,16 g
4./VI.	» 8 Mo.	688 »	
5./VI.	» 8 »	688 »	
6./VI.	» 8 »	781 »	
7./VI.	» 8 »	845 »	2,67 »
8./VI.	» 8 »	877 »	0,05 »
9./VI.	» 8 »	929 »	2,47 »
10./VI.	» 8 »	1018 »	3,71 »
Druck nun erhöht auf 1370 g			
11./VI. 1892.	8 Mo.	1370 g	5,5 »
12./VI.	» 8 »	1370 »	
13./VI.	» 8 »	1414 »	2,37 »
14./VI.	» 8 »	1471 »	
15./VI.	» 8 »	1498 »	1,12 »
16./VI.	» 8 »	1511 »	0,54 »

Versuch XX. *Vicia faba.*

In diesem Versuch wurde die aus dem Bodenloch des Topfes hervorschende 27 mm lange Wurzel zwischen 2 plangeschliffene Platten aus porösem Thon gelenkt. Durch zwei angegossene Gipsleisten war dafür gesorgt, dass diese Platten höchstens auf 1 mm

gegenseitig genähert werden konnten. Der so bleibende Spalt war bei verticaler Aufstellung der Platten nach oben und unten offen und diesen Spalt hatte die eingeklemmte Wurzel bei ihrem erdwärts gerichteten Wachsen zu durchwandern. Zum Zwecke des Zusammenstellens wurde der 3 mm lange Spitzentheil der etwas angewelkten Wurzel in den erweiterten Spalt der Platten gebracht, welche mit Hilfe von Gips in der Schraubklemme (Fig. 4) fixirt waren. Dann wurde mittelst der Druckschraube allmählich die Compression und die Herstellung des gewünschten Druckes herbeigeführt.

Erst 4 Tage nach der Zusammenstellung, am 26. October, erschien am unteren Ende des Spaltes die normal aussehende Wurzelspitze, welche nun wie in Versuch XIX behandelt und in einen Topf mit Sägespänen gelenkt wurde. Bis zum Schlusse des Versuchs, d. h. in 5 Tagen, war dieser freie Wurzeltheil auf eine Länge von 85 mm herangewachsen und hatte Nebenwurzeln gebildet. Solche waren inzwischen auch am Hypocotyl, am freien basalen Wurzeltheil und auch zwischen den Thonplatten entstanden. Da letztere einen Abstand von 1,0—1,2 mm boten, die Nebenwurzeln aber dünner blieben, kam durch diese eine Druckentwicklung gegen die Platten nicht zu Stande.

Der gemessene Druck fällt also auf den zwischen den Platten steckenden Theil der Hauptwurzel. Da die parallel zu den Platten durch dieses Wurzelstück gelegte grösste Schnittebene 43 qmm maass, so ergibt sich aus dem Enddruck von 959,2 g eine Druckintensität von 2,16 Atm. = 22,3 g p. qmm.

Dieser Wurzeltheil hatte beim Durchwachsen einen etwas bogigen Weg eingeschlagen und war stark abgeflacht. Während er senkrecht zu den Platten nur 1,0 bis 1,2 mm dick war, hatte er parallel zu den Platten oben eine Breite von 3,2 mm, unten von 2,2 mm aufzuweisen.

Der im diffusen Licht entwickelte Spross hatte sich ca. 100 mm aus dem Boden erhoben.

Angewandt die Schraubklemme mit einer solchen Federstärke, dass 1 Strich = 29,5 g entsprach. — Temp. 18,5—20,4° C.

Zeit	Druck	Druck- zunahme p. 4 Stunde
22./X. 1893. 10 Mo.		9,32 g
26./X. » 9 »	885 g	1,9 »
27./X. » 8 »	929,7 »	0,37 »
28./X. » 8 »	938,6 »	0,34 »
30./X. » 8 »	953,3 »	0,42 »
2./XI. » 8 »	959,2 »	

Versuch XXI. *Zea Mais.*

Die 30 mm lange Wurzel so eingegipst, dass der 11,2 mm lange Spitzenthail der Wurzel activ gegen den Gipsdeckel wirkte. Der Deckel wurde nur um 0,07 mm abgehoben. Dem entsprechend hatte sich der Wurzeltheil kaum nach dem Spalt ausgebaucht und maass in der Spaltebene 11 qmm im Medianschnitt. Seitenwurzeln hatten sich an dem kurzen freigebliebenen Basalstück der Wurzel gebildet. Die Blätter der Keimpflanze waren schliesslich bis 60 mm lang geworden.

Apparat: Schraubklemme. — Federstärke: 1 Strich à 0,0169 mm = 41,7 g. Temp. 18,0—19,0° C.

Enddruck = 749,3 g. — Druckintensität = 6,59 Atm. = 68,4 g p. qmm.

Zeit	Druck	Druck- zunahme pro 4 Stunde
21./I. 1893. 10 Mo.		
9 Ab.	604,6 g	
22./I. » 8 Mo.	604,6 »	10,14 g
23./I. » 8 »	604,6 »	
24./I. » 8 »	708,9 »	
25./I. » 8 »	742,2 »	1,39 »
26./I. » 8 »	749,3 »	0,3 »

C. Druckentwicklung der nicht eingegipsten Spitze.

Versuch XXII. *Vicia faba*.

Die Zusammenstellung ist in der p. 271 beschriebenen Weise so ausgeführt, dass bei A ein 7 mm, bei B ein 23 mm langer freier Spitzentheil der Wurzel gegen die nasse Gipsplatte wirkte.

Ein Strich des Mikrometers entspricht einer Druckzunahme von 1,5 g.

In Versuch A kam der Maximaldruck von 13,5 g in 3½ Stunden zuwege, die mittlere stündliche Zunahme betrug also 3,86 g. In B stellte sich dieser stündliche Mittelwerth auf 6,3 g, da es 1 Std. 40 Min. zu einer Druckentwicklung von 10,5 g bedurfte.

A.

Zeit	Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde
13./X. 1892. 1 U. — Min. Ab.	0 g	3,86 g
2 » — » »	0,7 »	
3 » — » »	4,5 »	
3 » 30 » »	8,2 »	
4 » — » »	11,2 »	
4 » 30 » »	13,5 »	
5 » — » »	6 »	
6 » — » »	3 »	
8 » — » »	2,2 »	

B.

Zeit	Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde
14./X. 1892. 8 U. 45 Min. Mo.	0,8 g	6,3 g
8 » 25 » »	2,3 »	
8 » 55 » »	4,5 »	
9 » 25 » »	8,3 »	
9 » 55 » »	10,5 »	
10 » 25 » »	9,0 »	
11 » — » »	7,5 »	
1 » — » Ab.	4,5 »	
3 » — » »	1,5 »	1,5 g
8 » — » »	1,5 »	
15./X. » 8 » — » Mo.	1,5 »	

Abth. II. Vergleichende Versuche über die Wachsthumsschnelligkeit von Keimwurzeln in flüssigem und festem Thon, resp. in Gelatine. (Zu Kap. VI. A.)

Versuch XXIII—XXVII.

Zweck und Ausführung der Versuche ist p. 323 angegeben. In den Tabellen steht in der ersten Verticalreihe die Länge der Keimwurzeln zu Beginn des Versuchs, und zwar derart, dass die links stehende Zahl für die weichere, die rechts stehende für die härtere Masse gilt. Die beiden folgenden Verticalreihen geben die gemessenen Zuwächse in mm an, sowie die Summe des Zuwachses und die Mittelwerthe für je eine Wurzel in der näher bezeichneten Zeit. Danach folgt die in 24 Stunden geleistete Arbeit in Grammmillimeter. In der Signatur dieser Horizontalreihe ist der Widerstand des härteren Thons, resp. der härteren Gelatine in g angegeben. Der Widerstand des weicheren Mediums ist zu 1 g angenommen. In der letzten Horizontalreihe ist die Arbeit in dem weicheren Medium = 1 gesetzt worden.

Versuch XXIII. *Vicia faba.*

Medium: Thon.

Länge bei Beginn	Zuwachs nach 23 Std. in	
	weichem Thon	hartem Thon
26 und 25 mm	16,5 mm	12,0 mm
27 „ 25 „	15,0 „	11,0 „
34 „ 31 „	21,0 „	11,0 „
31 „ 32 „	17,0 „	17,0 „
36 „ 34 „	14,0 „	11,5 „
42 „ 44 „	15,5 „	12,0 „
43 „ 46 „	18 „	12,5 „
	117,0 mm	87,0 mm
Mittel für 1 Wurzel in 23 Std.	16,7 „	12,4 „
„ „ „ „ 24 „	17,4 „	12,9 „
Von 1 Wurzel in 24 Std. geleistete Arbeit (Thonwiderstand 1 resp. 100 g)	17,4 gmm	1290 gmm
	1	74,2
Temp. 17,8—18,4° C.		

Versuch XXIV. *Vicia faba.*

Medium: Thon.

Länge bei Beginn	Zuwachs nach 48 Std. in	
	weichem Thon	hartem Thon
30 und 31 mm	40 mm	30 mm
38 „ 37 „	38 „	29 „
48 „ 50 „	37 „	20 „
60 „ 59 „	34,5 „	23 „
	149,5 mm	102 mm
Mittel für 1 Wurzel in 48 Std.	37,4 „	25,5 „
„ „ „ „ 24 „	18,7 „	12,7 „
Arbeit einer Wurzel in 24 Std. (Thonwiderstand 1 u. 120 g)	18,7 gmm	1524 gmm
	1	81,5
Temp. 17,8—19,0° C.		

Versuch XXV. *Vicia faba*.

Medium: Thon.

Dieser Versuch wurde wie Nr. 24 mit je 4 Wurzeln angestellt, deren Längen zwischen 35 und 43 mm lagen. Ich beschränke mich auf Angabe der Mittelwerthe für je eine Wurzel.

	Zuwachs in	
	weichem Thon	hartem Thon
Mittel für 4 Wurzel in 48 Std.	39,8 mm	29.0 mm
» » » » » 24 »	19,9 „	14,5 „
Arbeit einer Wurzel in 24 Std.		
(Thonwiderstand 1 u. 120 g)	19,9 gmm	1740 gmm
	1	: 87.4

Temp. 18,0—18,7° C.

Versuch XXVI. *Vicia faba*.

Medium: 0,6- und 13 proc. Gelatine.

Länge bei Beginn	Zuwachs nach 24 Std. in	
	weicher Gelatine	härterer Gelatine
28 und 26 mm	22 mm	18,5 mm
32 » 34 »	16 „	16 „
35 » 33 »	18,5 „	15,5 „
39 » 41 »	20,0 „	22 „
	76,5 „	72 mm
Mittel für 4 Wurzel in 24 Std.	19,1 „	18 „
Arbeit einer Wurzel in 24 Std.		
(Gelatinewiderstand 1 u. 25 g)	19,1 gmm	450 gmm
19,1 gmm = 1.	1	: 23,6

Temp. 18,1—19,2° C.

Versuch XXVII. *Zea Mais.*

Medium: Thon.

Länge bei Beginn	Zuwachs nach 24 Std. in	
	weichem Thon	hartem Thon
31 und 33 mm	25 mm	46 mm
36 » 34 »	20 »	48 »
35 » 37 »	18 »	43 »
42 » 40 »	24 »	47 »
	84 mm	64 mm
Mittel für 4 Wurzel in 24 Std.	21 »	46 »
Arbeit einer Wurzel in 24 Std.		
(Thonwiderstand 1 u. 70 g)	21 gmm	1120 gmm
	1	53,3

Temp. 19,4—20,6° C.

Abth. III. Wachstumsbeschleunigung in der Wurzelspitze nach Einschmelzen in Gelatine. (Zu Kap. VI, B.)

Versuch XXVIII—XXXIII.

Die Versuche wurden in der p. 342 angegebenen Weise mit Keimwurzeln von *Vicia faba* ausgeführt. In Vers. 28, 29, 30, 31 und 32 wurden die Wurzeln in die 13 proc. Gelatine eingeschmolzen, in Vers. 33 aber in die schon erstarrte Gelatine eingestossen. Gemessen wurde mit dem Horizontalmikroskop, und zwar entsprach ein Theilstrich in den Versuchen 28, 29, 30, 31 und 32 0,045 mm, im Versuch 33 = 0,043 mm.

Die Tabellen sind schon p. 342 erläutert. Angegeben sind die jeweils gemessenen Theilstriche. Nur in der ersten Horizontalreihe,

d. h. in den auf den Spitzenthail bezüglichen Messungen, ist die entsprechende Länge in mm in den Vers. 28—32 hinzugefügt. Unter den Tabellen ist ausserdem der gemessene resp. berechnete Gesamtzuwachs des Spitzentheils innerhalb 24 Stunden angegeben und ausserdem der Zuwachs, welchen die übrige gemessene Strecke in der Versuchszeit ergab.

In Vers. 33 ist in der letzten Verticalreihe der Zuwachs der einzelnen Zonen verzeichnet.

Versuch XXVIII. *Vicia faba*.

In Gelatine gebracht 23. Jan. 1893 Morgens 8½ Uhr. Von der 38 mm langen Keimwurzel befinden sich 28 mm in der Gelatine. — Temp. 17,8—18,6° C.

Lage der Zone	23./I.				24./I.
	9 Mo.	10 Mo.	1 Na.	7 Na.	8 Mo.
0,0 — 0,67 mm	0,67 mm	0,67 mm	0,67 mm	3,64 mm	11,2 mm
	15 Str.	15 Str.	15 Str.	81 Str.	250 Str.
0,67—4,99 »	97 »	96 »	94 »	96 »	98 »
4,99—9,44 »	99 »	98 »	99 »	100 »	101 »
9,44—13,35 »	88 »	87 »	88 »	89 »	90 »

Die Spitzenzone verlängerte sich von 1 Na. bis 8 Mo., also in 19 Stunden um 10,53 mm.

Der Zuwachs in 24 Stunden stellt sich also auf 13,3 mm.

Die folgenden Zonen von 0,67 mm bis 13,35 mm nehmen während 23 Stunden zusammen um 0,225 mm an Länge zu.

Zuwachs der apicalen Zone von 1 Na. bis 9 Mo., also in 20 Std. = 9,68 mm. Daraus berechnet sich für 24 Std. ein Zuwachs von 11,6 mm.

Der Gesamtzuwachs der übrigen Zonen beträgt in 24 Std. = 0,85 mm.

Versuch XXXI. *Vicia faba*.

Von der 37 mm langen Keimwurzel befinden sich 30 mm in Gelatine. Das Einschmelzen geschah am 27. Jan. 1893 7½ Mo. Temp. 17,6—18,8° C.

Lage der Zone	27./I. 8 U. 10 Mo.	9 Mo.	10 Mo.	11 Mo.	12 Mo.	1 Na.	2 Na.	3 Na.	4 Na.	5 Na.	6 Na.	7 Na.	8 Na.	9 Mo.
0 — 0,58 mm	0,58 mm	0,58 mm	0,58 mm	0,63 mm	1,43 mm	2,38 mm	3,28 mm	5,17 mm	7,51 mm	17,1 mm	17,9 mm			
	Str. 13	Str. 13	Str. 13	Str. 14	Str. 32	Str. 53	Str. 73	Str. 115	Str. 167	Str. 380	Str. 399			
0,58— 1,21 »	14	14	15	16	16	15	15	15	15	15	15			
1,21— 5,17 »	88	88	91	92	88	87	86	84	84	86	86			
5,17— 9,76 »	102	104	109	109	110	112	112	112	113	115	115			
9,76—11,62 »	108	107	108	108	107	108	108	108	108	108	108			

Die apicale Zone nimmt in 22 Std. (11 Mo.—9 Mo.) um 17,27 mm zu, also in 24 Std. um 18,8 mm.

Der Gesamtzuwachs der übrigen Zonen stellt sich während der Versuchsdauer auf 0,54 mm.

Versuch XXXII. *Vicia faba*.

Die älteren Theile der Wurzelhaube wurden an dieser Wurzel abgeschabt (vgl. p. 346 Anmerk. 2). Darauf wurde am 29. Jan. 1893 um 7¾ Mo. die 50 mm lange Wurzel so eingeschmolzen, dass sich 38 mm in Gelatine befanden. — Temp. 18,0—19,2° C.

A.

Lage der Zone	29./I. 8 $\frac{1}{2}$ Mo.	9 $\frac{1}{2}$ Mo.	10 $\frac{1}{2}$ Mo.	11 $\frac{1}{2}$ Mo.	12 $\frac{1}{2}$ Na.	2 $\frac{1}{2}$ Na.	5 $\frac{1}{2}$ Na.	30./I. 8 $\frac{1}{2}$ Mo.	9 $\frac{1}{2}$ Mo.
0, — 0,45 mm	0,45 mm	0,45 mm	0,58 mm	0,99 mm	1,62 mm	3,01 mm	4,77 mm	15,75 mm	16,42 mm
	Str. 10	Str. 10	Str. 13	Str. 22	Str. 36	Str. 67	Str. 106	Str. 350	Str. 365
0,45— 1,12 »	16	16	16	16	16	15	15	15	15
1,12— 1,75 »	14	14	14	14	14	14	14	14	14
1,75— 4,36 »	58	60	60	59	59	59	59	58	59
4,36— 8,05 »	82	85	80	75	75	78	79	81	81
8,05—12,69 »	103	104	105	107	109	112	115	116	116

Die apicale Zone ist in 23 Std. (10 $\frac{1}{2}$ —9 $\frac{1}{2}$ Mo.) um 15,84 mm gewachsen. Hieraus ergibt sich für 24 Std. ein Zuwachs von 16,5 mm.

B.

Vor dem Eingipsen war in der apicalen Zone eine grössere Zahl dicht aneinander stehender Marken angebracht worden. Nachdem der Spitzentheil sich bis 2 $\frac{1}{2}$ Na. auf 3,01 mm verlängert hatte, befanden sich die nun gemessenen Marken innerhalb dieses Spitzentheils in den in der ersten Verticalreihe in mm angegebenen Positionen. Der entsprechende Abstand in Theilstreichen ist in der zweiten Verticalreihe verzeichnet. In der dritten Verticalreihe ist dann der Abstand derselben Marken nach 2 $\frac{1}{2}$ Std. (5 $\frac{1}{2}$ Na.) angeführt.

Lage der Zone	2 $\frac{1}{2}$ Na.	5 $\frac{1}{2}$ Na.
0 — 0,54 mm	12 Str.	12 Str.
0,54—0,76 »	5 »	5 »
0,76—1,08 »	7 »	7 »
1,08—1,39 »	7 »	7 »
1,39—3,01 »	36 »	75 »
Summa	67 Str.	106 Str.

Versuch XXXIII.

Die 40 mm lange Keimwurzel wird am 27. Jan. 1893 in die schon erstarrte Gelatine so eingestossen, dass sich in dieser $3\frac{1}{2}$ mm befinden. — Temp. $17,7-18,5^{\circ}$ C.

Lage der Zone	27./I. 8 $\frac{1}{2}$ Mo.	9 Mo.	10 Mo.	12 Mo.	2 Na.	5 Na.	8 Na.	28./I. 8 $\frac{1}{2}$ Mo.	Zuwachs in 24 Std.
	Str.	Str.	Str.	Str.	Str.	Str.	Str.	Str.	mm
0 — 1,46 mm	34	33	33	33	33	34	34	43	0,39
1,46— 5,16 »	86	90	92	100	117	137	173	395	13,29
5,16— 9,42 »	99	100	106	123	140	153	159	159	2,58
9,42—13,42 »	93	94	94	95	97	97	97	99	0,26

Gesamtzuwachs in 24 Std. = 16,52 mm.

Abth. IV. Wachstum nach längerem Eingipsen.

(Zu Kap. VI, C.)

Versuch XXXIV. *Vicia faba*.

Zuwachs nach einstündigem und nach 48stündigem Eingipsen. Die unter A. verzeichneten Zuwächse beziehen sich auf 5 Wurzeln die nach einstündigem Eingipsen, die unter B. bezeichneten auf 5 gleichartige Wurzeln die nach 48stündigem Eingipsen in Sägespänen cultivirt wurden. Die erste Messung und das Einsetzen in feuchte Sägespäne geschah in beiden Fällen, nachdem die befreiten Wurzeln $\frac{1}{2}$ Stunde im Wasser zugebracht hatten. Die Culturbedingungen waren in beiden Fällen dieselben. Die Wurzellänge betrug zu Beginn 32 bis 38 mm. Temp. $18,8-20,2^{\circ}$ C. — Vgl. p. 352.

A. Vorübergehend eingegipste Wurzeln.

Zuwachs in den ersten 24 Stunden	Zuwachs in den folgenden 24 Stunden
26 mm	26 mm
27,5 »	21,5 »
24 »	20 »
21 »	23 »
24 »	21 »

Mittel für 4 Wurzel: 23,9 mm

22,3 mm

B. Nach 48stündigem Eingipsen.

Zuwachs in den ersten 24 Stunden		Zuwachs in den folgenden 24 Stunden	
10	mm	19	mm
11	»	22	»
14	»	26	»
8	»	23	»
13	»	26	»
Mittel für 4 Wurzel: 11,2 mm		23,2 mm	

Abth. V. Druckversuche mit Keimstengeln.

Versuch XXXV—XXXVII.

Die Ausführung der Versuche geschah, unter entsprechender Anpassung (vgl. p. 249), nach der in Abth. I (p. 440) angegebenen Weise. Ebenso ist aus dem p. 375 und 440 Gesagten das Nöthige über die tabellarische Zusammenstellung zu ersehen. Das Gewicht des Gipsdeckels, welches hier zu dem gemessenen Federdruck hinzu addirt werden müsste, wurde vernachlässigt. Die Pflanzen waren sämmtlich im Dunklen erzogen und standen während der Versuche in sehr stark gedämpftem Licht, so dass in das Innere der Gipshülle nur sehr wenig Licht eindringen konnte.

Versuch XXXV. *Vicia faba*. Längsdruck des Epicotyles.

Das Epicotyl ragt 43 mm aus dem Boden, und zwar befinden sich 9 mm (von dem Scheitel der Krümmung ab gerechnet) in dem Gipsdeckel. — Federstärke: 1 Strich à 0,0482 mm = 22,8 g — Gips-spalt bei Schluss des Versuchs 0,25 mm. Der Stengel ist in dieser Zone kaum angeschwollen. — Durchmesser der activen Zone = 5 mm; Querschnitt = 19,6 qmm. — Enddruck 1190 g. — Druckintensität 5,88 Atm. = 60,7 g p. qmm. Temp. 19,3—20,8° C.

Zeit	Druck	Druck- zunahme p. 4 Stunde
30./X. 1892. 9 Mo.		41,86 g
31./X. » 8 »	520 g	
1 Na.	554 »	
Druck gesteigert auf	1070,5 g	
1./XI. 1892. 7 Mo.	1070,5 g	1,67 »
2./XI. » 8 »	1070,5 »	
3./XI. » 8 »	1127 »	
4./XI. » 7 »	1167 »	
5./XI. » 8 »	1184 »	
6./XI. » 8 »	1190 »	

Versuch XXXVI. *Helianthus annuus*. Längsdruck des Hypocotyls.

Das Epycotyl ragt aus dem Boden 47 mm; davon befinden sich in dem Gipsdeckel 3 mm. — Federstärke: 1 Strich à 0,0182 mm = 22,8 g. — Gipsspalt am Schluss 0,18 mm. Stengel in dieser Zone so gut wie nicht geschwollen. — Durchmesser des activen Querschnitts = 2,6 mm; Fläche = 5,2 qmm. — Enddruck = 400 g. — Druckintensität 7,45 Atm. = 76,9 g p. qmm. Temp. 17,9 — 20,1° C.

Zeit	Druck	Druck- zunahme p. 4 Stunde
29./XI. 1892. 12 Mo.		8,07 g
30./XI. » 8 »	342 g	
Druck gesteigert auf	351 »	
1./XI. » 8 Mo.	355 »	1,37 »
2./XI. » 8 »	388 »	
3./XI. » 8 »	400 »	

Versuch XXXVII. *Vicia faba*. Querdruck des Epicotyls von *Vicia faba*.

Das Epicotyl ragt 54 mm aus dem Boden. Activ gegen den Gipsdeckel wirkt eine Zone, welche 5,5 mm von dem Scheitel des Bogens beginnt und 7,5 mm lang ist. Der Deckel wurde etwa

0,18 mm abgehoben und der Stengel war kaum nach dem Spalt hin ausgewachsen. Flächeninhalt des Medianschnitts im activen Theil 37,5 qmm.

Apparat: Klemmschraube. — Federstärke: 4 Strich à 0,0182 mm = 31,2 g. — Enddruck 2154 g. — Druckintensität 5,56 Atm. = 57,5 g p. qmm. — Temp. 17,9—20,4° C.

Zeit	Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde
1./II. 1893. 10 Mo.		22,57 g
2./II. » 8 »	2396 g	
3./II. » 8 »	2396 »	
4./II. » 8 »	2396 »	
Druck erniedrigt auf	2010 »	0,67 »
5./II. » 8 Mo.	2122 »	
6./II. » 8 »	2138 »	
7./II. » 8 »	2154 »	

Abth. VI. Druckmessungen mit Grasknoten.

Versuch XXXVIII—XLII.

Die Versuche sind in der p. 389 angegebenen Weise angestellt. Ob zur Messung das Hebelndynamometer oder die Druckfeder diene, ist bei den einzelnen Versuchen gesagt. Die Genauigkeit war in beiden Fällen dieselbe, denn durch das erwähnte mikroskopische Ablesen am Hebelndynamometer wurde auch erreicht, dass der Ablesungsfehler den Werth von 1 g nicht erreichte.

Das Gewicht des freien Halmtheiles, einschliesslich des umgipsten Glasröhrchens (c. in Fig. 10 p. 389), betrug 2 bis 3 g und erreichte nur in dem Versuche mit Mais (Versuch. 42) einen höheren Werth, nämlich 12 g. Dieses Gewicht, resp. das entsprechende statische Moment, wirkt ebenfalls dem Knoten entgegen, muss also zu den Angaben des Messapparates hinzuaddirt werden. Es ist zu diesem Zwecke dieses statische Moment für die am Messapparat angreifende Hebellänge berechnet und die in den Tabellen verzeichneten Druck-

leistungen in g sind schon in der Weise vergrößert worden, dass sie durch Multiplication mit der angegebenen Hebellänge, dem Abstand der Drahtschleife d von der Mitte des Knotens, das volle statische Moment für die Hebellänge 1 ergeben.

Zu Beginn des Versuches wurde ein gewisser Gegendruck hergestellt, wodurch der freie Halmtheil etwas abwärts gebogen wurde. In Folge der geotropischen Reaction wurde nach Ausgleichung dieser Beugung die entgegengesetzte Krümmung im Knoten erzielt, die indess bis zum Schluss der Versuche nicht mehr als 5 bis 8° betrug.

Die Tabellen sind für sich verständlich. Hinsichtlich der Verwerthung der Zahlen vgl. p. 349.

Einige hier nicht mitgetheilte Versuche ergaben ganz gleiche Resultate.

Versuch XXXVIII. *Triticum spelta*.

Der Knoten ist 4 mm lang und hat in der Mitte einen Durchmesser von 4,2 mm. Die, wie überall, mit Hilfe der Papiermethode bestimmte Fläche des Querschnitts im Blatttheile des Knotens beträgt 14,5 qmm.

Der gemessene Enddruck von 71,6 g wirkt an einem Hebelarm von 48 mm Länge. Statisches Moment also = 3437 g . Ueber die aus diesen Daten berechneten Grössen vgl. die Tabelle VII, p. 395. Apparat: Hebeldynamometer. — Temp. 19,5—21,8° C.

Zeit	Druck	Druck- zunahme p. 1 Stunde
13./VII. 1892. 3 Na.		
7 »	49,5 g	
14./VII. » 6 Mo.	40,7 »	4,93 g
15./VII. » 6 »	56,0 »	0,63 »
16./VII. » 6 »	63,6 »	0,32 »
17./VII. » 6 »	69,7 »	0,25 »
18./VII. » 6 »	70,5 »	0,03 »
19./VII. » 6 »	71,2 »	0,03 »
20./VII. » 6 »	71,6 »	0,02 »

Versuch XXXIX. *Triticum spelta*.

Länge des Knotens 4,2 mm. Durchmesser in der Mitte = 4,4 mm.
Flächengrösse des Blattknotens an dieser Stelle = 12 qmm.

Hebellänge 47 mm. Also statisches Moment bei Schluss des Versuchs $91,2 \cdot 47 = 4286$ g.

Apparat: Hebeldynamometer.

Temp. 20,2—22,0° C.

Zeit		Druck	Druck- zunahme in 1 Std.
9./VII. 1892.	8 Mo.	12,4 g	2,88 g
	7 Na.	44,4 »	
10./VII.	6 Mo.	60,3 »	0,83 »
	6 »	80,3 »	
12./VII.	6 »	89,6 »	0,07 »
	6 »	91,2 »	

Versuch XL. *Triticum vulgare*.

Länge des Knotens 3,5 mm. Durchmesser in der Mitte 3,6 mm.
Querschnittsfläche der Knotenmitte 8,2 qmm.

Hebellänge 46 mm. Also statisches Moment = $49,8 \cdot 46 = 2294$ g.

Apparat: Druckfeder.

Temp. 20,5—22,0° C.

Zeit		Druck	Druck- zunahme in 1 Std.
10./VII. 1892.	9 Mo.	18,8 g	0,67 g
	7 Na.	19,1 »	
14./VII.	6 Mo.	26,5 »	0,44 »
	6 »	37,1 »	
13./VII.	6 »	45,2 »	0,19 »
	6 »	49,8 »	

Versuch XLI. *Hordeum vulgare*.

Länge des Knotens 5 mm. Durchmesser 5 mm. Querschnittsfläche der Knotenmitte = 13,4 qmm.

Hebellänge 41 mm. Statisches Moment am Schluss = 122,1.41 = 5006 g.

Apparat: Hebeldynamometer.

Temp. 19,0—20,1° C.

Zeit		Druck	Druck- zunahme in 4 Std.
3./VII. 1892.	10 Mo.		
	10 Na.	79,3 g	4,57 g
4./VII.	» 6 Mo.	91,9 »	0,84 »
5./VII.	» 6 »	112,0 »	0,26 »
6./VII.	» 6 »	118,2 »	0,16 »
7./VII.	» 6 »	122,1 »	

Versuch XLII. *Zea Mais* (Cinquantino-Mais).

Durchmesser des Knotens 9,4 mm; Dicke der Halmscheide 1 mm. Querschnittsfläche des ganzen Knotens (Blatttheil + Stengeltheil) = 69,4 qmm.

Hebellänge 55 mm. Statisches Moment am Schluss 402.55 = 22110 g. — Apparat Hebeldynamometer. — Temp. 20,5—21,8° C.

Zeit		Druck	Druck- zunahme in 4 Stunde
25./VII. 1892.	3 Na.		12,0 g
26./VII.	» 6 Mo.	180 g	4,83 »
27./VII.	» 6 »	296 »	3,58 »
28./VII.	» 6 »	382 »	0,83 »
29./VII.	» 12 »	402 »	

Pfeffer, Wilhelm Fr/Druck- und Arbeitsle gen

3 5185 00074 2849